

АЛТАЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ЮЖНО-СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД
АЛТАЙСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии

Сборник научных статей по материалам
XVII международной научно-практической конференции
(Барнаул, 24–27 мая 2018 г.)



Барнаул

Издательство
Алтайского государственного
университета
2018

ББК 28.585(253.7)я431+28.585(Мон)я431

УДК 58 (1-925.11/.16+517.3)

П 78

Ответственные редакторы:

д. б. н., проф. А. И. Шмаков

к. б. н., А. А. Шибанова

Редакционная коллегия:

д. б. н., проф. У. Бекет (Монголия), проф. Р. Виане (Бельгия),

проф. К. Кондо (Япония), докт. Н. В. Фризен (Германия),

к. б. н. Т. М. Копытина (Россия), к. б. н. Т. А. Сеницына (Россия),

к. б. н. Н. В. Елесова (Россия)

П28 Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XVII международной научно-практической конференции (24–27 мая 2018 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2018. – 546 с.

ISSN 2313-3929

Сборник содержит научные статьи по материалам семнадцатой международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» по следующим направлениям: геоботаника и ресурсоведение; изучение растительного покрова Сибири и Монголии; молекулярные методы исследования растений и хемосистематика; морфология и биология отдельных видов; охрана растений; роль ботанических садов и сохранение биоразнообразия растений; флора Южной Сибири, Монголии и сопредельных государств; экология растений и фитоиндикация; систематика отдельных таксонов; реконструкция природной среды на основе микробиоморфных и палеоботанических исследований, фитолитного анализа.

Для специалистов в области ботаники, экологии, охраны природы и всех интересующихся вопросами изучения, охраны и рационального использования растительного мира.

Мероприятие проведено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-04-20017 «Проект организации XVII международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии».

ISSN 2313-3929

© Издательство Алтайского
государственного университета, 2018

ALTAI STATE UNIVERSITY
SOUTH SIBERIAN BOTANICAL GARDEN
ALTAI DEPARTMENT OF RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Problems of Botany of South Siberia and Mongolia

Proceedings of the 17h International Scientific and Practical Conference
(Barnaul, 24–27 May 2018)



Barnaul

Publishing house
of Altai State
University
2018

ББК 28.585(253.7)я431+28.585(Мон)я431

УДК 58 (1-925.11/.16+517.3)

II 78

Responsible Editors:

A. I. Shmakov, Dr. Sci. Biol, prof.

A. A. Shibanova, PhD

Editorial Board:

U. Beket, Dr. Sci. Biol, prof. (Mongolia)

R. Viane, prof. (Belgium)

K. Kondo, Dr. Sci. Biol, prof. (Japan)

N. V. Friesen, PhD, prof. (Germany)

T. M. Kopytina, PhD (Barnaul)

T. A. Sinitsyna (Barnaul)

N.V. Elesova (Barnaul)

Proceedings of the 17th International Scientific and Practical Conference (Barnaul, 24–27 May, 2018). Barnaul: Altai State University, 2018. 546 p.

The book contains research papers of the XVII International Scientific and Practical conference «Problems of Botany of South Siberia and Mongolia» in the following directions: geobotany and resource management; study of vegetation in Altai, Siberia and Mongolia; molecular methods of studying plants and chemosystematics; morphology and biology of individual species; plant protection; the role of botanic gardens in the study and reservation of plant biodiversity; flora of southern Siberia, Mongolia and neighboring countries; plant ecology and phytoindication; systematics of individual taxa, Reconstruction of the natural environment based on microbiomorphic and paleobotanic researches.

For specialists in the field of botany, ecology, environmental protection and for all interested in questions of the study, protection and rational use of flora.

The activity was conducted with the help of Russian Foundation for Basic Research, project number 18-04-20017.

ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА РОССИИ.
ФЛОРА АЛТАЯ, ЮЖНОЙ СИБИРИ, МОНГОЛИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ
ТЕРРИТОРИЙ. ГЕОБОТАНИКА И РЕСУРСОВЕДЕНИЕ

УДК 502.5:581.5(045)

**Экологическая структура флоры Центрально-Казахстанского
мелкосопочника в пределах Буйратауского государственного
национального природного парка**

**Ecological structure of the flora of the Central Kazakhstan hilly area
within the Buiratau State National Nature Park**

Айдарханова Г. С., Кобланова С. А.

Aidarkhanova G. S., Koblanova S. A.

Казахский агротехнический университет им.С. Сейфуллина, г. Астана, Казахстан. E-mail:exbio@yandex.ru

Kazakh Agrotechnical University named after S. Seifullin, Astana, Kazakhstan

Реферат. В статье выделена роль ООПТ и дан анализ экологической структуры флоры сосудистых растений Центрально-Казахстанского мелкосопочника в пределах территории Государственного национального природного парка «Буйратау». Авторами выделены уникальные реликтовые сообщества и виды, занесенные в Красную книгу Казахстана.

Summary. The article points out the role of specially protected natural areas and analyzes the ecological flora of vascular plants of the Central Kazakhstan's hilly area within the territory of the national park "Buiratau". The authors singled out unique relict communities and species included in the Red Book of Kazakhstan.

Особо охраняемые природные территории Казахстана характеризуются уникальным набором ландшафтных комплексов: от пустынь до высокогорий и экосистем внутренних морей. В условиях нарастающих темпов экономического развития страны и усиления использования природных ресурсов актуальным становится вопрос дальнейшего совершенствования системы территориальной охраны природы. Те же условия определяют необходимость дальнейшего развития особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Республики Казахстан как действенной системы сохранения биологического разнообразия государства. В настоящее время в Казахстане организовано 12 национальных природных парков. Государственный национальный природный парк (ГНПП) «Буйратау» является самым молодым, в котором объединены несколько охранных территорий: природные парки «Буйратау», зоологические заказники «Белодымовский» и «Ерейментауский». Вместе с указанными рекреационными зонами в состав парка вошла территория, которая была изначально зарезервирована под Ерейментауский государственный заповедник. В настоящее время общая площадь ГНПП «Буйратау» составляет 88 968 га. (Гельдыев, Огарь, 2009).

На территории национального парка представлены уникальные степные экосистемы, которые относятся к типу сухих степей. Достоянием парка «Буйратау» являются реликтовые черноольховые леса и березовые колки, которые произрастают у южной границы парка. Ботаническое своеобразие с господством растительности степных экосистем ГНПП «Буйратау» требует мониторинга для разработки основ устойчивого развития региона, что явилось актуальностью предлагаемых исследований.

Цель исследования – дать общую характеристику экологической структуры флоры сосудистых растений Центрально-Казахстанского мелкосопочника в пределах Буйратауского Государственного национального природного парка.

Материалы и методы исследования

Материалом для анализа экологической структуры флоры послужили отчеты экспедиций, собранные гербарные материалы и гербарии, хранящиеся в ГНПП «Буйратау». Основным методом исследования флористического состава был маршрутно-рекогносцировочный. Камеральная обработка проводилась по общепринятой ботанической методике. При определении растений были использованы «Флора Казахстана» (1999), «Определитель растений Средней Азии» (1974). Все названия видов даны по сводке «Список сосудистых растений Казахстана» (Абдуллина, 1998). Редкие и исчезающие виды выделены с использованием Красной книги Казахской ССР (1981).

Результаты и их обсуждение

Территория ГНПП «Буйратау» находится в пределах степной зоны в переходной полосе между подзонами умеренно засушливых и сухих степей. Согласно физико-географическому районированию Казахстана, исследуемая территория ГНПП «Буйратау» расположена в пределах Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Основные экосистемы представлены умеренно сухими и сухими степями с высотным поясом в провинции Карагандинско-Чингизтауских сухостепных низкогорий и в области Еремантау-Каркаралинской горно-мелкосопочной территории (Карамышева, Рачковская, 1973).

По предварительным оценкам флора Государственного национального природного парка насчитывает 498 видов, относящихся к 73 семействам и 277 родам растений из следующих выявленных отделов: отдел Хвощегообразные – 4 вида; отдел Папоротниковидные – 5 видов; отдел Голосеменные – 3 вида; отдел Покрытосеменные – 486 видов. Из редких видов растений, занесённых в Красную книгу Казахской ССР (1981), в пределах исследуемой территории произрастают ольха клейкая (*Alnus glutinosa* (L.) Gaerth), берёза киргизская (*Betula kirghisorum* Sav.-Rydzg) и адонис весенний (*Adonis vernalis* L.).

Многолетние исследования флоры всей территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника показали ее значительное видовое разнообразие. По последним данным ботанических исследований в список флористического разнообразия включены 1453 вида растений. В пределах территории парка «Буйратау» произрастает одна пятая часть флоры этого своеобразного в ботанико-географическом отношении региона (Куприянов и др., 2014). Наибольшим количеством видов представлены семейства злаковых (Poaceae), сложноцветных (Asteraceae) и бобовых (Fabaceae). К наиболее многовидовым родам относятся полыни (*Artemisia*), ковыли (*Stipa*), астрагалы (*Astragalus*), луки (*Allium*). Было показано, что основу ценофлор составляют типично степные представители семейств и родов (Ишмуратова, Исмаилова, 2014).

Анализ экологической структуры сосудистых растений, проведенный на территории ГНПП «Буйратау», позволил выявить следующие группы: мезофитов – 227 видов (45,5 %), гигромезофитов – 11 видов (2,2 %), ксеромезофитов – 75 видов (15,06 %), мезогигрофитов – 22 вида (4,41 %), гигрофитов – 32 вида (6,42 %), ксерофитов – 129 видов (25,9 %), суккулентов – 2 вида (0,4 %). Нами показано, что лидирующее положение во флоре сосудистых растений ГНПП «Буйратау» приходится на мезофитные виды растений (45,5 %) родов *Equisetum*, *Dryopteris*, *Carex*, *Rosa*, *Lathyrus*, *Veronica*. Все они приурочены к увлажненным типам местообитаний, и в большинстве это лесные и лугово-лесные виды северных широт (голарктический, палеарктический, евросибирский ареалы). Соотношение экологических групп указывает на значительное преобладание мезофитов во флоре ГНПП «Буйратау», что подтверждает отнесение данной флоры к флорам бореального типа (Годовой отчет, 2014).

Сводная информация об экологической структуре флоры сосудистых растений Буйратауского ГНПП приведена в табл. Во флоре в порядке убывания располагаются гигрофиты (6,42 %), мезогигрофиты (4,41 %), гигромезофиты (2,2 %). Их суммарное представительство составило 13,05 %. В эти группы отнесены виды, приуроченные к сильно увлажненным местообитаниям. В основном это болотные и лугово-лесные виды, ареал которых охватывает более северные участки парка. 129 видами представлены ксерофиты, на которые приходится 25,9 %. В наименьшем числе представлены суккуленты (всего 2 вида), общее число которых составило 0,4 %.

Таким образом, изучение разнообразия экологической структуры флоры уникального природного комплекса является наиболее актуальным для данного мало исследованного региона и может служить основой для экологического мониторинга степных экосистем.

Таблица

Распределение видов растений по экологическим группам на территории ГНПП «Буйратау»

Систематические группы	Экологические группы растений						
	Мезоиты, шт.	Гигромезофиты	Ксеромезофиты	Мезогигрофиты	Гигрофиты	Ксерофиты	Суккуленты
Хвощевидные	4						
Папоротниковидные	2			2	1		
Голосеменные	1		1	1			
Покрытосеменные	220	11	74	19	31	129	2
Всего:	227	11	75	22	32	129	2
%	45,5	2,2	15,06	4,41	6,42	25,9	0,4

ЛИТЕРАТУРА

Абдулина С. А. Список сосудистых растений Казахстана. / Под редакцией Р.В. Камелина. – Алматы, 1998. – 187 с.

Гельдыев Б. В., Огарь Н. П. Разработка естественно научного и технико-экономического обоснования создания Государственного национального природного парка «Буйратау». – Алма-Аты: ЦДЗ и ГИС «ТЭРРА». – 2009. – 164 с.

Годовой отчет о деятельности ГНПП «Буйратау». – Алматы, 2014. – 132 с.

Ишмуратова М. Ю., Исмаилова Ф. М. Отчет «Флора сосудистых растений Буйратауского ГНПП». Молодежный, 2014. – 39 с.

Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. – Л.: Наука, 1973. – 278 с.

Красная книга Казахской ССР. – Наука. – Алматы, 1981. – 312 с.

Куприянов А. Н., Хрусталева И. А., Габдуллин Е. М., Исмаилова Ф. М. Конспект флоры Государственного национального парка «Буйратау» (горы Ерментау, Центральный Казахстан). – Молодежный, 2014. – 30 с.

Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Т.4. – ФАН., Ташкент, 1974. – 416 с.

Флора Казахстана. Т. 1. // Под ред. Байтенова М. С. – Алматы: «Гылым», 1999. – 400 с.

УДК 582.262.2(571.151)

К флоре десмидиевых водорослей (*Streptophyta, Desmidiaceae*) водных объектов Горного Алтая

To the flora of desmids (*Streptophyta, Desmidiaceae*) of the water bodies of Altai Mountains

Анисимова О. В.

Anissimova O. V.

Звенигородская биологическая станция им. С. Н. Скадовского, биологический факультет, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Россия. E-mail: flora_oa@mail.ru

Zvenigorod biological station, Biological faculty, M. V. Lomonosov Moscow State University, Russia

Реферат. Проведено исследование альгологических проб из 30 водных объектов, расположенных в Горном Алтае (Республика Алтай), собранных в летние сезоны в период с 1992 по 1998 гг. В результате с учетом данных литературы для водоемов Горного Алтая известно 250 видов и разновидностей водорослей из порядка Desmidiaceae, относящихся к 5 семействам и 17 родам. Приведен список вновь обнаруженных таксонов с указанием мест находок.

Summary. Algae samples were collected during summer seasons from 1992 to 1998 in 30 natural aquatic ecosystems in Altai reserve (Altai Republic). 250 species and subspecies from five families and 17 genera from Desmidiaceae have been found. 184 species among them were new for this region. The check list of algae, new for Altai Mountains has been revealed.

Обзоров, касающихся изучения водорослей Горного Алтая, немало, в связи с этим мы не будем перечислять все исследования, которых с каждым годом становится все больше, остановимся только на тех, в которых упоминаются десмидиевые водоросли. Началом исследования конъюгат Горного Алтая можно считать одни из первых альгологических сборов, проведенных в 1897 г. в долине р. Арасана (в районе г. Белухи). В результате обработки этих проб Б. В. Скворцов (1918) опубликовал список из 62 видов водорослей (исключая диатомеи), в том числе 32 таксона десмидиевых водорослей. В 1998 г. по собственным сборам из Телецкого оз. и некоторых озер его водосбора опубликованы аннотированные списки конъюгат, которые, однако, были очень фрагментарны (Анисимова, Белякова, 1997; Анисимова, 1998). Других специальных исследований десмидиевых водорослей Горного Алтая до настоящего времени не проведено.

Материалом для данного сообщения послужили результаты обработки 94 проб планктона и обрастаний, отобранных автором в 30 водных объектах (реках, озерах и болотах) из северо-восточной части Горного Алтая в период с 1992 по 1998 гг. Образцы фиксировали формалином на месте сбора. Идентификацию видов проводили с использованием светового (СМ - Leica DM1000) и сканирующего электронного (СЭМ - Jeol JSM-6308LA) микроскопов. Для СЭМ материал готовили по методике, описанной нами ранее (Анисимова, 2014). Для анализа таксономической структуры использована система, принятая в международной базе данных AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2018).

Сокращения, принятые при указании мест находок видов: Телецкое оз.: плес Кирсай (**Ки**), Кыгинский зал. (**Кы**), Камгинский зал. (**Ка**), побережье п. Артыбаш (**Ар**), устье р. М.Чили (**Мч**), у мыса Аранак (**Ма**), побережье п. Беле (**Бе**); в окр. пос. Яйлю - Яковлевское болото (**Як**), родниковое болото 6 км от пос. Яйлю (**Яй**); ручьи в ур. Кобухта (**Кб**), р. Ок-Порог (**Оп**); басс. р. Камга – р. Шалтан, устье (**Ша**); р. Мал. Мионок, устье (**ММ**); басс. р. Чулышман – заводь у к. Катуйрык (**Кт**), старица у кордона Атушта (**Ау**), оз Юлу (**Юл**); басс. р. Кыга - заболоченный родник в урочище Аю-коль (**Аю**), заболоченная часть горного озера у подножья г. Верховья Баяса (**Ба**); басс. р. Колдор - оз. Бландуколь (**Бл**); басс.

р. Чири - оз. Чиринское (**Чи**); басс. р. Баскон - оз. Теплое (**Те**); р. Чит - заболоченный исток (**Чт**); оз. Верх. Басконское (**ВБ**), оз. Ниж. Басконское (**НБ**), оз. Большое (**Бо**), заболоченная долина р. Пр. Баскон (**ПБ**); басс. р. Токпак - заболоченная долина правого притока (**То**); басс. р. Богояш - оз. Находок (**На**), оз. Длинное (**Дл**), оз. Кубышка (**Ку**); безымянное озеро в верховьях прав. прит. р. Кайра (**Кр**); басс. р. Верх. Сурьезы - безымянное озеро (**Су**), оз. Арксоек (**Ар**), басс. р. Бийка - оз. Кожимир (**Ко**), оз. Ложный Кожимир (**ЛК**); озеро-исток прав. притока р. Табাজок (**Та**).

В результате с учетом данных литературы для водоемов Горного Алтая известно 250 видов и разновидностей водорослей из порядка Desmidiaceae, относящиеся к 5 семействам и 17 родам. Подавляющее большинство видов – это представители Desmidiaceae (207 таксонов). Наибольшее видовое разнообразие отмечено в родах *Cosmarium* (80), *Staurastrum* (49), *Closterium* (36) и *Euastrum* (28 видов). Выявлены 184 вида и разновидности, новые для региона, для которых мы приводим места находок в Горном Алтае.

Из общего числа видов к широко распространенным по территории следует отнести всего 8 таксонов, которые были встречены более чем в 10 водных объектах. Так, *Cosmarium subprotumidum* был обнаружен в 11 озерах, 3 реках и в 7 участках Телецкого озера, *Staurastrum punctulatum* (7–5–6), *Cosmarium impressulum* (7–3–5), *Euastrum bidentatum* (10–2–1), *Cosmarium formosulum* (5–4–2), *Cosmarium punctulatum* (4–3–4), *Cosmarium botrytis* (8–1–2), *Cosmarium quadratum* был обнаружен только в 7 озерах и 3 реках. Из такого распределения видно, что у некоторых таксонов имеется приуроченность к типу водоема: все представители относятся к семейству Desmidiaceae и предпочитают водные объекты с замедленным водообменом (озера, болота, старицы).

Особое богатство флоры десмидиевых водорослей отмечено в четырех озерах: оз. Теплое – 63 таксона, оз. Телецкое – 54, безымянное озеро в верховьях р. Сурьеза – 53 и Чиринском оз. – 43 вида и разновидности. Интересно отметить, что в самом крупном из озер (Телецком) наблюдается крайне неравномерное распределение десмидиевых по акватории. В центральной (меридианальной) части озера и численность, и разнообразие видов низкое, в то время как в мелководном, хорошо прогреваемом Камгинском заливе обнаружена основная масса видов. Большая часть других водных объектов не отличается высоким разнообразием десмидиевых, зачастую число видов едва достигает 20. Впрочем, вне зависимости от числа видов, структура флор десмидиевых каждого водного объекта сохраняется: *Cosmarium* > *Staurastrum* > *Closterium* > *Euastrum*. Такое распределение ведущих родов характерно для флор Западно-Сибирской флористической провинции (Анисимова, Терлова, 2015).

Closteriaceae

Closterium acerosum (Schrank) Ehrenb. ex Ralfs: **Чи, Та**; *C. angustatum* Kütz. ex Ralfs: **Чи**; *C. bailyanum* (Bréb.) Bréb.: **Те, Ша**; *C. closterioides* var. *intermedium* (J.Roy et Bisset) Ruzicka: **Чи**; *C. costatum* Corda ex Ralfs: **Ба, Чи**; *C. dianaeh* Ehrenb. ex Ralfs: **Те, Та**; *C. dianaeh* var. *minus* Hieron.: **Та**; *C. dianaeh* var. *pseudodianaeh* (J.Roy) Willi Krieg.: **Бл, Су**; *C. didymotocum* Ralfs: **ВБ, Чт**; *C. directum* W.Archer: **Су**; *C. gracile* Bréb. ex Ralfs: **Су, Те, Та**; *C. incurvum* Bréb.: **Яб**; *C. jenneri* Ralfs: **Те**; *C. kuetzingii* Bréb.: **Су, Ку**; *C. lineatum* Ehrenb. ex Ralfs: **Чи**; *C. moniliferum* (Bory) Ehrenb. ex Ralfs: **Та, Оп**; *C. pusillum* Hantzsch in Rabenh.: **Яй**; *C. ralfsii* var. *hybridum* Rabenh.: **Ку**; *C. regulare* Bréb.: **Аю**; *C. striolatum* Ehrenb. ex Ralfs: **Те, Ша, Яй**; *C. ulna* var. *striolato-punctulatum* Elenk.: **Ка**.

Desmidiaceae

Actinotaenium cucurbita (Bréb.) Teiling: **ВБ, НБ, Те, ПБ, Ша, Яй**; *A. cucurbitinum* (Bisset) Teiling: **ВБ, Та**; *A. globosum* (Buln.) Krieg. et Gerloff: **Те, Чи, То, Ба**; *A. pinicola* Rosa: **ВБ**; *A. rufescens* (Cleve) Teiling: **Чи**; *A. silvae-nigraeh* (Rabanus) Kouwets et Coesel: **Чи**; *Bambusina borreri* (Ralfs) Cleve: **Су**; *Cosmarium abbreviatum* Racib.: **Ку**; *C. biretum* Bréb. in Ralfs: **То**; *C. blyttii* Wille: **Те**; *C. boergesenii* Gronbl.: **Те**; *C. botrytis* var. *gemmaferum* (Bréb.) Nordst.: **Ку**; *C. botrytis* var. *tumidum* Wolle: **НБ**; *C. cinctum* Nordstedt: **Та, То**; *C. connatum* Bréb. ex Ralfs: **Яб**; *C. constrictum* Delp.: **Су, Те**; *C. contractum* Kirchn.: **ВБ, Су, Ба**; *C. contractum* var. *ellipsoideum* (Elfvig) West et G.S.West: **Ба**; *C. contractum* var. *minutum* (Delponte) West et G.S.West: **Ба, ММ, Ка, Ку**; *C. cymatonotophorum* West: **Те**; *C. cyclicum* P.Lundell: **ПБ**; *C. debaryi* W.Archer: **Чи**; *C. dentiferum* Corda ex Nordst.: **Су, Ат**; *C. difficile* Lütken.: **Те, Кр, Су, ЛК**; *C. eichleria*

num (Grönblad) Messik.: **Бл**; *C. formosulum* Hoff. in Nordst.: **ВБ, Кр, На, Чи, ММ, То, Кт, Ка, Кы, Яб**; *C. granatum* Bréb. ex Ralfs: **Бл, Су, Кр, ММ, Ка**; *C. hammeri* Reinsch: **Кб**; *C. holmiense* var. *integrum* P.Lundell: **Та**; *C. hornavanense* Gutw.: **Чи, Кр**; *C. humile* (F.Gay) Nordst. in De Toni: **Су, Кр, Ку, Яб**; *C. inconspicuum* West et G.S.West: **Ба**; *C. margaritatum* (P.Lundell) J.Roy et Bisset: **Чи, Та, Ка**; *C. margaritifera* Menegh. ex Ralfs: **Чи**; *C. nasutum* Nordst.: **Те, Пб, Чт, Кы, Лк**; *C. notabile* Bréb.: **Пб**; *C. nymannianum* Grunow in Rabenh.: **Та, Пб, Лк, Ко**; *C. obliquum* Nordst.: **ВБ**; *C. obsoletum* (Hantzsch) Reinsch: **Су**; *C. ornatum* Ralfs: **Су**; **Лк**; *C. pachydermum* P.Lundell: **Яб**; *C. paragratanoides* Skuja: **Те**; *C. phaseolus* Bréb. ex Ralfs: **Кр, Кт, Ка, Яб**; *C. pokornyianum* (Grunow) West et G.S.West: **Та, Кр**; *C. polygonum* (Nägeli) W.Archer in A.Pritch.: **Чи**; *C. portianum* W.Archer: **Ат, Ау, Ку, Яб, Су, Яй, Як**; *C. protractum* (Nägeli) de Bary: **Ка**; *C. pseudamoenum* Wille: **Те**; *C. pseudoholmii* Borge: **Та, То, Кы**; *C. pseudopyramidatum* P.Lundell: **Те, Ба, Та, Лк**; *C. punctulatum* Bréb.: **ВБ, Те, Юл, ММ, Чт, Кт, Яй, Ка, Ки, Кы, Бе, Яб**; *C. punctulatum* var. *subpunctulatum* (Nordst.) Børgesen: **Чи, Та**; *C. pyramidatum* Bréb. in Ralfs: **Су**; *C. regnellii* Wille var. *regnellii*: **Бл, Яб, Яй**; *C. regnellii* var. *pseudoregnellii* (Messik.) Willi Krieg. et Gerloff: **ВБ, Те, Як, Лк**; *C. reniforme* var. *apertum* West et G.S.West: **Те**; *C. saxicola* Kaiser: **Та**; *C. simplicius* (West & G.S.West) Grönblad: **Ба, Чи, Кы**; *C. speciosum* P.Lundell: **Та**; *C. sphagnicola* West et G.S.West: **Ба**; *C. subquadratum* Nordst. in Wittr.: et Nordst. , **Те**; *C. subreinschii* Schmidle: **НБ, Ба**; *C. subspeciosum* Nordst.: **Та, ММ, Ка**; *C. subtumidum* Nordst. in Wittr. et Nordst.: **ВБ, Те, Чи, Мч, Кр, Як**; *C. subundulatum* Wille: **Су, Та**; *C. tinctum* var. *intermedium* Nordst.: **ВБ, Те, Яб, Ко**; *C. tumidum* P.Lundell: **Те**; *C. turpinii* Bréb.: **Ка**; *C. vogesiacum* Lemmerm.: **Лк**; *C. wittrockii* P.Lundell: **Та**; *Desmidium aptogonum* Bréb. ex Kütz: **Бл**; *Docidium baculum* Bréb. in Ralfs: **Лк**; *Euastrum aboense* Elfving: **Су, Лк, Кы**; *E. ansatum* (Ehrenb.) Ralfs: **Аю, ВБ, Су, Ко, Лк, НБ, Ба, Чи**; *E. binale* var. *gutwinskii* (Schmidle) Homfeld: **Су, Кр, Те, Чи**; *E. coeselii* Kouwets: **Су, Те, Ба, Яй, Яб**; *E. crassum* var. *septentrionale* Woronihin: **ВБ, Ко, Лк, Те**; *E. denticulatum* F.Gay , **ВБ, Су, Ко, Лк, Те, Чи, Яй**; *E. divaricatum* P.Lundell: **Ба**; *E. dubium* Nägeli: **Су, Чт, Яй, Ка, Яб**; *E. gayanum* De Toni: **Ар, ВБ, Су, Кр, Ку, Те, Ба, Кы**; *E. gemmatum* (Bréb.) Bréb. ex Ralfs: **Кр**; *E. humerosum* Ralfs var. *humerosum*: **ВБ, Ко, Лк, Те, Чи**; *E. humerosum* var. *affine* (Ralfs) G.C.Wall.: **ВБ, Ко, Лк, Те, Ба, Чи**; *E. insigne* Hassall ex Ralfs: **ВБ, Те**; *E. montanum* West et G.S.West: **ВБ, Те**; *E. pectinatum* Bréb. ex Bréb. in Ralfs: **Су, Ко, На**; *E. pinnatum* Ralfs: **Лк**; *E. pseudotuddalense* Messikommer: **Лк, Те, Ба**; *E. pulchellum* Bréb.: **Су**; *Gonatozygon aculeatum* Hastings: **Су**; *G. kinahanii* (W. Archer) Rabenh.: **Су**; *G. monotaenium* de Bary: **Ар, Ку, Ка, Кы**; *Hyalotheca mucosa* (Mertens in Dillwyn) Ehrenb. ex Ralfs: **ВБ, Ка**; *Micrasterias denticulata* Bréb. ex Ralfs: **Чи, Чт**; *M. papillifera* Bréb. in Ralfs: **ВБ**; *M. thomasi* var. *notata* (Nordst.) Grönblad: **Чи**; *Pleurotaenium nodulosum* (Brébisson ex Ralfs) Rabenhorst: **Бл**; *P. trabecula* (Ehrenb.) Nägeli: **ММ, Яб**; *Spondylosium pulchellum* W.Archer: **Яб**; *Staurastrum acutum* Bréb.: **То, Лк**; *S. alternans* (Bréb.) Ralfs: **Яб**; *S. arachne* Ralfs ex Ralfs: **Су, Лк**; *S. arctiscon* (Ehrenb.) P.Lundell: **Бл, ВБ, Дл**; *S. arcuatum* Nordst.: **Яб**; *S. avicula* Bréb. ex Ralfs: **Ка**; *S. bieneanum* Rabenh.: **Чи**; *S. brachiatum* Ralfs: **Ба**; *S. brebissonii* W.Archer in A.Pritch.: **Аю, Бо, ВБ, Чи, То, Ка, Кы**; *S. cyrtocerum* Bréb. ex Ralfs: **То**; *S. dilatatum* Ehrenb. ex Ralfs: **Су, То**; *S. dispar* Bréb.: **То**; *S. forficulatum* var. *verrucosum* Grönblad: **Ба**; *S. furcatum* (Ehrenb.) Bréb.: **Яб**; *S. furcigerum* Bréb. in Menegh.: **ВБ, Су, Ка**; *S. gladiusum* W.B.Turner: **Лк**; *S. gracile* Ralfs ex Ralfs: **Ма, Лк**; *S. hirsutum* Ehrenb. ex Bréb ex Ralfs: **ВБ**; *S. inflexum* Bréb.: **Ка**; *S. insigne* P.Lundell: **Чи**; *S. johnsonii* West et G.S.West: **Су**; *S. kouwetsii* Coesel: **Ко**; *S. lapponicum* (Schm.) Grönblad: **Те, Та**; *S. manfeldtii* Delponte: **ВБ**; *S. margaritaceum* Menegh. ex Ralfs var. *margaritaceum*: **ВБ, Те, Ба, Чи, Яй, Яб**; *S. margaritaceum* var. *robustum* West et G.S.West: **Яб**; *S. muticum* Bréb. ex Ralfs: **Те, Ба, То, Яб**; *S. oxyacanthum* W.Archer: **Яб**; *S. pachyrhynchum* Nordstedt: **То**; *S. polymorphum* Bréb. ex Ralfs: **Ма**; *S. pseudotetracerum* (Nordst.) West et G.S.West: **Су**; *S. ralfsii* var. *depressum* (J.Roy et Bisset) Coesel et Meesters: **Ба**; *S. retusum* W.B.Turner: **Лк**; *S. scabrum* Bréb. ex Ralfs: **Ба**; *S. simonyi* Heimerl: **Те, Ба**; *S. striatum* (West et G.S.West) Ruzicka: **То, Ко**; *S. teliferum* var. *gladiusum* (W.B.Turner) Coesel et Meesters: **Су**; *S. tetracerum* Ralfs: **Яб**; *S. tetracerum* var. *irregularare* (West et G.S.West) Brook: **Ба**; *Staurodesmus convergens* (Ehrenb. ex Ralfs) Teiling: **Яб**; *S. dejectus* (Bréb. ex Ralfs) Teiling var. *dejectus*: **Ба, Ка, Кы**; *S. dejectus* var. *apiculatus* (Bréb.) Teiling: **Ба**; *S. extensus* var. *rectus* (B.Eichler et Raciborski) Coesel et Meesters: **Ба**; *S. glaber* (Ehrenb.) Teiling var. *glaber*: **Ба**; *S. glaber* var. *debaryanus* (Nordst.) Teiling: **Те**; *S. grandis* (Bulnh.) Teiling: **Ка**; *S. incus* (Bréb. ex Ralfs) Teiling: **Те**; *S. mamillatus* (Nordst.) Teiling: **Ка**; *S. mucronatus* (Ralfs) Croasdale var. *mucronatus*: **Су, Те, Ка, Кы**; *S. mucronatus* var. *parallelus* (Nordstedt) Teiling: **Су**; *S. mucronatus* var. *subtriangularis* (West et

G.S.West) Croasdale: **Ка**; *S. patens* (Nordst.) Croasdale: **Ба**; *S. phimus* (W.B.Turner) Thomasson: **Аю, Ба**; *S. validus* (West et G.S.West) Thomasson: **Су**; *Teilingia granulata* (J.Roy et Bisset) Bourr.: **Те, Кр, Ку, Яб**; *Tetmemorus granulatus* Bréb. ex Ralfs ex Ralfs: **НБ, Те**; *T. laevis* Kütz. ex Ralfs var. *laevis*: **НБ, Те, Чи, ПБ**; *T. laevis* var. *minutus* (de Bary) Willi Krieg.: **ВБ**; *Xanthidium cristatum* Bréb. ex Ralfs: **Аю**; *X. octocorne* Ehrenb. ex Ralfs: **Те, Ба**.

Рениáceе

Penium polymorphum (Perty) Perty: **ВБ, Те, Яй**; *P. spirostriolatum* J. Barker: **Су, НБ, Те, Чи, Яй, Яб**.

Благодарности. Автор благодарит руководство Алтайского государственного биосферного заповедника за предоставленную возможность проведения работ, а также сотрудников заповедника О. Б. Митрофанова и В. А. Яковлева за сбор образцов. Автор выражает особую признательность Н. И. Золотухину за всестороннюю помощь и поддержку. Исследования выполнены в рамках госзадания МГУ, ч. 2 (р. 01 10).

ЛИТЕРАТУРА

- Анисимова О. В.** Конъюгаты Телецкого озера (Алтайский заповедник) // Альгология, 1998. – Т. 8, № 1. – С. 32–39.
- Анисимова О. В.** Методы подготовки десмидиевых водорослей (Desmidiaceae, Charophyta) для изучения в сканирующий электронный микроскоп // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: сб. мат. док. III Междунар. науч. конф. (24–29 августа 2014 г., Борок). – Ярославль: Филигрань, 2014. – С. 8–10.
- Анисимова О. В., Белякова Г. А.** Альгофлора Телецкого озера и стоячих водоемов его бассейна на территории Алтайского государственного заповедника // Тр. Центрально-черноземного государственного заповедника. – М.: КМК, 1997. – Вып. 15. – С. 191–203.
- Анисимова О. В., Терлова Е. Ф.** Конъюгаты (Conjugatophyceae, Streptophyta) северных регионов России: история изучения и таксономический обзор // Вопросы современной альгологии, 2015. – № 2(9). URL:<http://algology.ru/746>
- Скворцов Б. В.** Материалы по флоры водорослей Азиатской России. VIII. Водоросли из Алтая // Журн. Русск. Бот. Общ., 1918. – Т. 3. – С. 1–22.
- Guiry M. D., Guiry G. M.** AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2018. URL:<http://www.algaebase.org>.

УДК 582.26:574.583–022.251(571.13)

Редкие виды водорослей в планктоне водных объектов Омского Прииртышья

Rare species of algae in plankton of water bodies of Omsk Priirtyshye

Баженова О. П.

Bazhenova O. P.

Омский государственный аграрный университет имени П. А. Столыпина, г. Омск, Россия. E-mail: olga52@bk.ru

Omsk State Agrarian University named after P. A. Stolypin, Omsk, Russia

Реферат. По данным многолетних (1998–2017 гг.) исследований фитопланктона различных водных объектов Омского Прииртышья составлен таксономический список водорослей, включающий 1066 видовых и внутривидовых таксонов (ВВТ) из 8 отделов. Редкие виды водорослей выделяли с применением градаций шкалы «Присутствие» на основе частоты их встречаемости. В число редких видов вошли представители всех отделов, их доля составила 68,8 % от общего количества идентифицированных ВВТ. Наибольшее число редких видов относится к отделу Bacillariophyta, лидирующие позиции также занимают Chlorophyta, Euglenophyta и Cyanobacteria. Максимальное число редких видов водорослей найдено в городских водоемах и реке Иртыш. Полученные сведения будут применяться при составлении предварительного Красного списка водорослей Омского Прииртышья.

Summary. According to the long-term (1998–2017) studies of phytoplankton of various water bodies of Omsk Priirtyshye, a taxonomic list of algae was made, including 1066 specific and intraspecific taxa (SIT) from 8 divisions. Rare species of algae were isolated using the gradations of the “Presence” scale based on their frequency of occurrence. The number of rare species included representatives of all divisions – 68,8 % of the total number of identified SIT. The largest number of rare species belongs to Bacillariophyta, leading positions are also occupied by Chlorophyta, Euglenophyta and Cyanobacteria. The maximum number of rare species of algae found in urban water bodies and the Irtysh river. The obtained information will be used in compiling a preliminary Red List of Algae of Omsk Priirtyshye.

Важнейшим природным потенциалом Омской области являются водные ресурсы. Все водотоки области принадлежат бассейну реки Иртыш, поэтому часто эту территорию называют Омским Прииртышьем. Основная часть стока Иртыша формируется в верхней части бассейна, расположенной в Китае и Казахстане, в пределах Омской области находится участок среднего Иртыша длиной 1132 км. Все реки области равнинные, большей частью извилистые, с малыми уклонами и небольшими скоростями течения воды. В регионе расположено около 16 тысяч малых и больших озер с общей площадью 190,4 тыс. гектаров. Озёр с площадью водного зеркала более 10 тыс. м² – около 16 тысяч. 245 озёр относятся к солёным (Земля..., 2006).

Глубокое и всестороннее изучение водорослей Омского Прииртышья было проведено в середине XX века группой ученых, возглавляемой А. П. Скабичевским. По данным многолетних исследований был составлен систематический список альгофлоры Омского Прииртышья, включающий 1002 таксона рангом ниже рода (Андреев и др., 1963). Эти данные используются как фоновые в исследованиях фитопланктона водных объектов Омского Прииртышья.

В исследованиях фитопланктона крупных регионов большое значение имеет создание как можно более полного таксономического списка видов, отражающего биоразнообразие. Как известно, в создании обилия фитопланктона различных водных объектов главную роль играют доминирующие виды, а биоразнообразие фитопланктона в целом зависит от присутствия так называемых редких видов, встречающихся единично. Часто биоразнообразие оценивают по такому показателю как видовое богатство, то есть абсолютному или относительному числу видовых и внутривидовых таксонов в обследованном объекте или регионе. Оценить видовое богатство фитопланктона, слагаемого представителя-

ми различных отделов водорослей, крайне сложно, этот процесс требует длительных систематических исследований, а по отношению к какому-либо региону – изучения большого числа водных объектов. Кроме того, составление таксономических списков затрудняется постоянно идущей сукцессией водных биоценозов, имеющей тенденцию к ускорению в случае повышенного антропогенного воздействия и изменениями в систематике водорослей, особенно значительными в последнее время.

Несмотря на перечисленные трудности, оценить в целом видовое богатство фитопланктона возможно, для чего необходимо охватить многолетними исследованиями значительное число водных объектов в регионе, использовать для идентификации видов методы электронной микроскопии, современные систематические сводки и интернет-ресурсы. Проводимые нами последние 20 лет исследования фитопланктона позволили создать достаточно полный таксономический список водорослей, найденных в планктоне водных объектов региона. Всего было обследовано более 40 водных объектов, включая Иртыш, его основные притоки, озера различных физико-географических зон и городские водоемы (Баженова, 2005; Барсукова, Баженова, 2012, Баженова и др., 2010; Баженова, Коновалова, 2012; Коржова, 2013; Баженова, Игошкина, 2014; Баженова, Коржова, 2014; Кренц, 2017; Баженова, 2017).

Таксономический список, составленный на основе современных представлений систематики водорослей (Куликовский и др., 2016; Guiry, Guiry, 2018), включает к настоящему времени 1066 видовых и внутривидовых таксонов (ВВТ) из 8 отделов, в том числе: Cyanobacteria – 157, Cryptophyta – 11, Miozoa (класс Dinophyceae) – 20, Ochrophyta – 105 (класс Xanthophyceae – 32, класс Chrysophyceae – 73), Euglenophyta – 144, Bacillariophyta – 270, Chlorophyta – 269, Charophyta – 90 (класс Klebsormidiophyceae – 7, класс Conjugatophyceae – 83).

Для установления частоты встречаемости видов применяли количественное определение градаций шкалы «Присутствие», рекомендуемое Н. В. Кондратьевой и П. М. Царенко (Основы альгосизологии, 2008):

- 1) вид крайне редкий – найден не более чем в 3 % от общего числа обследованных участков;
- 2) вид очень редкий – найден в 3,1–5 % от общего числа обследованных участков;
- 3) вид редкий – найден в 5,1–10 % от общего числа обследованных участков.

Соответствие частоты встречаемости вида градациям 1–3 свидетельствует о необходимости его включения в предварительный Красный список региона. Соответствие 4-й градации (вид относительно редкий, встречается в 10,1–20 % обследованных участков) не исключает целесообразности такого включения в ближайшем будущем. Исходя из наших данных, отнесение вида к 1 категории означает, что он встречен лишь в одном водном объекте, а виды, найденные в 2–3 водных объектах, относятся ко 2 и 3 категориям. Виды первых трех категорий мы рассматриваем под общим названием «редкие».

Согласно приведенным критериям в число редких видов водорослей вошли представители всех отделов, доля редких видов составила 68,8 % от общего количества идентифицированных ВВТ. Наибольшее число редких видов относится к отделу Bacillariophyta, причем более половины диатомей относятся к категории крайне редких видов (табл. 1). Этот факт обусловлен прежде всего тем, что в их таксономической структуре преобладают представители экологической группы случайно планктонных водорослей, которые достаточно редко встречаются в планктоне. Наиболее значительная доля редких видов диатомей (31,5 %) найдена в Иртыше (табл. 2), что связано также с тем, что в последнее время диатомовая флора реки изучалась более тщательно.

Лидирующие позиции по числу редких видов занимают также зеленые, эвгленовые водоросли и цианобактерии, что в целом соответствует значимости этих отделов в сложении таксономической структуры фитопланктона Омского Прииртышья. Обращает на себя внимание резкое отличие доли редких видов в составе различных классов отдела Charophyta: в классе Klebsormidiophyceae вообще не отмечено видов, относящихся к категории крайне редких, а в классе Conjugatophyceae доля видов этой категории составляет более половины. Доля редких видов конъюгат 1–3 категории наиболее высокая среди всех отделов фитопланктона Омского Прииртышья, их наибольшее число найдено в лесных озерах региона.

Chlorophyta по видовому богатству соперничают с диатомеями. В то же время среди представителей этого отдела отмечена самая низкая доля редких видов 1 категории – 21,2 %. Если доля редких видов 1–3 категории в составе большинства отделов фитопланктона очень высокая и колеблется в пре-

Таблица 1

Распределение редких водорослей из планктона водных объектов Омского Прииртышья по отделам

Отдел (класс)	Количество редких ВВТ (% от общего числа ВВТ данного отдела/класса)		
	1 категория	2 и 3 категории	Всего
Cyanobacteria	64 (40,8)	43 (27,4)	107 (68,2)
Cryptophyta	5 (45,4)	3 (27,3)	8 (72,7)
Miozoa (Dinophyceae)	7 (35,0)	8 (40,0)	15 (75,5)
Ochrophyta (Xanthophyceae)	16 (50,0)	11 (34,4)	27 (84,4)
Ochrophyta (Chrysophyceae)	28 (38,4)	27 (37,0)	55 (75,4)
Euglenophyta	64 (44,4)	43 (29,9)	107 (74,3)
Bacillariophyta	142 (52,6)	76 (28,1)	218 (80,7)
Chlorophyta	57 (21,2)	64 (23,8)	121 (45,0)
Charophyta (Klebsormidiophyceae)	–	3 (42,9)	3 (42,9)
Charophyta (Conjugatophyceae)	49 (59,0)	23 (27,7)	72 (86,7)
Всего	432 (40,5)	301 (28,2)	733 (68,8)

Таблица 2

Редкие водоросли 1 категории в планктоне водных объектов Омского Прииртышья

Отдел (класс)	Количество редких ВВТ 1 категории (% от общего числа ВВТ данного отдела/класса)				
	Иртыш	Омь	Другие притоки	Озера	Городские водоемы
Cyanobacteria	6 (3,8)	8 (5,1)	9 (5,7)	9 (5,7)	32 (20,4)
Cryptophyta	–	–	1 (9,1)	–	4 (36,4)
Miozoa (Dinophyceae)	–	–	–	1 (5,0)	6 (30,0)
Ochrophyta (Xanthophyceae)	1 (3,1)	9 (28,1)	1 (3,1)	2 (6,2)	3 (9,4)
Ochrophyta (Chrysophyceae)	5 (6,8)	5 (6,8)	1 (1,4)	3 (4,1)	14 (19,2)
Euglenophyta	10 (6,9)	4 (2,8)	12 (8,3)	4 (2,8)	34 (23,6)
Bacillariophyta	85 (31,5)	9 (3,3)	–	7 (2,6)	41 (15,2)
Chlorophyta	21 (7,8)	3 (1,1)	4 (1,5)	11 (4,1)	18 (6,7)
Charophyta (Conjugatophyceae)	9 (10,8)	4 (4,8)	7 (8,4)	20 (24,1)	9 (10,8)
Всего	137 (12,9)	42 (3,9)	35 (3,3)	57 (5,3)	161 (15,1)

делах 68,2–86,4 %, то среди Chlorophyta она составляет 45,0 %. Большинство видов Chlorophyta широко распространены в различных водных объектах региона и достигают высокого обилия в летне-осенний период. Как известно, видовое богатство и интенсивная вегетация Chlorophyta часто связаны с высоким уровнем эвтрофирования водных объектов, которое весьма характерно для рек и озер Омского Прииртышья.

Таким образом, число редких видов водорослей в планктоне водных объектов Омского Прииртышья, выделенных по указанным критериям, составляет весьма значительную долю от общего видового богатства. Такая ситуация предполагает более строгий отбор критериев их выделения. Учитывая, что соответствие частоты встречаемости вида градациям 1–3 свидетельствует о необходимости его включения в предварительный Красный список обследованного региона, объем этого списка в нашем случае будет неоправданно завышен. Вероятно, критерии выделения редких видов, рекомендованные для высших растений и животных (шкала МСОП и ее модификации), плохо работают в микромире, что заставляет выбирать упрощенный вариант шкалы выделения редких видов водорослей.

С учетом вышесказанного, мы рекомендуем оставить для внесения в предварительный Красный список только те виды водорослей, встречаемость которых соответствует 1 категории: «вид крайне редкий – найден не более чем в 3 % от общего числа обследованных участков». Кроме того, при выделении редких видов необходимо в дальнейшем рассмотреть такие созологические категории как «реликт» и «эндем», которые уже учитываются и по отношению к водорослям. Вопросам эндемизма пресноводных водорослей в настоящее время посвящено множество работ, но эта проблема все еще находится в стадии широко идущего обсуждения без формулировки каких-либо общепринятых концепций.

Если рассматривать встречаемость редких видов водорослей 1 категории (крайне редкие) в различных водных объектах региона, то следует отметить, что наибольшее их количество найдено в городских водоемах. На втором месте по этому критерию стоит трансграничная река Иртыш. В остальных реках и озерах присутствие указанной категории видов существенно ниже (табл. 2). Поскольку охрана редких видов означает, прежде всего, охрану их местообитаний, то с этой точки зрения городские водоемы представляют собой наиболее значимую категорию охраняемых водных объектов. Несомненно, что в сложившемся положении главную роль играет высокий уровень антропогенной нагрузки, характерный для городских водоемов. Значение охраны Иртыша как трансграничной реки, также испытывающей тяжелый антропогенный груз, в этом аспекте становится еще более важным.

В заключение следует отметить, что работа по выделению редких видов из фитопланктона водных объектов Омского Прииртышья находится в самом начале, но, несомненно, крайне нужна для региона, поскольку в Красную книгу Омской области до настоящего времени не внесен ни один вид водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев Г. П., Горячева Г. И., Скабичевский А. П., Чернявская М. А., Чистяков Л. Д.* Водоросли реки Иртыш и его бассейна // Тр. Томского гос. ун-та им. В. В. Куйбышева, 1963. – Т. 152. – С. 69–103.
- Баженова О. П.* Фитопланктон Верхнего и Среднего Иртыша в условиях зарегулированного стока. – Омск: Изд-во ФГБОУ ВПО ОмГАУ, 2005. – 248 с.
- Баженова О. П.* Фитопланктон и экологическое состояние озер лесной зоны Омского Прииртышья // Сиб. эколог. журнал, 2017. – № 3. – С. 276–286.
- Баженова О. П., Барсукова Н. Н., Коновалова О. А.* Экологическое состояние водных объектов Омской области // Эколого-физиологические исследования состояния окружающей среды и здоровья населения Омского Прииртышья / Под ред. А. Г. Патюкова. – Омск: Вариант-Омск, 2010. – С. 77–169.
- Баженова О. П., Игошкина И. Ю.* Фитопланктон и экологическое состояние водоема природного парка «Птичья гавань» (г. Омск). – Омск: Вариант-Омск, 2014. – 160 с.
- Баженова О. П., Коновалова О. А.* Фитопланктон озера Соленого (г. Омск) как перспективный источник биоресурсов // Сиб. эколог. журнал, 2012. – № 3. – С. 375–382.
- Баженова О. П., Коржова Л. В.* Кривофитон озера Калач (Омская область) // Сиб. эколог. журнал, 2014. – № 1. – С. 61–68.
- Барсукова Н., Баженова О.* Фитопланктон и экологическое состояние притоков среднего Иртыша. – LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co.KG, 2012. – 151 с.
- Земля, на которой мы живем. Природа и природопользование Омского Прииртышья. – Омск: Манифест, 2006. – 575 с.
- Коржова Л. В.* Оценка экологического состояния озера Калач (г. Калачинск, Омская область) по показателям развития фитопланктона. – Дис. ...канд. биол. наук. – Новосибирск, 2013. – 135 с.
- Крениц О. О.* Фитопланктон и экологическое состояние разнотипных озер лесостепной зоны Омского Прииртышья. – Дис. ...канд. биол. наук. – Тюмень, 2017. – 148 с.
- Куликовский М. С., Глуценко А. М., Генкал С. И., Кузнецова И. В.* Определитель диатомовых водорослей России. – Ярославль: Филигрань, 2016. – 804 с.
- Основы альгосозологии / Отв. ред. Н. В. Кондратьева, П. М. Царенко. – Киев, 2008. – 480 с.
- Guiry M. D., Guiry G. M.* *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, Galway: Nat. Univ. of Ireland, 2018. URL: <http://www.algaebase.org>.

УДК 581.55(470.6)

Дымянковые (Fumariaceae DC.) флоры российской части Кавказа: эколого-хорологические особенности

Fumariaceae's representatives of flora on the Russian Caucasus: ecological and chorological features

Белоус В. Н., Мироненко Е. А.

Belous V. N., Mironenko E. A.

Северо-Кавказский федеральный университет, институт живых систем, г. Ставрополь, Россия.
E-mail: viktor_belous@bk.ru

North-Caucasus Federal University, Institute of Life Sciences, Stavropol, Russia

Реферат. Приводятся данные о некоторых чертах флоры дымянковых Российского Кавказа. Представлены эколого-географические аспекты изученных видов. Указаны экологические предпочтения и распространение 19 видов, из них 4 охраняемых – *Corydalis angustifolia*, *C. tarkiensis*, *C. emanueli*, *C. conorhiza*, 5 эндемичных – *Fumaria daghestanica*, *Corydalis dautica*, *C. emanueli*, *C. portenieri*, *C. tarkiensis*) и 3 субэндемичных – *C. pallidiflora*, *C. heteropetala* и *C. vittae* (пограничные регионы Грузии и Абхазии).

Summary. Data on some features of Fumariaceae's flora of the Russian Caucasus are provided. Ecological and geographical aspects of studied taxons are presented. It is reported about the ecological preferences 19 plants, 4 of them protected – *Corydalis angustifolia*, *C. tarkiensis*, *C. emanueli*, *C. conorhiza*, 5 endemics – *Fumaria daghestanica*, *Corydalis dautica*, *C. emanueli*, *C. portenieri*, *C. tarkiensis*) and 3 subendemics – *C. pallidiflora*, *C. heteropetala* и *C. vittae* (regions of Georgia and Abkhazia adjacent).

Состояние вопроса

Следуя анализу географического распространения представителей семейства Fumariaceae DC., следует предположить бореальное происхождение данного таксона. Кавказ – один из центров видового разнообразия дымянковых; особенно это утверждение относится к роду *Corydalis* DC. В соответствии с современной трактовкой объёма Fumariaceae (Михайлова, 2012) группа представителей данного семейства во флоре Кавказа насчитывает 28 видов, причём на территории российской части Кавказского региона обитает 19 таксонов этого семейства (Галушко, 1978; Зернов, 2006; Зернов и др., 2015; Ибалды, 2005; Комжа, 2000; Михайлова, 1991, 2010, 2011; Михеев, 2009; Муртазалиев, 2009; Попов, 1937; Раджи, Муртазалиев, 2008; Семагина, 1999; Шевченко, Белоус, 2014; Шхагапсоев, Киржинов, 2005).

Актуальность нашего исследования обусловлена необходимостью изучения хорологических особенностей и эколого-ландшафтных характеристик дымянковых с целью решения отдельных вопросов флорогенеза и фитогеографии в условиях трансформации природных комплексов Северного Кавказа и Северо-Западного Закавказья.

Методико-теоретическая база

Материалом для данного сообщения послужили наши рекогносцировочные исследования, основанные на полевых изысканиях, изучении гербарного материала и современных литературных источников (Галушко, 1978; Воробьева, Онопченко, 2001; Зернов, 2006; Зернов и др., 2015; Дакиева, 2007; Комжа, 2000; Литвинская, Муртазалиев, 2009; Любезнова, 2013; Михайлова, 1991, 2010, 2011; Михеев, 2009; Муртазалиев, 2009; Шевченко, Белоус, 2014).

Названия видов дымянковых, а также их распространение по районам флоры Кавказа приведены в соответствии со сводкой М. А. Михайловой (2012). При указании ландшафтных особенностей нашей территории использована карта ландшафтов Северного Кавказа (Атаев, Халидова, 2011).

Результаты исследования и их обсуждение

В таблице 1 приводятся данные распространения дымяноквых растений по крупным физико-географическим областям Российского Кавказа.

Таблица 1

Распространение представителей семейства Fumariaceae в пределах Российского Кавказа

Западное Предкавказье	Восточное Предкавказье	Западный Кавказ	Центральный Кавказ	Восточный Кавказ	Северо-Западное Закавказье
–	–	<i>Corydalis alpestris</i>	<i>C. alpestris</i>	<i>C. alpestris</i>	<i>C. alpestris</i>
<i>C. angustifolia</i>	–	<i>C. angustifolia</i>	<i>C. angustifolia</i>	<i>C. angustifolia</i>	–
<i>C. caucasica</i>	<i>C. caucasica</i>	<i>C. caucasica</i>	<i>C. caucasica</i>	<i>C. caucasica</i>	<i>C. caucasica</i>
–	–	<i>C. conorhiza</i>	<i>C. conorhiza</i>	<i>C. conorhiza</i>	<i>C. conorhiza</i>
–	–	<i>C. dautica</i>	–	–	–
–	–	<i>C. emanueli</i>	<i>C. emanueli</i>	<i>C. emanueli</i>	–
–	–	–	–	<i>C. heteropetala</i>	–
<i>C. marschalliana</i>	<i>C. marschalliana</i>	<i>C. marschalliana</i>	<i>C. marschalliana</i>	<i>C. marschalliana</i>	<i>C. marschalliana</i>
–	–	–	–	<i>C. pallidiflora</i>	–
–	–	–	–	–	<i>C. paczoskii</i>
–	–	–	<i>C. portenieri</i>	–	–
–	–	–	–	<i>C. tarkiensis</i>	–
–	–	<i>C. teberdensis</i>	<i>C. teberdensis</i>	–	–
–	–	<i>C. vittae</i>	–	–	–
ВСЕГО: 3	2	9	8	9	5
–	–	–	–	<i>Fumaria daghestanica</i>	–
–	–	–	–	<i>F. densiflora</i>	–
–	–	–	<i>F. officinalis</i>	<i>F. officinalis</i>	<i>F. officinalis</i>
<i>F. schleicheri</i>	<i>F. schleicheri</i>	<i>F. schleicheri</i>	<i>F. schleicheri</i>	<i>F. schleicheri</i>	<i>F. schleicheri</i>
<i>F. vaillantii</i>	–	<i>F. vaillantii</i>	<i>F. vaillantii</i>	<i>F. vaillantii</i>	<i>F. vaillantii</i>
ВСЕГО: 2	1	2	3	5	3

На территории российской части Кавказа встречаются как общекавказские, так и региональные эндемичные таксоны: *Corydalis tarkiensis* Prokh., *C. vittae* Kolak. (эукавказский эндемик западной части Большого Кавказа), *C. teberdensis* A. Khokhr. (эукавказский эндемик, общий с Западным, Центральным и Восточным Закавказьем), *C. paczoskii* N. Busch (преимущественно крымско-новороссийский эндемик), *C. dautica* Mikhailova, *C. heteropetala* Otsch. (эукавказский эндемик центральной части Большого Кавказа), *C. pallidiflora* (Rupr.) N. Busch (эукавказский эндемичный вид, общий с Центральным и Восточным Закавказьем), *C. portenieri* Mikhailova.

Наибольшее разнообразие Fumariaceae приходится на Восточный Кавказ и, прежде всего, Дагестан – 14 видов (*Corydalis* – 9, *Fumaria* – 5 видов). Эта особенность обусловлена физико- и палеогеографическими условиями региона и спецификой развития и структуры ландшафтов. Здешняя флора дымяноквых характеризуется реликтовыми и узколокальными эндемичными видами – *Corydalis tarkiensis* (эндемик предгорных ландшафтов Прикаспийского Дагестана) и *Fumaria daghestanica* Mikhailova (эндемик предгорных ландшафтов Южного Дагестана). Здесь же, в пределах высокогорных ландшафтов Хевсуретии, произрастает *C. heteropetala*. Также в альпийском поясе Восточного Кавказа (на границе с Грузией) обитает *C. pallidiflora*.

Второе место по количеству таксонов (11) изученного семейства делят Центральный и Западный Кавказ. На этой территории встречаются эндемичные *C. teberdensis*, *C. emanueli* С. А. Мей., *C. vittae*. Только в западной части Северного Кавказа встречаются узколокальные эндемичные *C. dautica* и *C. portenieri*.

Всегда оригинальная и самобытная флора Северо-Западного Закавказья (Северо-Западное Причерноморье) является таковой и в отношении рода хохлатка. Только здесь в России, среди можжевельного редколесья, встречается *C. paczoskii*.

В пределах горных регионов всего Северного Кавказа к различным высотным поясам тяготеют такие виды рода *Corydalis*, как *C. alpestris* C. A. Mey., *C. conorhiza* Ledeb. и *C. emanueli*.

Наиболее постоянным и обильным элементом равнинных лесных ландшафтов степной и лесостепной зоны Предкавказья и низко- и среднегорных ландшафтов Кавказа являются *C. marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers. и *C. caucasica* DC.. К видам с широкой экологической валентностью следует отнести *Fumaria officinalis* L., *F. vaillantii* Loisel. и *F. schleicheri* Soy.-Will..

Исходя из местообитаний видов и географических характеристик их местонахождений (интервал высот над уровнем моря, высотно-зональная встречаемость, фитогеенная структура и природные ресурсы территориального комплекса), а также ценотических предпочтений оценена эколого-ландшафтная приуроченность представителей Fumariaceae флоры Российского Кавказа (табл. 2).

Таблица 2

Эколого-географическая приуроченность представителей Fumariaceae флоры Российского Кавказа

№№ п/п	Вид растения	Поясно-зональная приуроченность	Типы ландшафтов / эколого-ценотическая группа
1	<i>Corydalis alpestris</i>	Альпийский и субнивальный пояс	Горные умеренные гумидные, горные холодноумеренные, высокогорные луговые / скально-осыпная, луговая
2	<i>C. angustifolia</i>	От нижнегорного до верхнегорного лесного пояса	Горные умеренные гумидные / лесная
3	<i>C. caucasica</i>	Равнинная степная и лесостепная зоны; от нижнегорного до среднегорного лесного пояса	Равнинные и холмистые теплоумеренные и умеренные семигумидные, горные умеренные и теплоумеренные гумидные, равнинные и предгорно-холмистые субтропические гумидные / лесная, опушечно-кустарниковая
4	<i>C. conorhiza</i>	Альпийский и субнивальный (реже – субальпийский) пояс	Горные холодноумеренные, высокогорные луговые / скально-осыпная, луговая
5	<i>C. dautica</i>	Субальпийский пояс	Высокогорные луговые / луговая
6	<i>C. emanueli</i>	Субнивальный и альпийский пояс, реже – субальпийский и верхнегорный лесной пояс	Высокогорные луговые, горные холодноумеренные / скально-осыпная, луговая
7	<i>C. heteropetala</i>	Альпийский пояс	Высокогорные луговые / луговая, скально-осыпная
8	<i>C. marschalliana</i>	Равнинная степная и лесостепная зоны; от нижнегорного до среднегорного лесного пояса	Равнинные и холмистые теплоумеренные и умеренные семигумидные, горные умеренные и теплоумеренные гумидные и семигумидные, горные субсредиземноморские семигумидные, равнинные и предгорно-холмистые субтропические гумидные / лесная, опушечно-кустарниковая
9	<i>C. paczoskii</i>	Нижнегорный лесной пояс	Предгорные и горные субсредиземноморские семигумидные / лесная, опушечно-кустарниковая
10	<i>C. pallidiflora</i>	Альпийский и субальпийский пояс	высокогорные луговые / луговая
11	<i>C. portenieri</i>	Альпийский пояс	Высокогорные луговые / луговая
12	<i>C. tarkiensis</i>	Нижнегорный лесной пояс	Предгорно-холмистый теплоумеренные и умеренные семигумидные / лесная, опушечно-кустарниковая

Таблица 2 (окончание)

№№ п/п	Вид растения	Поясно-зональная приуроченность	Типы ландшафтов / эколого-ценотическая группа
13	<i>C. teberdensis</i>	Верхнелесной и субальпийский пояс	Горные холодноумеренные, высокогорные луговые / лесная, луговая
14	<i>C. vittae</i>	Субальпийский пояс	Высокогорные луговые / луговая
15	<i>Fumaria daghestanica</i>	Нижнегорный лесной пояс	Равнинные и холмистые теплоумеренные и умеренные семигумидные и семиаридные / сеgetально-рудеральная
16	<i>F. densiflora</i>	Приморская равнина, нижнегорный пояс	Равнинные умеренные аридные / сеgetально-рудеральная
17	<i>F. officinalis</i>	Равнинная степная и лесостепная зоны; нижний горный пояс	Равнинные и холмистые теплоумеренные и умеренные семиаридные и субсредиземноморские семигумидные / сеgetально-рудеральная
18	<i>F. schleicheri</i>	Равнинная степная и лесостепная зоны; нижний горный пояс	Равнинные и холмистые теплоумеренные и умеренные семиаридные и семигумидные / сеgetально-рудеральная
19	<i>F. vaillantii</i>	Равнинная степная и лесостепная зоны; от нижнего до среднего горного пояса	Равнинные и холмистые теплоумеренные и умеренные семиаридные и семигумидные / сеgetально-рудеральная

ЛИТЕРАТУРА

- Атаев З. В., Халидова Н. А.** Географические особенности и сезонная динамика горно-лесных ландшафтов северного макросклона Большого Кавказа // Молодой учёный, 2011. – Т. 1, № 10. – С. 111–114.
- Воробьёва Ф. М., Онинченко В. Г.** Сосудистые растения Тебердинского заповедника (Аннотированный список видов). – М., 2001. – С. 40–41.
- Галушко А. И.** Fumariaceae DC. – Дымянковые // Флора Северного Кавказа. Определитель. – Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 1978. – С. 297–299.
- Дакиева М. К.** Хохлатка коническородневая – *Corydalis conorrhiza* Ledeb. // Красная книга Республики Ингушетия. Растения и животные. – Магас: Изд-во «Сердало», 2007. – С. 63.
- Зернов А. С.** Семейство Fumariaceae – Дымянковые // Флора Северо-Западного Кавказа. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – С. 281–283.
- Зернов А. С., Алексеев Ю. Е., Онинченко В. Г.** Семейство Fumariaceae – Дымянковые // Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2015. – С. 202–203.
- Ибалды О. В.** *Corydalis* DC. – Хохлатка // Конспект геофитов Кавказа. – Баку: Турал, 2005. – С. 26–27.
- Комжа А. Л.** Сосудистые растения. Семейство Fumariaceae – Дымянковые // Природные ресурсы Республики Северная Осетия-Алания. Растительный мир. – Владикавказ: Проект-Пресс, 2000. – С. 139–140.
- Литвинская С. А., Муртазалиев Р. А.** Fumariaceae – Дымянковые // Кавказский элемент во флоре Российского Кавказа: география, соэология, экология. – Краснодар: Изд-во КубГУ, 2009. – С. 184–186.
- Любезнова Н. В.** *Corydalis vittae* Kolak. (2013) // URL: <https://www.plantarium.ru/> (дата обращения: 15.03.2018).
- Михайлова М. А.** Новый вид рода *Fumaria* (Fumariaceae) из Дагестана // Новости сист. высш. раст. 1991. – Т. 28. – С. 77–78.
- Михайлова М. А.** Род *Corydalis* (Fumariaceae) на Кавказе // Изучение флоры Кавказа: Тез. докл. междунар. науч. конф. – Пятигорск: РИА-КМВ, 2010. – С. 76–77.
- Михайлова М. А.** К систематике рода *Corydalis* DC. (Fumariaceae) на Кавказе // Новости сист. высш. раст. 2011 (2012). – Т. 43. – С. 61–65.
- Михайлова М. А.** Fumariaceae Marquis // Конспект флоры Кавказа: В 3 томах. – Т. 3, ч. 2. – СПб.; М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. – С. 120–126.
- Михеев А. Д.** Конспект флоры сосудистых растений района Кавказских Минеральных Вод и прилегающих территорий. – Пятигорск: Вестник Кавказа, 2009. – С. 22.
- Муртазалиев Р. А.** Fumariaceae – Дымянковые // Конспект флоры Дагестана: В 4 томах. Т. 1. – Махачкала: Издат. дом «Эпоха», 2009. – С. 90–92.

Попов М. Г. Хохлатка – *Corydalis Medic.*; Дымянка – *Fumaria L.* // Флора СССР. – М.-Л., 1937. – Т. 7. – С. 649–716.

Раджи А. Д., Муртазалиев Р. А. Хохлатка таркинская – *C. tarkiensis Prokh.* // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. – С. 273–274.

Семагина Р. Н. Сосудистые растения Кавказского заповедника (Аннотированный список видов). – М., 1999. – С. 43–44.

Шевченко Н. Е., Белоус В. Н. Конспект флоры лесов Центрального Предкавказья. – М.-Ставрополь: Параграф, 2014. – С. 70.

Шхагапсоев С. Х., Киржинов Г. Х. Сосудистые растения Кабардино-Балкарского заповедника (Аннотированный список видов). – М., 2005. – С. 35–36.

УДК 574.9+581.93

Региональные черты в географии флористического разнообразия Станового нагорья

Regional features in the floristic diversity geography of the Stanovoy Highland

Бочарников М. В.

Bocharnikov M. V.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия. E-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. На основе биомного подхода к региональному анализу биоразнообразия и пространственной организации биоты проведена оценка флористического компонента растительного покрова Кодаро-Каларского оробиома, включающего полный высотный спектр растительности в рамках типов поясности Северного Забайкалья. В структуре флористического разнообразия выделены высотно-поясные комплексы ценофлор по полному видовому составу сообществ высотных поясов и подпоясов. Через региональные ботанико-географические аспекты своего формирования и особенности пространственной организации растительного покрова горных систем определено видовое богатство высотно-поясных комплексов ценофлор, являющихся фоновыми для растительного покрова оробиома.

Summary. The evaluation of floristic components of the Kodar-Kalar orobiome was carried out based on the biome concept to regional analysis of biodiversity and spatial organization of biota on regional level, including a complete altitudinal spectrum of vegetation cover. In the structure of floristic diversity altitudinal complexes of cenofloras were defined according to the complete species composition of the altitudinal belts and sub-belts communities. Through the regional botanical-geographical aspects of its formation and features of the spatial organization of the vegetation cover, the species richness of basic altitudinal complexes of cenofloras of the Northern Transbaikalia was determined.

Введение

Методологической основой исследования выступают представления о сопряженном развитии флористического и ценогического аспектов растительного покрова, разработанные в рамках флоро-ценогенетической концепции. Ее ботанико-географические аспекты нашли интерпретацию в соответствии с представлениями о формировании высотно-поясной структуры растительности в горах и биомного разнообразия, характеризующего совокупность экосистем, адаптированных в процессе своего развития к эколого-географическим факторам, в условиях горных территорий действующим по высотному градиенту. Выявление состава ценофлор и их высотно-поясных комплексов на Становом нагорье послужило основой для оценки разнообразия растительного покрова Кодаро-Каларского оробиома, нашедшего отражение на карте «Биомы России» (2015), базируясь на сложившихся представлениях о структуре поясности (Огуреева, Бочарников, 2017). Целью исследования является выявление количественного разнообразия высотно-поясных комплексов ценофлор с оценкой возможных факторов, определяющих его региональные различия.

Материал и методы

Высотно-поясные комплексы ценофлор Кодаро-Каларского оробиома рассматривались как совокупность формационных флор, или ценофлор (Седельников, 1988), в системе высотно-поясных подразделений растительного покрова. Ценофлоры выступают опорными единицами анализа ботанического разнообразия в соответствии с занимаемым растительными формациями положением в структуре высотной поясности. Их состав и структура формируются в горах в составе формаций, развивающихся в пределах конкретных поясов (подпоясов) растительности. Основными материалами для

выявления флористического разнообразия послужили литературные источники, посвященные флоре и растительности территории Северного Забайкалья. Они включают как обобщающие исследования по флоре и растительности Сибири (Малышев, Пешкова, 1984; Пешкова, 1985; Малышев, 2002), так и региональные исследования Станового нагорья (Иванова, Чепурнов, 1983). Важные дополнения и уточнения в представлениях о разнообразии ценофлор и высотно-поясной приуроченности в распространении видов внесены на основе исследований конкретных районов и типов растительности Северного Забайкалья (Осипов, 1985; Гаращенко, 1993; Дулепова, Королук, 2013).

Приуроченность видов к высотным поясам и подпоясам определена на основе принципа «крайних пределов» (Юрцев, 1968), то есть с учетом всей амплитуды высотного распространения видов. Таким образом, в составе высотно-поясных комплексов ценофлор учтены все виды, встречающиеся в растительном покрове поясов. Они могут находить здесь оптимум своего развития либо произрастать на его пределе при различных показателях активности как интегральной характеристики встречаемости и обилия в сообществах.

Результаты и обсуждение

Высотно-поясные комплексы ценофлор формируются при сложившейся структуре растительности, отражающей градиент биоклиматических условий и связи с ним растительного покрова через типологию высотной поясности. Видовое разнообразие комплексов связано с уровнем ценофлорного разнообразия, которое характеризует совокупность формационного состава растительности, и спектром экологических условий в пределах высотно-поясных подразделений. Комплексы включают список всех видов природной флоры, образующих состав растительных сообществ и рассматриваются в качестве опорных единиц оценки флористического разнообразия оробиемов, позволяющих проводить его сравнительно-географический анализ.

Высотно-поясные комплексы ценофлор в структуре высотной поясности растительности Кодаро-Каларского оробиема раскрываются через спектр горнотаежного, подгольцового, горно-тундрового и гольцового поясов. В пределах горнотаежного пояса выделяются нижний подпояс лиственнично-сосновых и пихтово-кедрово-еловых лесов и верхний подпояс лиственничных лесов. В пределах подгольцового пояса развиты нижний редколесный подпояс и верхний кедровостланиковый подпояс. Высотные подразделения характеризуются активным высотным взаимопроникновением в связи со сложным орографическим строением территории, развитием обширных межгорных котловин, расчлененного рельефа горных хребтов. Выражены природные предпосылки к достижению высокого уровня общности между видовым составом высотно-поясных комплексов ценофлор, связанные с развитием инверсий, проявляющихся в перераспределении биоклиматических условий по высотному градиенту в связи с «котловинным эффектом», влиянием Байкала, развитием наледей на реках.

Общее флористическое разнообразие оробиема достигает 1200 видов и подвидов сосудистых растений, формирующих разнообразие всех выделенных высотно-поясных комплексов ценофлор (табл.). В связи с региональными особенностями оробиема, нашедшими интегральное выражение в трех географических вариантах, видовое богатство распределено неравномерно. Более 90 % от общего флористического разнообразия приходится на Северобайкальский вариант, тогда как в Патомском и Кодаро-Каларском произрастает только около 50 % и 60 % соответственно. Общими для всех вариантов является около 400 видов. Из них более 90 % связано с горнотаежным поясом и около 70 % произрастает в высокогорных поясах. Одна треть общих для всех вариантов видов имеет обширный ареал в бореальной области Голарктики, еще одна треть имеет распространение в Северной и Северо-Восточной Азии и только 2 % видов эндемичны.

Выявление специфических для высотно-поясных комплексов ценофлор географических вариантов видов позволяет определить важные аспекты регионального разнообразия биоты оробиема с оценкой факторов, с которыми связаны процессы дифференциации флористического богатства. По абсолютному количеству видов, встречающихся только в одном варианте, выделяется Северобайкальский вариант, для которого около 260 видов специфичны (почти четверть всего видового разнообразия флоры варианта). Это можно связать с двумя основными причинами. Первая связана с близостью области развития варианта с системой гор Южной Сибири и непосредственным контактом с Прибайкальем.

Таблица

Флористическое разнообразие (виды и подвиды сосудистых растений) высотно-поясных комплексов ценофлор Кодаро-Каларского оробиома

Высотные пояса	Высотные подпояса	Количество видов							
		Оробиом		Географические варианты оробиома					
				Северобайкальский		Патомский		Кодаро-Каларский	
I.		80		80		20		80	
II.		470		460		220		390	
III.	III.1.	620	550	600	530	350	300	490	450
	III.2.		560		540		330		440
IV.	IV.1.	1000	780	950	750	600	530	570	520
	IV.2.		840		800		510		430
Всего		1200		1130		630		720	

Примечание: I – гольцовый пояс; II – горнотундровый пояс; III – подгольцовый пояс (подпояса: III.1 – кедровостланиковый подпояс; III.2 – редколесный); IV – горнотаежный пояс (подпояса: IV.1 – лиственничных лесов; IV.2 – лиственнично-сосновых лесов).

На Верхнеангарском, Южно-Муйском хребтах находят восточные границы своего распространения многие степные виды юга Сибири и Монголии, ценотически прочно связанные с растительным покровом этих регионов. К таким видам относятся *Ephedra monosperma* С.А. Мей., *Astragalus versicolor* Pall., *Hedysarum setigerum* Turcz. ex Fisch. et С.А. Мей., *Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr., *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring и др., являющиеся ценозообразователями либо имеющими высокую активность в сообществах плаунковой, тонконоговой, стоповидноосоковой формаций (Намзалов, 2015). Если многие южносибирские виды входят в состав высотно-поясных комплексов ценофлор всех географических вариантов оробиома, то практически все центрально-азиатские степные элементы не распространяются далее на северо-восток от области развития Северобайкальского варианта (*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel., *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Convolvulus ammannii* Desr., *Nitraria sibirica* Pall. и др.). Вторая причина, обуславливающая специфику флористического разнообразия Северобайкальского варианта, заключается в повышенном экотопическом разнообразии области его развития. В растительном покрове оно отражено в полночленном поясном спектре, участии в составе выраженных при значительной высотной амплитуде поясов компонентов всех географо-генетических комплексов растительности, свойственных оробиому. Влияние Байкала, сказывающееся на флористическом разнообразии и структуре растительности (Тюлина, 1976), развитии обширных котловин, имеющих повышенное разнообразие экотопических условий (Софронов, 2015) при наиболее благоприятных биоклиматических ресурсах в Северном Забайкалье, делают Северобайкальский вариант потенциально наиболее благоприятным для формирования повышенного видового разнообразия. Около 40 видов, произрастающих только здесь, имеют обширный ареал. Большинство из них встречаются спорадически, являясь ценотически значимыми в ограниченном числе сообществ при своей широкой эколого-ценотической амплитуде (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs, *Carex bicolor* All., *Minuartia stricta* (Sw.) Hiern, *Persicaria hydropiper* (L.) Delarbre, *Glaux maritima* L. и др.).

Патомский вариант имеет наименьшее флористическое разнообразие и слабую выраженность специфичности флоры. Только около 20 видов (3 % от общего видового богатства оробиома) являются уникальными для него. Среди них можно выделить виды пребореальной и светлохвойной групп (в соответствии с терминологией Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой, 1984), имеющие реликтовую природу и связи с неморальным комплексом третичного времени (*Botrychium multifidum* (S.G. Gmelin) Rupr., *Aconitum volubile* Pall. ex Koelle, *Vicia unijuga* A. Braun и др.). В настоящее время в континентальных условиях они находят оптимум развития на юге Сибири, тяготея к сообществам темнохвойной черной тайги (Назимова, 1975) и мелколиственно-светлохвойной подтайги влажной климатической фации

(Дробушевская, Назимова, 2006). На Патомском нагорье они встречаются только в низкогорных темнохвойных лесах во влажных и умеренно теплых биоклиматических условиях. К специфичным для варианта относятся также виды с обширным ареалом, в Северном Забайкалье произрастающие вне оптимума своего ареала и известные здесь по единичным находкам (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Bidens tripartita* L. *Festuca pratensis* Huds.).

Близкий уровень разнообразия специфичных видов имеет Кодаро-Каларский вариант. В его флоре, насчитывающей 720 видов, около 30 не встречаются в двух других вариантах. Большинство этих видов входит в состав высокогорных высотно-поясных комплексов ценофлор за счет особенностей орографического строения территории и развития наиболее массивных хребтов, выраженности широкого спектра высокогорных сообществ подгольцового, горнотундрового, гольцового поясов. Многие из них являются арктоальпийскими элементами (*Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch., *Gentiana glauca* Pall., *Festuca auriculata* Drobow и др.), которые находятся здесь на южном и юго-западном рубежах своего распространения. Связи с дальневосточными (охотский, маньчжурский, беренгийский) центрами флорогенеза проявляются в развитии ряда видов различных эколого-ценотических групп, специфичных для варианта и находящихся на западном пределе своего ареала (*Camptosorus sibiricus* Rupr., *Tilingia ajanensis* Regel & Tiling, *Dryas ajanensis* Juz. и др.).

Заключение

Региональная специфика флористического разнообразия Кодаро-Каларского оробитома определяется развитием его растительного покрова в составе Забайкальской группы типов поясности растительности под влиянием тесных флороценотических связей с запада – с южносибирскими и прибайкальскими комплексами растительного покрова, связанными с разнообразием Урало-Южносибирской фратрии формации. Для оробитома в направлении с запада на восток прослеживается тенденция к уменьшению в растительном покрове роли видов, имеющих происхождение и ценотическую значимость в горах Южной Сибири и Прибайкалья. Ослабление южносибирских связей имеет характер резкого перехода, связанного с орографическими барьерами – Байкальским и Баргузинским хребтами, фоновые черты растительного покрова которых определяют их единство с растительным покровом горных систем Южной Сибири. Повышенное флористическое разнообразие Северобайкальского варианта связано с участием в его растительном покрове южносибирских элементов, многие из которых произрастают здесь на восточной границе своего распространения. Менее выраженное влияние отмечается в связях с востока – с охотскими и даурскими комплексами (Амуру-Сахалинские формации Ангаридской фратрии), которые отражены в составе высотно-поясных комплексов ценофлор Кодаро-Каларского варианта.

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект №17-77-10142).

ЛИТЕРАТУРА

- Гаращенко А. В.** Флора и растительность Верхнезарской котловины (Северное Забайкалье). – Новосибирск: ВО «Наука». Сибирская издательская фирма, 1993. – 280 с.
- Дробушевская О. В., Назимова Д. И.** Географо-климатические варианты светлохвойной низкогорной подтайги Южной Сибири // География и природные ресурсы, 2006. – № 2. – С. 21–27.
- Дуленова Н. А., Королук А. Ю.** Растительность развееваемых песков Верхнезарской котловины (Забайкальский край) // Растительность России. – СПб., 2013. – № 22. – С. 29–37.
- Иванова М. М., Чепурнов А. А.** Флора западного участка районов освоения БАМ. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1983. – 223 с.
- Карта «Биомы России» (м. 1: 7 500 000) в серии карт природы для Высшей школы / под ред. Г. Н. Огуревой. – М.: ООО «Финансовый и организационный консалтинг», 2015.
- Малышев Л. И.** Видообразование растений в горах Сибири // Сибирский экологический журнал, 2002. – № 5. – С. 531–540.
- Малышев Л. И., Пешкова Г. А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука, 1984. – 264 с.

Намзалов Б. Б. Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая. – Новосибирск: Академическое изд-во «ГЕО», 2015. – 294 с.

Назимова Д. И. Горные темнохвойные леса Западного Саяна (опыт эколого-фитоценотической классификации) // Чтения памяти В.Н. Сукачева. – Л.: Наука, 1975. – 118 с.

Огурева Г. Н., Бочарников М. В. Оробиомы как базовые единицы региональной оценки биоразнообразия горных территорий // Экосистемы: экология и динамика, 2017. – Т. 1, № 2. – С. 52–81.

Осипов К. И. Луга Северного Забайкалья. – Новосибирск: Наука, 1985. – 136 с.

Пешикова Г. А. Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1985. – 145 с.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. – Новосибирск: Наука, 1988. – 222 с.

Софронов А. П. Геоботаническое картографирование растительного покрова котловин Северо-Восточного Прибайкалья // Геоботаническое картографирование, 2015. – С. 62–77.

Тюлина Л. Н. Влажный прибайкальский тип поясности растительности. – Новосибирск: Наука, 1976. – 319 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. – Л.: Наука, 1968. – 235 с.

УДК 581.93(282.256.333)

**Систематический анализ флоры особо охраняемой природной территории
регионального значения – памятника природы «Уйтаг»
(Республика Хакасия)**

**A systematic analysis of the flora of the specially protected natural area of
regional significance – nature monument “Uitag” (Republic of Khakassia)**

Васильева О. А., Нестеренко Н. А.

Vasileva O. A., Nesterenko N. A.

*Государственное казенное учреждение Республики Хакасия «Дирекция по особо охраняемым природным территориям
Республики Хакасия», г. Абакан, Россия. E-mail: direkcia19@yandex.ru*

*State institution of the Republic of Khakassia «Directorate for specially protected natural areas
of the Republic of Khakassia», Abakan, Russia*

Реферат. В статье приводятся сведения о систематических группах флоры особо охраняемой природной территории регионального значения – памятника природы «Уйтаг», включающей 248 видов высших сосудистых растений, относящихся к 43 семействам и 165 родам. Дается подробный анализ систематической структуры флоры, указываются ведущие семейства, рода; определяется специфика флоры.

Summary. The article provides information about the systematic groups of flora specially protected natural area of regional significance – nature monument «Uitag», including 248 species of highest vascular plants belonging to 43 families and 165 genera. It provides a detailed analysis of the systematic structure of the flora, indicate the leading family, genus; the specificity of the flora is determined.

В соответствии с постановлением Правительства Республики Хакасия от 14.10.2009 № 444 «Об утверждении схемы развития и размещения особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в Республике Хакасия (с изменениями на: 28.01.2016)» для сохранения биоразнообразия уникальных природных комплексов и объектов, имеющих особое научное, природоохранное, культурное, эстетическое и познавательное значение в Республике Хакасия функционирует сеть ООПТ с общей площадью 903,0 тыс. га, в том числе площадь государственного природного заповедника «Хакасский» – 268,0 тыс. га, площадь государственного природного заказника федерального значения «Позарым» – 253,7 тыс. га. Общая площадь действующих ООПТ регионального значения составляет 381,3 тыс. га, или 6,2 % от площади республики. В пределах Республики Хакасия функционирует один природный парк, пять государственных природных заказников, пять памятников природы, в том числе – памятник природы «Уйтаг».

Приоритетными задачами для памятника природы являются не только сохранение естественных степных комплексов флоры, в которые входят редкие и уязвимые виды растений, занесенные в Красную книгу Российской Федерации и Красную книгу Республики Хакасия, но и охрана местонахождений раннекаменноугольной палеофлоры с многочисленными фрагментами ядер стеблей и других частей растений (Лебедева, 2015).

Территория памятника природы «Уйтаг», состоящая из двух участков общей площадью 235 га, расположена в центральной, наиболее пониженной части Минусинской котловины, с юго-запада, юга и юго-востока ограничена долиной р. Абакан, с северо-запада – отрогами Абаканского хребта (Архиповскими горами, массивом Сарж) и долиной р. Камышта, с востока и северо-востока – бессточными котловинами озер Соленое (Ханкуль), Утичье. Левобережье Абакана до хребта Азыр-Тал занято Уйбатской степью – слабохолмистой равниной с абсолютными высотами не более 400–500 м над уровнем

моря (Никольская, 1968). Растительный покров исследуемой территории принадлежит к степному поясу с преобладанием мелкодерновинных, в меньшей степени крупнодерновинных настоящих степей.

В результате исследования флоры памятника природы «Уйтаг» было установлено 248 видов высших сосудистых растений, относящихся к 43 семействам и 165 родам. Основу флоры составляют покрытосеменные растения – 98,4 %, которые насчитывают 40 семейств (93,0 %), 161 род (97,6 %), 244 вида (98,4 %). Из них на двудольные приходится 205 видов (82,7 %), на однодольные 39 видов (15,7 %). Сосудистые споровые растения представлены единственным видом *Asplenium ruta-muraria* L. (0,4 %) из семейства Aspleniaceae (2,3 %). В состав голосеменных растений входит 2 семейства – Pinaceae, Ephedraceae, (4,6 %), 3 рода – *Larix*, *Pinus*, *Ephedra* (1,8 %) и 3 вида (1,2 %): *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Ephedra monosperma* С.А. Мей (табл. 1).

Таблица 1

Состав главнейших систематических групп флоры памятника природы «Уйтаг»

Систематическая группа	Число семейств	Доля от общего числа семейств, %	Число родов	Доля от общего числа родов, %	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Сосудистые споровые	1	2,3	1	0,6	1	0,4
Голосеменные	2	4,7	3	1,8	3	1,2
Покрытосеменные	40	93,0	161	97,6	244	98,4
Однодольные	5	11,6	25	15,2	39	15,7
Двудольные	35	81,4	136	82,4	205	82,7
Всего:	43	100	165	100	248	100

Основополагающей характеристикой любой флоры является ее систематический состав, главным качественным показателем которого считается флористическое богатство, определяемое числом видов, родов, семейств.

Спектр ведущих семейств, на долю которых приходится 74,2 % (184 вида) от общего числа видов выявленной флоры, свидетельствует о типичном для умеренных широт Голарктическом спектре, где два первых места традиционно занимают семейства Asteraceae, которое в исследуемой флоре насчитывает 33 вида (13,3 %) и Poaceae – 28 видов (11,3 %). Высокий ранг семейства Fabaceae – 24 вида (9,7 %), характерный для флоры аридных районов Евразии, говорит о преобладании степных элементов в исследуемой флоре. В меньшей степени распространены семейства Rosaceae – 22 вида (8,9 %) и семейство Brassicaceae – 17 видов (6,8 %) (табл. 2). По составу ведущих семейств, флора памятника природы «Уйтаг» относится к флоре Бореальной области.

Таблица 2

Семейственный спектр флоры памятника природы «Уйтаг»

Ранг	Название семейств	Число видов	Доля от общего числа видов, %
1	Asteraceae	33	13,3
2	Poaceae	28	11,3
3	Fabaceae	24	9,7
4	Rosaceae	22	8,9
5	Brassicaceae	17	6,9
6	Ranunculaceae	14	5,6
7	Caryophyllaceae	13	5,2
8	Lamiaceae	8	3,2
9	Boraginaceae	7	2,8
10	Scrophulariaceae	6	2,4
10	Chenopodiaceae	6	2,4
10	Polygonaceae	6	2,4
	Всего:	184	74,1

Более специфические черты рассматриваемой флоры отражает анализ распределения числа видов в родах, т.к. таксоны более низкого ранга в большей степени зависимы от определенных условий среды. По мнению Л. И. Малышева (1972), семейственные спектры отображают в основном внешние, физиономические особенности флоры, тогда как родовые спектры характеризуют ее внутреннюю структуру. В родовом спектре флоры памятника природы «Уйтаг» господствующее место занимает род *Artemisia*, который включает в себя 10 видов, что составляет 4,0 % от их общего числа. Л. И. Малышев (1972) отмечал, что род *Artemisia* более характерен для флоры Арктики (особенно Сибирской) и пустынных районов Средней Азии, т.е. для крайних условий существования. Вторую позицию занимает род *Potentilla* – 8 видов (3,2 %). На третьем месте два рода *Oxytropis* и *Cerastium*, они включают по 5 видов (2,0 %) соответственно. Рода *Poa*, *Astragalus*, *Ranunculus*, *Thalictrum* содержат по 4 вида (1,6 %).

Одним из показателей систематической структуры флоры является родовой коэффициент (количество видов, приходящихся на один род), который в исследуемой флоре равен 1,5. Согласно А. И. Толмачеву (1974), соотношение числа видов к количеству родов во флоре (родовой коэффициент) может служить показателем автохтонных и аллохтонных тенденций в развитии флоры. По его мнению, чем больше среднее число видов в роде, тем сильнее во флоре выражены автохтонные процессы и, наоборот, низкое значение этого показателя указывает на высокую роль миграционных процессов в ходе флорогенеза.

Нами подсчитан показатель автохтонных и аллохтонных тенденций (показатель автономности или самобытности флоры), предложенный Л. И. Малышевым (1976), который рассчитывается по формуле.

$$A = \frac{S - \hat{S}}{S}, (1)$$

где \hat{S} – рассчитанное количество видов,

$$\hat{S} = 314,1 + 0,0045383 \times G^2,$$

S – фактическое количество видов,

G – фактическое число родов.

Положительное значение индекса автономности свидетельствует о преобладании автохтонной тенденции в развитии флоры, отрицательное – об аллохтонной, а нулевое значение – о сбалансированности (уравновешенности) обеих тенденций. В исследуемой флоре это значение равно 0,5, что указывает на преобладание автохтонной тенденции в развитии флоры, а показатель автономности находится в тесной взаимосвязи с родовым коэффициентом.

Таким образом, исследованная нами флора памятника природы «Уйтаг» по своему характеру и особенностям семейственных, семейственно-родовых и семейственно-видовых спектров относится к флоре Бореальной области и характеризуется преобладанием видов, характерных для степной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

Постановление Правительства Республики Хакасия от 14.10.2009 № 444 «Об утверждении схемы развития и размещения особо охраняемых природных территорий в Республике Хакасия (с изменениями на: 28.01.2016)».

Лебедева С. А., Кучак О. А. Репрезентативность памятника природы «Уйтаг», как объекта познавательного туризма // Сборник материалов III Молодежного Экологического Форума. [Электронный ресурс] / Под ред.: Т. В. Галанина, М. И. Баумгартэн. – Кемерово: КузГТУ, 2015. – С. 45.

Малышев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. – Л.: Наука, 1972. – С. 3–40.

Малышев Л. И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. – 188 с.

Никольская Л. А. Хакасия. Экономико-географический очерк. – Красноярск: Кн. изд-во, 1968. – 243 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.

УДК 615.32(574.55)

Растительные ресурсы пустынной части долины р. Сырдарья: анализ состава используемых видов

Plant resources of the desert part of the valley of the river. Syr Darya: analysis of the composition of species used

Веселова П. В., Кудабаяева Г. М., Гемеджиева Н. Г., Осмонали Б. Б.

Vesselova P. V., Kudabayeva G. M., Gemejiyeva N. G., Osmonali B. B.

РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК, г. Алматы, Республика Казахстан. E-mail: pol_yes@mail.ru

RSE «Institute of botany and phytointroduction» of the Ministry of education and science of the Republic of Kazakhstan, Almaty, Republic of Kazakhstan

Реферат. В статье рассматриваются хозяйственно ценные виды пустынной части долины р. Сырдарья. Дается распределение видов по группам использования, приводится их таксономический состав и наиболее ценные представители. Указываются виды, имеющие в настоящее время коммерческое значение.

Summary. The article considers economically valuable species of the desert part of the valley of the river. Syr Darya. The distribution of species according to use groups is given; their taxonomic composition and the most valuable representatives are given. Species that are currently of commercial importance are indicated.

Одной из наиболее острых проблем современности является исчерпаемость растительных ресурсов. Эта проблема наиболее актуальна для аридных территорий, что связано с целым комплексом негативных факторов. Основными среди них являются: потепление климата и антропогенная нагрузка. К антропогенным факторам, оказывающим влияние на состояние растительного покрова, относятся: животноводческий (воздействие выпаса на пастбищах); распашка земель под посевы сельскохозяйственных культур; сенокосение; пирогенный; техногенный, включая транспортный; селитебный; заготовка растительного сырья.

Воздействие человеческого фактора в условиях аридного климата особенно велико в долинах рек, для которых характерна высокая плотность населения. Самой крупной водной артерией пустынной части Казахстана является р. Сырдарья, пересекающая Кызылординскую область с юго-востока на северо-запад. Ширина ее долины вместе с поймой и террасами может достигать 50 км и более. В долине и дельте р. Сырдарьи главным фактором развития растительности является поверхностный сток и связанные с ним процессы подтопления, засоления, заболачивания и т.д. (Огарь, 2003). В настоящее время сток реки зарегулирован гидротехническими сооружениями и интенсивно используется на хозяйственные нужды.

Наиболее широко в долине р. Сырдарьи представлены почвы гидромофного ряда: луговые, болотные, солончаки. К примеру, в пойме и дельте р. Сырдарьи (Каражанов, 1983), распространены аллювиально-луговые тугайные почвы. В низинах на них развиваются луга, а на гривах – тугайные леса. При удалении от русла реки и понижении уровня грунтовых вод развиваются аллювиально-луговые опустынивающиеся почвы, на которых развиваются заросли солодки голой (*Glycyrrhiza glabra*) (Огарь, 2003).

Список видов флоры долины р. Сырдарьи, составленный на основе анализа гербарных материалов Института ботаники и фитоинтродукции (АА), литературных источников и собственных сборов (2013–2017 гг.), включает 395 видов из 225 родов и 58 семейств. В тройку ведущих семейств входят: Chenopodiaceae – 64, Brassicaceae – 62, Asteraceae – 55 видов. Тройку ведущих родов составили: *Atriplex*, *Salsola*, *Suaeda*, объединяющие каждый по 10 видов.

Из 395 видов 188 растений обладают полезными свойствами. Анализ их таксономического состава показал, что семейства, представленные во флоре долины р. Сырдарья наибольшим количеством видов, имеют в своем составе соответственно и наибольшее число хозяйственно ценных представителей. Так, по 16 % рассматриваемых видов сосредоточено в сем. Chenopodiaceae, Brassicaceae и 15 % – в сем. Asteraceae. На долю остальных семейств приходится 53 % всего состава полезных растений.

Распределение хозяйственно ценных видов по использованию выявило лидирующие позиции кормовых и лекарственных растений. Наибольшим числом представителей, составляющих 77 видов или 41 % от общего числа изучаемых видов во флоре долины р. Сырдарья, характеризуется группа кормовых растений. Причем сосредоточены они в основном в составе семейств: Poaceae (32 вида – 41,6 % от общего числа видов кормовых): *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Aeluropus littoralis* (Gouan.) Parl., *A. repens* (Desf.) Parl., *Agropyron fragile* (Roth.) P. Candargy, *Agrostis gigantea* Roth., *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Eragrostis collina* Trin., *Avena fatua* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Catabrosella humilis* (Bueb.) Tzvel., *Crypsis aculeata* (L.) Ait., *C. schoenoides* (L.) Lam., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Digitaria ischaemum* (Schreb.) Muehl., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Elytrigia repens* (L.) P. Nevski, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Eragrostis pilosa* (L.) Beauv., *Leymus multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel., *Leymus racemosus* (Trin.) Tzvel., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Poa bulbosa* L., *P. pratensis* L., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Puccinellia dolicholepis* V. Krecz., *Puccinellia gigantea* Grossh., *Puccinellia poecilantha* (C. Koch) Grossh., *S. viridis* (L.) Beauv., *Stipa capillata* L., *S. hohenackerana* Trin. & Rupr., *Stipagrostis pennata* (Trin.) de Winter.; Chenopodiaceae (19 видов – 24,7 %): *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq., *A. salsa* (C.A. Mey.) Benth., *Atriplex tatarica* L., *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *Camphorosma monspeliaca* L., *Corispermum aralo-caspicum* Iljin, *Ceratocarpus utriculosus* Bluk., *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch., *C. crassa* (M. Bieb.) Botsch., *Ceratocarpus arenarius* L., *Ceratocarpus utriculosus* Bluk., *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch., *C. crassa* (M. Bieb.) Botsch., *Corispermum aralo-caspicum* Iljin, *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge, *Petrosimonia sibirica* (Pall.) Bunge, *Salsola kali* L. (*S. australis* R. Br.), *S. paulsenii* Litv., *S. orientalis* G. Gmel., *Salicornia europaea* L.; Fabaceae (13 видов – 16,9 %): *Astragalus brachypus* Schrenk, *A. lehmannianus* Bunge, *A. orbiculatus* Ledeb., *A. secamoides* Boiss., *A. vulpinus* Willd., *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss, *Medicago lupulina* L., *Melilotus albus* Medik, *Melilotus dentatus* (W. et K.) Pers., *Sphaerophysa salsula* (Pall.) DC., *T. orthoceras* Kar. et Kir., *Trigonella arcuata* C. A. Mey., *Trifolium fragiferum* L. Таким образом, в объеме всего трех семейств сосредоточено 83,2 % кормовых растений.

Вторую позицию занимают виды, обладающие лекарственными свойствами (73 вида). Они составляют 39 % полезных растений описываемой флоры. При этом в сем. Asteraceae сосредоточено 20 (27,4 % от общего числа лекарственных) видов: *Acroptilon repens* (L.) DC., *Artemisia austriaca* Jacq., *A. scoparia* Waldst. et Kit., *A. serotina* Bunge, *Carduus crispus* L., *Centaurea squarrosa* Willd., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Inula britannica* L., *I. caspica* Blum ex Ledeb., *Lactuca serriola* L., *Saussurea amara* (L.) DC., *Saussurea salsa* (Pall. ex Bieb.) Spreng., *Senecio jacobaea* L., *S. subdentatus* Ledeb., *Sonchus arvensis* L., *S. asper* (L.) Hill, *Xanthium spinosum* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Tanacetum achilleifolium* (M. Bieb.) Sch. Bip.

Далее по количеству видов следует семейство Brassicaceae (16 видов – 21,9 %): *Alyssum dasycarpum* Steph., *Berteroa incana* (L.) DC., *Brassica campestris* L., *B. juncea* (L.) Czern., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Eruca sativa* Mill., *Erysimum czernjajevii* N. Busch, *Lepidium crassifolium* Waldst. et & Kit., *L. latifolium* L., *L. perfoliatum* L., *L. ruderales* L., *Sisymbrium loeselii* L., *Rorippa palustris* (Leyss.) Bess., *Syrenia siliculosa* (Bieb.) Andr.

Затем Chenopodiaceae (11 видов – 15,1 %): *Sisymbrium loeselii* L., *Rorippa palustris* (Leyss.) Bess., *Anabasis aphylla* L., *A. salsa* (C.A. Mey.) Benth., *Atriplex calotheca* (Rafn) Fries, *Camphorosma monspeliaca* L., *Chenopodium album* L., *Ch. foliosum* Asch., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Ch. rubrum* L., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Salicornia europaea* L., *Salsola arbuscula* Pall., *S. richteri* (Moq.) Kar. ex Litv. Представленность лекарственных видов растений в остальных семействах незначительна: от 5 (сем. Caryophyllaceae) до 1 (Polygonaceae).

Менее широко в исследуемой флоре представлены пищевые растения (19 видов – 10,1 %), фактически не употребляемые местным населением в пищу. Наибольшим числом видов обладают сем.

Brassicaceae (6 видов: *Brassica juncea* (L.) Czern., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Eruca sativa* Mill., *Lepidium latifolium* L., *Megacarpaea megalocarpa* (Fisch.) B. Fedtsch., *Sinapis arvensis* L.) и Chenopodiaceae (5 видов: *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq., *Camphorosma monspeliaca* L., *Chenopodium foliosum* Asch., *Ch. rubrum* L., *Kochia scoparia* (L.) Schrad.).

Незначителен состав растений с техническими свойствами (12 видов или 6,4 %), из которых 5 видов сосредоточено в сем. Chenopodiaceae (*Atriplex calotheca* (Rafn) Fries, *Camphorosma monspeliaca* L., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Salsola kali* L. (*S. australis* R. Br.)) (Осмонали, 2017), 3 – в сем. Brassicaceae (*Brassica campestris* L., *Erucastrum armoracioides* (Czern.ex Turcz.) Cruchet, *B. juncea* (L.) Czern.).

К числу ядовитых растений относится 10 видов (5,3 %). Распределены они по следующим семействам: Fabaceae (*Eremosparton aphyllum* (Pall.) Fisch. & C.A. Mey., *Oxytropis glabra* (Lam.) DC., *Pseudosophora alopecuroides* (L.) Sweet.), Alliaceae (*Allium caspium* (Pall.) Bieb., *A. schubertii* Zucc., *A. sabulosum* Stev. ex Bunge), Ranunculaceae (*Ceratocephala falcata* (L.) Pers., *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Bess.), Asteraceae (*Acroptilon repens* (L.) DC.), Convolvulaceae (*Convolvulus arvensis* L.).

Декоративные растения представлены 6 видами (3,2 %). Из них в сем. Tamaricaceae Link. (*Tamarix elongata* Ledeb., *T. gracilis* Willd., *T. ramosissima* Ledeb., *T. laxa* Willd., *T. hispida* Willd.), в Fabaceae (*Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss), в Ixioliriaceae Nakai (*Ixiolirion tataricum* (Pall.) Schult & Schult. fil.).

В количественном выражении число медоносных растений крайне мало – 4 вида (2,1 %): *Galatella fastigiiformis* Novopokr (Asteraceae), *Brassica campestris* L., *B. juncea* (L.) Czern. (Brassicaceae), *Consolida regalis* S.F. Gray. (*Delphinium consolida* L.) (Ranunculaceae).

Таким же количеством видов представлены топливные: *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Haloxylon persicum* Bunge ex Boiss., *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, *Salsola orientalis* S. G. Gmel. и инсектицидные растения: *Anabasis aphylla* L., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., *Halostachys belangeriana* C.A. Mey., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb.

Особую группу составляют древесно-кустарниковые растения тугайных лесов, выполняющие водосберегающую функцию. Это виды таких родов, как *Populus*, *Elaeagnus*, *Salix* и некоторые другие.

Среди полезных видов имеется немало редких растений, охраняемых и нуждающихся в государственной охране. Из хозяйственно ценных видов пустынной части долины р. Сырдарья, занесенных в Красную книгу Казахстана (2014) следует отметить виды тополь сизолистный (*Populus pruinosus*). Он встречается по террасам рек, а иногда по чуротам песков. В областную Красную книгу (Редкие ..., 2014), наряду с этим тополем, занесен также другой вид туранги – тополь разнолистный. В старых сегментах пойм туранга образует редколесья паркового типа. В нижнем течении Сырдарьи туранговые рощи были отмечены по чуротным пескам и приозерным террасам. В настоящее время тугайные леса сильно сократились из-за усыхания Аральского моря и связанного с ним понижения уровня грунтовых вод, зарегулирования стока системой гидротехнических сооружений, забора больших объемов речных вод на орошение полей, лесных пожаров, техногенного зимнего сброса вод и ряда других экологических проблем современности. Отмечается усиление активности лоха (*Elaeagnus oxycarpa*).

Тугайные леса, приуроченные к долинам рек, являются территорией наиболее хозяйственно используемой (Веселова, Кудабаяева, Маслова, 2017). Именно здесь сосредоточено значительное количество сорных видов, часть из которых имеет хозяйственное значение (Vesselova, Kudabayeva, 2017).

Несмотря на значительное разнообразие видов флоры долины р. Сырдарьи, обладающих полезными свойствами, анализ спроса на проведение работ по оценке их ресурсного потенциала и фактической заготовке за последние 10–15 лет свидетельствует о неэффективном использовании запасов растительного сырья. Так, наиболее востребованным видом, как в советский, так и в современный периоды является *Glycyrrhiza glabra* (Кукенов, 1999; Кузьмин, Гемеджиева, Грудзинская, 2013; Ситпаева, Кудабаяева и др., 2014; Кузьмин, Гемеджиева, Ситпаева, Абдрахманов, 2014). Учитывая широкое распространение (в виде чистых зарослей и в качестве субдоминанта) и, соответственно, большие запасы этого вида в долине р. Сырдарьи, в Кызылординской области был построен завод по переработке солодкового корня. Научным обоснованием для возможности промышленного использования запасов *Glycyrrhiza glabra* послужили многолетние исследования, проведенные сотрудниками Института бота-

ники и фитоинтродукции КН МОН РК, как в рамках государственного заказа, так и в ходе выполнения договорных работ (Худайбергенов, 1962; Рекомендации ..., 1981; Кукенов, Худайбергенов, 1991; Исамбаев, 1994; Кузьмин, 1997).

ЛИТЕРАТУРА

Веселова П. В., Кудабаяева Г. М., Маслова О. М. Факторы антропогенного воздействия на территории Кызылординской области (долина р. Сырдарья) // Изучение, сохранение и рациональное использование растительного мира Евразии. Межд. науч. конф. – Алматы, 2017. – С. 573–577.

Исамбаев А. И. Ресурсная характеристика некоторых сырьевых растений Казахстана (чий, тростник, солодка) и их рациональное использование: автореф. дисс. ... докт. биол. наук – Алматы, 1994. – 46 с.

Каражанов К. Д. Почвы современной Казалинской дельты // Почвы Казахской ССР. Выпуск 14. Кызыл-Ординская область. – Алма-Ата, 1983. – С. 129–142.

Красная книга Казахстана. Т.1. Ч. 1 Растения. – Астана, 2014. – 449 с.

Кузьмин Э. В. Биоэкологические особенности солодки голой и уральской как основа их интродукции: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Алматы, 1997. – 50 с.

Кузьмин Э. В., Гемеджиева Н. Г., Грудзинская Л. М. Солодки Казахстана: современное состояние, сырьевая база и интродукция // Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы: материалы Межд. науч. конф. (21–22 мая 2013 г., Новосибирск) / Новосиб. Гос. Аграр. Ун-т. – Новосибирск: Изд-во НГАУ, 2013. – С. 296–299.

Кузьмин Э. В., Гемеджиева Н. Г., Ситпаева Г. Т., Абдрахманов О. К. Современное состояние зарослей солодки в долине реки Сырдарья // Биоразнообразие, сохранение и рациональное использование генофонда растений и животных: мат. Республиканской конф., посвящ. 80-летию заслуженного деятеля науки Республики Узбекистан, профессора У. П. Пратова. – Ташкент, 2014.

Кукенов М. К. Ботаническое ресурсосведение Казахстана. – Алматы, 1999 – 160 с.

Кукенов М. К., Худайбергенов Э. Б. К рациональному использованию ресурсов солодки в Казахстане // Изучение и использование солодки в народном хозяйстве Казахстана. – Алма-Ата: Гылым, 1991. – С. 21–22.

Огарь Н. П. Растительность долин рек // Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – Санкт-Петербург, 2003. – С. 119–144.

Осмонали Б. Б. Қызылорда облысының жайылымдық жерлерінің өсемдік жамылғысына мониторинг жүргізу // Фарабиевские чтения 2017 г. 4–21 апреля 2017 г. в материалах IV Межд. конф. молодых ученых и студентов «Фараби әлемі» – Алматы: Қазақ университеті – С. 19.

Редкие и исчезающие виды растений Кызылординской области (Красная книга). – Алматы, 2014. – 102 с.

Рекомендации по промышленной эксплуатации дикорастущих зарослей и культуре солодки в долинах рек Сырдарья и Урала. – Алма-Ата, 1981. – 28 с.

Ситпаева Г. Т., Кудабаяева Г. М., Гемеджиева Н. Г., Димеева Л. А., Веселова П. В., Данилов М. П., Султанова Б. М., Шорманова А. А., Мухтубаева С. К. Направления современных исследований ботанического разнообразия Кызылординской области // Вестник КазНУ им. аль-Фараби. Серия экологическая, 2014. – №1/1 (40).

Худайбергенов Э. Б. Запасы и распространение солодки в среднем течении р. Сырдарья // Тр. Института ботаники АН КазССР. Т.13. – Алма-Ата, 1962. – С. 205–241.

Vesselova P., Kudabayeva G. Meadow vegetation of the Syrdarya river valley (Kyzylorda area, Kazakhstan) // The 60th annual symposium of the international association for vegetation science (IAVS). Vegetation patterns in natural and cultural landscapes. – Palermo, 2017. – P. 248.

УДК 581.552/574.42

К изучению пространственной организации высокогорных фитосистем

To the study of the spatial organization of high-altitude phytosystems

Волков И. В.

Volkov I. V.

Томский государственный университет, г. Томск, Россия. E-mail: volkovhome@yandex.ru

Tomsk State University, Tomsk, Russia

Реферат. Горизонтальная структура фитоценозов высокогорий и полярных тундр имеет существенные различия, связанные со спецификой проявления мерзлотных процессов и отличиями подстилающей почвы материнской породы. Преобладание каменистых субстратов и влияние склоновых процессов определяют специфику влияния мерзлотной сортировки субстрата на горизонтальную структуру фитоценозов в высокогорьях умеренных широт.

Summary. Differences in the horizontal structure of phytocoenoses of highlands and the tundra zone are analyzed. It is shown that the main differences are related to the degree of appearance of the processes induced by the permafrost, influence of slope processes and the features of the underlying rock. In the mountains, there are few permafrost polygons. In the mountain medallion tundra plants are usually located in the central part of the frozen medallions, not on their periphery, as in the polar tundra. Slope processes have a significant influence on the horizontal structure of high-altitude phytocoenoses. In the lower belts of the highlands, the permafrost practically does not affect the horizontal structure of phytocoenoses, as a result, more homogeneous phytocoenoses prevail here, in contrast to the polar tundra.

Географическая общность высокогорных и высокоширотных природных сред, отмеченная еще А. фон Гумбольдтом, определила отнесение этих территорий к особой планетарной зоне – перигляциосфере. Кардинальным фактором, объясняющим подобную общность, является низкий радиационный баланс, не превышающий 20 ккал/см² в год (Голубчиков, 1996), определяющий низкие годовые температуры этого мира вечного холода балансирующего на грани замерзания лишь во время короткого лета. Тем не менее при сравнении полярных и высокогорных биомов мы при сходстве в общих чертах найдем довольно много различий. К ним относятся характер эдафотопов и влияние мерзлотных процессов, которые во многом определяют особенности формирования горизонтальной структуры перигляциальных фитосистем.

В полярно-тундровой зоне многолетняя мерзлота является важнейшим фактором, влияющим на горизонтальную структуру растительности, значение которого в условиях усиления экстремальности среды от южных к полярным тундрам и далее полярным пустыням отражается в определённых закономерностях структурной организации фитосистем. Как отмечает Н. В. Матвеева (1998), для южных тундр Таймыра характерен нерегулярно-мозаичный тип структуры, который встречается еще и в типичных тундрах. Далее он сменяется 3-членным регулярно-циклическим типом, который преобладает в зоне типичных тундр, причем сомкнутость растительности при переходе от южных к типичным тундрам уменьшается от 90 до 60 %, возрастает число модулей структуры, в связи с чем сообщества становятся все более мозаичными. В подзоне арктических тундр преобладает 2-х членный регулярно-циклический тип, при том что доля голого грунта (55–70 %) уже выше, чем проективное покрытие растительности. В полярных пустынях этот тип структуры сохраняется (при еще большем увеличении доли голого грунта – 80–90 %).

Другим характерным типом структуры растительности полярных пустынь является спорадично-пятнистый тип, где грунт уже занимает до 95 %. Сообщества с таким типом горизонтальной структуры перманентно пионерные. Внутренне развитие растений здесь предельно заторможено или обры-

вается под воздействием абиотических факторов среды (Матвеева, 1998), что характерно и для верхнего пояса высокогорий Алтая, где распространены такие сообщества: каменистые тундры, криофитные подушечники и высокогорные холодные пустыни. По мнению Н. В. Матвеевой (1998), наряду с абиотическими факторами в формировании спорадично-пятнистой структуры определенную роль играют биотические факторы, как следствие развития компактных форм растений на начальной стадии сукцессии при несомкнутом покрове.

В высокогорных каменистых тундрах выражена тенденция к полибиоморфности (Волков, Минчинская, 2011), которая свидетельствует о различных стратегиях биоморфологической адаптации растений в наиболее экстремальных условиях высокогорий. Соппротивление абиотической среды позволяет миниатюрным растениям выживать в укрытиях, защищающих от воздействия ветра и накапливающих определенное количество мелкозема. Компактные жизненные формы растений, появляющиеся у некоторых видов на определенной стадии их развития, способны «перерастать» небольшие пространственные размеры укрытий и становится наиболее заметным компонентом структуры фитосистем. Определенную роль здесь играют и агрегации из различных видов цветковых растений, мохообразных и лишайников. Такие разреженные сообщества, состоящие из различных видов и жизненных форм, образуют спорадически-пятнистый гомотонный тип горизонтальной структуры фитосистем (рис. 1А) (каменистая обломочная порода различного размера на схемах обозначена светлыми контурами, на рисунке А контурами с направленной вправо штриховкой обозначены подушковидные растения дриадоцветы, соответственнo штриховкой направленной влево – родиолы кроваво-красной, точками на рисунках А, В, Г, Д и Е обозначены отдельные травянистые растения). В том случае, когда элементы мозаики фитоценоза однородны, образуется спорадично-пятнистый гомогенный тип горизонтальной структуры фитоценоза (рис. 1Б) (на рисунке контурами, с направленной вправо штриховкой, обозначены дерновины незабудочника волосистого).

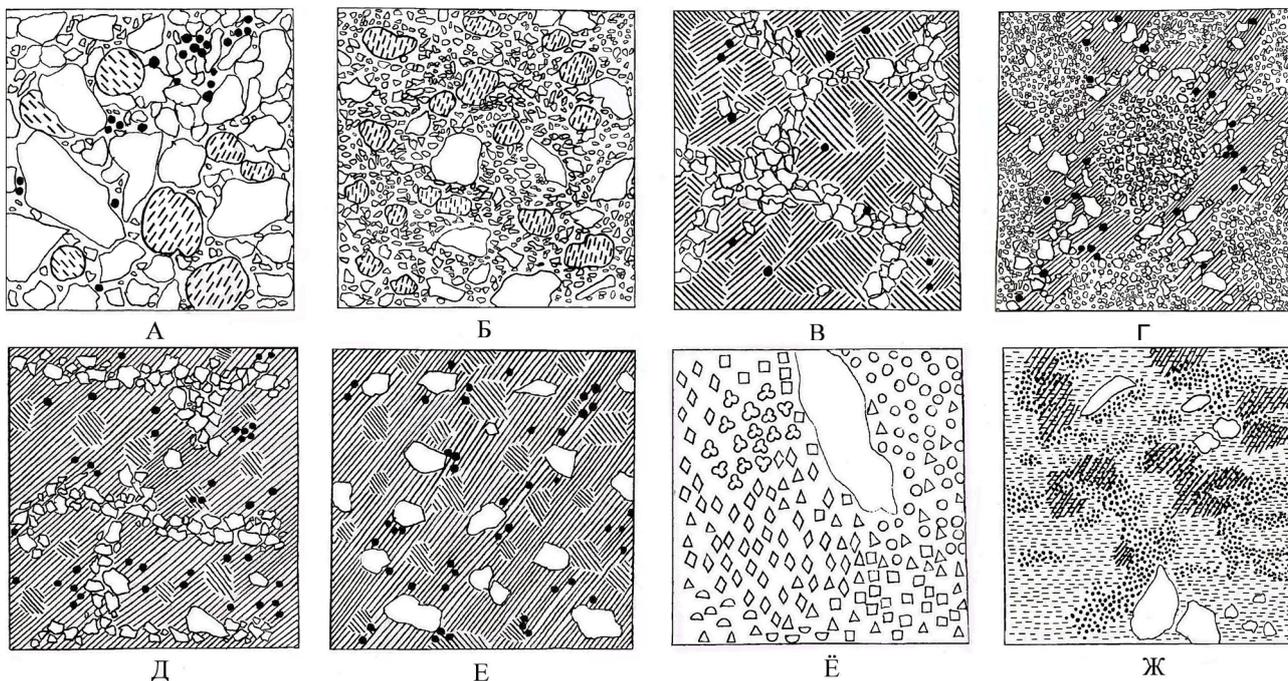


Рис. 1. Некоторые варианты горизонтальной структуры растительных сообществ в горах Южной Сибири: А – спорадически-пятнистый гомотонный тип криофитных подушечников (Южно-Чуйский хребет, Алтай); Б – спорадично-пятнистый гомогенный тип фрагмента сообщества незабудочника волосистого (Северо-Чуйский хребет, Алтай); В – двухчленный регулярно-циклический обращенным тип лишайниково-злаково-кобрезиево-дриадовой тундры (Северо-Чуйский хребет, Алтай); Г – двухчленный регулярно-циклический тип дриадовой тундры (Кузнецкий Алатау); Д – двухчленный полосчатый нерегулярно-циклический тип дриадовой тундры (Сумультинский хребет, Алтай); Е – регулярно-континуальный тип дриадовой тундры с элементами мозаичной структуры (Сумультинский хребет, Алтай); Ё – полидоминантный среднетравный альпийский луг (Катунский хребет, Алтай); Ж – кустарничково-шикшево-лишайниковая тундра (Западный Саян).

Как отмечает Н. В. Матвеева (1998), образование регулярно-циклического типа структуры специфично именно для полярно-тундровой зоны и отчасти для полярных пустынь, хотя некоторые его аналоги можно наблюдать в экстремальных условиях в горах. В высокогорьях умеренного климатического пояса влияние многолетней мерзлоты на горизонтальную структуру фитоценозов проявляется, в основном, на высотном пределе распространения растительности на выположенных поверхностях, с которых сдувается снег, в то время как влияние мерзлоты на структуру растительности полярных биомов сохраняется вплоть до подзоны лесотундры. Основной причиной уменьшения влияния мерзлоты на структуру высокогорных фитоситем умеренной зоны является специфика климата и связанных с ними явлений (снеговой покров, осадки и др.), эдафические условия (преобладание грубообломочной каменистой подстилающей породы над тонкозернистым субстратом), поэтому здесь практически не встречаются мерзлотные полигоны, а мерзлотные медальоны и глинистые пятна встречаются достаточно редко. При криогенной сортировке каменистых грунтов более крупная каменистая фракция распределяется по краям медальонов, а их центральную часть, занятую более мелкой фракцией обломков горной породы, занимает растительность (рис. 1В) (на рисунке, направленной вправо штриховкой, обозначены фрагменты с преобладанием дриады острозубчатой, направленной влево штриховкой участка с преобладанием злаков и осок). Такой тип горизонтального строения растительности мы назвали двухчленным регулярно-циклическим обращенным типом, который отличается от описанного Н. В. Матвеевой (1998) двухчленного регулярно-циклического типа структуры тем, что растительность в первом случае группируется внутри мерзлотного медальона, а во втором – по его краям (рис. 1Г) (на рисунке штриховкой обозначены участки с преобладанием дриады).

Под влияние склоновых процессов двухчленный регулярно-циклический тип структуры может трансформироваться в двухчленный ступенчатый полосчатый регулярно-циклический тип горизонтальной структуры, причем мелкозем и растения концентрируются на внешней части ступени, а крупные обломки камней скапливаются сверху. При этом важную роль играют дерновинные растения, или кустарнички. Например, куртина дриады (*Dryas oxyodonta* Juz.), благодаря разветвленной системе подземных побегов и корней, закрепляет склоны, противостоя развитию склоновых процессов (рис. 2) (Волков, Волкова, 2017).

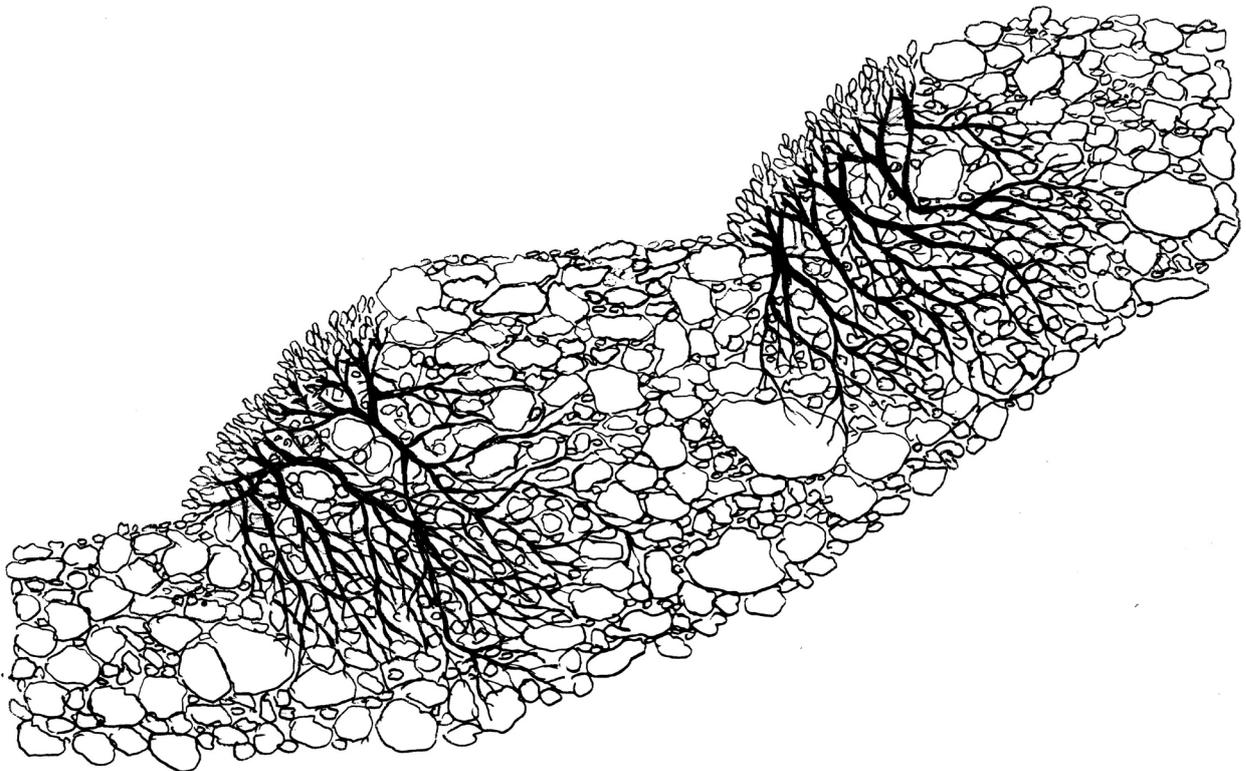


Рис. 2. Разрез, показывающий роль геофитизированных кустарничков дриады в противостоянии склоновым процессам.

На некрутых склонах в результате уравнивания воздействия криогенных и склоновых процессов формируется двухчленный полосчатый нерегулярно-циклический тип горизонтальной структуры (рис. 1Д) (на рисунке, направленной вправо штриховкой обозначены контуры с преобладанием дриады, фрагментами с со штриховкой направленной влево обозначены фрагменты с преобладанием злаков и кобрезий), который по мере уменьшения влияния мерзлотных процессов может трансформироваться в регулярно-континуальный с элементами мозаичной структуры (рис. 1Е). Такой тип структуры можно рассматривать в качестве переходного от нерегулярно-мозаичной структуры к относительно гомогенной, в которой дискретные ценоэлементы играют небольшую роль в виде включений в относительно большие контуры однородной растительности. Данный процесс структурной и экологической гомогенизации связан с уменьшением влияния абиотических факторов на структуру растительности на фоне усиления ее эдификаторных свойств. В результате проявление мозаичности охватывает относительно небольшую поверхность растительного сообщества, что наряду с увеличением экологической толерантности растений в более благоприятных условиях ведет к его экологической и структурной гомогенизации. Дискретность ценоэлементов в данном случае можно рассматривать в рамках внутренней мозаики фитоценоза (внутрифитоценозическая континуальность). Например, в дриадовых тундрах часто наблюдаются фрагменты с преобладанием то дриады, то граминоидов (злаков, кобрезий и осок).

В регулярно-континуальном типе горизонтальной структуры дриадовых тундр в горах элементами мозаики часто выступают не мерзлотные пятна грунта, а выходы скалистой породы, валуны и т.д., которые не разделяют поверхность растительного сообщества на отдельные фрагменты. Такой тип горизонтальной структуры тундр можно определить как «регулярно-континуальный тип с элементами мозаичной структуры».

Регулярно-континуальный тип с элементами мозаичной структуры может формироваться и в виде вкраплений микроценозов, когда элементы мозаики фитогенного происхождения не разделяют поверхность фитоценоза на отдельные фрагменты. Исходя из природы элементов мозаики фитоценоза, можно выделять два подтипа регулярно-континуального сложения фитоценоза с элементами мозаики экотопического и фитогенного происхождения. В реальности чаще встречаются фитоценозы, включающие элементы мозаики как экотопического, так и фитогенного происхождения. Данный тип структуры является одним из самых распространенных типов горизонтальной структуры высокогорной растительности, отделенной от каменистой материнской породы тонким и разорванным слоем почвы.

Нерегулярно-мозаичный тип структуры растительности формируется, когда в пятна мозаики микроценозов занимают не менее 15 % от общего проективного покрытия фитоценоза. При этом в сомкнутых фитоценозах высокогорий причины мозаичности, связанные с взаимоотношениями растений (фитогенная мозаика) или с вегетативным разрастанием и размножением растений (клональная мозаика), преобладают над проявлениями экотопической мозаичности. Нерегулярно мозаичные структуры фитоценозов могут быть одноярусными, например, когда на альпийском лугу группа растений одного вида сменяет группу растений другого вида в пространстве, что особенно заметно аспектам цветения (рис. 1Ё) (на рисунке различными значками обозначены особи различных видов травянистых растений). В данном случае растения могут быть близки по жизненным формам и эколого-биологическим особенностям, что позволяет отнести их к одной экологической гильдии.

В другом случае одноярусные нерегулярно-мозаичные фитоценозы могут состоять из более резко дифференцированных компонентов. Даже в наиболее благоприятных биоклиматических условиях субальпийского пояса распределение микроценозов с преобладанием кустарников и высокотравья часто имеет гомотонный характер, т. е. характеризуется неоднородно-пятнистым сложением. Но здесь, наряду с выраженной видовой дифференциацией микроценозов, хорошо выражена и биоморфологическая дифференциация.

И наконец, одноярусные нерегулярно-мозаичные фитоценозы могут быть образованы различными биологическими группами организмов, например, мхов, лишайников и кустарничков из цветковых растений, которые близки по вертикальным размерам и формируют сообщество со сложной синузальной структурой (рис. 1Ж) (на рисунке точечной штриховкой обозначены дерновины шикши, мелкой пунктирной штриховкой – участки с преобладанием лишайников, длинной косой штриховкой участки занятые кустанниковым ярусом березки круглолистной).

Таким образом, мозаичность в одноярусных нерегулярно-мозаичных фитоценозах проявляется на видовом, биоморфологическом и на уровне различных биологических групп, принимающих участие в формировании яруса. Поэтому нерегулярно-мозаичные фитоценозы можно соответственно разделить на I, II и третьего рода.

В многоярусных нерегулярно-мозаичных фитоценозах гомотонный характер горизонтальной структуры может усложняться в результате проявления ярусности. По сути микроценозы, образующие сообщество, представляют собой фрагменты абсолютно различных по строению растительных сообществ.

Например, в кустарниково-кустарничково-лишайниковой тундре наиболее хорошо выделяются три компонента: лишайники, кустарнички (*Empetrum subholarcticum* N. V. Vassil.) и нивелированные кустарники (*Betula rotundifolia* Sprach). Основой или «матриksom» горизонтальной структуры данного сообщества является одноярусный нерегулярно-мозаичный фитоценоз третьего рода, образуемый пятнами шикши и лишайников с высокой степенью сомкнутости с элементами мозаичности экологического происхождения (выходы скальной породы). В вертикальной проекции образуются однокомпонентные кустарничковый и лишайниковый ярусы, сменяющие друг друга в пространстве и примерно одинаковые по высоте. Пятна березы могут произрастать как над пятном лишайников, так и над пятном шикши. Таким образом, кустарничковый ярус может включать фитоценологические горизонты как лишайников, так и кустарничков. В формировании горизонтальной структуры фитоценоза с небольшим обилием принимают участие другие элементы: граминоиды, миниатюрные травянистые растения, которые вкраплены в пятна лишайников и шикши (элементы мозаики фитогенного происхождения, которые в виду небольшого обилия не играют особой роли в формировании структуры фитоценоза).

Гомогенный (или диффузный) тип горизонтального строения фитоценоза образуется в результате регулярного распределения морфоценоэлементов во всех точках растительного сообщества. Наиболее близки к этому типу регулярно-континуальный тип горизонтальной структуры фитоценоза и нерегулярно-мозаичный тип горизонтального строения I рода.

Благодарности. Исследования осуществляются при поддержке проекта РФФИ № 15-29-02599 «Комплексное изучение динамики видовой разнообразия в условиях экстремализации местообитаний в широтном и пояском градиентах перигляциальных зон Сибири».

ЛИТЕРАТУРА

Волков И. В., Волкова И. И. Структурно-физиономические особенности высокогорных и полярно-тундровых каменистых тундр // Современные проблемы науки и образования. – 2017. – № 4. URL: <http://www.science-education.ru/article/view?id=26602> (Дата обращения: 29.02.2018)

Волков И. В., Минчинская М. В. Тенденции синморфологической дифференциации псевдотундры на примере плато Водопадный (Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай) // Вестник ТГПУ, 2011. – Вып. 5(107). – С. 84–90.

Голубчиков Ю. Н. География горных и полярных стран. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. – СПб., 1998. – 220 с.

УДК 581.5:630*182.47

Состояние напочвенного покрова в рекреационно нарушенных сосняках Красноярской лесостепи

Ground layer in recreationally disturbed pine forests in Krasnoyarsk forest-steppe

Гончарова И. А., Скрипальщикова Л. Н., Барченков А. П.

Goncharova I. A., Skripalshikova L. N., Barchenkov A. P.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия.
E-mail: iagoncharova007@mail.ru; lara_skrip_@mail.ru; alexbarchenkov@mail.ru

Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Solitary Unit
V. N. Sukachev Institute of Forest, Krasnoyarsk, Russia

Реферат. Изучен видовой состав живого напочвенного покрова, его проективное покрытие в различных рекреационно-нарушенных сосновых фитоценозах Красноярской лесостепи. Рассчитаны индекс Шеннона и индекс синантропизации. Определены стадии трансформации напочвенного покрова.

Summary. The species composition of ground cover, its projective cover in various recreationally disturbed pine phytocenoses of the Krasnoyarsk forest-steppe has been studied. The Shannon index and the synanthropization index are calculated. The stages of ground cover transformation are determined.

В настоящее время все большую роль играет антропогенная трансформация среды, и рекреация занимает во многих случаях по своему значению и последствиям одно из первых мест (Рысин, 2006). Под влиянием рекреационных нагрузок лесные экосистемы проходят несколько стадий деградации. Упрощается их структура, из состава растительности нижних ярусов исчезают лесные виды, в результате чего формируется более устойчивый к вытаптыванию злаково-разнотравный покров (Таран, Спиридонов, 1977).

Для изучения напочвенного покрова в августе 2017 г. в сосновых фитоценозах, находящихся в зоне Красноярской лесостепи, проведены геоботанические исследования по общепринятым методикам (Сукачев, Зонн, 1961). Обследованные боры произрастают в одинаковых лесорастительных условиях с различной степенью антропогенного воздействия. Пробные площади (ПП) 1, 2, 3, 6 заложены в пригородных борах и расположены на расстоянии 10–30 км от г. Красноярск в различных направлениях. ПП 4, удаленная от г. Красноярск на 40 км, является контролем. ПП 5 удалена от города на 100 км и представляет собой припоселковый бор. Классификация эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов проведена по Д. И. Назимовой и др. (2012) и Т. Н. Буториной (1963). Для сравнительной оценки флористических списков применен коэффициент Сёрнсена–Чекановского. Степень видового разнообразия оценена с помощью индекса Шеннона (Шмидт, 1984), степень трансформации живого напочвенного покрова — по доле участия синантропных видов в составе фитоценоза (индекс синантропизации) (Горчаковский, 1999).

ПП 1. «СНТ». Сосняк разнотравно-осочково-зеленомошный. Пробная площадь расположена на надпойменной террасе р. Енисей. Отмечены следы прохождения пожаром и слабые следы рекреации. Подлесок выражен как ярус, равномерно распределен по площади. Проективное покрытие – 70 %. Доминантом является *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. Проективное покрытие живого напочвенного покрова составляет 80 %. Доминантами являются *Carex macroura* Meinsh., *Thalictrum foetidum* L., *Rubus saxatilis* L., *Lathyrus humilis* (Ser.) Spreng. Степень задерненности почвы – 70 %. Моховой покров хорошо развит, с проективным покрытием 70 %, образован *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. В примеси встречается *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.J.Kop. На пробной площади отмечен вид, зане-

сенный в Красную книгу Красноярского края — *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (Антипова, 2005). Индекс синантропизации (табл. 1) на данной пробной площади равен 0, несмотря на наличие следов рекреации, из чего можно сделать вывод, что рекреационное воздействие находится в начальной стадии и в незначительной степени.

Таблица 1

Индекс видового разнообразия и индекс синантропизации в сосновых ценозах

Пробные площади	«СНТ»	«Березовка»	«Есаулово»	«Погорелка»	«Юкеево»	«Плодово-ягодная станция»
Индекс Шеннона	1.64	2.59	2.06	3.12	3.27	2.44
Индекс синантропизации	0	14.7	8.0	0	19.1	12.5

ПП 2. «Березовка». Сосняк осочково-разнотравный. Отмечены следы рекреационного воздействия средней степени. Тропиночная сеть слабо выражена (5 %). Подлесок представлен как ярус с проективным покрытием 30 % и образован *Cotoneaster melanocarpus*, *Rosa acicularis* Lindl., *Viburnum opulus* L. и др. Общее проективное покрытие живого напочвенного покрова 70 %. Доминантами и содоминантами являются *Carex macroura*, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Thalictrum minus* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Vicia unijuga* A. Br. Степень задерненности почвы 40–50 %. На пробной площади отмечены несколько клонов *Cypripedium macranthos* Sw., занесенного в Красную книгу Красноярского края (имеет статус 2 (V) — уязвимый вид, сокращающий численность) (Андреева, 2005). Моховой покров представлен в виде отдельных пятен *Pleurozium schreberi*.

ПП 3. «Есаулово». Сосняк разнотравно-осочково-зеленомошный. На пробной площади отмечены незначительные следы рекреационного воздействия. Подлесок представлен как ярус (проективное покрытие 80 %), равномерно распределен по площади, образован *Cotoneaster melanocarpus*, *Viburnum opulus*, *Swida alba* (L.) Opiz и др. Степень общего проективного покрытия почвы составляет 70 %. Доминантами и содоминантами являются *Carex macroura*, *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum* L., *Thalictrum minus*, *Polygonatum odoratum*, *Phlomis tuberosa* (L.) Moench. Степень задерненности почвы – 60 %. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса 70 %. Доминантом является *Pleurozium schreberi*. В примеси присутствуют *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Helodium blandowii* (F. Weber & D. Mohr) Warnst.

ПП 4. «Погорелка». (Контроль). Сосняк разнотравно-зеленомошный. Следов рекреации не обнаружено. Подлесок как ярус не выражен, представлен отдельными экземплярами *Rosa acicularis*, *Padus avium* Mill., *Sorbus sibirica* Hedl. и др. Степень общего проективного покрытия составляет 100 %. Степень задерненности почвы 30 %. Доминантами и содоминантами травяно-кустарничкового яруса (проективное покрытие 60 %) являются *Calamagrostis arundinacea*, *Vaccinium vitis-idaea* L., *Carex macroura*, *Rubus saxatilis*. На пробной площади произрастают 2 вида, занесенные в Красную книгу Красноярского края: *Cypripedium macranthos* (статус 2 (V) уязвимый вид, сокращающийся в численности) и *Cypripedium guttatum* Sw. (статус 3(R) редкий вид) (Андреева, 2005). Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса 90 %. Доминантом является *Pleurozium schreberi*. Присутствуют в примеси *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Dicranum polysetum* Sw. На исследуемой территории не произрастают адвентивные виды (индекс синантропизации равен 0), вследствие чего можно исключить антропогенные воздействия.

ПП 5. «Юкеево». Припоселковый бор. Сосняк мелкотравно-зеленомошный. Отмечено влияние рекреационной и пастбищной нагрузки. На пробной площади выражена тропиночная сеть (10 %). Подлесок равномерно распределен, занимает 10–15 % площади, представлен *Sorbus sibirica*, *Padus avium*, *Salix caprea* L. и др. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов составляет 90 %. Травяно-кустарничковый ярус представлен *Calamagrostis arundinacea*, *Cimicifuga foetida* L., *Aconitum barbatum* Pers., *Rubus saxatilis*, *Carex macroura* и др. Структура фитоценоза неоднородная. Выделяется 3 микроассоциации: 1) мелкотравно-зеленомошная микроассоциация, занимает 60 %; 2) осоковая микроассоциация, занимает 25 %; 3) высокотравная микроассо-

циация, занимающая менее 5 % площади, отмечена вдоль троп. Мохово-лишайниковый покров мощностью занимает 60 % площади и представлен, в основном, двумя видами: *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*.

III 6. «Плодово-ягодная станция». Сосняк мелкотравно-зеленомошный с мертвопокровными участками. На пробной площади отмечено сильное рекреационное влияние. Развита дорожно-тропичная сеть (20 %). Подлесок (проективное покрытие не превышает 5 %) распределен неравномерно, представлен отдельными экземплярами *Padus avium*, *Sorbus sibirica* и др. Степень общего проективного покрытия почвы 40 %, степень задерненности почвы 20 %. Доминантами и содоминантами травяно-кустарничкового яруса являются *Pyrola rotundifolia* L., *Carex macroura*, *Rubus saxatilis*, *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C. Barton. Структура фитоценоза неоднородная, отмечены 2 микроассоциации: 1) мертвопокровная (занимает 40 % площади); 2) мелкотравно-зеленомошная (занимает 60 % площади). На пробной площади отмечен в единственном экземпляре вид *Cypripedium macranthon*, занесенный в Красную книгу Красноярского края. Мохово-лишайниковый ярус имеет проективное покрытие 40 %. Доминантом является *Hylocomium splendens*. В примеси присутствуют *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr. Степень нарушенности напочвенного покрова данного сосняка пока не превышает пороговых значений. Количество синантропных видов в составе напочвенного покрова составляет 12.5 %. Однако нерегулируемые рекреационные нагрузки и пожары могут привести к обеднению видового разнообразия нижних ярусов растительности и в конечном итоге смене напочвенного покрова.

Индекс видового разнообразия (индекс Шеннона) на удаленных от города Красноярск объектах («Юксеево» (припоселковый бор) и «Погорелка» (контроль)) на 17–49 % выше, чем в пригородных фитоценозах (табл. 1).

В изучаемых сосновых ценозах зафиксировано 14 видов кустарников, 87 видов травяно-кустарничкового яруса и 8 видов мхов. Значение коэффициента сходства Сёренсена–Чекановского между флористическими списками на пробных площадях варьирует от 0.3 до 0.57 (табл. 2). Больше всех отличается по видовому составу пробная площадь «СНТ». Остальные пробные площади достаточно близки по флористическому составу и имеют коэффициент сходства не ниже 0.4. Однако видовые составы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов различаются в фитоценозах различной степени нарушенности.

Таблица 2.

Коэффициент сходства видового состава на пробных площадях в сосновых фитоценозах

Пробные площади	«Березовка»	«Есаулово»	«Погорелка»	«Юксеево»	«Плодово-ягодная станция»
«СНТ»	0.51	0.43	0.33	0.34	0.3
«Березовка»		0.55	0.49	0.44	0.44
«Есаулово»			0.57	0.53	0.47
«Погорелка»				0.45	0.4
«Юксеево»					0.5

Месторасположение пробных площадей в лесостепной зоне определило эколого-ценотическую структуру флоры, в которой преобладают группы лугового и лугово-лесного разнотравья и злаков (33 %), лугово-лесного крупнотравья (13 %), лесостепные виды (12 %). Подавляющее большинство видов относятся к светлохвойной (37.5–56.5 %) и лесостепной (10.3–43.7 %) поясно-зональным группам. Вклад синантропных (пасквальных, рудеральных, сегетальных) видов в флористический состав сосновых фитоценозов достаточно велик и составляет 13.8 %.

Высокие значения индекса синантропизации свидетельствуют о сильной нарушенности естественного растительного покрова, приводящее к ослаблению конкурентноспособности многих произрастающих здесь растений, что в значительной мере облегчает экспансию антропофитов и апофитов в видовой состав растительных сообществ. Из изученных сосновых ценозов наибольший индекс синантропизации отмечен на пробной площади «Юксеево» (табл. 1). Трансформация флоры, проявляющаяся

в наличии 19 % синантропных видов, свидетельствует об рекреационном и пастбищном воздействии на нее. Первая начальная стадия пастбищной дигрессии характеризуется внедрением представителей группы синантропных видов и увеличением их участия, дисбалансом и перестройкой эколого-ценотических групп, состава доминантов, содоминантов. Как правило, наиболее характерным видом является устойчивый к вытаптыванию вид, служащий индикатором перевыпаса — клевер ползучий. Согласно шкале антропогенной трансформации растительных сообществ (Прокопьев, Рыбина, 2010), пробные площади «Березовка», «Есаулово», «Юкseeво» и «Плодово-ягодная станция» находятся на стадии слабой трансформации, причем «Есаулово» — на начальной фазе, а остальные – на заключительной фазе.

Благодарности. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке договора НИР № 29.03.08/2016 «Изучение устойчивости антропогенно-нарушенных лесных экосистем в зонах длительного воздействия техногенных факторов».

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Е. Б. Венерин башмачок пятнистый – *Cypripedium guttatum* Sw., Венерин башмачок крупноцветковый – *Cypripedium macranthon* Sw. // Красная книга Красноярского края: Растения и грибы. – Красноярск: Поликом, 2005. – С. 130, 131.

Антипова Е. М. Гнездоцветка клубочковая (неоттианте клубочковая) – *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter // Красная книга Красноярского края: Растения и грибы. – Красноярск: Поликом, 2005. – С. 140.

Буторина Т. Н. Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1963. – С. 31–52.

Горчаковский П. Л. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. – Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1999. – 156 с.

Назимова Д. И., Дробушевская О. В., Данилина Д. М., Коновалова М. Е., Кофман Г. Б., Бугаева К. С. Биоразнообразие и динамика низкогорных лесов Саян: региональный и локальный уровни // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – Кн. 1. – С. 131–173.

Прокопьев Е. П., Рыбина Т. А. Опыт мониторинга синантропизации и антропогенной трансформации растительного покрова особо охраняемых природных территорий г. Томска // Вестник Томского гос. ун-та. Биология, 2010. – № 3 (11). – С. 109–118.

Рысин Л. П. Лесные экосистемы в условиях рекреационного лесопользования – современная ситуация и перспективы // Динамика и устойчивость рекреационных лесов. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. – С. 5–24.

Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. – М.: Из-во АН СССР, 1961. – 144 с.

Таран И. В., Спиридонов В. Н. Устойчивость рекреационных лесов. – Новосибирск: Наука, 1977. – 179 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 288 с.

УДК 582.711:502(470.26)

***Cotoneaster lucidus* Schlecht. в естественных фитоценозах национального парка «Куршская коса» (Калининградская область)**

***Cotoneaster lucidus* Schlecht. in natural phytocenoses of the National Park «Curonian Spit» (Kaliningrad Region)**

Губарева И. Ю.^{1,2}, Миронов Б. К.¹, Царенко Н. Е.¹

Gubareva I. Yu.^{1,2}, Mironov B. K.¹, Tsarenko N. E.¹

¹ Балтийский федеральный университет им. Иммануила Канта, г. Калининград, Россия. E-mail: gubareva-irin@yandex.ru; bironov@bk.ru; ntsarenko@yandex.ru

² Национальный парк «Куршская коса», Калининград, Россия. E-mail: gubareva-irin@yandex.ru

¹ Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia

² National Park «Curonian Spit», Kaliningrad, Russia

Реферат. В 1980-х гг. прошлого столетия для закрепления песков Куршской косы (Калининградская область) были высажены разнообразные растения, среди которых редкие древесные интродуценты. Одним из таких видов был *Cotoneaster lucidus* Schlecht. – редкий и охраняемый вид, занесенный в Красную книгу России (2008). Исследования показали, что за прошедший период растение вполне адаптировалось в условиях косы, нормально развивается и дает самосев. В статье приводятся сведения о фенологических наблюдениях за посадками кизильника в национальном парке «Куршская коса» в 2014–2017 гг. В частности, рассматривается начало развития, сроки цветения и плодоношения, изменение осенней окраски листвы, указан средний годичный прирост побегов.

Summary. To fix the Curonian Spit (Kaliningrad region) sands in the 80s of the 20th century various plants were used including rare tree introducents. Among such species there was *Cotoneaster lucidus* Schlecht, a rare and protected species, which is listed in the Red Book of Russia (2008). Research has demonstrated that the plant has been fully adapted to the Curonian Spit conditions over the past period; it develops normally and gives self-seeding. In 2014–2017 phenological observations over the cotoneaster plantings were carried out in the national park “Curonian Spit”. The article gives information on the results of these observations. In particular, beginning of development, terms of flowering and fruiting, change in autumn color of foliage are viewed; average annual growth of shoots is indicated.

Природоохранные функции заповедных территорий общеизвестны. Они изначально создаются для сохранения видового разнообразия местной флоры и фауны, а также охраны редких и уникальных фитоценозов. Как правило, внедрение чужеродных видов на такие территории под запретом либо строго контролируется. В силу сложившихся экологических обстоятельств на территории национального парка «Куршская коса» (НП КК) (негативное воздействие развеваемых песков) люди были вынуждены активно использовать растения-интродуценты.

Коса представляет собой уникальный заповедный полуостров необычной конфигурации, имеющий вытянутую форму в виде узкой дуги и сформированный как песчаная аккумулятивная система. Растительный покров здесь был представлен широколиственными, смешанными и хвойными лесами. Особо ценные породы и старовозрастные массивы располагались в южной, корневой части косы. К сожалению, активная хозяйственная деятельность и опустошительные войны привели к утрате значительной части растительного покрова. Это привело к тому, что в XIX веке незакрепленные дюнные пески пришли в движение, возникла угроза полного уничтожения рыбацких поселков, которые уже и так неоднократно переносились, поскольку засыпались движущимися песками. Нависла угроза существования и всей экосистемы косы в целом. В связи с этим были предприняты попытки закрепления движущихся песков с помощью растений. Для этих целей использовали как местные виды (*Lathyrus maritimus* Bigel.; *Ammophila arenaria* (L.) Link, так и интродуценты. Наиболее эффективными среди травянистых

интродуцентов оказались *Leymus arenarius* (L.) Hochst.; *L. racemosus* (Lam.) Tzvel. subsp. *ramosus*; *Gypsophila paniculata* L., а среди древесных пород *Pinus mugo* Turra., *Pinus contorta* Dougl. ex Loud var. *contorta*, *P. nigra* Arn.). Процесс стабилизации движущихся песков занял продолжительный период времени, в течение которого было высажено множество интродуцентов. Однако не все из них смогли адаптироваться или удовлетворить требованиям, предъявляемым к ним по биологическим и экологическим критериям.

В послевоенный период, когда территория Куршской косы вошла в состав СССР, интродукционные работы на косе продолжились. С учетом того, что к 1970–80-м гг. прошлого столетия основная часть подвижных песков была стабилизирована и развитие территории пошло по пути заповедно-рекреационного режима, перед сотрудниками НП стал вопрос и об использовании в качестве закрепителей песков декоративных кустарников. Кроме того, выбор для посадки такой группы как кустарники объяснялся тем, что полное отсутствие или весьма разреженный кустарниковый ярус в подростках *P. sylvatica* L. открывал зону выдува песка (на этих участках леса) вглубь косы вплоть до зоны пальве. В посадках под пологом сосняков, на опушках и полянах стали высаживать: *Rosa rugosa* Thunb. (которая уже прошла испытания на авантюне), *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt., *Cotinus coggygria* Scop. и *Cotoneaster lucidus* Schlecht. Эти виды отличались устойчивостью к местным климатическим, почвенным и другим условиям. Кроме того, они обладали высокими декоративными качествами (Губарева и др., 2015; Губарева, 2017; Петрова, 2010).

В 1980-х гг. прошлого столетия были высажены пробные экземпляры саженцев *C. lucidus*. Они локализованы в 19-м квартале участкового лесничества «Зеленоградское» НП КК. Выбор этого кустарника был обусловлен рядом причин: во-первых, схожестью условий произрастания с таковыми в естественных местообитаниях на юге Центральной Сибири (разреженные сосновые леса, опушки); во-вторых, нетребовательностью к почвенным условиям, засухоустойчивостью и стойкостью к интенсивной инсоляции; в-третьих, были учтены эстетические качества растения, которое к тому времени уже рекомендовало себя в декоративной культуре населенных пунктов (сады и парки). Кроме того, кизильник блестящий представляет редкий и охраняемый вид в своем ареале и занесен во многие региональные Красные книги, а также в Красную книгу России (Бойков, Бадмаева, 2008).

В посадках были использованы трех – пятилетние саженцы, приживаемость которых составила около 70 %. Таким образом, возраст отдельных экземпляров *C. lucidus* составляет уже более тридцати лет. Высота самых крупных кустарников отмечается в полутенистых сосняках расположенных в междюнных понижениях. Также выявлено благоприятное воздействие на растение его произрастание по опушкам в смешанных массивах с *Berberis vulgaris* L., *Salix daphnoides* Vill. и *Borkhausenia intermedia* (Ehrh.) Sennikov & Kurto. Здесь высота самых крупных экземпляров составляет 1,25–1,50 м.

В 2014–2017 гг. проводились фенологические наблюдения за посадками *C. lucidus*. Основная цель их была связана с выявлением особенностей сезонного развития вида в условиях НП КК и проведением оценки динамики декоративных качеств в течение годового цикла. Фенологические наблюдения проводились согласно общепринятым методикам (Булыгин, 1979; Зайцев, 1981; Методика фенологических наблюдений..., 1979), они показали, что начало вегетации кизильника блестящего приходится на первую декаду апреля. Самое раннее распускание почек наблюдается по опушкам сосняков на защищенных кустарниками подветренных склонах дюн уже в конце марта (например, в 2015 г.). В междюнных понижениях и на открытых участках без защиты деревьев и кустарников, растение начинает вегетацию на 5–7 дней позже. Начало цветения наблюдается во второй половине мая, а под пологом леса – в июне. Продолжительность цветения в среднем составляет около 40 дней. Начало окончательного формирования плодов приходится на конец июня. Массовое созревание плодов отмечается во второй декаде августа (рис. 1а). Они долго удерживаются на растении, иногда и после осеннего листопада. В соцветиях отмечается в среднем от трех до пяти светло-розовых цветков (рис. 1б), при этом к концу сезона завязывается и вызревает только 1–2 плода (в редких случаях – три). Средний размер плодов составляет около 6 (8) мм в диаметре. Большинство из них поедается в сентябре кочующими и перелетными птицами, а часть опавших на землю – мышевидными грызунами. Под пологом сосняка, недалеко от первоначальных посадок, был обнаружен самосев кизильника, однако густых зарослей он не образует и далеко за пределы посадок не распространяется. На наш взгляд, сдерживающим фактором

являются сложные природные условия, среди которых недостаток влаги и ее быстрая испаряемость с песчаной почвы, а также засыпание движущимися песками в местах прорыва авантюны. Растения, погруженные более чем на 2/3 в песок, там погибают (рис. 1в).

Средний годичный прирост (за 2016 и 2017 гг.) у верхушечных побегов кизильника, обитающего на опушках и полянах, составил 15–17 см, а под пологом леса – около 10 см, что на 5–10 см меньше,



Рис. 1. *Cotoneaster lucidus* Schlecht. в условиях произрастания в национальном парке «Куршская коса» (Калининградская область): а – плоды; б – соцветия; в – наступление песков авантюны на лес, «поглотившее» растение.

чем в условиях культуры г. Калининграда. Прирост боковых побегов также меньше и в среднем составляет около 2,5 и 3,5 см соответственно условиям произрастания.

Размеры листовой пластинки *C. lucidus* – 4,5–6(7) см длиной и около 2,5 см шириной (на верхушечных побегах). Осенняя окраска в условиях НП КК формируется со второй декады сентября и своего максимума достигает к середине октября. Основные вариации цветовой палитры листьев: золотисто-желтая, охристо-желтая, оранжевая, разнообразные оттенки красной и даже темно-пурпурная. Вариации цвета зависят от изменений климатических условий в летний период. При достаточно влажном и прохладном лете преобладают золотисто-желтые цвета, реже – оранжевые, а при засушливом или при ранних осенних заморозках – карминно-красные. Поскольку ярким цветением *C. lucidus* на косе не отличается, самые декоративные периоды сезонного развития у него приходятся на осень (не ежегодное обильное плодоношение и окраска листвы). В тихие, безветренные сезоны осенняя листва сохраняется на кустарнике около 25 дней. В сочетании с зеленью хвойных пород (*Pinus sylvestris* L., *P. contorta* Dougl. ex Loud., *Juniperus communis* L.), папоротников (в основном *Polypodium vulgare* L., *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray и *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs) и зелеными мхами, яркий наряд кизильника особенно привлекателен и вызывает положительные эмоции у посетителей НП на экологических тропах. В этот период кизильнику блестящему можно присвоить самый высокий балл по оценки декоративности (Губарева и др., 2015). В целом же наблюдения за совокупными декоративными качествами этого интродуцента, учет его зимостойкости и повреждаемости болезнями и вредителями, позволяет присвоить ему 32 балла по бальной шкале оценки декоративности наряду с такими интродуцентами косы как *Sarothamnus scoparius* (L.) W. D. J. Koch (30 баллов) и *Cotinus coggygria* Scop. (34 балла) (Губарева и др., 2015).

Таким образом, наши исследования показали, что в результате интродукции *C. lucidus* в естественные фитоценозы НП КК произошла его полная акклиматизация. Растение адаптировалось к условиям косы, формирует кустарниковый ярус в сосняках, участвует в процессе закрепления подвижных песков и является декоративным элементом естественных фитоценозов косы. Активного распространения вида по национальному парку за последние 30 лет не наблюдается. Ягоды служат кормом для птиц и животных, а декоративная осенняя окраска листвы способствует созданию гармоничных ландшафтных групп и массивов на туристических маршрутах. Кроме того, обитание *C. lucidus* на косе – это один из способов сохранения редкого и охраняемого в России растения на заповедной территории (Губарева, 2016; Губарева, 2017).

ЛИТЕРАТУРА

Бойков Т. Г., Бадмаева Н. К. Кизильник блестящий. *Cotoneaster lucidus* Schlecht. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / гл. редколл. Ю. П. Трутнев и др.; сост. Р. В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 492–493.

Булыгин Н. Е. Фенологические наблюдения над древесными растениями. – Л.: ЛТА, 1979. – 96 с. Губарева И. Ю. Редкие виды растений Красной книги России в естественных фитоценозах НП «Куршская коса» // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия НП «Куршская коса». Сб. стат.– Калининград: Изд.-во БФУ им. И. Канта, 2016. – Вып. 12. – С. 14–34.

Губарева И. Ю. Редкие и охраняемые виды флоры национального парка «Куршская коса». – Калининград: Изд.-во БФУ им. И. Канта, 2017. – 106 с.

Губарева И. Ю., Миронов Б. К., Царенко Н. Е. Декоративные кустарники в естественных ландшафтах национального парка «Куршская коса» // Охрана природной среды и эколого-биологическое образование: сб. материалов междунар. науч.-практ. конф. (25–26 ноября, г. Елабуга, 2015 г.). – Елабуга: Издатель Леонтьев В. В., 2015. – С. 101–107.

Зайцев Г. Н. Фенология древесных растений. – М.: Наука, 1981. – 120с.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах / Александрова Н. С., Булыгин В. Н. и др. М.: Наука, 1979. 114 с.

Петрова Н. Г. Редкие виды интродуцентов в дендрофлоре Калининградской области. Приложение 3. // Красная книга Калининградской области / под ред. В. П. Дедкова, Г. В. Гришанова. – Калининград: Изд.-во БФУ им. И. Канта, 2010. – С. 302–303.

УДК 581.9

Видовой состав высокогорной флоры Монгольского Алтая The species composition of high mountain flora in the Mongolian Altai

Гундэгмаа В.¹, Мунх-Эрдэнэ Т.², Сувдцэцэг Ч.¹

Gundegmaa V.¹, Munkh-Erdene T.², Suvdtsetseg Ch.¹

¹ Отделение биологии, Институт математики и естественных наук, Монгольский национальный университет образования, г. Улан-Батор, Монголия. E-mail: chalkhorum@gmail.com; suvdaa314@gmail.com

² Лаборатория систематики флоры и растений, Институт общей и экспериментальной биологии, Монгольская академия наук, г. Улан-Батор, Монголия. E-mail: tmunkhu@gmail.com

¹ Department of Biology, School of Mathematics and Natural Sciences, Mongolian National University of Education, Ulaanbaatar, Mongolia

² Laboratory of the Flora and Plant systematic, Institute of General and Experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences Ulaanbaatar, Mongolia

Реферат. Нами отмечено 560 видов сосудистых растений, принадлежащих к 202 родам из 60 семейств высокогорной флоры (тундра, альпийский и субальпийский пояса) Монгольского Алтая. 58,8 % видового состава изученной территории составляют 10 семейств: Asteraceae, Fabaceae, Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Poaceae, Cyperaceae, Orobanchaceae, Brassicaceae and Salicaceae. 471 вид (84,2 % от общего видового состава) составляют многолетние травянистые растения, а также 5 видов древесных растений.

Summary. Our survey recorded 560 species of vascular plants belong to 202 genera of 60 families from the flora of High Mountain (tundra alpine and subalpine) in Mongolian Altai. About 58,8 % of species compositions are dominated by 331 species of 84 genera in 10 families (Asteraceae, Fabaceae, Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Poaceae, Cyperaceae, Orobanchaceae, Brassicaceae and Salicaceae) for this region. About 84,2 % of the total species composition is the life form of the perennial herbs (471 species) and there are 5 species of woody plants recorded in the region.

Materials and methods

We have used our collections carried out during research works on the project “Nature and ecology, evolution” in Mongolian Altai in 2014. Also we used the results of works from Khukh Serkh, Deluun soum of Bayan-Ulgii province conducted in 2015, and the research conducted in northern soums of Gobi-Altai province in 2015, as well as cooperated research project “Flora and vegetation of Mongolian Plateau” with School of Ecology, Inner Mongolian University in 2017.

To identify plant specimens, we used the books of Flora SSSR (1941), Flora of Siberia (1988), Flora of Central Siberia (1979) and Flora of East Europe (2001).

In terms of nomenclature, we followed the work including Angiosperm Phylogeny Group III (2009) and Plant Nomenclature (2012). In order to identify plant specimens we used binocular stereoscopic microscope “MBS-10”.

Results and discussions

1636 plant species are recorded in the steppe zone of Mongolian Altai Mountains (Urgamal et al., 2014). As a result of our survey, 560 species of vascular plants are registered in the subalpine belt, alpine belt and mountain tundra, and this is about 34,2 % of the whole plant composition of Mongolian Altai Mountains.

We determined 560 species belong to 202 genera and 60 families, they are distributed in following zones: mountain tundra (173 species), alpine belt (226 species) and subalpine belt (378 species). Our result shows that the highest diversity of flora composition in the highlands of Mongolian Altai Mountains has the flowering plants (Magnoliopsida), which in total includes 538 species belong to 53 families (88,3 %) and 192 genera (95 %) (Table 1). Other 32 species are composed of a few species of coniferous trees (*Larix*

sibirica Ledeb., *Picea obovate* Ledeb. and *Pinus sibirica* Du Tour), some shrubs (*Juniperus* sp.), small shrubs (*Ephedra monosperma* J. G. Gmel. ex C. A. Mey.), fern and horsetail etc.

The highest diversity family in the highlands of Mongolian Altai Mountains is Asteraceae with 65 species from 21 genera. Ten families which represent the 58,3 % of the species composition are Fabaceae, Ranunculaceae, Caryophyllaceae, Rosaceae, Cyperaceae, Poaceae and Brassicaceae (Table 2).

Table 1

Divisions of the vascular plants in Mongolian Altai Mountain

Division	Families		Genera		Species	
	Number of species	%	Number of species	%	Number of species	%
1. Polypodiophyta [Fern & horsetail]	5	8,4	6	3,0	16	2,9
2. Pinophyta [Gymnosperm]	2	3,3	4	2,0	6	1,1
3. Magnoliopsida [Flowering plants]	53	88,3	192	95	538	96
a. Magnoliidae [Dicotyledons]	41	68,3	165	82	456	84,6
b. Liliidae [Monocotyledons]	12	20	27	13	82	11,4
Total	60	100	202	100	560	100

Table 2

Families with the highest diversity of species

Families	Genera		Species	
	Number	%	Number	%
1. Asteraceae [Compositae]	21	10,3	65	11,6
2. Fabaceae [Leguminosae]	5	2,5	38	6,8
3. Ranunculaceae	13	6,4	37	6,6
4. Caryophyllaceae	12	6,0	37	6,6
5. Rosaceae	12	6,0	32	5,7
6. Cyperaceae	6	3,0	28	5,0
7. Poaceae [Graminae]	13	6,4	27	4,8
8. Brassicaceae [Cruciferae]	10	4,9	23	4,1
9. Orobanchaceae	3	1,5	23	4,1
10. Salicaceae	2	1,0	17	3,0
Total	97 genera	48%	327 species	58,3

The genus *Pedicularis* includes the highest number of species (21 species) from 10 leading genera of highlands flora. The following genera represent about 26 % of species composition: *Oxytropis* DC (20 species), *Salix* L. (15 species), *Saussurea* DC (14 species), *Potentilla* L. (13 species), *Allium* L. (12 species), *Carex* L. (12 species), *Astragalus* L. (11 species) and *Ranunculus* L. (9 species) (Table 3).

The species of the mountain tundra, alpine and sub-alpine belts of the Mongolian Altai Mountains are classified into six groups according the categories of the life forms of I. G. Serebryakov (1962, 1964) (Table 4).

The examined highlands flora includes 5 species of woody plants (*Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour., *Picea obovata* Ledeb., *Populus laurifolia* Ledeb. and *Populus tremula* L.), 28 species of shrubs (*Caragana jubata* (Pall.) Poir., *Comarum salesovianum* (Steph.) Asch. & Graebn., *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Grossularia acicularis* (Sm.) Spach, *Juniperus pseudosabina* Fisch. & C.A.Mey., *Lonicera altaica* Pall., *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Ribes graveolens* Bunge, *Rosa oxyacantha* Bieb., *Salix bebbiana* Sarg. and *Salix glauca* L. etc), 15 species of subshrubs (*Arctous alpina* (L.) Nied., *Betula humilis* Schrank, *Dryas grandis* Juz., *Dryas oxyodonta* Juz., *Empetrum nigrum* L., *Salix arctica* Pall., *Salix berberifolia* Pall., *Salix nummularia* Andess. and *Vaccinium vitis-idaea* L. etc), 22 species of half-subshrubs

Table 3

Top 10 genera with highest number of species

Genera	Species	
	Number	%
1. <i>Pedicularis</i> L.	21	4,1
2. <i>Oxytropis</i> DC.	20	3,8
3. <i>Salix</i> L.	15	2,9
4. <i>Saussurea</i> Salisb.	14	2,6
5. <i>Potentilla</i> L.	13	2,4
6. <i>Allium</i> L.	12	2,2
7. <i>Carex</i> L.	12	2,2
8. <i>Astragalus</i> L.	11	2,1
9. <i>Juncus</i> L.	10	1,9
10. <i>Ranunculus</i> L.	9	1,8
Total	146 species	26 %

Table 4

Distribution of species according the life form (system of I. G. Serebryakov (1964))

Life form	Number of species	%
1. Woody	5	0,8
2. Shrubs	28	5,1
3. Subshrubs (bushes)	15	2,6
4. Half-subshrubs	22	3,9
5. Perennials	471	84,2
6. Annual or biennials	19	3,4
Total	560 species	100 %

(*Artemisia argyrophylla* Ledeb., *Biebersteinia odora* Steph., *Dryadanthe tetrandra* (Bunge) Juz, *Oxytropis acanthacea* Jurtzev, *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht., *Stellaria petraea* Bunge, *Stellaria pulvinata* Grub. and *Waldheimia tridactylites* Kar. & Kir. etc), 471 species of perennial herbs (*Achillea alpina* L., *Adoxa moschatellina* L., *Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm., *Crepis nana* Richard., *Erigeron oreades* (Schrenk.) Fisch. et Mey., *Saussurea baicalensis* (Adams) Robins., *Eritrichium alpinum* Ovczinnikova, *Cardamine bellidifolia* L., *Chorispora bungeana* Fisch. & C.A. Mey, *Cerastium lithospermifolium* Fisch., *Stellaria crassifolia* Ehrh., *Astragalus alpinus* L., *Hedysarum consanguineum* DC., *Swertia obtusa* Ledeb., *Pedicularis amoena* Adans ex Steven, *Corydalis pauciflora* (Steph. ex Willd.) Pers., *Veronica porphyriana* Pavlov, *Papaver pseudocanescens* Popov, *Ranunculus longicaulis* Ledeb. ex A.Spreng., *Thalictrum alpinum* L. and *Potentilla crantzii* (Crantz) Beck ex Fritsch etc) and also 19 species of annual or biennial (*Androsace fedtschenkoi* Ovcz., *Androsace filiformis* Retz., *Androsace lactiflora* Fisch. ex Duby, *Comastoma azureum* (Bunge) Zuev, *Comastoma falcatum* (Turcz.) Toyok., *Comastoma pulmonarium* (Turcz.) Toyok., *Gentiana aquatica* L., *Gentiana prostrate* Haenke, *Gentianella acuta* (Michaux) Hitt., *Juncus bufonius* L., *Juncus nastanthus* V.I.Krecz., *Koenigia islandica* L. and *Melandrium apricum* (Turcz.) Rohrb. etc).

LITERATURE

APG (Angiosperm Phylogeny Group) III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linn. Soc., 2009. – Vol. 161. – P. 105–121.

Flora of China, 2018. URL: /http://www.efloras.org/.

Plant nomenclature, 2018. URL: /http://www.theplantlist.org/browse/A/

Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren Ch. Conspectus of the vascular plants of Mongolia. – Ulaanbaatar: Admon Printing, 2014. – P. 334.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М. – Л.: Наука, 1964. – Т.3. – С. 146–193.

Флора Восточной Европы. Том X. / Отв. ред. и ред. тома Н. Н. Цвелев. – СПб.: Мир и семья; Издательство СПХФА, 2001. – 670 с.

Флора Сибири. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae. Т.9. / Сост. Л. И. Кашина, И. М. Красноборов, Д. Н. Шауло и др. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. – 200 с.

Флора СССР, Т. 10. /Сост. Н. В. Ковалев, В. Л. Комаров и др. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – 673 с.

Флора Центральной Сибири, Т.1 / Под ред. Л. И. Мальшева, Г. А. Пешковой. – Новосибирск: Наука, 1979. – 533 с.

УДК 582.734.3

**Новые региональные находки видов рода *Cotoneaster* Medik.
(Rosaceae Juss.) в Монголии**

**New regional records of the genus *Cotoneaster* Medik.
(Rosaceae Juss.) in Mongolia**

Гундэгмаа В.¹, Мунх-Эрдэнэ Т.², Ууганцэцэг Б.¹

Gundegmaa V.¹, Munkh-Erdne T.², Uugantsetseg B.¹

¹ Отделение биологии, Институт математики и естественных наук, Монгольский национальный университет образования, г. Улан-Батор, Монголия. E-mail: chalkhorum@gmail.com

¹ Department of Biology, School of Mathematics and Natural Sciences, Mongolian National University of Education, Ulaanbaatar, Mongolia

² Отделение Ботаники, Институт Общей и Экспериментальной Биологии, Монгольская Академии Наук, г. Улан-Батор, Монголия. E-mail: tmunkhu@gmail.com

² Department of Botany, Institute of General and Experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia

Реферат. Эта работа является результатом ревизии таксономического состава монгольского рода *Cotoneaster* Medik. В настоящее время во флоре Монголии насчитывается 5 видов кизильников. Мы указываем 6 новых региональных находок по двум видам (*Cotoneaster neo-popovii* Czer., *C. uniflorus* Bunge) в фитогеографических регионах Монголии.

Summary. This is a revision of the taxonomic composition of the Mongolian genus *Cotoneaster* Medik. At present, there are 5 species in the flora of Mongolia. We added 6 new regional records of 2 species (*Cotoneaster neo-popovii* Czer., *C. uniflorus* Bunge) from phytogeographical regions of Mongolia.

Introduction

The genus *Cotoneaster* Medik. (Rosaceae Juss., 1789) is slightly known taxonomically in Mongolia. V. I. Grubov (1982) first registered 3 species, later N. Ulzijkhutag (1984) added 4 species, Gubanov's conspectus (1996) included 5 species and at least M. Urgamal (Urgamal et al., 2014) registered 5 species of the genus in the flora of Mongolia (Table 1).

Material and Methods

The *Cotoneaster* specimens from the Herbarium of the Institute of general and experimental Biology (UBA), Mongolian Academy of Science, the Herbarium of the National University of Mongolia (UBU) as well as additional data were used for the study. In a total of 218 sheets of specimens collected by numerous scientists during a period from between 1912 to 2016 years were studied. The nomenclature and taxonomy follow works of Пояркова (1939).

Results and Discussion

The taxonomy of *Cotoneaster* in Mongolia is revised here. Currently 5 species are listed for Mongolia. Our study shows the revision of species according to their distribution in phytogeographical regions of the Mongolia (Urgamal et al., 2014) (Table 2). These results are based on the Herbarium (UBA) data.

According to our research, we have identified 6 new regional records of 2 species of the genus *Cotoneaster* Medik. in Mongolia (Table 3, Fig. 1, Fig. 2).

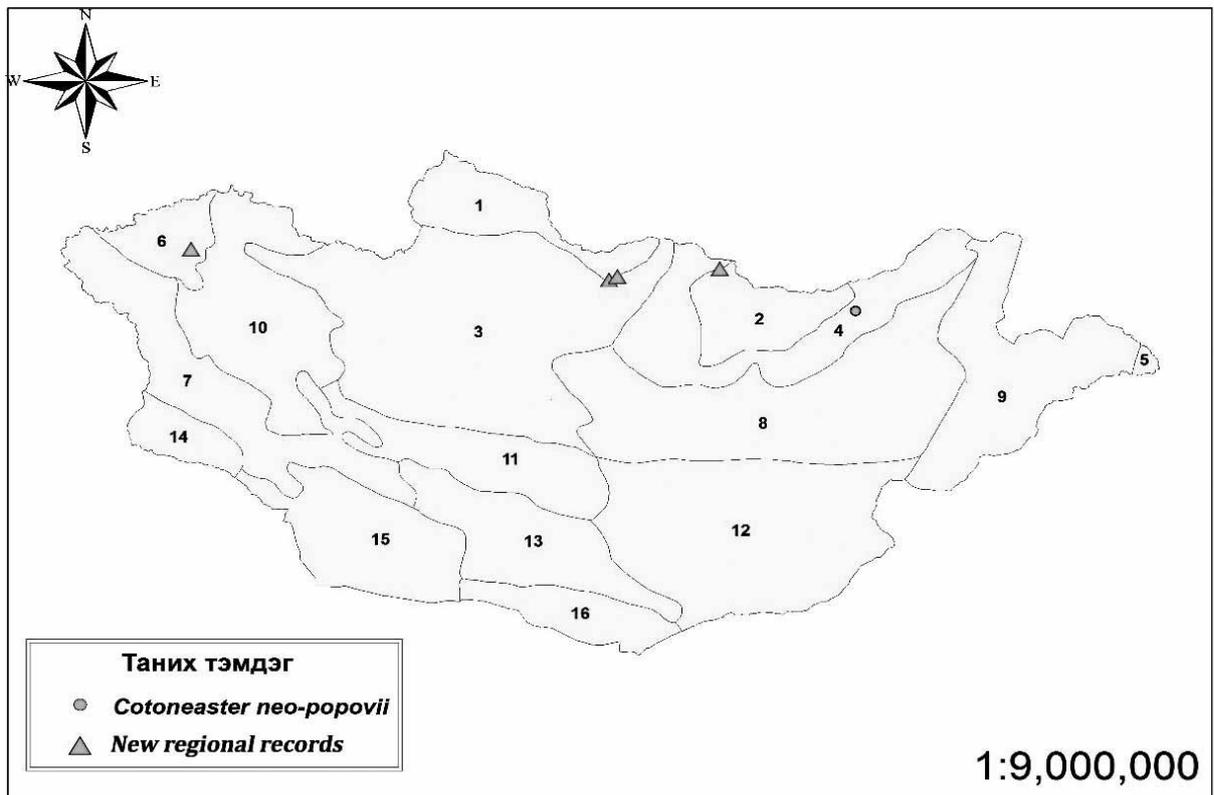


Figure 1. New distribution of *Cotoneaster neo-popovii* Czer. in phytogeographical regions of Mongolia.

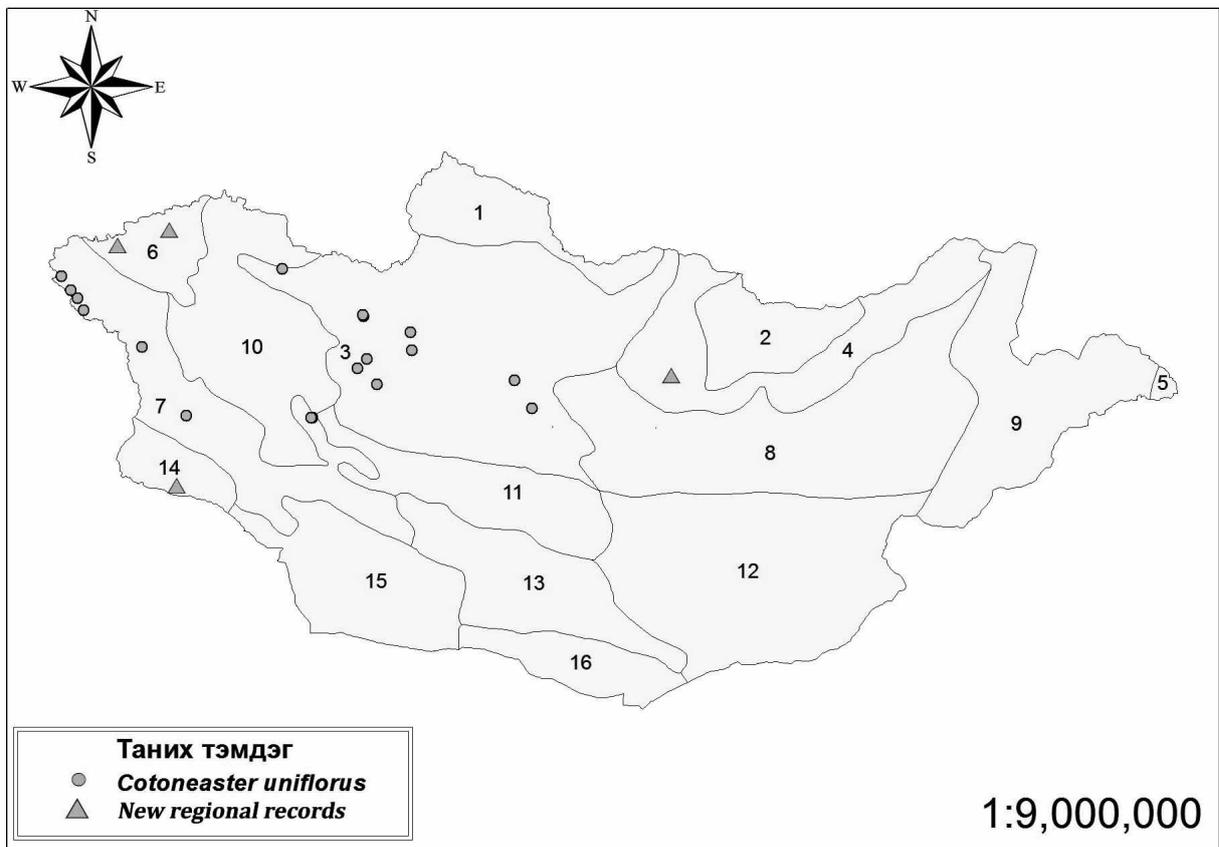


Figure 2. New distribution of *Cotoneaster uniflorus* Bunge in phytogeographical regions of Mongolia.

Table 1

History of the species from genus *Cotoneaster* in the flora of the Mongolia

Sources and references Species	Grubov V.I. (1982)	Ulzijkhutag N. (1984)	Gubanov I.A. (1996)	Urgamal et al. (2014)	At present (in this paper)
1. <i>C. megalocarpus</i> Popov	+	+	+	+	+
2. <i>Cotoneaster melanocarpus</i> Lodd., G. Lodd. & W. Lodd.	+	+	+	+	+
3. <i>C. mongolicus</i> Pojark.	+	+	+	+	+
4. <i>C. neo-popovii</i> Czer.	-	-	+	+	+
5. <i>C. uniflorus</i> Bunge	-	+	+	+	+
Total species number	3	4	5	5	5

Table 2

The number of phytogeographical regions of the Mongolia where *Cotoneaster* species occur (by Grubov, 1982)

Species name	Number of phytogeographical regions
1. <i>Cotoneaster melanocarpus</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14
2. <i>C. megalocarpus</i>	7
3. <i>C. mongolicus</i>	2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 12
4. <i>C. neo-popovii</i>	2+ (it's paper), 3+ (it's paper), 4, 6+ (it's paper)
5. <i>C. uniflorus</i>	1, 2, 3, 4+ (it's paper), 6+ (it's paper), 7, 8, 13, 14+ (it's paper)

(+) new additions of records to phytogeographical region

Table 3

New distribution records of *Cotoneaster* species in phytogeographical regions of Mongolia

№	Species number	Location	Date	Collector
1.	+ <i>Cotoneaster neo-popovii</i>	Province – Selenge, somon – Khuder, river of Khuder gol	VIII.16.1972	Dariimaa Sh., Zumberelmaa D., Norov D.
2.	+ <i>Cotoneaster neo-popovii</i>	Province – Bulgan, somon – Khylganat, river of Selenge gol	VI.29.1980	Dariimaa Sh., Zumberelmaa D., Norov D.
3.	+ <i>Cotoneaster neo-popovii</i>	Province – Bulgan, somon – Khylganat, river of Selenge gol	VI.30.1980	Dariimaa Sh., Zumberelmaa D., Norov D.
4.	+ <i>Cotoneaster neo-popovii</i>	Province – Uvs, somon – Tarialan, mountain of Kharkhiraa uul	VIII.10.1964	Davaajamts Ts., Sanchir Ch.
5.	+ <i>Cotoneaster uniflorus</i>	Province – Tuv, somon – Argalant, mountain of Argalant uul	VIII.16.1972	Grubov V.I.
6.	+ <i>Cotoneaster uniflorus</i>	Province – Bayan–Ulgii, somon – Tsengel, mountain of Ikh Turgen uuls	VIII.06.2016	Gundegmaa V.

Table 3 (end)

7.	+ <i>Cotoneaster uniflorus</i>	Province– Uvs, somon– Turgen, river of Burgastai gol in mountain of Tugen uul	VII.25.1964	Davaajamts Ts., Sanchir Ch.
8.	+ <i>Cotoneaster uniflorus</i>	Province– Khovdo, somon– Altai, mountain of Khartolgoit uul	VIII.21.1981	Razkovskay Z.

(+) new records added to phytogeographical region numbers of the flora of Mongolia (Fig. 1, 2).

LITERATURE

Полякова А. И. Род Кизильник – *Cotoneaster* Medic. // Флора СССР. – Ленинград: Наука, 1939. – Т. 9. – С. 320–333.

Grubov V. I. Key of the vascular plants of Mongolia. – Leningrad: Nauka, 1982. – 170 p.

Gubanov I. A. Conspectus of the flora of Outer Mongolia. – Moscow: Valang Press, 1996. – 59–60 p.

Ulzikhutag N. Dictionary of Latin-Mongolian-Russian names of vascular plants in People's Republic of Mongolia, Scientific Proceeding of the State Terminology Commission (No. 129–133). – Ulaanbaatar, 1984. – P. 156–445.

Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren Ch. Conspectus of the vascular plants of Mongolia. – Ulaanbaatar: Admon Press, 2014. – 146 p.

УДК 589.1(23.0)(574)

Растительность долин рек Жетысуского Алатау Vegetation of river valleys of Zhetysu Alatau Mountains

Димеева Л. А., Султанова Б. М., Усен К., Калиев Б. Ш., Аблайханов Е. Т., Иманалинова А. А.

Dimeyeva L. A., Sultanova B. M., Ussen K., Kaliev B. Sh., Ablaihanov E. T., Imanalinova A. A.

РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК, г. Алматы, Республика Казахстан.
E-mail: l.dimeyeva@mail.ru

Institute of Botany and Phytointroduction of the Committee of Science of the Ministry of Education and Science
of the Republic of Kazakhstan RSE, Almaty, Kazakhstan Republic

Реферат. В статье обсуждается ботаническое разнообразие долин рек горной системы Жетысуский Алатау. Определены типы растительности и доминирующие виды растительных сообществ в разных горных поясах.

Summary. Botanical diversity of floodplains of the Zhetysu Alatau Mountains is discussed in the article. The types of vegetation and dominant species of plant communities are identified for different altitudinal belts.

Жетысуский (Джунгарский) Алатау – это система горных хребтов и межгорных впадин, расположенных между озером Алаколь на севере и долиной р. Или на юге. Северный и южный макросклоны разделяются высокогорной впадиной, в которой протекают рр. Коксу и Боротала. Климат континентальный, переходный между горными областями Северного Тянь-Шаня и Алтая (Гвоздецкий, Михайлов, 1978). Жетысуский Алатау богат ресурсами поверхностных вод (Водный баланс..., 1984). Большинство рек относятся к бассейну озера Балхаш: Хоргос, Коксу, Лепси, Баскан, Каратал, Усек, Сарканд, Тышкан, Борохудзир и др. Некоторые реки относятся к бассейну озер Алаколь и Сасыкколь (Тентек, Орта-Тентек, Ырғайты и др.). В Джунгарском Алатау нет крупных рек с большой площадью водосбора (за исключением реки Лепси), абсолютная водность их невелика, но благодаря большому количеству осадков в горных районах удельная водоносность достигает больших значений. По типу водного режима большинство рек относится к рекам с весенне-летним половодьем, максимумы расходов которых приурочены к периодам весеннего таяния снежного покрова и летнего – за счет ледникового питания.

В долинах рек Жетысуского Алатау представлена растительность четырех типов: пойменные леса, кустарниковые заросли, пойменные луга и травяные болота. В каждом типе, в зависимости от пояса и высоты над уровнем моря, наблюдается смена доминирующих видов растений.

На пойменных лугах выделены следующие эколого-физиономические типы: галофитные, остепенные, разнотравно-злаковые, злаково-разнотравные настоящие и болотистые луга (Dimeyeva et al., 2016). Галофитные луга в основном характерны для предгорной полосы. В их составе отмечены виды солодки (*Glycyrrhiza aspera* Pall., *G. uralensis* Fisch.), галофитных злаков (*Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl., *Leymus divaricatus* (Drob.) Tzvel., *L. angustus* (Trin.) Pilg., *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski), с участием однолетних соянок (*Atriplex tatarica* L., *Suaeda heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge, *S. microphylla* Pall.) и разнотравья (*Artemisia schrenkiana* Ledeb., *Saussurea amara* (L.) DC., *Lavatera thuringiaca* L.). Галофитные луга также встречаются в низкогорьях: в пойме реки Усек заросли образуют чий блестящий, солодка уральская (*Achnatherum splendens*, *Glycyrrhiza uralensis*) и разнотравье (*Salvia deserta* Schang., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Artemisia vulgaris* L., *Amoria hybrida* (L.) C. Presl, *Agrostis gigantea* Roth, *Achillea millefolium* L.), нередко с участием сорных видов (*Pseudosophora alopecuroides* (L.) Sweet, *Echium vulgare* L., *Dodartia orientalis* L.).

К типу настоящих лугов относятся полидоминантные разнотравно-злаковые и злаково-разнотравные сообщества. На разнотравно-злаковых лугах доминируют мезофильные и ксеромезофильные злаки (*Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Phleum phleoides* (L.) Karst.,

Poa pratensis L.). Разнотравье представлено видами люцерны (*Medicago falcata* L., *M. lupulina* L.), клевера (*Amoria hybrida*, *A. repens* (L.) C. Presl, *A. fragifera* (L.) Roskov, *Trifolium pratense* L.) и другими многолетними травами (*Achillea millefolium*, *Origanum vulgare* L., *Agrimonia asiatica* Juz.). Нередко в сообществах встречаются степные ксерофиты (*Stipa capillata* L., *Festuca valesiaca* Gaudin) и виды-индикаторы антропогенного нарушения (*Lactuca serriola* L., *Urtica dioica* L., *Convolvulus arvensis* L., *Artemisia absinthium* L., *Polygonum aviculare* L., *Onopordum acanthium* L.). Болотистые луга формируются в низкой пойме при близком залегании грунтовых вод (1–2 м), в составе доминируют гигромезофильные виды: *Carex melanostachya* Bieb. ex Willd., *C. praecox* Schreb., *Mentha longifolia* (L.) Huds., *M. asiatica* Boriss., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus tabernaemontani* C.C. Gmel., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Iris sogdiana* Bunge и др. При снижении уровня грунтовых вод повышается обилие мезофильных злаков (*Elytrigia repens*, *Dactylis glomerata* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth). К высоким речным террасам приурочены остепненные луга, где наряду с ксеромезофильными луговыми видами, такими как *Leymus angustus*, *Calamagrostis epigeios*, *Galium verum* L. и др., встречаются степные растения (*Stipa capillata*, *Salvia deserta*, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.).

В предгорной полосе в долине реки Теректы и ее притоков галерейные леса образует тополь (*Populus laurifolia* Ledeb.), береза (*Betula pendula* Roth), с участием ивы пятитычинковой (*Salix pentandra* L.), в кустарниковых зарослях распространена ива прутовидная (*Salix viminalis* L.) и мирикария (*Myricaria bracteata* Royle). Болотистые луга низкой поймы формируют: *Filipendula ulmaria*, *Sanguisorba officinalis* L., *Mentha longifolia*, *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Gray, *Epilobium palustre* L., *Rumex confertus* Willd., *Geranium albiflorum* Ledeb. На крутых каменистых склонах высоких речных террас отмечены остепненные луга с участием *Origanum vulgare*, *Hypericum perforatum* L., *Phleum phleoides*, *Nepeta pannonica* L. и кустарников (*Cotoneaster pojarkovae* Zak., *Rosa platyacantha* Schrenk). На реке Ыргайты пойменные леса образует ива трехтычинковая (*Salix triandra* L.), настоящие луга разнотравно-злаковые (*Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Allium caesium* Schrenk, *Epilobium velutinum* Nevski). На высоких речных террасах встречаются рощи яблони Сиверса (*Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem.).

В низкогорьях, в долине реки Лепси и ее притоков (урочище Жаланаши), галерейные леса образует береза (*Betula pendula*), кустарниковые заросли формируют ива (*Salix viminalis*) и мирикария (*Myricaria bracteata*). На болотистых лугах доминирует осока (*Carex melanostachya*), довольно обильны: *Phlomis oreophila* (Kar. et Kir.) Adyl., R. Kam. et Machmedov, *Agrimonia asiatica*, *Nepeta pannonica*, *Geranium albiflorum*. На злаково-разнотравных настоящих лугах из разнотравья отмечены: *Achillea millefolium*, *Verbascum orientale* (L.) All., *Origanum vulgare*, *Galium turkestanicum* Pobed., из злаков – пырей и ежа (*Elytrigia repens*, *Dactylis glomerata*). Остепненные луга слагаются луговыми и степными видами (*Bromopsis inermis*, *Leymus multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel., *Vicia cracca* L., *Fragaria viridis* (Duch.) Weston, *Medicago falcata*, *Verbascum orientale*, *Stipa capillata*, *Paeonia anomala* L., *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr. и др.).

В долине реки Усек в высотных пределах 1000–1225 м над ур. м. пойменные галерейные леса образуют береза тьяншанская (*Betula tianschanica* Rupr.) и тополь лавролистный (*Populus laurifolia*). В кустарниковых зарослях отмечены: *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir., *B. iliensis* M. Pop, *Hippophae rhamnoides* L. Редкими группами встречается абрикос (*Armeniaca vulgaris* Lam.). Болотистые луга поймы формируют гигрофильные виды (*Typha angustifolia* L., *Rumex confertus*, *Mentha longifolia*, *Phragmites australis*, *Bistorta major* S.F. Gray). Настоящие луга – разнотравно-злаковые (*Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*, *Medicago lupulina*, *Polygonum aviculare* L., *Plantago major* L., *Cichorium intybus* L.). В месте слияния рек Малый и Большой Усек в кустарниковых зарослях доминирует чингил (*Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss) с участием барбариса, облепихи и шиповника (*Rosa beggeriana* Schrenk, *R. acicularis* Lindl.), а пойменные луга – разнотравные (*Amoria hybrida*, *A. fragifera*, *Trifolium pratense*, *Achnatherum splendens*, *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng).

В долине реки Борохудзир древесно-кустарниковые заросли образуют *Myricaria squamosa* Desv., *Salix rosmarinifolia* L. с тополем таласским и карагачем (*Ulmus pumila* L.). На высокой речной террасе кустарниковые заросли формируют эфедра хвощевая, шиповник и чингил (*Ephedra equisetina* Bunge, *Rosa beggeriana*, *Halimodendron halodendron*). Пойменные луга разнотравные (*Elytrigia repens*, *Plantago major* L., *Amoria repens*, *Bistorta major*, *Medicago lupulina*).

В среднегорном поясе в долине реки Коксу галерейные леса образуют береза и ива (*Betula pendula*, *Salix triandra*). В составе древесного яруса отмечены также ель Шренка, пихта сибирская, тополь таласский и осина (*Picea schrenkiana* Fisch. et C.A. Mey., *Abies sibirica* Ledeb., *Populus talassica* Kom., *P. tremula* L.). На правом берегу Коксу в диапазоне высот 1256–1634 м над ур. м. были описаны: ивняк ежевично-разнотравный (*Rubus caesius* L., *Lavatera thuringiaca* L., *Urtica dioica*) и березняки разнотравно-злаковые (*Agrostis gigantea*, *Poa nemoralis* L., *Amoria repens*, *Amoria hybrida*, *Lathyrus gmelinii* Fritsch), кустарниково-разнотравные (*Rubus caesius*, *Rubus idaeus* L., *Rubus saxatilis* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert), высокотравные (*Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb., *Artemisia absinthium*, *Rumex confertus*, *Dactylis glomerata*, *Aconogonon alpinum* (All.) Schur), малиновые (*Rubus idaeus*). В кустарниковом ярусе встречаются также можжевельник ложноказацкий и таволга (*Juniperus pseudosabina* Fisch. et C.A. Mey., *Spiraea hypericifolia* L.), редко – луизеания вязолистная (*Louiseania ulmifolia* (Franch.) Pachom.

Древесную растительность долины реки Орта Тентек формируют галерейные березовые (*Betula tianschanica*) леса с единичной елью Шренка (*Picea schrenkiana*) и ивой (*Salix triandra*). В кустарниковом ярусе: *Salix kirilowiana* Stschegl., *Myricaria bracteata*, *Lonicera stenanta* Pojark. В пойме реки распространены болотистые луга. Доминируют злаки (*Deschampsia cespitosa*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*), осока ранняя (*Carex praecox* Schreb.) и разнотравье (*Allium amblyophyllum* Kar. et Kir., *Achillea millefolium*, *Thalictrum minus* L., *Galium turkestanicum*). К надпойменным террасам приурочены остепенные луга (*Achillea millefolium*, *Fragaria viridis*, *Festuca valesiaca*, *Sedum hybridum* L., *Rumex confertus*, *Phlomis oreophila*, *Potentilla asiatica* (Th. Wolf) Juz.). Березовые леса (*Betula pendula*) встречаются в долине реки Кепели, нередко с участием осины и рябины тьяншанской (*Sorbus tianschanica* Rupr.). В кустарниковом ярусе распространены: *Berberis sphaerocarpa*, *Rubus idaeus*, *Lonicera tatarica* L., на пойменных лугах – *Elytrigia repens*, *Trifolium pratense*, *Poa pratensis*, *Plantago major*, *Lathyrus tuberosus* L. и др.

Вдоль реки Сарканд в среднегорье сплошных древесных зарослей нет. Парковые ивняки с участием ели Шренка чередуются с разнотравно-злаковыми лугами. В пойме реки Тышкан и на надпойменных террасах распространена луговая растительность и кустарниковые заросли. На пойменных лугах доминируют виды клевера (*Amoria repens*, *A. fragifera*, *A. hybrida*), среди разнотравья отмечены: *Inula rhizocephala* Schrenk, *Medicago lupulina*, *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Echium vulgare*, *Achillea millefolium*, *A. asiatica* Serg., *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., *Verbascum songaricum* Schrenk, *Rumex pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb. и др. Кустарниковые заросли образуют: *Hyppophae rhamnoides*, *Trachomitum lancifolium* (Russanov) Pobed., *Myricaria bracteata*, *Berberis sphaerocarpa*.

В горах Орикты (Алтын-Эмель) (1416 м над ур. м.) вдоль рек тянутся ивово-боярышниковые (*Crataegus korolkowii* L. Henry, *Salix alba* L.) галерейные леса, в кустарниковом ярусе отмечены: *Prunus sogdiana* Vass., *Berberis sphaerocarpa*, *Ribes heterotrichum* C.A. Mey., *Rosa spinosissima* L., *Lonicera microphylla* Willd. ex Schult., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *C. multiflorus* Bunge, *Ephedra intermedia* Schrenk et C.A. Mey. В составе пойменных лугов участвуют злаки (*Poa pratensis*, *Achnatherum splendens*), осоки (*Carex duriuscula* C.A. Mey., *C. melananthiformis* Litv., *C. orbicularis* Boott) и разнотравье (*Thalictrum minus*, *Cerastium bungeanum* Vved., *Iris sogdiana*, *Lamium album* L., *Verbascum thapsus* L., *Geranium rectum* Trautv., *Vicia cracca*, *Asparagus persicus* Baker, *Achillea millefolium*, *Artemisia dracunculus* L.).

По реке Сылуматай (горы Матай) (1605 м над ур. м.) распространены кустарниковые заросли с участием жимолости, барбариса, шиповника и смородины (*Lonicera microphylla*, *Berberis sphaerocarpa*, *Rosa alberti* Regel, *Ribes meyeri* Maxim.), с травяным ярусом из луговых видов и крупнотравья (*Calamagrostis epigeios*, *Lathyrus tuberosus*, *Polygonum aviculare*, *Euphorbia pachyrhiza* Kar. et Kir., *Chepodium glaucum* L., *Urtica cannabina* L., *Angelica decurrens* Ledeb., *Artemisia dracunculus*) в пойме, с полукустарничками (*Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess.), злаками (*Melica transsilvanica* Schur, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski), луком горолюбивым (*Allium oreophilum* C.A. Mey.) на речных террасах.

Вдоль русла реки в ущелье Узынбулак (горы Алтын-Эмель) распространены заросли ивы (*Salix alba*) с березой (*Betula procurva* Litv.) и барбарисом (*Berberis sphaerocarpa*), с мятликовомысячелистниковым (*Achillea millefolium*, *Poa angustifolia* L., *P. nemoralis*) травяным покровом.

На высоте 1732 м в травяном ярусе доминирует осока туркестанская (*Carex turkestanica* Regel) со значительным участием лука Фетисова (*Allium fetisowii* Regel) и мятлика (*Poa nemoralis*). На высоте 1758 м появляются единичные экземпляры ели Шренка (*Picea schrenkiana*) и рябины тьяншанской (*Sorbus tianschanica*).

Высокогорные луга верховий реки Борохудзир (2257–2544 м н.у.м.) слагаются манжетковыми, манжетково-мятликовыми, злаково-разнотравными сообществами (*Poa annua* L., *Alchemilla sibirica* Zam., *Geranium albiflorum*, *Achillea millefolium*, *Amoria repens*, *Urtica dioica*, *Ranunculus grandifolius* С.А. Мей., *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Alfredia nivea* Kar. et Kir.). Нередко распространены переходные сообщества – остепненные луга и луговые степи, в составе которых как степные злаки, так и разнотравье (*Poa lipskyi* Roshev., *Phleum phleoides*, *Festuca coelestis* (St.-Yves) V. Krecz. et Bobr., *Alchemilla sibirica*, *Achillea setacea* Waldst. et Kit. и др.) (Димеева и др., 2015). На крутых склонах долины реки Сарлытан (2225 м над ур. м.) произрастают еловые леса с моховым покровом (*Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.), овсецовые с кустарниками (*Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Juniperus pseudosabina*, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt) и разнотравно-типчачковые (*Festuca coelestis* (St.-Yves) V.Krecz et Bobr., *Kobresia humilis* (С.А. Мей. ex Trautv.) Serg., *Taraxacum songoricum* Schischk., *Potentilla soongarica* Bunge) сообщества.

Растительность долин рек характеризуется высоким видовым разнообразием и представленностью ценных кормовых, лекарственных, медоносных и других полезных растений. В речных долинах нередко значительное влияние оказывает рекреация, некоторые луга распаиваются под поля кукурузы и подсолнечника. Два государственных национальных природных парка охватывают часть Жетысуского Алатау, в том числе и участки с пойменной растительностью. Жонгар-Алатауский национальный парк расположен на северном макросклоне, Национальный парк Алтын-Эмель – на южном макросклоне, здесь в долинах рек распространены все типы пойменной растительности, которые могут служить эталонами ненарушенных природных экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

Водный баланс и водные ресурсы северного макросклона Джунгарского Алатау / Под ред. Львовича М. И. – Алма-Ата: Наука, 1984. – 149 с.

Гвоздецкий Н. А., Михайлов Н. И. Джунгарский Алатау / Физическая география СССР. – М.: Мысль, 1978. – С. 123–125.

Димеева Л. А., Исламгулова А. Ф., Аблайханов Е. Т. Фитоценотическая характеристика степной растительности Джунгарского Алатау // Материалы VII-го Международного симпозиума «Степи Северной Евразии». – Оренбург: Димур, 2015. – С. 307–311.

Dimeyeva L., Sitpayeva G., Ussen K., Orlovsky L., Ablaihanov E., Islamgulova A., Zhang Ya., Zhang J., Suleimenova N. Meadow vegetation of the Zhetysu Alatau mountains // Applied Ecology and Environmental Research, 2016. – Vol. 14 (4). – P. 375–398.

УДК 582.26

К вопросу о распределении и особенностях функционирования популяций *Nostoc* (Cyanoprokaryota)

On the distribution and functioning peculiarities of *Nostoc* (Cyanoprokaryota) populations

Егорова И. Н., Шамбуева Г. С.

Egorova I. N., Schambueva G. S.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск, Россия.

E-mail: egorova@sifibr.irk.ru, galina93shambueva@mail.ru

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

Реферат. В работе рассмотрены данные о распространении и некоторых особенностях функционирования популяций ностока в наземных экосистемах ряда территорий Южной Сибири и Монголии. Приведены сведения о числе зарегистрированных представителей, распределении носток на вертикальном и горизонтальном градиенте биогеоценозов, динамики численности в разных экологических условиях.

Summary. The paper deals with the data on the distribution and some features of the functioning of *Nostoc* populations in terrestrial ecosystems in a number of areas of southern Siberia and Mongolia. The information about the number of registered representatives is given; distribution *Nostoc* on the vertical and horizontal gradient of ecosystems; productivity of species in different plant communities, population dynamics in different ecological conditions.

Род *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault (Cyanoprokaryota) с типовым видом *Nostoc commune* был установлен в 1803 г. Vaucher (Еленкин, 1938). В первоначальном объеме включал свыше 60 видов, в настоящее время насчитывает около 250–300 видов (Komárek, 2013). Род представляет собой сложный и широко распространенный тип цианопрокариот с многими морфо- и генотипами. Молекулярными исследованиями было установлено, что традиционный род *Nostoc* гетерогенен и, по-видимому, должен быть подразделен на несколько родов. В настоящее время из рода *Nostoc* выделены роды *Mojavia* Řeháková et Jochansen, *Desmonostoc* Hrouzek et Ventura (Komárek, 2013).

Ностоки известны как свободноживущие и симбиотические организмы. На вертикальном градиенте биогеоценозов (Арнольди, Арнольди, 1963; Звягинцев и др., 1993) они занимают почвенный, наземный и надземный ярусы. На горизонтальном – распределены случайно или мозаично. Границы ареалов популяций носток часто трудно установить, поскольку анализ распределения микроскопических слоевищ на поверхности или в глубине субстрата крайне трудоемкий. Экологические ниши разных видов носток перекрываются, в одном местонахождении регистрируются иногда несколько видов.

Разные типы ностока характеризуются вариабельностью и сложностью жизненных циклов, что, вероятно, наряду с физиолого-биохимическими адаптациями позволяет представителям рода существовать в широком диапазоне экологических условий, эти водоросли найдены во всех частях света. Многие виды в течение жизненного цикла способны формировать макроскопические слоевища. Продолжительность жизни таких слоевищ различна, в природных условиях она составляет до нескольких месяцев, возможно, нескольких лет. Наличие этой стадии в цикле развития позволяет вести наблюдения за видами носток в природе, оценивая на месте их положение относительно других участников биоценоза, что является достаточно сложной задачей по отношению к видам или стадиям ностока микроскопических размеров.

Виды рода способны наращивать значительную биомассу и доминировать среди других представителей криптогамных организмов в отсутствие конкуренции со стороны сосудистых растений. С их развитием, в том числе, связывают повышенную биологическую активность в некоторых биотопах (Козлов, 1966; Перминова и др., 1982 и др.). Для ряда представителей установлена способность к фиксации атмосферного азота в аэробных условиях (Панкратова, 1972 и др.). Имеются данные, что носток может вносить значительный вклад в бюджет азота некоторых наземных экосистем (Stal, 2007 и др.).

Наши знания об особенностях распределения популяций ностока и их функционировании в настоящее время недостаточны. Этому способствуют слабая изученность многих территорий в альгологическом отношении, трудности методического характера в исследованиях водорослей в наземных условиях обитания. Вопрос о влиянии географических и экологических факторов на распределение и функционирование популяций ностока требует дальнейшего изучения.

Для территории Южной Сибири и Монголии обобщающих исследований, посвященных этому роду, не проводилось. В целом, можно отметить немногочисленность работ, в которых изучались различные аспекты экологии, биологии и географии отдельных представителей ностока рассматриваемых регионов. Их обзор частично опубликован ранее (Егорова и др., 2014 и др.). В данном сообщении нами предпринята попытка анализа и обобщения литературных и авторских данных, полученных в ходе многолетних исследований в различных районах изучаемого региона. Так как систематика рода до конца не разработана, для сопоставления результатов, полученных более чем за полувековой период исследований водорослей в наземных экосистемах, мы придерживаемся традиционных взглядов отечественных систематиков на систему рода (Еленкин, 1938; Кондратьева, 1968).

Согласно данным Т. А. Алексахиной, Э. А. Штиной (1984) по состоянию изученности вопроса на период подготовки ими работы, в почвах бывшего СССР представители рода *Nostoc* являлись одними из рекордсменов по числу местонахождений среди других почвенных водорослей. Поскольку работа посвящена почвенным водорослям лесов, в ней приведены данные только о зарегистрированных в лесах видах с указанием их встречаемости в целом по территории бывшего СССР. Всего было выявлено 10 видов и 3 формы. Наибольшее общее количество местонахождений известно для типа рода *Nostoc* – *N. commune* f. *commune* – свыше 300 (для *N. commune* f. *microsphaericum* Kondrat. – 17, *N. commune* f. *sphaericum* (Vauch.) Elenk. – 18). Для *N. punctiforme* (Kütz.) Hariot было установлено свыше 200 местонахождений (его модификации f. *populorum* Geitl. – 90), *N. paludosum* Kütz. ex Born. et Flah. – 130, *N. muscorum* Ag. ex Born. et Flah. – более 100, *N. linckia* (Roth.) Born. et Flah. – 90, *N. calcicola* Bréb. ex Born. et Flah. – 30, *N. humiphusum* Carm. ex Born. et Flah. – 12, *N. spongiaeforme* Ag. – 4, *N. passerinianum* [DeNotaris] Born. et Thur. ex Born. et Flah. – 3, *N. ellipso sporum* [Desm.] Rabenh. ex Born. et Flah. – 2. Интересно сопоставление этих данных с таковыми, установленными для лесных почв: *Nostoc commune* и его модификации – лишь 11 местонахождений из более, чем 300. Лидирует *N. punctiforme* – 32 местонахождения (f. *populorum* – 15), затем *N. muscorum* – 25, *N. paludosum* – 20, *N. linckia* – 10 местонахождений, *N. calcicola* – 8, *N. passerinianum* – 3, *N. ellipso sporum* – 1, *N. humiphusum* – 1, *N. spongiaeforme* – 1. Данные в определенной степени характеризуют особенности распределения ностоков в почве различных биомов, но отражают и неравномерность изученности почвенных водорослей. Так, типовой вид рода широко распространен, характерен для степных, полупустынных и тундровых биогеоценозов. Он достаточно легко регистрируется при проведении исследований, благодаря наличию макроскопических слоевищ, развивающихся на поверхности субстрата или в поверхностных слоях почвы. Вид встречается и в почве лесов. Однако характер его распределения в лесных биогеоценозах не ясен. Из числа не вошедших в список видов можно отметить и *N. flagelliforme* Berk. et Kurt. ex Born. et Flah., характерный для поверхности сухих почв, особенно содержащих углекислый кальций, обычен в полупустынной зоне (Еленкин, 1938).

По предварительным оценкам, в почве и на различных наземных субстратах в Южной Сибири и Монголии в настоящее время зарегистрировано более 10 видов рода: *N. calcicola*, *N. caeruleum* Lyngb. ex Born. et Flah., *N. cuticulare* (Bréb.) Born. et Flah., *N. commune*, *N. edaphycum* Kondrat., *N. flagelliforme*, *N. humiphusum*, *N. kihlmanii* Lemm., *N. linckia*, *N. microscopicum* Carm. ex Born. et Flah., *N. minutissimum* Kütz. ex Born. et Flah., *N. paludosum*, *N. piscinale* Kütz., *N. punctiforme*, *N. sphaeroides* Kütz., *N. spongiaeforme*, *N. zetterstedtii* Aresch. ex Born. et Flah. Выявлены также ряд их модификаций, некоторые из кото-

рых рассматриваются современными систематиками в ранге видов. В настоящее время наиболее полная картина по обследованности территории составлена авторами для Байкальского региона, понимаемого в рамках трансграничной территории, административные субъекты которой принадлежат России и Монголии и расположены в водосборном бассейне озера Байкал (Белов, Соколова, 2015). Кроме того, на этой территории были проведены исследования, в которых изучался состав водорослевых комплексов на вертикальном градиенте биогеоценозов (Судакова, 1970; Дутина и др., 1991; Сафонова, 2002; Лопатовская, Максимова, 2006; Егорова, Судакова, 2005; Егорова, 2012; Егорова, Шамбуева, 2015 и др.). К числу наиболее распространенных здесь отнесены *N. punctiforme*, *N. paludosum*, *N. linckia*, *N. commune*. Большинство местонахождений последнего вида приурочены к степным, лесостепным и луговым биогеоценозам. *N. punctiforme* зарегистрирован в разных типах растительных сообществ, один из наиболее распространенных видов. *N. paludosum* найден в значительном числе местонахождений в лесных и луговых биогеоценозах, также в сообществах антропогенно-преобразованных ландшафтов. *Nostoc punctiforme*, *N. paludosum*, *N. linckia* отмечены и в почвах, формирующихся в зонах разгрузки минеральных и термальных вод (Максимова, Лопатовская, 2004 и др.).

Известно, что ностоки не являются неотъемлемым компонентом почв хвойных лесов. В почвах многих лесных биогеоценозов с преобладанием хвойных пород при проведении работ они не обнаружены, либо крайне малочисленны, что, вероятно, обусловлено спецификой физико-химических условий (Судакова, 1981; Алексахина, Штина, 1984 и др.). Тем не менее есть данные о присутствии ностоков и наращивании ими значительной массы в составе почвенных альгокомплексов некоторых хвойных насаждений (например, сосняков, и др.), в лесных «окнах», они существенно более развиты в почве ряда лиственных насаждений. Ностоки способны достигать значительной численности в подстилке, криптогамных корках, моховом покрове, на стволах древесных растений, на отдельных камнях в лесу или скальных выходах, в то время когда они слабо представлены в почве (Перминова и др., 1982; Егорова, и др., 2014 и др.). Из четырех отмеченных выше распространенных видов рода, *Nostoc punctiforme*, *N. paludosum*, *N. linckia* обнаружены в почвах, криптогамных корках, моховом покрове, на стволах древесных растений, на поверхности каменистых субстратов. *N. commune* в лесах встречается значительно реже, чем в других типах растительных сообществ. Его регистрировали в верхнем горизонте почв, на почве и в подстилке, напочвенном моховом покрове, на каменистых субстратах и растущих здесь криптогамах. Вид не отмечен в числе характерных поселенцев на стволах древесных пород.

Ностоки широко представлены в почвенном и напочвенном ярусе тундровых, луговых, степных, полупустынных растительных сообществ. Местом их локализации здесь являются верхние горизонты почвы, слои подстилки, участки обнаженной примитивной почвы. По своей продуктивности ностоки могут значительно превосходить другие группы водорослей (Шушуева, 1982; Судакова, 1986 и др.).

В целом, виды рода редки в минеральных почвенных горизонтах. Отмечается и определенная их избирательность по отношению к качеству субстрата. Они предпочитают менее кислые почвы, способны колонизировать только определенных представителей мохообразных и древесных растений, наблюдается и различное их отношение к качеству каменистого субстрата.

Динамика популяций ностока в различных условиях обитания в настоящее время изучена недостаточно. Изменения численности индивидов может быть достаточно быстрым, происходить всего за несколько дней. Такая динамика довольно обычна для популяций видов, обитающих в почве и на ее поверхности. При этом численность популяции может изменяться кардинально. В случае негативного сценария практически нет данных о том, происходит ли полное исчезновение популяции, или переживание неблагоприятных ситуаций связано с интенсивным образованием специализированных клеток, которые и сохраняются в почве или иных субстратах, давая возможность последующему воспроизведению. При исследовании водорослевых сообществ, развивающихся в ассоциациях с высшими растениями (мохообразными, древесными), нами было установлено, что в ряде случаев ностоки как колониальные индивиды в течение сезона вегетации являются постоянным их компонентом (на стволах некоторых ивовых и эпифитирующих на них мхах). При этом и зимой могут сохраняться колониальные индивиды как стадия развития, что наблюдалось нами в моховой дернине без снегового укрытия на стволе тополя. Для *N. commune* установлено, что в некоторых популяциях макроскопические колонии

вида регистрируются в течение всего периода вегетации, тогда как в других их образование и функционирование приурочено к определенным условиям, связано с увеличением количества осадков во второй половине лета, что характерно для региона.

В заключение необходимо отметить, что вопросы распределения популяций водорослей в наземных экосистемах и особенности их функционирования являются важными для понимания функционирования экосистем в целом и заслуживают пристального внимания.

Благодарности. Авторы выражают глубокую признательность Т. И. Морозовой. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ 12-04-01365-а, а также в рамках Гос. задания 52.1.10.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексахина Т. А., Штина Э. А.* Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. – М.: Наука, 1984. – 150 с.
- Арнольди К. В., Арнольди Л. В.* О биогеоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоологический журнал, 1963. – Т. 42. – С. 161–163.
- Белов А. В., Соколова Л. П.* Новая обзорно-справочная карта растительности Байкальского региона // Геоботаническое картографирование, 2015. – С. 22–41.
- Дутина О. П., Судакова Е. А., Захурнаева Н. Н.* Почвенные альгосинузии лесных сообществ Прибайкалья // Рациональное использование и охрана растительных ресурсов Центральной Сибири. Сб. науч. тр. – Иркутск: Иркутский ун-т, 1991. – С. 39–48.
- Егорова И. Н.* Видовой состав водорослей в ассоциациях с *Rhytidium rugosum* (BRYOPHYTA) в Сохондинском заповеднике (Забайкальский край) // Бот. журн., 2012. – Т. 97, № 8. – С. 1051–1061.
- Егорова И. Н., Коновалов М. С., Патова Е. Н., Сивков М. Д., Степанов А. В.* *Nostoc commune* (CYANOPHYTA / CYANOBACTERIA / CYANOPROKARYOTA) в наземных экосистемах Байкальского региона // Известия Иркутского гос. ун-та. Сер. «Биология. Экология», 2014. – Т. 9. – С. 21–43.
- Егорова И. Н., Коновалов М. С., Шергина О. В., Патова Е. Н., Сивков М. Д.* О некоторых аспектах экологии альгобриофитных сообществ лесных экосистем // Проблемы устойчивого управления лесами Сибири и Дальнего Востока: Материалы всеросс. конф. с междун. участием (г. Хабаровск, 1-3 октября 2014 г.). – Хабаровск: Изд-во ФБУ «ДальНИИЛХ», 2014. – С. 424–427.
- Егорова И. Н., Судакова Е. А.* Эпифитные водоросли Южного Предбайкалья // Новости систематики низших растений. – СПб., 2005. – Т. 38. С. 47–57.
- Егорова И. Н., Шамбуева Г. С.* К экологии и географии *Nostoc commune* (Cyanoprokaryota) // Тезисы докладов III (XI) Междун. ботан. конф. молодых ученых (4–9 октября 2015 г., г. Санкт-Петербург). – СПб.: БИН РАН, 2015. – С. 51.
- Еленкин А. А.* Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть. – М.–Л., 1938. – Вып. 1. – 984 с.
- Звягинцев Д. Г., Бабьева И. П., Добровольская Т. Г., Зенова Г. М., Лысак Л. В., Мирчинк Т. Г.* Вертикально-ярусная организация микробных сообществ лесных экосистем // Микробиология, 1993. – Т. 62, В. 1. – С. 5–36.
- Козлов К. А.* Биологическая активность примитивных почв Восточного Саяна // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей СССР. Тезисы докладов межвузовской конф. (15–19 ноября 1966 г., г. Киров). – Киров: Кировский с.-х. ин-т, 1966. – С. 18–19.
- Кондратьева Н. В.* Визначник прісноводних водоростей Української РСР. I. Синьо-зелені водорості – Cyanophyta. Ч. 2. Клас Гормогонієві – Hormogoniophyceae. – Київ: Наук. думка, 1968. – 524 с.
- Лопатовская О. Г., Максимова Е. Н.* Почвы минеральных источников Байкальской Сибири и их альгологическая характеристика. – Иркутск: Изд-во ИГПУ, 2006. – 92 с.
- Максимова Е. Н., Лопатовская О. Г.* Почвенно-альгологическая характеристика термоминеральных источников долины р. Шумак (Восточный Саян) // Естественные и технические науки, 2004. – №2(11). – С. 148–152.
- Панкратова Е. М.* Роль синезеленых водорослей в обогащении почвы азотом // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Тр. Кировского сельскохозяйственного ин-та, 1972. – С. 98–106.
- Перминова Г. Н., Гутишвили И. С., Китаев Е. В.* Почвенные водоросли фитоценозов Байкальского заповедника // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. Сб. науч. тр. – М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1989. – С. 17–26.
- Перминова Г. Н., Кабиров Р. Р., Киприянов В. М.* Водоросли как продуценты тундровых биогеоценозов // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Тр. Коми филиала Академии наук СССР, 1982. – № 49. – С. 81–94.
- Сафонова Т. А.* Синезеленые водоросли (CYANOPROKARYOTA) на каменистых субстратах Прибайкалья // Turczaninowia, 2002. – Т.5. Вып. 1. – С. 68–75.

Судакова Е. А. Водоросли целинных и пахотных дерново-лесных почв правобережной Ангары // Почвы юга Средней Сибири и их использование. – Иркутск, 1970. – С. 60–64.

Судакова Е. А. Альгофлора дерново-подзолистых почв Усть-Илима // Биологические проблемы Севера. Тезисы докладов IX симпозиума. – Сыктывкар, 1981. – Часть 1. – С. 73.

Судакова Е. А. Почвенные водоросли луговых биогеоценозов // Экология лугов западного участка зоны БАМ. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 35–44.

Шушueva М. Г. Почвенные водоросли степных сообществ Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. – Наука: Новосибирск, 1982. – С. 121–129.

Kotárek J. Cyanoprokaryota III. Nostocales, Stigonematales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Jena-Stuttgart-Lübeck-Ulm, 2013. – Bd. 19(3). – 1131 p.

Stal L. J. Cyanobacteria: Diversity and Versatility, Clues to Life in Extreme Environments // Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments / J. Seckbach (eds.). – Springer, Dordrecht, 2007. – P. 661–683.

УДК 581.9:634.0(571.150)

Фитоценотическая характеристика липовых лесов Алтайского края

Phytocenotic characteristic of linden forests in Altai Krai

Елесова Н. В.

Elesova N. V.

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: elesovanv@mail.ru

Altai state university, Barnaul, Russia

Реферат. Приводятся результаты первичного геоботанического обследования липовых лесов в пределах Заринского района Алтайского края. На основании выполненных геоботанических описаний выделены 4 группы ассоциаций, составлена фитоценотическая характеристика липняков и смешанных лесов с участием липы сибирской.

Summary. The results of primary geobotanic examination of linden forests in Zarinsk district of Altai Krai is presented in the article. According accomplished geobotanic descriptions 4 groups of associations have been revealed. Phytocenotic characteristic of linden and mixed forests with linden participation have been drawn.

Липовые леса в Алтайском крае, да и во всей Сибири, относятся к числу редких растительных сообществ. Липа сибирская (*Tilia sibirica* Bayer) – третичный реликт, сохранившийся с древних времен на Салаире на территории природного комплексного заказника краевого значения «Тогульский» (Вотинков и др., 2002; Терехина, Копытина, 2016). В августе 2017 г. было проведено комплексное обследование липовых лесов планируемого национального парка «Тогул», куда войдет и Государственный природный комплексный заказник (ГПКЗ) «Тогульский». Липа сибирская на Салаире образует моновидовые, а также смешанные леса с участием осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.). Ниже приводятся геоботанические описания наиболее характерных типов липняков и смешанных лесов с участием липы сибирской.

Липняк разнотравно-борцово-снытевый (N53° 41.50,3' E85° 59.30,6', Заринский р-н Алтайского края, Тогульский заказник, в 3 км на с-в от б/с Тогуленок, h 317 м). Формула состав древостоя 10Л. Лес густой, влажный, сомкнутость древесного яруса 0,8. Древостой двухъярусный, первый ярус высотой 20 м образован липой сибирской (*Tilia sibirica*), второй ярус – 16 м – также липой сибирской. Средний возраст липы сибирской 50 лет, средний диаметр стволов 18 см, максимальный 30–32 см. В подлеске встречается черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.) 3 м высотой. Сомкнутость кустарникового яруса 0,1, ярус образован караганой кустарниковой (*Caragana frutex* (L.) С. Koch.) 1,0 м высотой. Общее проективное покрытие (ОПП) травянистого яруса – 60–65 %, доминанты травянистого яруса – сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.) и борец северный (*Aconitum septentrionale* Koelle). Травостой трехъярусный, первый подъярус высотой 150 см образован высокотравьем: борцом северным, крапивой двудомной, реброплодником уральским (*Pleurospermum uralense* Hoffm.). Второй подъярус 80 см образован чистецом лесным (*Stachys sylvatica* L.), синюхой голубой (*Polemonium caeruleum* L.), недотрогой мелкоцветной (*Impatiens parviflora* DC.). Третий подъярус 15–20 см образуют копытень европейский (*Asarum europaeum* L.), ясменник душистый (*Asperula odorata* L.), незабудка Крылова (*Myosotis krylovii* Serg.), ясколка редкоцветная (*Cerastium pauciflorum* Stev. ex Ser.) и др. Из злаков присутствует овсяница высочайшая (*Festuca altissima* All.). Бобовые представлены чиной Гмелина (*Lathyrus gmelinii* Fritsch.), многочисленное разнотравье – недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora*), скерда сибирская (*Crepis sibirica* L.), синюха голубая (*Polemonium caeruleum*), бодяк девясилаевидный

(*Cirsium helenioides* (L.) Hill.), яснотка белая (*Lamium album* L.) и др. Из папоротников кроме кочедыжника Мономаха (*Athyrium monomachii* (Kom.) Kom.), присутствует щитовник шартский (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs.). Видовая насыщенность ассоциации – 21 вид растений на 100 м².

Липняк кислично-снытево-страусниковый (N53° 42.21,0' E85° 59.54,7, Заринский р-н Алтайского края, Тогульский заказник, в 2,2 км на ю-з от б/с. Тогуленок, склон с-в эксп., h 299 м). Формула состава древостоя 0,5О 0,5Б 1П 8Л, сомкнутость древесного полога 0,8. Древостой двухъярусный, первый ярус высотой 20 м образован липой сибирской (*Tilia sibirica*), пихтой сибирской (*Abies sibirica*), березой повислой (*Betula pendula*) и осиной обыкновенной (*Populus tremula*), второй ярус 18 м – липой сибирской. Средний возраст липы сибирской 50 лет, средний диаметр стволов 20 см, максимальный – 26 см. В подлеске встречается пихта сибирская h 3 м, 35-летнего возраста, липа h 2,5 м. ОПП кустарникового яруса 10 %, первый подъярус 2,0 м образует рябина сибирская (*Sorbus sibirica* Hedl.), карагана кустарниковая (*Caragana frutex*), жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum* L.), бузина сибирская (*Sambucus sibirica* Nakai.), во втором 1,0 м доминирует смородина пурпуровая (*Ribes atropurpureum* С.А. Меу.). ОПП травянистого яруса – 50 %. Видовая насыщенность на 100 м² достигает 30 видов растений. Доминанты травянистого яруса – страусник чернокоренной (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*) и кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.). Травостой из 3 подъярусов, первый подъярус высотой 130 см образован высокотравьем – недоспелкой копьевидной (*Cacalia hastate* L.), скердой сибирской (*Crepis sibirica*), снытью обыкновенной. Второй подъярус 100 см образован доминантом – страусником чернокоренным, пионом уклоняющимся (*Paeonia anomala* L.). Третий подъярус (15–20) см образуют копытень европейский (*Asarum europaeum*), будра плющелистная (*Glechoma hederacea* L.), кислица обыкновенная (5 см) и др. Из злаков присутствует овсяница высочайшая (*Festuca altissima*), из осок – осока большехвостая (*Carex macroura* Meinh.). Бобовые не представлены, из разнотравья – скерда сибирская (*Crepis sibirica*), крестовник дубравный (*Senecio nemorensis* L.), горькуша широколистная (*Saussurea latifolia* Ledeb.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), борец северный (*Aconitum septentrionale* Koelle), бодяк девясилевидный (*Cirsium helenioides*) и др. Папоротники представлены страусником чернокоренным (*Matteuccia struthiopteris*), кочедыжником Мономаха (*Athyrium monomachii*), щитовником шартским (*Dryopteris carthusiana*).

Осиново-липовый лес с овсяницево-снытево-копытневым травяным покровом (N53° 42.18,1' E86° 00.11,9, Заринский р-н Алтайского края, Тогульский заказник, в 1,9 км на ю-в от б/с Тогуленок, склон св-в эксп., h 299 м). Формула состава древостоя 4О6Л, сомкнутость древесного полога 0,9. Древостой двухъярусный, первый ярус, высотой 16 м, образован осиной обыкновенной (*Populus tremula*), второй ярус 12–14 м – липой сибирской. Средний возраст липы сибирской (*Tilia sibirica*) 40 лет, средний диаметр стволов 9 см, максимальный – 20 см. В подросте встречается липа сибирская h 6–8 м. ОПП кустарникового яруса 6 %, первый подъярус (2,0 м) образует черемуха обыкновенная (*Padus avium*), во втором (0,8 м) встречается карагана кустарниковая (*Caragana frutex*), смородина пурпуровая (*Ribes atropurpureum*). ОПП травянистого яруса – 25 %, доминанты травянистого яруса – овсяница высочайшая (*Festuca altissima*), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), копытень европейский (*Asarum europaeum*). Травостой двухъярусный, первый подъярус 40 см образован снытью обыкновенной, овсяницей высочайшей. Второй подъярус 10 см образуют копытень европейский (*Asarum europaeum*), ясменник душистый (*Asperula odorata*) и др. Разнотравье представлено медуницей мягчайшей (*Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem.), борцом северным (*Aconitum septentrionale*), молочаем желтеющим (*Euphorbia lutescens* Ledeb.), вороньим глазом четырехлистным (*Paris quadrifolia* L.), пионом уклоняющимся (*Paeonia anomala*), крапивой двудомной (*Urtica dioica*) и др. На 100 м² зарегистрировано 15 видов высших сосудистых растений.

Смешанный пихтово-липово-осиновый лес с разнотравно-крапивно-борцовым травяным покровом. (N53° 41.52,4' E85° 59.15,5', Заринский р-н Алтайского края, Тогульский заказник, h 342 м). Формула состав древостоя 2П2Л6О. Лес достаточно влажный, сомкнутость древесного яруса 0,7–0,8. Древостой двухъярусный, первый ярус, высотой 22–23 м, образован осиной обыкновенной (*Populus tremula*), второй ярус (18–20 м) – липой сибирской, осиной и пихтой сибирской (*Abies sibirica*). Средний

возраст липы сибирской (*Tilia sibirica*) 55 лет, средний диаметр стволов липы 20 см, максимальный 25 см, средний возраст осины 60 лет, средний диаметр стволов 36 см, максимальный 45. Высота пихты сибирской 18–20 м, возраст около 60 лет, средний диаметр стволов 27 см, максимальный – 42 см. Кустарниковый ярус из двух подъярусов, первый подъярус (4,5 м) образован черемухой обыкновенной (*Padus avium*), второй подъярус (1,2 м) образует смородина пурпуровая (*Ribes atropurpureum*). ОПП травянистого яруса – 80–85 %, доминанты травянистого яруса – борец северный (*Aconitum septentrionale*), крапива двудомная (*Urtica dioica*). Травостой трехъярусный, первый подъярус высотой 160 см образован купырем лесным (*Anthriscus sylvestris*), живокостью высокой (*Delphinium elatum* L.), борцом северным (*Aconitum septentrionale*), скердой сибирской (*Crepis sibirica*). Второй подъярус (80–90 см) образован ясноткой белой (*Lamium album*), пионом уклоняющимся (*Paeonia anomala*) и др. Третий подъярус (40 см) образуют вегетативные побеги сныти обыкновенной и крапивы двудомной. Мелкотравье, в том числе копытень европейский (*Asarum europaeum*), ясменник душистый (*Asperula odorata*), будра плющелистная (*Glechoma hederacea*), ясколка мелкоцветковая (*Cerastium pauciflorum*) сосредоточены, в основном, под пихтами. Злаки представлены овсяницей высочайшей (*Festuca altissima*), бобовые – чинной Гмелина (*Lathyrus gmelinii*). Многочисленное высокотравье – крапива двудомная (*Urtica dioica*), борец северный (*Aconitum septentrionale*), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), живокость высокая (*Delphinium elatum*), недоселка копьевидная (*Cacalia hastata*), скерда сибирская (*Crepis sibirica*), володушка золотистая (*Vupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm.), бодяк девясилевидный (*Cirsium helenioides*) и др. Третичные реликты – копытень европейский, ясменник душистый, овсяница высочайшая, пион уклоняющийся. На 100 м² зарегистрировано 20 видов высших сосудистых растений.

Итак, в результате проведенных было выделено 4 группы ассоциаций лесов с участием липы сибирской: липняки высокотравные, липняки папоротниковые, липняки мелкотравные, смешанные пихтово-липово-осиновые леса. Древостой обычно двухъярусный, 20–23 м высотой, образуют 5 древесных пород: липа сибирская (*Tilia sibirica*), осина обыкновенная (*Populus tremula*), пихта сибирская (*Abies sibirica*), береза повислая (*Betula pendula*) и береза пушистая (*Betula pubescens*). Лес густой, достаточно влажный, сомкнутость древесного яруса в среднем 0,7–0,8. Формулы состава древостоя 9Л1О, 10Л, 0,5О 0,5Б 1П 8Л. Средний возраст липы сибирской (*Tilia sibirica*) 60 лет, средний диаметр стволов липы 23 см, максимальный – 38 см. В подлеске встречается пихта сибирская (*Abies sibirica*), липа сибирская (*Tilia sibirica*). Проективное покрытие кустарникового яруса 3–10 %, доминируют рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), карагана кустарниковая (*Caragana frutex*), смородина пурпуровая (*Ribes atropurpureum*), с высоким постоянством встречаются черемуха (*Padus avium*), жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum*), бузина сибирская (*Sambucus sibirica*), иногда кустарниковый ярус отсутствует.

Травостой двух–трехъярусный, среднее ОПП травянистого яруса – 65 %, максимум 85 %, доминанты первого-второго подъярусов (высокотравье) – скерда сибирская (*Crepis sibirica*), страусник чернокоренной (*Matteuccia struthiopteris*), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), борец северный (*Aconitum septentrionale*), овсяница высочайшая (*Festuca altissima*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), реброплодник уральский (*Pleurospermum uralense*), мелкотравье представлено копытнем европейским (*Asarum europaeum*), кислицей обыкновенной (*Oxalis acetosella*), ясколкой мелкоцветковой (*Cerastium pauciflorum*) и др. На 400 м² зарегистрировано 48 видов высших сосудистых растений, в том числе 6 видов травянистых третичных реликтов: копытень европейский (*Asarum europaeum*), ясменник душистый (*Asperula odorata*), овсяница высочайшая (*Festuca altissima*), незабудка Крылова (*Myosotis krylovii*), пион уклоняющийся (*Paepnia anomala*), чистец лесной (*Stachys sylvatica*) и один древесный – липа сибирская (Положий, Крапивкина, 1985).

ЛИТЕРАТУРА

Вотинов А. Г., Ирисова Н. Л., Андреева И. В., Ротанова И. Н. Заказник Тогульский // Красная книга Алтайского края. Особо охраняемые природные территории. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, – 2002. – С.181–185.

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. – Томск: Изд-во ТГУ, 1985. – 158 с.

Терехина Т. А., Копытина Т. М. *Tilia sibirica* Вауер – Липа сибирская // Красная книга Алтайского края. Растения. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2016. – С. 191.

УДК 581.93

Связь видового разнообразия макрофитов с морфометрией и гидрохимическими характеристиками озер (на примере разнотипных водоемов Бурлинской озерно-речной системы, юг Обь-Иртышского междуречья)

Communication of a specific variety of macrophyte with a morphometry and hydrochemical characteristics of lakes (on example of polytypic river lakes of Burlinsky system, the South of the Ob-Irtysh interfluve)

Зарубина Е. Ю., Соколова М. И.

Zarubina E. Yu., Sokolova M. I.

Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: zeur11@mail.ru; msokolova@iwep.ru

Institute of Water and Ecological Problems SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. В работе рассмотрено влияние морфометрических показателей водоема, минерализации и активной реакции среды на разнообразие видов высшей водной растительности в разнотипных озерах, принадлежащих Бурлинской озерно-речной системе. Показано, что в исследованных водоемах видовое разнообразие гелофитов в значительной степени связано с емкостью водоема и практически не зависит от гидрохимических характеристик. На количество видов гидатофитов существенным образом влияют минерализация воды и средняя глубина водоема, а видовое разнообразие плейстофитов зависит от минерализации воды и площади озера.

Summary. The influence of morphometric characteristics of the reservoir, mineralization and active medium reaction (pH) on the diversity of species of higher aquatic vegetation in different types of lakes belonging to the Burlinsky lacustrine-river system are presented. It is shown that in the studied reservoirs the species diversity of helophytes is largely related to the capacity of the reservoir and is practically independent of the hydrochemical characteristics. The amount of hydatophyte species is significantly affected by the mineralization of water and by the average depth of the reservoirs. The species diversity of the pleustophytes depends on mineralization of the water and lake area.

Сложность организации экосистем обусловлена количеством видов организмов и числом взаимосвязей между ними (разнообразием). Количество видов может рассматриваться как показатель структурной сложности экосистем и в значительной степени определяется воздействием и изменением факторов среды, в том числе абиотических (Алимов, 2008). Высшая водная растительность как важнейшая составляющая водных экосистем находится в тесной взаимосвязи со средой обитания. На формирование ее видового разнообразия оказывают влияние многие абиотические факторы, среди них – прозрачность и температура воды, морфометрия водоема, в том числе и степень выраженности литоральной зоны, характер грунтов, динамика и химизм вод. Цель работы – рассмотреть влияние морфометрических показателей водоема, минерализации и активной реакции среды – важнейших экологических характеристик – на видовое разнообразие высшей водной растительности.

Работа выполнена на основе натуральных данных, полученных в ходе комплексных экспедиционных исследований в 2010–2011 гг. на 12 озерах, относящихся к Бурлинской озерно-речной системе: Большое Пустынное, Прыганское, Большое, Верхнее, Нижнее, Малое Топольное, Кабанье, Хомутинское, Песчаное, Хорошее, Кривое, Большое Топольное. Сбор, гербаризация и геоботанические описания были проведены стандартными методами (Руководство..., 1992). Для уточнения встречаемости видов в изученных водоемах использованы литературные данные (Биоразнообразие Карасукско-Бурлинского..., 2010; Дурникин, 2013). Используемая в работе номенклатура таксонов по сосудистым растениям

соответствует сводке С. К. Черепанова (1995). Статистическая обработка материала проведена в пакетах программ MS Excel 2003 и Statistica 6.0.

Территория юга Обь-Иртышского междуречья характеризуется большим количеством и разнообразием озер, которые располагаются одиночно или группами среди степи или вытянувшись в виде цепочек вдоль современных и древних речных долин и различаются по морфометрическим и гидрохимическим характеристикам. Минерализация и состав воды в озерах неоднородны как в пространстве, так и во времени. Бассейн реки Бурла с многочисленными озерами и замыкающим озером Большое Топольное – одна из бессточных озерно-речных систем, расположенных в междуречье Оби и Иртыша. Водосбор реки Бурла делится на три неравные части. На верхнем участке водосбора, в ленточном бору, река протекает через ряд небольших проточных озер (Прыганское, Верхнее, Нижнее и др.), кроме того, в ложбине древнего стока расположена цепь озер, соединяющихся между собой протоками. Сток из этих озер только во время паводков поступает в р. Бурла (Б. Пустынное, Большое и др.). Озера имеют извилистую форму, вытянуты вдоль долины стока реки, как правило, окружены болотами или займищами с топкими, труднопроходимыми берегами. В среднем течении реки на протяжении почти 180 км озер практически нет. Река проходит через заболоченные урочища и займища, покрытые растительностью и представляющие собой бывшие озера. В нижнем течении большое количество проточных озер, на которых сток реки зарегулирован системой плотин. Общая особенность Нижне-Бурлинских озер заключается в том, что в разные по водности годы и периоды уровенный режим их сильно меняется, поэтому глубина, площадь, минерализация и степень зарастаемости в разные годы и сезоны значительно различаются (Кириллов и др., 2010) (табл.).

Таблица

Морфометрические и гидрохимические характеристики озер Бурлинской озерно-речной системы

Озера	Площадь, км ²	Средняя глубина*, м	Максимальная глубина*, м	Емкость	Минерализация*, г/дм ³	рН*	Общее число видов растений, шт	Классификация по О. А. Алексинову (1953)
Прыганское	2,57	1,5	13	0,12	0,33	9,3	58	–
Верхнее	1	1	1,8	0,56	0,4	9,57	16	C _I ^{Na}
Нижнее	1,2	1	1,5	0,67	0,4	9,83	9	C _I ^{Ca}
Б. Пустынное	2,03	2,5	4	0,63	0,47	9,49	61	C _I ^{Na}
Большое	2,94	1,1	2,5	0,44	0,7	8,38	4	C _I ^{Na}
М. Топольное	14,36	2,5	4,9	0,51	1	8,7	33	C _I ^{Na}
Хомутиное	19,21	1,3	2,6	0,50	1,2	8,91	27	C _I ^{Na}
Кабанье	4,45	1,0	2	0,49	1,3	8,78	24	C _I ^{Na}
Песчаное	29,16	1,9	3,2	0,60	1,5	8,95	23	S _I ^{Na}
Хорошее	46,51	2,9	6,2	0,47	2,1	8,95	29	S _I ^{Na}
Кривое	45,81	3,2	3,6	0,89	9,7	8,64	15	S _{II} ^{Na}
Б. Топольное	127,14	1,2	4,5	0,27	18,46	9,15	10	S _{II} ^{Na}

* данные приведены по: Кириллов и др. (2010).

Большинство исследованных озер мелководные с хорошо развитой литоралью, о доли которой в общей площади озера можно судить по емкости (отношение средней и максимальной глубин). По минерализации и соотношению главных ионов воды озер верхнего течения и некоторых озер нижнего течения (М. Топольное, Кабанье, Хомутиное) относятся к содовым, гидрокарбонатно-натриевым (кальциевым) I типа, в нижнем течении – к сульфатно-натриевым I–II типов, по классификации О. А. Алексинова (1953). Активная реакция среды (рН) в момент исследования на всех озерах изменялась от слабощелочной (оз. Большое) до сильнощелочной (оз. Нижнее).

Флора исследованных озер включает 82 вида сосудистых растений из 45 родов 28 семейств и 5 отделов (Зарубина, Соколова, 2017). По отношению к степени увлажненности экотопа в составе флоры выделено четыре экологические группы: плейстофиты (растения, плавающие на поверхности воды), гидатофиты (полностью погруженные в воду), гелофиты (полупогруженные в воду) и гигрофиты (растения увлажненных мест обитаний). Анализ флоры выполнен на основе водного ядра (62 вида), включающего плейстофиты (11 видов), гидатофиты (17 видов) и гелофиты (34 вида).

Видовое разнообразие флоры исследованных озер изменяется в очень широких пределах. Как наибольшее, так и наименьшее число видов отмечено в Верхне-Бурлинских озерах. Для анализа сходства озер по видовому составу была построена дендрограмма методом взвешенного попарного среднего (рис. 1). По сходству видов озера разбиты на два кластера. В первом кластере находятся два гипогалинных озера – Б. Пустынное и Прыганское, имеющие наибольшее видовое разнообразие флоры и отличающиеся от основной группы озер ландшафтно-географическим расположением (верхнее течение р. Бурла, ленточный бор), морфометрическими и гидрохимическими характеристиками.

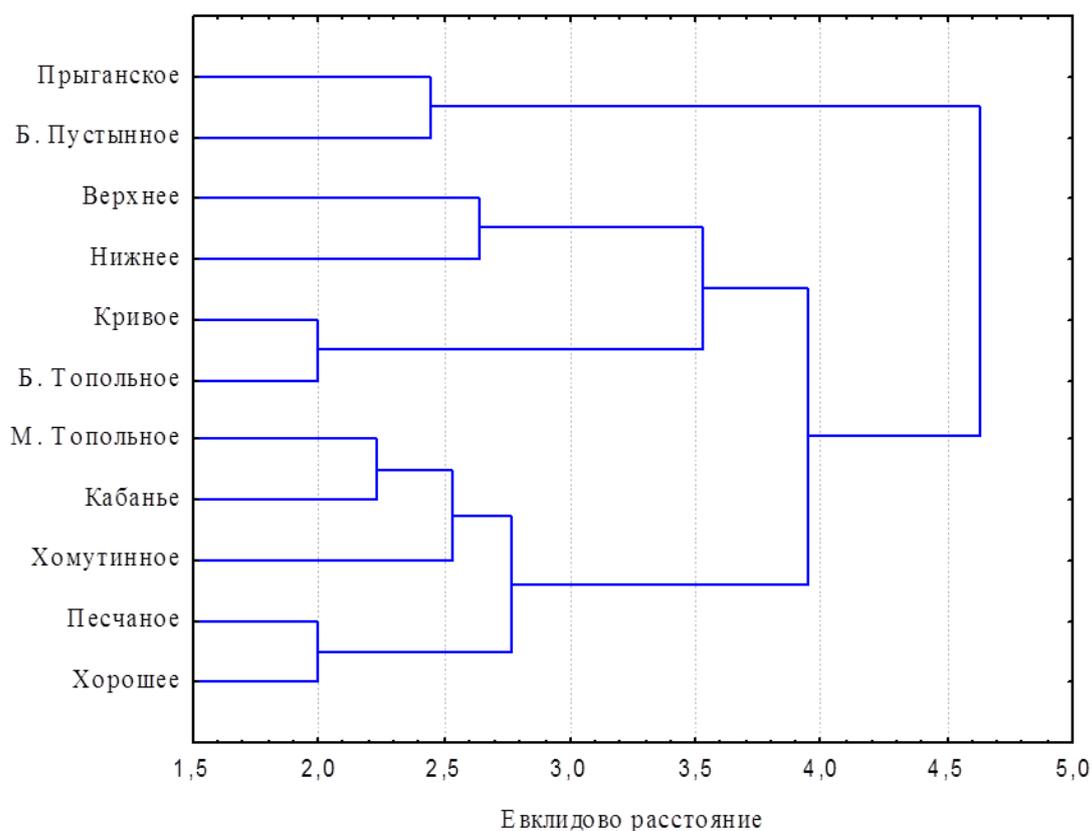


Рис. 1. Дендрограмма сходства видового разнообразия водного ядра флоры разнотипных озер Бурлинской озерно-речной системы.

Во втором кластере – три группы озер. К первой группе относятся Верхне-Бурлинские гипогалинные озера Верхнее и Нижнее, соединенные между собой протокой, они малые по площади, мелководные и имеют низкое видовое разнообразие. Группа мезогалинных озер, расположенных в нижнем течении р. Бурла, объединяется на уровне 2,8. Порядок связи в этой группе полностью отражает их расположение по течению реки Бурла, наиболее высоким сходством (на уровне 2,0) отличаются озера Песчаное и Хорошее, имеющие сульфатно-натриевые воды I типа. Отдельную группу составляют два озера – α -мезогалинное Кривое и полигалинное Б. Топольное, воды которых высокоминерализованные сульфатно-натриевые II типа. Эти озера также имеют между собой высокую степень сходства видового состава (на уровне 2,0), но отличаются от других исследованных озер наличием видов, выдерживающих высокую минерализацию.

Морфометрические и гидрохимические характеристики оказывают разное по степени влияние на видовое разнообразие макрофитов в исследованных водоемах. Результаты факторного анализа показали, что число видов гелофитов в водоеме практически не зависит от гидрохимических характеристик, но в значительной степени связано с емкостью водоема ($r = 0,74$). На видовое разнообразие гидатофитов существенным образом влияют минерализация воды и средняя глубина водоема ($r = -0,95$). Число видов плейстофитов зависит от минерализации и площади озера ($r = -0,95$).

Таким образом, в исследованных водоемах ведущим фактором, отрицательно влияющим на видовое разнообразие гидато- и плейстофитов, является минерализация воды. Так, в пресных и солоноватых водоемах с минерализацией воды до $2,1 \text{ г/дм}^3$, где представлены все экологические группы водного ядра, отмечено и наибольшее количество видов (от 40 до 71 % от общего числа видов водного ядра). В водоемах с минерализацией воды свыше 9 г/дм^3 происходит резкое снижение видового богатства (до 8–16 % от общего числа видов водного ядра). Флора таких озер представлена в основном гелофитами, из гидатофитов встречаются только некоторые виды рдестов, а плейстофиты совсем отсутствуют.

Вместе с тем каждый вид обладает определенной экологической толерантностью, то есть выносливостью по отношению к колебаниям какого-либо экологического фактора. Изучение распространения видов в озерах бассейна р. Бурла показало, что такие виды, как *Nymphaea tetragona* Georgi, *Stratiotes aloides* L., *Lemna minor* L. и др. встречались только в гипогалинных озерах (рис. 2.). Как в пресных, так и в солоноватых водоемах с минерализацией до $2,1 \text{ г/дм}^3$ отмечены *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Ceratophyllum demersum* L. и др. В водоемах с минерализацией до $9,7 \text{ г/дм}^3$ встречались *Potamogeton perfoliatus* L., *Najas marina* L. и *Chara* L. sp. Только в солоноватых водоемах с минерализацией от $1,2$ до $18,5 \text{ г/дм}^3$ был найден *Potamogeton macrocarpus* Dobroch., и от $1,3$ до $9,7 \text{ г/дм}^3$ – *Scirpus radicans* Schkuhr. Широкую экологическую амплитуду по отношению к минерализации вод имели *Cladophora* Kützing sp., *Potamogeton pectinatus* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и *Scirpus tabernaemontani* C.C. Gmel., которые встречались во всех типах озер исследуемой территории.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госбюджетного проекта 134.1 «Исследование палео- и современных изменений состояния водоемов и водотоков Сибири, анализ природных и антропогенных изменений для стратегии охраны, использования и обеспечения безопасности водных ресурсов Сибири» и при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ №17-05-00404.

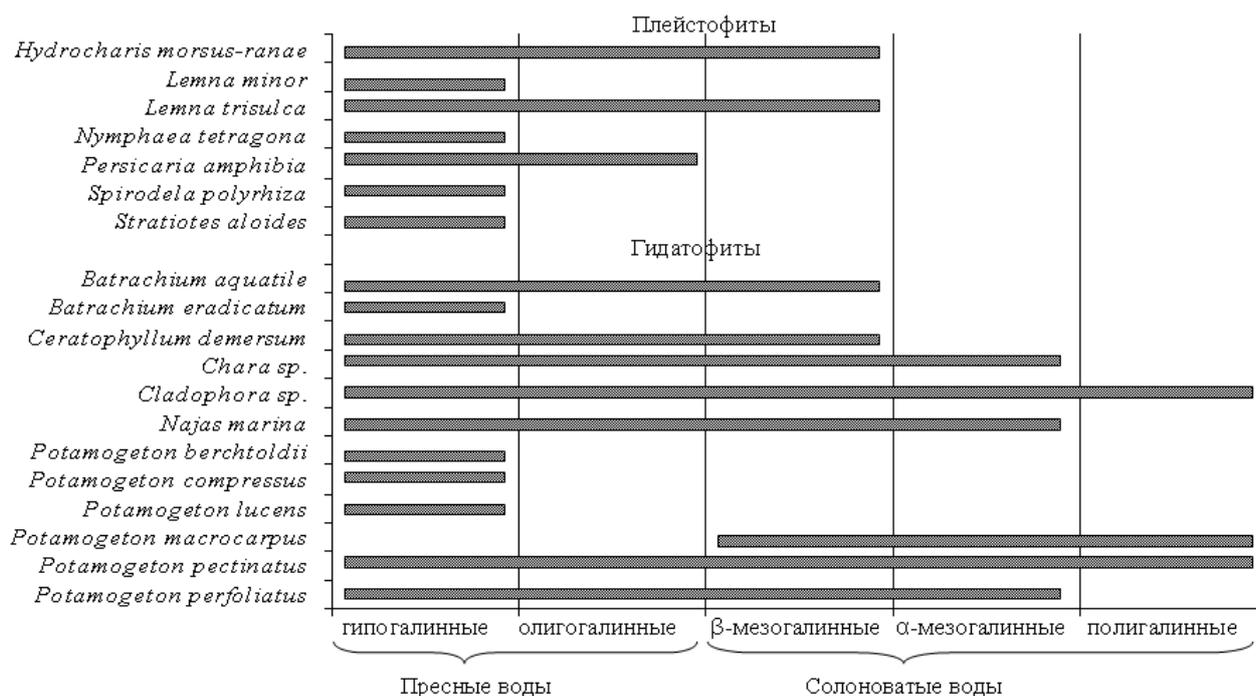


Рис. 2. Схема распространения некоторых водных растений в водоемах с различной минерализацией.

ЛИТЕРАТУРА

- Алекин О. А.* Основы гидрохимии. – Л.: Гидрометеиздат, 1953. – 296 с.
- Алимов А. Ф.* Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с их морфометрией и минерализацией вод // Биология внутр. вод, 2008. – № 1. – С. 3–8.
- Биоразнообразие Карасукско-Бурлинского региона (Западная Сибирь) / Отв. ред. Ю. С. Равкин. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. – 273 с.
- Дурников Д. А.* Флора водоемов юга Обь-Иртышского междуречья: монография. – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2013. – 168 с.
- Зарубина Е. Ю., Соколова М. И.* Гигрофильная флора Бурлинской озерно-речной системы (Обь-Иртышское междуречье) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по материалам XVI междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 5–8 июня 2017). – Барнаул: Концепт, 2017. – С. 78–82.
- Кириллов В. В., Зарубина Е. Ю., Котовщиков А. В., Кириллова Т. В., Долматова Л. А., Ермолаева Н. И., Соколова М. И.* Состав и структура водных экосистем бассейна реки Бурлы в 2010 году // Наука – Алтайскому краю 2010 г. Сб. статей. – Барнаул: Алтайский дом печати, 2010. – Вып. 4. – С. 239–252.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу поверхностных экосистем / Под ред. В.А. Абакумова. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 318 с.
- Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.

УДК 581.9(571.151)

Астрагалы (*Astragalus* L., Fabaceae) в Алтайском заповеднике и в долине реки Чулышман

Astragalus L. (Fabaceae) in the Altai Reserve and in the valley of the Chulyshman river

Золотухин Н. И.

Zolotukhin N. I.

Центрально-Черноземный государственный природный биосферный заповедник им. проф. В. В. Алехина,
Курская область, Россия. E-mail: zolotukhin@zapoved-kursk.ru

The Central Chernozem State Nature Biosphere Reserve named after Prof. V. V. Alyokhin, Kursk region, Russia

Реферат. Представлены сведения о распространении 28 видов растений из рода астрагал (*Astragalus* L.) на территории Алтайского заповедника и в долине реки Чулышман. Сообщаются конкретные местонахождения редких видов. В Алтайском заповеднике отмечен 21 вид *Astragalus*, из них 5 видов приводятся впервые для современной территории заповедника.

Summary. The data are submitted on the distribution of 28 species of plants from the genus *Astragalus* L. in the Altai Reserve and in the valley of the Chulyshman River. Concrete locations of the rare species are reported. In the Altai Reserve 21 species of *Astragalus* are noted, 5 of them are given for the first time for the modern territory of the reserve.

Алтайский государственный природный заповедник (АГЗ), организованный в 1932 г., располагается на востоке Республики Алтай в Турочакском и Улаганском районах на высотах от 434 м над уровнем моря (Телецкое озеро) до 3507 м над уровнем моря (на Шапшальском хребте), занимает 881238 га площади (по данным лесоустройств 1981 и 2003 гг.). С 1998 г. территория АГЗ входит в Список всемирного культурного и природного наследия ЮНЕСКО в составе природного объекта «Алтай – Золотые Горы»; в 2009 г. Алтайскому заповеднику присвоен статус биосферного резервата.

Горная лесостепь охватывает 2 % площади АГЗ, лесной высотный пояс – 36 %, высокогорья: субальпийский (подгольцовый), альпийский (гольцовый) и субнивальный высотные пояса – 62 %.

В АГЗ известно произрастание более 1550 видов сосудистых растений природной флоры. Основные гербарные фонды по территории АГЗ и окрестностей с 1991 г. хранятся в Центрально-Черноземном государственном природном биосферном заповеднике имени профессора В. В. Алехина (ЦЧЗ); в настоящее время эти фонды насчитывают более 26000 гербарных листов, в том числе более 4600 листов с лесостепной долины Чулышмана, материал по которой находится в обработке и большей частью ещё не был обнародован.

Приводим сведения о распространении видов рода *Astragalus* L. на территории АГЗ и соседней не заповедной части долины р. Чулышман по высотным поясам и флористическим районам. Выделенные флористические районы в АГЗ и долине Чулышмана: Телецкий (Т) – Прителецкая часть заповедника, кроме лесостепи на восточном побережье оз. Телецкого и верховой бассейна р. Кыга, лесной и высокогорные высотные пояса; Балыкчинский (Б) – лесостепь на восточном побережье оз. Телецкого, в долине Чулышмана от устья до р. Алтынташ и в низовьях р. Чульча, лесной и высокогорные высотные пояса в бассейнах рек Кайра, Карасу (Аккурумская), Артышту, верхней части бассейна р. Кыга; Чульчинский (Ч) – лесной и высокогорные высотные пояса в бассейне р. Чульча, исключая бассейны её притоков – Артышту и Каяккатуярыкский; Шавлинский (Ш) – лесной и высокогорные высотные пояса в бассейне р. Шавла, а также в бассейнах рек Нижний Кулаш, Средний Кулаш, Куркуре, Каяккатуярыкский и других на северном макросклоне хр. Тетыколь и на западном макросклоне хр. Куркуре; Узу-

ноюкский (У) – лесной и высокогорные высотные пояса в бассейнах рек Узуноюк, Тепшиюк, а также на южном макросклоне хр. Тетыколь и северном макросклоне хр. Чулышманский; Джулукульский (Д) – только высокогорья в верхней части бассейна р. Чулышман с притоками Богояш, Макату, Тустуюк и окружающими хребтами; Среднечулышманский (С) – лесостепная долина Чулышмана от р. Алтынташ до р. Нижний Кулаш с низовьями рек Шавла, Чакрым, Аксу (Чодринская); Язулинский (Я) – лесостепная долина Чулышмана от р. Нижний Кулаш до устья р. Узункарасу (Бобочек), с включением нижней части долины р. Каракем. Схема принятого нами флористического районирования АГЗ и долины Чулышмана опубликована (Золотухин, 1987, 1994, 1996; Золотухин, Золотухина, 2009). Она скопирована также в сводке по флоре Республики Алтай (Ильин, Федоткина, 2008). Территории лесостепных фрагментов АГЗ в долине Чулышмана охарактеризованы ранее (Золотухин, 2016).

Рядом с условным обозначением флористических районов (Т, Б, Ш, Ч, У, Д, С, Я) приводим данные встречаемости видов: 1 – очень редко, 2 – редко, 3 – нередко, 4 – часто. Цитируем местонахождения видов, внесённых в Красные книги Российской Федерации (2008) и Республики Алтай (2017), а также новых для списка флоры АГЗ растений и очень редких в заповеднике или долине Чулышмана. Принятые сокращения: Верх. – Верхний, вост. – восточная, г. – год, гора, изб. – избушка, к. – кордон, км – километры, лев. – левый, м над ур. м. – метры над уровнем моря, Ниж. – Нижний, оз. – озеро, окр. – окрестности, п. – посёлок, прав. – правый, р. – река, с. – село, страница, ур. – урочище, хр. – хребет; эксп. – экспозиция, ю-в – юго-восточная, южн. – южная; ю-з – юго-западная.

АГЗ, лесостепной высотный пояс. *Astragalus alpinus* L.: Б1, С1, Я2. *A. austrosibiricus* Schischk.: Б2, С3, Я1. *A. ceratoides* Bieb.: Б3, С3, Я1. *A. danicus* Retz.: Б2, С2, Я2. *A. davuricus* (Pall.) DC.: Б1 (прав. берег р. Чульчи, выше р. Артышту, 700 м над ур. м., склон южн. эксп., полынно-разнотравная степь, 17.08.1984, Н. И. Золотухин; прав. берег р. Чульчи, у выхода из ущелья в долину Чулышмана, 550 м над ур. м., тополёвый лес, 17.08.1984, Н. И. Золотухин; лев. берег р. Артышту, у впадения в р. Чульчу, 650 м над ур. м., каменистый склон, 06.09.1987, Н. И. Золотухин, Л. Л. Ляпаива); новый вид для списка флоры АГЗ. *A. frigidus* (L.) A. Gray: С1, Я2. *A. inopinatus* Boriss.: Я1 (правобережье р. Чулышман, к. Язула – бывшая застава, вкрапленное землепользование АГЗ, 1600 м над ур. м., остепнённый луг, 14.07.1977, А. В. Галанин; лев. берег р. Верх. Кулаш, 3 км от устья, 1630 м над ур. м., остепнённый луг на южном склоне у к. Язула, 19.08.1979, И. Д. Махатков, Г. А. Сибирякова); новый вид для АГЗ и Республики Алтай; ближайшие местонахождения в Тыве; близок к *A. austrosibiricus*, от которого отличается грязновато-белыми цветами, иногда с лёгким проявлением фиолетового тона (Выдрина, 1994). *A. kaufmannii* Krylov: Б1, Я1. *A. laguroides* Pall.: Б2 (прав. берег р. Чулышман, устье р. Ниж. Алтынташ, 550 м над ур. м., мелкодерновинная степь, 08.06.1982, Н. И. Золотухин, Г. И. Кошелева; прав. берег р. Чулышман, 2 км выше устья р. Чульчи, 540 м над ур. м., терраса, мелкодерновинная степь, 09.06.1982, Н. И. Золотухин, Г. И. Кошелева; прав. берег р. Чулышман, 1,5 км выше устья р. Тулдойдынюлы, 580 м над ур. м., терраса, мелкодерновинная степь, 19.06.1988, Н. И. Золотухин; прав. берег р. Чулышман, выше устья р. Тулдойдынюлы, 720 м над ур. м., степь на склоне, 19.06.1988, Н. И. Золотухин; правобережье долины р. Чулышман, между к. Аккурум и р. Чульча, 600 м над ур. м., пролювиальный конус, степной склон южн. эксп., 04.09.1985, Н. И. Золотухин); новый вид для территории АГЗ; в первом списке растений АГЗ вид приводился (Хомутова и др., 1938) по единственному гербарному образцу из долины Чулышмана, собранному у подножия г. Ак-Тайга (прав. берег Чулышмана севернее к. Аккурум) вне современной территории АГЗ. *A. multicaulis* Ledeb.: Я1. *A. norvegicus* Grauer: С1 (прав. берег р. Шавлы, 1 км выше изб. Оймок, 1100 м над ур. м., зарастающий песчано-галечник, 24.08.1986, Н. И. Золотухин); новый вид для списка флоры АГЗ. *A. onobrychis* L.: Б1, С1. *A. politovii* Krylov: Я1 (прав. берег р. Каракем, 1 км ниже ур. Куколь, 1850 м над ур. м., редкий осинник на склоне южн. эксп., 24.06.1989, Н. И. Золотухин). *A. propinquus* Schischk.: Я1. *A. puberulus* Ledeb.: Б1 (граница АГЗ, прав. берег р. Чулышман, между реками Алтынташ и Ниж. Алтынташ, 900 м над ур. м., каменистый склон южн. эксп., 08.06.1982, Н. И. Золотухин, Г. И. Кошелева; прав. берег р. Чулышман, выше устья р. Тулдойдынюлы, 750 м над ур. м., на скалах ю-з эксп., 20.06.1988, Н. И. Золотухин); С1 (прав. берег р. Шавлы, 1 км ниже изб. Оймок, 1250 м над ур. м., степь на крутом склоне южн. эксп., 27.08.1986, Н. И. Золотухин; бассейн р. Шавлы, прав. берег р. Чакрым, 3 км от устья, 1200 м над ур. м., степной каменистый склон ю-в эксп., 14.06.1987, Н. И. Золотухин); новый вид для территории АГЗ; в первом списке растений АГЗ вид приводился (Хому-

това и др., 1938) по единственному гербарному образцу из долины Чулышмана, собранному близ устья р. Башкаус вне территории АГЗ. *A. schanginianus* Pall.: С1, Я1. *A. vaginatus* Pall.: С1, Я1.

АГЗ, лесной высотный пояс. *Astragalus alpinus*: Ш2, Ч2, У2. *A. austrosibiricus*: Т1, Ш1, Ч1, У1. *A. ceratoides*: Т1, Б1, Ш1, У1. *A. danicus*: Т2, Ш1, Ч1, У1. *A. davuricus*: Т1 (ур. Карагай, севернее правого устья р. Карагай, граница АГЗ, между старицей и оз. Телецким, 436 м над ур. м., песчаный бар, 23.08.2002, Н. И. Золотухин, А. Н. Золотухин, А. С. Ерофеева). *A. frigidus*: Т2, Б3, Ш4, Ч4, У3. *A. glycyphyllos* L.: Т1. *A. kaufmannii*: Т1. *A. multicaulis*: У1. *A. onobrychis*: Т1. *A. propinquus*: Ш1, У1. *A. saralensis* Gontsch.: Т1, Б2, Ш2, Ч2, У1. *A. schanginianus*: Ш1. *A. vaginatus*: У1.

АГЗ, высокогорные высотные пояса. *Astragalus alpinus*: Ш2, Ч1, У2, Д3. *A. austrosibiricus*: Ч1, У1, Д3. *A. danicus*: Ш1. *A. frigidus*: Т2, Б2, Ш4, Ч4, У4, Д3. *A. multicaulis*: У1, Д3. *A. politovii*: Д1 (р. Богояш, у г. Боксэ, 2200 м над ур. м., ерник овсяницево-моховой, 24.06.1986, Н. И. Золотухин). *A. propinquus*: Ш1, Д2. *A. pseudoaustralis* Fisch. et C.A. Mey.: Б1 (водораздел между верховьями рек Кыга и Каракол, 2400 м над ур. м., каменистый склон, травяно-дриадовая тундра, 28.06.1985, Н. И. Золотухин). *A. saralensis*: Т2, Б3, Ш2, Ч2, У2, Д1. *A. schanginianus*: Д1; возможно, высокогорную расу этого вида следует относить к описанному с Монгольского Алтая виду *A. patentipilosus* Sancz. *A. tschuensis* Bunge: Д1 (хр. Шапшальский, левобережье р. Верхний Чулышман в 6 км от истока, у границ с бассейном р. Каргы, 2600 м над ур. м., склон южн. эксп., щебнисто-дресвяная осыпь, 13.07.1983, Н. И. Золотухин; там же, 2400 м над ур. м., у скал, 01.07.1986, Н. И. Золотухин, наблюдение; там же, 2550 м над ур. м., щебнистая осыпь, 27.07.1987, Н. И. Золотухин, Л. Л. Ляпаива; долина р. Богояш – Ильин, Федоткина, 2008). *A. vaginatus*: У1, Д1.

Долина Чулышмана (вне современной территории АГЗ), лесостепной высотный пояс.

Astragalus alopecurus Pall. Б1 (долина Чулышмана от оз. Телецкого до устья р. Башкаус – Крылов, 1933; Ильин, Федоткина, 2008; гербарий ЦЧЗ); вероятно, к этому виду следует относить и указание (Хомутова и др., 1938, с. 212) *A. alopecias* Pall. (долина р. Чулышмана, близ п. Ачилман, 06.08.1935, К. Е. Травникова). *A. alpinus*: Я1. *A. austrosibiricus*: Б3, С3, Я1. *A. ceratoides*: Б2, С2, Я1. *A. danicus*: Б1, С1, Я1. *A. davuricus*: Б2, С1; по долине р. Чулышман от оз. Телецкого (ур. Карагай и Кырсай) на протяжении 70 км до устья р. Межелик. *A. follicularis* Pall.: С1 (вост. склон к р. Чулышману, 57°42' в.д. 50°57' с.ш., М. С. Хомутова – Хомутова и др., 1938; долина Чулышмана, левый берег, напротив устья р. Верх. Кулузун, 680 м над ур. м., степные склоны ю-в эксп., 22.05.1982, Н. И. Золотухин, Г. И. Кошелева). *A. frigidus*: С1, Я1. *A. hypogaeus* Ledeb. Я1 (в ур. Язула – Крылов, 1933; в окр. с. Язулу – Ильин, Федоткина, 2008). *A. inopinatus*: С1 (прав. берег Чулышмана, ур. Катуюрык, ковыльная степь на склоне ю-з эксп., 1200 м над ур. м., 04.07.1977, Л. В. Марина, Л. М. Кузнецова), Я1 (долина р. Чулышман, прав. берег р. Верх. Кулаш, 0,5 км от устья, 1540 м над ур. м., злаково-разнотравная степь, 15.08.1979, Н. И. Золотухин, И. Б. Лебедева, Г. А. Сибирякова). *A. kaufmannii*: Б1. *A. laguroides*: Б2, С2. *A. melilotoides* Pall.: Б1 (в долине р. Чулышман между Чулышманским монастырём и Кумуртуком – Крылов, 1933; Определитель ..., 2012; в долине р. Чулышман в окр. с. Балыкча и у устья р. Башкаус – Ильин, Федоткина, 2008; лев. берег р. Чулышман, 1 км выше п. Кокпаш, терраса, 510 м над ур. м., луговая степь, 08.08.1993, Н. И. Золотухин). *A. multicaulis*: У1. *A. onobrychis*: Б1, С1. *A. puberulus*: Б2, С2. *A. schanginianus*: С1, Я1. *A. stenoceras* C.A. Mey.: Б1 (лев. берег р. Чулышман, 3 км выше Атушты, 700 м над ур. м., остепнённый склон южн. эксп., 05.05.1978, Н. И. Золотухин, Т. Е. Теплякова). *A. tibetanus* Benth. ex Bunge (*A. olufsenii* Freun): Б1 (у устья р. Башкаус – Крылов, 1933; Ильин, Федоткина, 2008; прав. берег р. Чулышман, 4 км ниже к. Аккурум, 480 м над ур. м., мелкодерновинная степь, солонцеватая западинка, 12.06.1982, Н. И. Золотухин, Г. И. Кошелева), С1 (долина Чулышмана, лев. берег, ур. Катуюрык, злаково-разнотравный топольник, 680 м над ур. м., 29.07.1983, Н. И. Золотухин), Я1 (в окр. ур. Язулу – Крылов, 1933; Ильин, Федоткина, 2008). *A. uliginosus* L.: Б1 (устье р. Чулышман у оз. Телецкого, ур. Кырсай – Крылов, 1933; Ильин, Федоткина, 2008).

Высотные пределы видов (нижний и верхний, в метрах над уровнем моря) в Алтайском заповеднике и долине Чулышмана; листов гербария в ЦЧЗ – с территории АГЗ / с долины Чулышмана вне современной территории АГЗ. *Astragalus alopecurus*: 440–470; 0/4. *A. alpinus*: 500–2650; 35/3. *A. austrosibiricus*: 435–2550; 32/10. *A. ceratoides*: 440–1950; 31/5. *A. danicus*: 435–2150; 19/3. *A. davuricus*: 436–700; 4/13. *A. follicularis*: 650–750; 0/1. *A. frigidus*: 550–2600; 21/1. *A. glycyphyllos*: 435–

600; 3/0. *A. hypogaeus*: 1400; 0/0. *A. inopinatus*: 1200–1630; 2/2. *A. kaufmannii*: 440–1950; 5/1. *A. laguroides*: 500–1050; 5/8. *A. melilotoides*: 480–510; 0/1. *A. multicaulis*: 1500–2650; 9/1. *A. norvegicus*: 1100; 1/0. *A. onobrychis*: 435–850; 5/1. *A. politovii*: 1850–2200; 2/0. *A. propinquus*: 1850–2450; 9/0. *A. pseudoaustralis*: 2400; 1/0. *A. puberulus*: 450–1250; 4/5. *A. saralensis*: 1500–2400; 20/0. *A. schanginianus*: 800–2400; 5/6. *A. stenoceras*: 700; 0/1. *A. tibetanus*: 480–1500; 0/2. *A. tschuensis*: 2400–2600; 2/0. *A. uliginosus*: 440; 0/0. *A. vaginatus*: 1500–2430; 8/0.

Род астрагал (*Astragalus* L.) – один из крупнейших во флоре Горного Алтая. Для территории Республики Алтай приводится не менее 50 видов этого рода (Крылов, 1933; Выдрин, 1994; Ильин, Федоткина, 2008; Определитель ... 2012). Многие виды являются эндемиками и субэндемиками Центрального и Юго-Восточного Алтая в бассейне р. Катунь. Разнообразие астрагалов Восточного Алтая (бассейн оз. Телецкого) существенно меньше. В приведённом выше перечне астрагалов АГЗ и долины Чулышмана – 27 видов. Среди них 1 вид (*Astragalus politovii*) внесён в Красную книгу Российской Федерации (2008) в составе сборного *Astragalus luxurians* Bunge, в синонимы к которому *A. politovii* помещён; 4 вида астрагалов из состава флоры АГЗ внесены в Красную книгу Республики Алтай (2017): *Astragalus politovii*, *A. pseudoaustralis*, *A. puberulus*, *A. tschuensis*. Ещё 3 вида хотя и не внесены в региональную Красную книгу, но являются редкими на территории Республики Алтай: *Astragalus kaufmannii* (кроме АГЗ только окр. п. Акташ – Ильин, Федоткина, 2008), *A. melilotoides* (только долина Чулышмана), *A. saralensis* Gontsch. (только территория АГЗ и окрестности на западной границе ареала). Для современной территории АГЗ в представленном выше перечне впервые в литературе указаны 5 видов астрагалов: *Astragalus davuricus*, *A. inopinatus*; *A. laguroides*, *A. norvegicus*, *A. puberulus*. У целого ряда видов уточнены приводимые ранее (Золотухин и др., 1986; Ильин, Федоткина, 2008) верхний и нижний высотные пределы их распространения в Горном Алтае.

ЛИТЕРАТУРА

Выдрин С. Н. *Astragalus* L. – Астрагал // Флора Сибири. Т. 9: Fabaceae (Leguminosae). Новосибирск: Наука, 1994. – С. 20–74.

Золотухин Н. И. Опыт флористических исследований на уровне фитоценозов наименьшего ранга (на примере Алтайского заповедника) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II рабочего совещ. по сравнительной флористике. – Л.: Наука, 1987. – С. 90–104.

Золотухин Н. И. Анализ флоры высокогорий Алтайского заповедника // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Матер. III рабочего совещ. по сравнительной флористике. – СПб.: Наука, 1994. – С. 321–331.

Золотухин Н. И. Изучение разнообразия сосудистых растений в заповедниках: Методическое пособие и краткий обзор. – М.: КМК Scientific Press Ltd., 1996. – 60 с.

Золотухин Н. И. Растения из Красной книги России в лесостепной долине реки Чулышман (Восточный Алтай) по материалам Алтайского и Центрально-Черноземного заповедников // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XV междунар. науч.-практ. конф. (23–26 мая 2016 г., Барнаул). – Барнаул: Концепт, 2016. – С. 236–242.

Золотухин Н. И., Золотухина И. Б. Сосудистые растения лесного высотного пояса Алтайского заповедника // Современные проблемы геоэкологии и природопользования горных территорий: Матер. IV Междунар. науч.-практ. конф. – Горно-Алтайск: РИО Горно-Алтайского государственного университета, 2009. – С. 177–184.

Золотухин Н. И., Золотухина И. Б., Марина Л. В. Флора высокогорий Алтайского заповедника // Новое о флоре Сибири. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 190–209.

Ильин В. В., Федоткина Н. В. Сосудистые растения Республики Алтай: аннотированный конспект флоры. – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2008. – 291 с.

Красная книга Республики Алтай (растения). – 3-е изд. перераб. и доп. / Отв. ред.: А. Г. Манеев. – Горно-Алтайск, 2017. – 267 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Сост.: Р. В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

Крылов П. Н. *Astragalus* L. Астрагал // Флора Западной Сибири. Вып. 7: Rosaceae – Papilionaceae. – Томск, 1933. – С. 1628–1713.

Определитель растений Республики Алтай / Отв. ред. И. М. Красноборов, И. А. Артемов. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 701 с.

Хомутова М. С., Золотовский М. В., Гончарова А. Н. Список растений Алтайского государственного заповедника // Тр. Алтайск. гос. заповедника. Вып. 2. – М., 1938. – С. 139–247.

УДК 581.9(476)

**Типы ценопопуляций *Astragalus ucrainicus* Klok. et M. Pop.
в Самарской области**

**Types of *Astragalus ucrainicus* Klok. et M. Pop. coenopopulations
in the Samara region**

Ильина В. Н.

Ilyina V. N.

Самарский государственный социально-педагогический университет, г. Самара, Россия E-mail: 5iva@mail.ru

Samara State University of Social Sciences and Education, Samara, Russia

Реферат. В статье приведены сведения об онтогенетической структуре и типах ценопопуляций редкого в Самарской области *Astragalus ucrainicus* Klok. et M. Pop. Базовый онтогенетический спектр полночленный правомодальный. По критерию «дельта-омега» популяции переходные, зрелые и стареющие. Вид чувствителен к антропогенной нагрузке.

Summary. The article contains information about the ontogenetic structure and types of cenopopulations of the rare in the Samara region *Astragalus ucrainicus* Klok. et M. Pop. The basic ontogenetic spectrum is full-term right-modal. According to the “delta-omega” criterion, the populations are transient, mature and aging. The species is sensitive to anthropogenic load.

Редкие виды растений во многих регионах России находятся под пристальным вниманием исследователей. Различными авторами рассматриваются вопросы популяционной структуры и динамики, состояния ценопопуляций (ЦП), влияние на биологические и экологические особенности видов антропогенных и природных факторов среды (Ведерникова, Козырева, 2005; Маслова и др., 2005; Матвеева, 2013; Османова, Ведерникова, 2013; Асадулаев, Маллалиев, 2015; Каримова и др., 2016; Лаврентьев, 2016). В Самарской области осуществляется мониторинг популяций около 60 редких видов (Ильина, 2015, 2017б).

Одним из модельных видов, изучаемых в Самарском Заволжье, является редкий для степной флоры региона астрагал украинский (*Astragalus ucrainicus* Klok. et M. Pop.). Он представляет собой стержнекорневой травянистый многолетник, произрастающий в условиях области на черноземных почвах с некоторым засолением. Ксерофит, гелиофит. В Самарской области впервые найден доц. А. Е. Митрошенковой (Флора Самарской области, 2007), определен доц. В. Н. Ильиной. Вид включен в Красную книгу области с категорией 3 – редкий вид (Бирюкова и др., 2017).

Нами изучена популяционная структура и проведена оценка современного состояния природных популяций *A. ucrainicus* на территории Самарского Заволжья с учетом основных рекомендаций и методик (Работнов, 1950; Жукова, 1967, 1995; Уранов, Смирнова, 1969; Harper, White, 1974; Уранов, 1975; Ермакова, 1976; Воронцова, Заугольнова, 1979; Злобин, 1989; Глотов, 1998; Наумова, Злобин, 2009; Животовский, 2001; Злобин и др., 2013 и др.).

Все зарегистрированные ЦП *A. ucrainicus* имеют невысокую численность и низкую плотность особей. Нередко вид в сообществах пропускается исследователями, как по причине своей низкой природной численности, так и в связи с отнесением вида к другим сходным по габитусу таксонам.

Онтогенез *A. ucrainicus* в условиях Самарской области длится 6–17 лет и, возможно, более (Ильина, 2017а). ЦП как полночленные, так и неполночленные. Зачастую на момент исследования отсутствуют особи на ранних стадиях онтогенеза в связи с их быстрым переходом в последующие стадии или элиминацией. Средние значения доли особей онтогенетических групп: проростки – 0,7 %, юве-

нильные – 2,7 %, имматурные – 4,1 %, виргинильные – 9,9 %, молодые генеративные – 14,3 %, зрелые генеративные – 26,3 %, старые генеративные – 30,4 %, субсенильные – 9,0 %, сенильные – 2,6 % (табл. 1). Значительное содержание сенильных растений отмечено в ЦП № 2, 7, 10 – более 15 %. Это свойственно ЦП в сообществах с постпирогенными изменениями.

Таблица 1

Особенности онтогенетической структуры ЦП *A. ucrainicus*

№ п/п	Онтогенетический состав ЦП, %								
	p	j	im	v	g1	g2	g3	ss	s
1	3,3	1,4	2	8,4	13,1	40,2	25,5	4,4	1,7
2	0	2,6	3,8	10,3	20,4	20,5	27,1	14	1,3
3	0	5,4	3,9	12,7	19,5	25,9	24,6	6	2
4	1,3	0	5,7	17,7	10,4	17,2	36,9	10,3	0,5
5	0	1,2	3,5	11,4	8,6	36	34,2	1,6	3,5
6	0	3,6	3,6	9	10,4	15,6	43,5	8,9	5,4
7	0	0	2	8,4	12,1	34,4	25,5	14,4	3,2
8	0	4,4	6,3	11,3	16,5	13,6	39,2	7,2	1,5
9	2,3	2,3	4,8	7,4	20,6	33,2	18	6,9	4,5
10	0	6,5	5,4	2,4	10,9	25,9	29,6	16,6	2,7
Среднее значение	0,7	2,7	4,1	9,9	14,3	26,3	30,4	9,0	2,6

По классификации О. В. Смирновой (2004), в стрессовых условиях среды ЦП *A. ucrainicus* являются нормальными, с прерывистым одновершинным правосторонним спектром, при малой антропогенной нагрузке – нормальными с полночленным одновершинным правосторонним спектром (Ильина, 2015). Оценка онтогенетического состава особей в ЦП согласно рекомендациям Л. А. Жуковой (1967) и А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969), установила стареющий нормальный тип ЦП с максимумом на старых генеративных особях (g_3), лишь в некоторых случаях ЦП зрелые нормальные с преобладанием средневозрастных генеративных особей (g_2). Применена методика классификации ЦП (Жукова, Полянская, 2013), в которой также использованы индексы восстановления и замещения (Ильина, 2017а) – все ЦП неустойчивого типа ($I_z < 1$).

Определение состояния популяций по критерию «дельта-омега» (Δ , ω) Л. А. Животовского (2001) свидетельствует, что в основном они зрелые (ЦП 1, 5, 9) или переходного (ЦП 2–4, 8, 10) типа, в некоторых случаях стареющие (ЦП 6, 7) (табл. 2).

Таблица 2

Демографические характеристики и типы ЦП

№ п/п	Параметры ЦП		Типы ЦП	
	Δ	ω	По Л.А. Животовскому (2002)	По Л.А. Жуковой и Т.А. Полянской (2013)
1	0,49	0,77	зрелая	неустойчивая
2	0,51	0,69	переходная	неустойчивая
3	0,45	0,70	переходная	неустойчивая
4	0,50	0,67	переходная	неустойчивая
5	0,52	0,76	зрелая	неустойчивая
6	0,57	0,67	стареющая	неустойчивая
7	0,56	0,74	стареющая	неустойчивая
8	0,49	0,67	переходная	неустойчивая
9	0,47	0,71	зрелая	неустойчивая
10	0,55	0,68	переходная	неустойчивая
Среднее значение	0,51	0,71	зрелые	неустойчивые

Таким образом, популяции *A. ucrainicus* в Самарской области обычно характеризуются низкой численностью, случайным размещением особей, низким уровнем виталитета, флуктуационной динамикой онтогенетической структуры, невысокими показателями индексов замещения и восстановления особей. Вид проявляет черты фитоценотического пациента, выпадает из сообществ при значительной антропогенной нагрузке на местообитания. Отсутствие выпаса скота негативно сказывается на состоянии ЦП астрагала в связи с зарастанием фитоценозов степными кустарниками и элиминацией особей при снижении уровня инсоляции.

ЛИТЕРАТУРА

- Асадулаев З. М., Маллалиев М. М.** Экологическая характеристика условий произрастаний и структура популяций *Artemisia salsoloides* Willd. в Дагестане // Ботанический вестник Северного Кавказа, 2015. – № 1. – С. 18–29.
- Бирюкова Е. Г., Богданова Я. А., Буркова Т. Н.** и др. Красная книга Самарской области. Том I. Редкие виды растений и грибов / Под ред. С. А. Сенатора, С. В. Саксонова. – Самара, 2017. – 384 с.
- Ведерникова О. П., Козырева С. В.** Популяционно-онтогенетические подходы к мониторингу и охране лекарственных растений // Регионология, 2005. – № 6. – С. 217–224.
- Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б.** О подходах к изучению ценопопуляций растений // Бот. журн., 1979. – Т. 61. – № 9. – С. 1296–1306.
- Глотов Н. В.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. – Йошкар-Ола, 1998. – С. 146–149.
- Ермакова И. М.** Жизненность ценопопуляций и методы ее определения. Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 92–105.
- Животовский Л. А.** Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология, 2001. – № 1. С. 3–7.
- Жукова Л. А.** Изменение возрастного спектра популяций луговика дернистого на окских лугах при различной продолжительности выпаса // Биологические науки, 1967. – № 7. – С. 67–72.
- Жукова Л. А.** Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. – 224 с.
- Жукова Л. А., Полянская Т. А.** О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология, 2013. – Вып. 32. – № 31. – С. 160–171.
- Злобин Ю. А.** Принципы и методы изучения ценоценологических популяций растений. – Казань: КГУ, 1989. – 146 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А.** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Унив. кн., 2013. – 439 с.
- Ильина В. Н.** Изменения базовых онтогенетических спектров популяций некоторых редких видов растений Самарской области при антропогенной нагрузке на местообитания // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии, 2015. – Т. 24, № 3. – С. 144–170.
- Ильина В. Н.** Особенности популяционной структуры астрагала украинского в Самарской области // Сборник трудов шестого междуна. экологического конгресса (восьмой междуна. науч.-техн. конф.) «Экология и безопасность жизнедеятельности промышленно-транспортных комплексов ELPIT 2017». (20–24 сентября 2017 г., г. Самара – Тольятти, Россия). – Издательство «ELPIT». Отпечатано в АНО «Издательство СНЦ». – 2017а. – Т.4. – С. 72–76.
- Ильина В. Н.** Эколого-биологические особенности некоторых редких видов растений степной флоры при выпасе и палах // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2017б. – № 2. – С. 12–22.
- Каримова О. А., Мустафина А. Н., Абрамова Л. М.** Особенности организации популяций редкого вида *Sephalalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. на Южном Урале // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования. Матер. Всеросс. (с междуна. участием) науч. школы-конф., посвящ. 115-летию со дня рожд. А. А. Уранова, 2016. – С. 95–98.
- Лаврентьев М. В.** Морфологическая изменчивость *Hedysarum grandiflorum* Pall. в южной части Приволжской возвышенности // Биоразнообразие и антропогенная трансформация природных экосистем. Матер. Всероссийской науч.-практ. конф., посвящ. памяти А. И. Золотухина / Под ред. А. Н. Володченко, 2016. – С. 144–147.
- Маслова Н. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х., Елизарьева О. А.** Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций *Oxytropis gmelinii* (Fabaceae) на Южном Урале // Растительные ресурсы, 2005. – Т. 41, № 4. – С. 41–49.
- Матвеева Т. Б.** Возрастная структура ценопопуляций древесных видов-эдификаторов лесов зеленой зоны г. Самара // Матер. конф. Сб. статей / Под ред. В. К. Семёнычева. – Самара, 2013. – С. 42–48.
- Наумова Л. Г., Злобин Ю. А.** Основы популяционной экологии растений / Под ред. Б. М. Миркина. — Уфа, 2009. – 88 с.

Османова Г. О. К., Ведерникова О. П. Оценка состояния ценопопуляций и ресурсов некоторых видов лекарственных растений национального парка «Марий Чодра» // Известия Самарского НЦ РАН, 2013. – Т. 15, № 3–2. – С. 856–858.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М.; Л., 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.

Смирнова О. В. Оценка состояния популяции по типу онтогенетического спектра / Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004. – С. 159–161.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. – № 2. – С. 7–34.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. Биол., 1969. – Т. 79, Вып. 1. – С. 119–135.

Флора Самарской области: Учебное пособие / Под общ. ред. А. А. Устиновой и Н. С. Ильиной. – Самара: Изд-во СГПУ, 2007. – 321 с.

Harper J. L., White J. The demography of plants // Annual Review of Ecology and Systematics, 1974. – Vol. 5. – P. 419–463.

УДК 582.33:581.9(571.53/.54)

Итоги и перспективы изучения флоры печеночников горной системы Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье)

Results and prospects of studying of the flora of liverworts of the Khamar-Daban mountain system (the southern area of Lake Baikal)

Казановский С. Г.

Kazanovsky S. G.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск, Россия. E-mail: skazanovsky@mail.ru

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russia

Реферат. В статье приводится характеристика горной системы Хамар-Дабан и история исследования флоры печеночников. Флора печеночников горной системы Хамар-Дабан в настоящее время включает 183 вида из 74 родов и 35 семейств.

Summary. The article describes the characteristics of the Khamar-Daban mountain system and the history of the research of the hepatic flora. Currently the flora of Hepaticae of the Khamar-Daban mountain system includes 183 species from 74 genera and 35 families.

Горная система Хамар-Дабан относится к горам Южной Сибири. По геоморфологическому районированию она входит в Саяно-Байкальское становое нагорье, которое характеризуется повышенной тектонической активностью, резкими орографическими контрастами и широким распространением ледниковой морфоскульптуры (Флоренсов, Олюнин, 1965). Хребет Хамар-Дабан расположен южнее озера Байкал в широтном направлении на протяжении более 250 км. Он дугообразно окаймляет южный и юго-восточный берега озера. Самая северная точка хребта находится в восточной части – 52°05' с. ш., самая южная – на 50°51' с. ш.; западная оконечность – 102°16' в. д., восточная оконечность – 107°54' в. д. В систему Хамар-Дабана входят Хангарульский и Ключевский хребты в юго-западной части, Хамбинский – в юго-восточной. Хамар-Дабан отделен от расположенного южнее хребта Малый Хамар-Дабан хорошо разработанной долиной реки Темник. Хребет Хамар-Дабан входит в морфоструктурный комплекс Байкальской рифтовой зоны. Он имеет асимметричное строение. Рельеф западной части носит резко альпийский характер. Ему в этой части присущи острые пики, зубчатые гребни, долины с крутыми склонами (троги). Наиболее свежи ледниковые формы рельефа в средней части хребта, где встречаются хорошо сохранившиеся кары с озерами. Долины рек здесь имеют плавные изгибы и троговую форму профилей. Здесь сосредоточены наибольшие высоты, достигающие 2000–2300 м над ур. м. Самая высокая вершина хребта – гора Хан-Ула (2371 м над ур. м.), несколько ниже гора Сохор (2323 м над ур. м.). Затем, восточнее реки Мишихи, высоты резко убывают до 1750–1500 м над ур. м. В соответствии с высотами, в восточной части резко меняется и морфология хребта. Ледниковые формы исчезают, преобладают куполообразные вершины с пологими склонами. Резко меняется рельеф долин рек. Для их поперечных профилей характерна трапецевидная форма. Долины имеют множество резких поворотов. Даже в верховьях, в гребневой части склоны их отлоги. Из этого видно, что оледенение захватило наиболее высокую западную часть горного хребта. Восточнее реки Мишихи следов оледенения нет. Хамар-Дабан, как и вся Байкальская горная область, – молодое (неоген-четвертичное) образование. Хребет поднялся в результате сложного сводового поднятия древней выровненной поверхности. Новейшие (кайнозойские) структуры не повторили во всем очертания более древних структур. На всем хребте отмечается древняя поверхность выравнивания (пенеплен). В западной части сохранившиеся ее участки резко ограничены крутыми стенками каров, на востоке, на некотором удалении от главных эрозионных артерий и днищ долин, имеют плавные очертания (Флоренсов, 1989).

К отрицательным морфоструктурам гор Байкальской горной области относятся впадины. По характеру рельефа они относятся к двум типам – байкальскому и забайкальскому. Хамар-Дабан окружен со всех сторон такими впадинами. Так, к северу располагается Южно-Байкальская впадина, которая представляет собой предгорья хребта. Она наиболее широка в центральной и восточной частях хребта. На западе хребет отделен от Восточного Саяна глубокой впадиной байкальского типа – Тункинской, характеризующейся линейностью и асимметричностью, северные и северо-западные борта круче южных и юго-восточных.

С северо-восточной, восточной и юго-восточной сторон хребет обрамлен несколькими впадинами забайкальского типа. Они имеют плавные переходы плоских дниц в предгорья, хорошо развитое горное обрамление и слабо выраженную асимметрию склонов. Эти впадины также характеризуются линейным простиранием и отделены друг от друга перемычками, образуя узкую четковидную полосу: Усть-Селенгинская – Иволгинская – Янгазинская – Оронгойская – Средне-Убукунская – Гусиноозерская впадины. В южной части Хамар-Дабан отделен от хребта Малый Хамар-Дабан долиной Темника, а в юго-западной части от Ключевского хребта – извилистыми долинами нескольких рек: Сангина, Бартой, Джиды, Доторджа (Флоренсов, 1989).

Подавляющее большинство рек хребта относятся к бассейну Байкала, только несколько рек, стекающих с западных склонов хребта, несут воды в реку Иркут, который входит в бассейн Енисея. Самая крупная река хребта – Снежная – имеет площадь водосборного бассейна 3000 км. Она берет начало на южной покати хребта и, прорезая хребет, несет воды в Байкал. С северной покати берут начало реки: Слюдянка, Утулик, Бабха, Солзан, Хара-Мурин, Выдриная, Аносовка, Осиновка, Переемная, Мишиха, Мысовка, Мантуриха и другие, более мелкие, все они впадают в Байкал. С северо-западной оконечности стекают реки – притоки Иркуты: Малая Быстрая, Большая Быстрая, Нижняя Тибельти, Средняя Тибельти, Верхняя Тибельти, в юго-западной части хребта находятся истоки нескольких рек, относящихся к бассейну Иркуты, выделяется из них самая крупная река – Зун-Мурэн. Большая часть рек и речек, стекающих с южного макросклона хребта, несут воды в реки Темник и Джиду, которые в свой черед впадают в Селенгу.

История изучения флоры и растительности горной системы Хамар-Дабан насчитывает почти полтора века. Первым исследователем флоры хребта был выдающийся ботаник Н. С. Турчанинов, работавший здесь в первой половине XIX века. С того времени хребет изучался многими ботаниками. В отличие от растительности и флоры сосудистых растений, бриофлора Хамар-Дабана до начала 1990-х годов почти не изучалась, существовали немногочисленные сборы мохообразных сделанные геоботаниками и флористами. До 50-х годов XX века сведения о бриофлоре хребта практически отсутствовали, а сведений о печеночниках Хамар-Дабана мы вовсе не нашли в литературе вплоть до 80-х годов XX в.

В 80-е годы прошлого века появились две работы бриологов из Чехословакии И. Вани (J. Váňa), З. Солдана (Z. Soldán), посвященные мохообразным горных районов Южной Сибири. В них содержатся сведения о 32 видах печеночников с Хамар-Дабана (Váňa, Soldán, 1985; Váňa, 1988), причем, это первые сведения о печеночниках данной территории. Авторы проводили сборы бриофитов в 1980 г. в низовьях рек Слюдянка, Утулик, в окрестностях Карьерских (Теплых) озер, кроме того, ими были обработаны коллекции печеночников, собранные сибирскими учеными Л. В. Бардуновым, М. М. Ивановой, Л. И. Малышевым, В. И. Смирновым. К сожалению, в статьях практически отсутствуют какие-либо сведения по экологии видов, в большинстве случаев указаны пункты сборов и высоты над уровнем моря, в ряде случаев не указаны и географические пункты. Статья, содержащая только наиболее интересные находки (Váňa, Soldán, 1985), включает 6 видов печеночных мхов с территории Хамар-Дабана: *Bazzania bidentula* (Steph.) Steph., *Herbertus aduncus* (Dicks.) Gray, *Mesoptychia sahlbergii* (Lindb.) A. Evans, *Diplophyllum microdontum* (Mitt.) H. Buch (*Macrodiplphyllum microdontum* (Mitt.) Perss.), *Porella gracillima* Mitt., *Frullania bolanderi* Austin. Во второй статье, содержащей гепатикологические материалы (Váňa, 1988), приводится 30 видов для различных пунктов хребта, в том числе *Anthelia julacea* (L.) Dumort., нами не выявленный. Всего в литературе до опубликования результатов наших исследований для Хамар-Дабана приводилось 32 вида печеночных мхов. Таковы, в основном, были итоги изучения флоры печеночников Хамар-Дабана, которые можно расценить как самые предварительные.

В 1989 г. на территории Хамар-Дабана нами были начаты планомерные бриофлористические исследования, в течение пяти полевых сезонов собирался гербарный материал, который лег в осно-

ву кандидатской диссертации «Бриофлора хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье)» (Казановский, 1993а), которая включала 119 видов печеночников. Впервые для Хамар-Дабана указывалось 87 видов печеночников, таким образом, наши исследования на 73 % увеличили число известных до того времени видов печеночников для данной территории. Список печеночников был позже полностью опубликован (Казановский, 1993б; Казановский, Потемкин, 1995). Информация о 19 редких видах для Республики Бурятия с территории Хамар-Дабана была опубликована в небольшой статье, 9 видов из них были рекомендованы к включению в республиканскую Красную книгу (Казановский, 1996). Позже эти данные послужили основой для составления раздела по печеночникам для Красной книги Республики Бурятия (2002).

Позже нами с территории Хамар-Дабана были выявлены новые виды, сведения о которых ранее не публиковались: *Riccardia palmata* (Hedw.) Carruth., *Metzgeria furcata* (L.) Dumort., *Riccia cavernosa* Hoffm., *Cephalozia macounii* (Austin) Austin, *Cladopodiella fluitans* (Nees) H.Buch, *Crossocalyx hellerianus* (Nees ex Lindenb.) Meyl., *Lophozia silvicola* H.Buch., *Scapania carinthiaca* J.B.Jack ex Lindb., *S. crassiretis* Bryhn, *S. praetervisita* Meyl.

В конце 1990-х и в 2000-е гг. на Хамар-Дабане работали гепатикологи В. А. Бакалин, Н. А. Константинова и А. Н. Савченко. Эти исследователи внесли существенный вклад в изучение гепатикофлоры Хамар-Дабана. Они выявили ряд ранее неизвестных здесь видов: *Clevea nana* (Shimizu & S.Hatt.) Borovich. et Bakalin, *Conocephalum salebrosum* Szweyk., Buczk. et Odrzyk., *Porella cordaeana* (Hueben-er) Moore, *Bazzania manczurica* Bakalin, *B. parabidentula* Bakalin, *Cephalozia ambigua* C.Massal., *Fuscocephalozia pachycaulis* (R.M.Schust.) Váňa et L.Söderstr., *Cladopodiella francisci* (Hook.) Jorg.Schiffn., *Odontoschisma jishibae* (Steph.) L.Söderstr. et Váňa., *Cephalozia arctogena* (R.M.Schust.) Konstant., *C. grimsulana* (J.B.Jack ex Gottsche et Rabenh.) Lacout., *C. konstantinovae* Mamontov et Vilnet., *C. varians* (Gottsche) Spemph., *Anastrepta orcadensis* (Hook.) Schiffn., *Lophozia lantratoviae* Bakalin, *L. polaris* (R.M.Schust.) Konstant. et Vilnet, *L. propagulifera* (Gottsche) Konstant. et Vilnet, *Protolophozia elongata* (Steph.) Schljakov, *Scapania apiculata* Spruce, *S. brevicaulis* Taylor, *S. obcordata* (Berggr.) S.W.Arnell, *S. paludicola* Loeske et Müll. Frib., *S. paludosa* (Müll. Frib.) Müll. Frib., *S. parvifolia* Warnst., *S. tundrae* (Arnell) H.Buch, *Schistochilopsis grandiretis* (Lindb. ex Kaal.) Konstant., *S. opacifolia* (Culm. ex Meyl.) Konstant., *Tetralophozia filiformis* (Steph.) Urmí, *Tritomaria scitula* (Taylor) Jørg., *Calypogeia azurea* Stotler et Crotz., *Jungermannia atrovirens* Dumort., *J. borealis* Damsh. et Váňa, *Nardia breidleri* (Limpr.) Lindb., *N. geoscyphus* (De Not.) Lindb., *Solenostoma caespiticium* (Lindenb.) Steph., *S. confertissimum* (Nees) Schljakov, *S. obscurum* (A.Evans) R.M.Schust., *S. pseudopyriflorum* Bakalin et Vilnet, *Plectocolea ovalifolia* (Amakawa) Bakalin et Vilnet, *P. subelliptica* (Lindb. ex Kaal.) A.Evans, *Gymnomitrium brevissimum* (Schleich. ex Dumort.) Warnst., *G. commutatum* (Limpr.) Schiffn., *Marsupella aquatica* (Lindenb.) Schiffn. (Константинова, Казановский, 2004; Константинова и др., 2017; Konstantinova et al., 2009).

В 2015 г. нами были опубликованы сведения о местонахождениях 2 новых видов для Хамар-Дабана: *Frullania koponenii* S.Hatt., *F. sinensis* Steph. (Казановский и др., 2015).

Наиболее изученной частью Хамар-Дабана в отношении флоры мохообразных вообще и печеночников в частности является территория Байкальского государственного биосферного заповедника. Первая сводка данных по флоре печеночников заповедника включала 149 видов (Константинова, Казановский, 2004), по последним данным – 172 вида (Константинова и др., 2017).

Флора печеночников горной системы Хамар-Дабан, согласно системе, принятой в «Списке печеночников (Marchantiophyta) России» (Константинова и др., 2009), в настоящее время включает 183 вида из 74 родов и 35 семейств. Можно предположить, что флора печеночников выявлена примерно на 70–75 %.

На Хамар-Дабане собраны виды печеночников, включенные в Красные книги разных рангов. В Красную книгу Российской Федерации (2008) входит 5 видов: *Protolophozia elongata* (Steph.) Schljakov, *Scapania sphaerifera* H.Buch et Tuom., *Nardia breidleri* (Limpr.) Lindb., *Iwatsukia jishibae* (Steph.) Kitagawa, *Plagiochasma japonicum* (Steph.) C.Massal. В Красную книгу Республики Бурятия (2013) включены 17 видов печеночников, кроме пяти упомянутых выше видов из Красной книги России, это *Anastrepta orcadensis* (Hook.) Schiffn., *Tetralophozia filiformis* (Steph.) Urmí, *Calycularia laxa*, *Cephalozia lacinulata* J.B.Jack ex Spruce, *C. macounii* (Austin) Austin, *Gymnomitrium alpinum* (Gottsche ex Husn.)

Warnst., *G. commutatum* (Limpr.) Schiffn., *Cololejeunea subkodamae* Mizut., *Porella gracillima*, *Riccia glauca* L., *Obtusifolium obtusum* (Lindb.) S.W.Arnell. В Красную книгу Иркутской области (2010) включено 7 видов печеночников: *Calycularia laxa* Lindb. et Arnell, *Porella gracillima* Mitt., *Lophocolea bidentata* (L.) Dumort., *Scapania glaucocephala* (Taylor) Austin, *S. sphaerifera*, *Marsupella funckii* (F.Weber et D.Mohr) Dumort., *Prasanthus suecicus* (Gottsche) Lindb. *Biantheridion undulifolium* (Nees) Konst. et Vilnet включен в список редких и исчезающих печеночников мира (Константинова и др., 2017).

Нами начато создание базы данных (БД) бриологического отдела гербария (ИРК), в которую заносятся этикетки. На текущий момент БД по печеночникам пока небольшая, включает около 500 записей. Имеется значительный объем еще не обработанного гербария, собранного в разные годы и в разных районах Хамар-Дабана, который еще предстоит определить.

В последние годы в связи с использованием молекулярно-филогенетических методов произошли большие изменения в таксономии печеночников, в связи с чем назрела необходимость ревизии гербарных материалов, собранных и определенных ранее. Прежде всего, по родам *Lophozia* s.l., *Scapania*, *Jungermannia*, *Frullania* и некоторым другим.

Благодарности. Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00822 А.

ЛИТЕРАТУРА

Казановский С. Г. Бриофлора хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье): Автореферат дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1993а. – 16 с.

Казановский С. Г. Эпифитные мохообразные хребта Хамар-Дабан // Тр. IV молод. конф. ботаников Санкт-Петербурга, май 1992 г. – Ч. 5 / Ботан. ин-т РАН. – С.-Пб., 1993б. – С. 45–59. – Деп. в ВИНТИ. 10.06.93, № 1625-В93.

Казановский С. Г. Редкие печеночники в бриофлоре Бурятии // Сохранение биологического разнообразия в Байкальском регионе: проблемы, подходы, практика. – Улан-Удэ, 1996. – С. 71–72.

Казановский С. Г., Мамонтов Ю. С., Софронова Е. В., Потемкин А. Д. Новые находки печеночников из регионов России // *Arctoa*, 2015. – Т. 24, № 1. – С. 257–258.

Казановский С. Г., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // *Новости сист. низш. раст.*, 1995. – С. 98–110.

Константинова Н. А., Бакалин В. А., Андреева Е. Н., Безгодов А. Г., Боровичев Е. А., Дулин М. В., Мамонтов Ю. С. Список печеночников (Marchantiophyta) России // *Arctoa*, 2009. – Т. 18. – С. 1–64.

Константинова Н. А., Казановский С. Г. Печеночники Байкальского биосферного заповедника // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. – М., 2004. – С. 236–273.

Константинова Н. А., Мамонтов Ю. С., Савченко А. Н. Печеночники Байкальского заповедника // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Материалы II Всеросс. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти Л. В. Бардунова (1932–2008 гг.) (Иркутск, Кырен, 11–15 сентября 2017 г.). – Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2017. – С. 65–77.

Красная книга Иркутской области. – Иркутск: ООО «Время странствий», 2010. – 480 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. – Новосибирск: Наука, 2002. – 340 с.

Красная книга Республики Бурятия: животные, растения, грибы. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. – 690 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

Флоренсов Н. А. Рельеф и неотектоника: Избранные труды. – М.: Наука, 1989. – 272 с.

Флоренсов Н. А., Олюнин В. Н. Рельеф и геологическое строение // Предбайкалье и Забайкалье. – М.: Наука, 1965. – С. 23–90.

Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Mamontov Yu. S., Savchenko A. N. New liverwort records from Republic of Buryatiya, 2 // *Arctoa*, 2009. – Vol. 18. – P. 270–273.

Váňa J. Contribution to the knowledge of liverworts (Hepaticae) of the Soviet Central Asia (East Sayan Mts., Baikal lake) // *Novit. Bot. Univ. Carol. Praha*, 1988. – Vol. 4. – P. 17–25.

Váňa J., Soldán Z. Some new and phytogeographically interesting bryophytes from Central Siberia // *Abstracta botanica*, 1985. – Vol. 9, Suppl. 2. – P. 123–144.

УДК 581.95:582.547.21(571.1)

**Ряска горбатая (*Lemna gibba*, Lemnaceae) – чужеродный вид
во флоре Западной Сибири**

**The gibbous duckweed (*Lemna gibba*, Lemnaceae) – an alien species
in the flora of Western Siberia**

Капитонова О. А.

Kapitonova O. A.

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, г. Тобольск, Россия E-mail: kapoa.tkns@gmail.com

Tobolsk complex scientific station UB RAS, Tobolsk, Russia

Реферат. На территории Сибири произрастание ряски горбатой (*Lemna gibba* L.) отмечено в Курганской области, Ханты-Мансийском автономном округе – Югре, в Уватском и Тобольском районах Тюменской области. В Западную Сибирь вид попал с Урала по притокам р. Иртыш. Наиболее северная находка ряски горбатой в западносибирском секторе ее современного ареала находится в пойме р. Оби на уровне 64° с. ш. Во флоре Западной Сибири *L. gibba* рассматривается как чужеродный вид, проникший на территорию региона недавно (неофит), в результате непреднамеренной деятельности человека, используя антропогенно трансформированные экосистемы рек Иртыша и Оби и их притоков в качестве миграционных путей.

Summary. On the territory of Siberia the gibbous duckweed (*Lemna gibba* L.) is known from Kurgan Region, Khanty-Mansi Autonomous Okrug – Yugra and the Uvat and Tobolsk Districts of the Tyumen Region. The species penetrated to the Western Siberia from the Urals along the tributaries of the Irtysh River. At present, the most northern location of *L. gibba* in Western Siberia lies in the flood plain of the Ob River at level N 64°. In the flora of Western Siberia, the gibbous duckweed is considered as an alien species. This species penetrated on the territory of the region recently (neophyte), as a result of unintentional human activity, using anthropogenically transformed ecosystems of the Irtysh and Ob rivers and their tributaries as migration ways.

Ряска горбатая (*Lemna gibba* L.) – плавающее на поверхности воды неукореняющееся растение с округлыми или обратнойцевидными фрондами (листецами) желто-зеленого цвета, 3–7 мм длиной, 2,5–5 мм шириной, снизу шарообразно выпуклыми, с хорошо различимой сеточкой просвечивающих полостей аэренхимы с размерами ячеек больше 0,3 мм; корень один с отчетливо заостренным корневым чехликом (Landolt, 1986).

Ряска горбатая является достаточно распространенным в теплых регионах земного шара видом; ее современный ареал охватывает практически все континенты, за исключением Австралии и Антарктиды. Однако в умеренных областях Северного полушария, в том числе на территории России, до недавнего времени этот вид не имел широкого распространения (Landolt, 1986). В настоящее время, по имеющимся в литературе сведениям, *L. gibba* довольно быстро распространяется в пределах Европы, особенно на вторичных местообитаниях и в водоемах, подвергающихся антропогенному эвтрофированию (Лисицына, Папченков, 2000; Лисицына и др., 2009). К примеру, в середине прошлого столетия Ю. В. Рычин указывал этот вид лишь для истоков «речки Апрелевки и при впадении ее в Десну» (Рычин, 1948, с. 58) в Московской области и нескольких небольших водоемов в Рязанской области, «усиленно посещавшихся водоплавающей птицей...» (Рычин, 1948, с. 363), что дало ему возможность рассматривать их «как места случайного временного местонахождения вида в результате заноса сюда отдельных его особей птицами» (Рычин, 1948, с. 363). В настоящее время ряска горбатая указывается для всех областей средней полосы европейской части России (Щербаков, Папченков, 2014), считается нередким видом в северо-западных районах России (Цвелёв, 2000). Показано активное распространение этого вида в Вятско-Камском Предуралье (Капитонова, Папченков, 2003; Капитонова, 2011) и на Ура-

ле – в Республике Башкортостан (Мулдашев, 2003) и Свердловской области (Науменко, 2008). В то же время обращает на себя внимание то, что внимательный исследователь и прекрасный знаток флоры Западной Сибири П. Н. Крылов не приводит данный вид в своем известном труде «Флора Западной Сибири» (Крылов, 1929). Ряска горбатая не указывается для Сибири и в монографии Э. Ландольта (Landolt, 1986), она не включена ни в одну из известных сводок по флоре Сибири (Ковтонюк, 1987, 2012 и др.). Изучение нами коллекций рясковых, хранящихся в гербарии им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (ТК), также показало отсутствие этого вида как в сборах исследователей XIX – первой половины XX вв., так и современного этапа изучения флоры Сибири. По всей вероятности, в азиатской части страны произрастание ряски горбатой не было известно до начала XXI столетия.

Впервые на произрастание ряски горбатой в Сибири указывает Н. И. Науменко, который приводит этот вид для Курганской области «на Исети близ г. Шадринска» (Науменко, 2008, с. 233). Затем произрастание вида обнаружено Н. Л. Панковой (2014), причем гораздо севернее, в пределах подзоны северной тайги – в Нижневартовском р-не Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (ХМАО) на широте 61°95' (Панкова, 2014). Нами в 2016–2017 гг. этот вид неоднократно регистрировался на мелководьях и в пойменных водоемах р. Иртыш в пределах Уватского р-на Тюменской области. В одном из пунктов сбора *L. gibba* в окрестностях с. Горнослинкино (58.7721° с. ш., 68.7643° в. д.) мы наблюдали обильное цветение этого вида, что считается довольно редким явлением в целом для видов семейства рясковых (Иконников, 1979; Леонова, 1982; Тарасевич, 1990), а потому представляется весьма любопытным для рассматриваемого нами региона. Произрастание вида также известно в Тобольском р-не Тюменской области и в г. Тюмени (Глазунов и др., 2017). В 2017 г. новые находки *L. gibba* сделаны В. А. Глазуновым и С. А. Николаенко еще севернее известных местонахождений – в окрестностях с. Полноват Белоярского р-на ХМАО на уровне 64° с. ш., в пойме р. Оби (ТМН). Указанный пункт, по-видимому, является в настоящее время наиболее северным местонахождением ряски горбатой в западно-сибирском секторе ее современного ареала. Накопленные к настоящему времени данные о произрастании *L. gibba* в пределах Западной Сибири позволяют прогнозировать расширение ареала этого вида в северном и восточном направлениях с использованием в качестве миграционных путей прежде всего рек Иртыша и Оби, а также их притоков. Несомненно, в будущем следует ожидать многочисленные новые находки этого вида в пределах Обь-Иртышского бассейна.

Монографом семейства Lemnaceae Э. Ландольтом (Landolt, 1975, 1986) показано, что распространение *Lemna gibba* четко ограничено климатическими параметрами. Так, северная граница распространения этого вида совпадает с январской изотермой, составляющей около 1 °С, а изотермы трех самых холодных месяцев, составляющие +18 °С, ограничивают распространение вида к югу, как и количество осадков менее 90 мм/год (Landolt, 1975). Согласно данным Э. Ландольта (Landolt, 1975), ряска горбатая заселяет водоемы с высокими концентрациями кальция, магния, натрия, азота и фосфора, что, по-видимому, дает ей возможность широко расселяться в настоящее время в связи с усилением антропогенной эвтрофикации и загрязнения поверхностных вод, в особенности водохранилищ (Лисицына и др., 2009). Учитывая имеющиеся к настоящему времени данные по распространению этого вида на территории России, можно утверждать, что ряска горбатая вышла за пределы первичного (естественного) ареала, которые указаны в работе Э. Ландольта и первоначально были ограничены климатическими параметрами. Этот вид в настоящее время заселяет районы, выходящие за пределы температурного преферендума, но соответствующие некоторым иным параметрам его экологического оптимума. Это позволяет относить ряску горбатую к чужеродным организмам на территории Западной Сибири, использующим трансформированные человеком экотопы (антропогенно эвтрофированные водоемы и водотоки) в качестве путей инвазии, однако несоответствие климатического режима региона эколого-биологическим требованиям вида на данный момент пока несколько сдерживает его широкое расселение в регионе, что может свидетельствовать о начальной стадии колонизации этого адвентивного вида не свойственных ему территорий (лаг-фаза), после чего можно ожидать ускорения микроэволюционных процессов с выработкой у инвазионных популяций адаптаций к климатическим условиям региона (Виноградова и др., 2010).

Таким образом, на территории Западной Сибири ряска горбатая представляет собой чужеродный (адвентивный) вид, проникший на рассматриваемую территорию лишь в самое последнее время

в результате непреднамеренной (случайной) деятельности человека, что позволяет относить его к неофитам (Биологические ..., 2004). По способу заноса на рассматриваемую территорию *L. gibba*, вероятно, может быть охарактеризована как аколотофит – вид, расширяющий свой ареал самостоятельно, благодаря собственным свойствам и способам распространения, используя нарушенные и антропогенные местообитания с измененным растительным покровом (Туганаев, Пузырев, 1988; Биологические ..., 2004; Березуцкий, Кашин, 2008). Используя классификацию чужеродных видов, предложенную Д. Ричардсоном с соавторами (Richardson et al., 2000; Ryšek et al., 2004), и, применяя подходы к дифференциации адвентивных видов, изложенные А. В. Крыловым и Н. М. Решетниковой (2009), ряску горбатую для территории рассматриваемого региона можно отнести к группе инвазионных видов, в настоящее время активно расселяющихся и натурализующихся по нарушенным местообитаниям (градация N⁷).

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке ФАНО России в рамках темы ФНИ № 0408-2014-0025 «Современное состояние биологического разнообразия юга Западной Сибири как отражение антропогенной трансформации ландшафтов».

ЛИТЕРАТУРА

- Березуцкий М. А., Кашин А. С.** Антропогенная трансформация флоры и растительности: Учеб. пос. – Саратов: ИЦ «Наука», 2008. – 100 с.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 436 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В.** Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. – М.: ГЕОС, 2010. – 512 с.
- Глазунов В. А., Науменко Н. И., Хозяинова Н. В.** Определитель сосудистых растений Тюменской области. – Тюмень: ООО «РГ «Проспект», 2017. – 744 с.
- Иконников С. С.** Семейство Lemnaceae S. F. Gray – Рясковые // Флора европейской части СССР. Том IV / Отв. ред. А. А. Федоров, ред. тома Ю. Д. Гусев. – Л.: Наука, 1979. – С. 317–321.
- Капитонова О. А.** Чужеродные виды растений в водных и прибрежно-водных экосистемах Вятско-Камского Предуралья // Российский Журнал Биологических Инвазий, 2011. – № 1. – С. 34–43.
- Капитонова О. А., Папченков В. Г.** Новые флористические находки в Удмуртской Республике // Бюлл. МОИП. Отд. Биол., 2003. – Т. 108, № 3. – С. 64–65.
- Ковтонюк Н. К.** Семейство Lemnaceae – Рясковые // Флора Сибири. Araceae – Orchidaceae / Сост. Власова Н. В., Доронькин В. М., Золотухин Н. И. и др. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 15–16.
- Ковтонюк Н. К.** Семейство Lemnaceae Martinov // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / Л. И. Малышев [и др.]; под ред. К. С. Байкова. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – С. 439–440.
- Крылов А. В., Решетникова Н. М.** Адвентивный компонент флоры Калужской области: натурализация видов // Бот. журн., 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1126–1148.
- Крылов П.** Флора Западной Сибири. Руководство к определению западносибирских растений. Вып. III. Сурегасеae – Orchidaceae. – Томск, 1929. – С. 377–718
- Леонова Т. Г.** Семейство рясковые (Lemnaceae) // Жизнь растений: В 6-ти т. / гл. ред. А. Л. Тахтаджян. Т. 6. Цветковые растения / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1982. – С. 493–500.
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И.** Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 219 с.
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г.** Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. – М.: Наука, 2000. – 237 с.
- Мулдашев А. А.** Флористические находки в Башкортостане (Россия) // Бот. журн., 2003. – Т. 88, № 1. – С. 120–129.
- Науменко Н. И.** Флора и растительность Южного Зауралья: Монография. – Курган: Изд-во Курганского ун-та, 2008. – 512 с.
- Панкова Н. Л.** Новые находки водных растений на территории Ханты-Мансийского автономного округа – Югры // Turczaninowia, 2014. – Т. 17, вып. 1. – С. 66–68.
- Рычин Ю. В.** Флора гигрофитов: определитель по вегетативным признакам сосудистых растений водоемов и сырых и влажных местообитаний центральной части Европейской территории СССР. – М.: Гос. изд-во «Советская наука», 1948. – 448 с.
- Тарасевич В. Ф.** О положении семейства Lemnaceae в системе цветковых растений по палинологическим данным // Бот. журн., 1990. – Т. 75, № 7. – С. 959–965.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. – Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1988. – 128 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.

Щербаков А. В., Папченков В. Г. Сем. 113. Lemnaceae S. F. Gray – Рясковые // Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – С. 441–442.

Landolt E. Morphological differentiation and geographical distribution of the *Lemna gibba*–*Lemna minor* group // Aquatic Botany, 1975. – Vol. 1. – P. 345–363.

Landolt E. The family of Lemnaceae – a monographic study // Veröff. Geobot. Inst. Stiftung Rübel. H. 71. – Zürich, 1986. – 572 pp.

Pyšek P., Richardson D. M., Rejmanek M., Webster G. L., Williamson M., Kirschner J. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists // Taxon, 2004. – Vol. 53(1). – P. 131–143.

Richardson D. M., Pyšek P., Rejmanek M., Barbour M. G., Panetta F. D., West C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distributions, 2000. – № 6. – P. 93–107.

УДК 581.93(571.15)

Таксономический анализ флоры Усть-Пристанского района Алтайского края

Taxonomic analysis of the flora of Ust'-Pristan' district in Altai Krai

Крючкова Е. А., Косачев П. А., Гудкова П. Д.

Kryuchkova Y. A., Kosachev P. A., Gudkova P. D.

Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия. E-mail: 79831087227@yandex.ru, pdgudkova2017@yandex.ru, pakosachev@yandex.ru

Altay State University, Barnaul, Russia

Реферат. В статье приведены результаты таксономического анализа флоры Усть-Пристанского района. Работа выполнена на основании гербарных сборов авторов (2007–2017 гг.), материалов, хранящихся в АЛТВ и ТК, а также литературных источников. В результате было выявлено, что флора Усть-Пристанского района представлена 458 видами, относящимися к 79 родам. Анализ семейственно-видового спектра показывает, что 10 ведущих семейств составляет 61,6 % (253 вида). Лидирующими семействами в Усть-Пристанском районе являются Asteraceae Dumort. и Poaceae Barnhart. Ведущее место занимает семейство Asteraceae, представленное 35 видами, что составляет 15,8 % от видов аборигенной флоры. Второе место занимает Poaceae, включающее 25 видов (6,8 %). Преобладание этих семейств во флоре района характеризует её как континентальную. Анализ структуры первой триады ведущих семейств (As-Po-Cy) показал, что спектр флоры относится к арктобореальному Cyperaceae-типу. Незначительная разница между семействами, занимающими 3-е и 4-е место, позволяет считать тип флоры смешанным, сочетающим черты собственно бореальных и степных флор.

Summary. The article gives the results of a taxonomic analysis of the flora of the Ust'-Pristan' district in Altai Krai. This study is based on materials of authors (2007-2017), herbarium materials deposited in the ALTB and TK, as well as literature sources. As a result, it was revealed that the flora of the Ust'-Pristan' district is represented by 458 species belong to 79 genera. Analysis of the family-species spectrum shows that the top 10 families constitute 61.6 % (253 species). Families the richest by species in the Ust'-Pristan' district are Asteraceae Dumort. and Poaceae Barnhart. The family Asteraceae is represent by 35 species that makes up 15,8 % of the native aboriginal flora species. The second place belongs to Poaceae, which includes 25 species (6,8 %). The predominance of these families in the flora of the region characterizes it as a continental one. Analysis of the structure of the first triad of the leading families (As-Po-Cy) showed that the spectrum of the flora is related to the arctoboreal Cyperaceae-type. A slight difference between the 3 and 4 place allows us to consider that the type of flora is combining the features of the boreal and steppe flora proper.

Введение

Усть-Пристанский район расположен в центральной части Алтайского края, в степной зоне Западно-Предалтайской равнины в зоне черноземов (Схема территориального ..., 2011), общая площадь, занимаемая районом, составляет 2704 км². На территории района располагается часть Обского заказника, который находится на правом берегу р. Оби, ниже с. Усть-Пристань. На его территории запрещена хозяйственная деятельность, приводящая к изменению состава и естественного состояния растительного и животного мира (Красная книга Алтайского края, 2016).

Равнинный рельеф территории района создаёт однородные условия умеренно-континентального климата с ограниченным количеством атмосферных осадков и низкой влажностью воздуха на протяжении всего календарного года (Огуреева, 1980). Однако на территории района присутствуют значительные площади с высоким увлажнением, которые образуются за счёт пойм рек Чарыш и Обь, чьи русла сливаются в 5 км выше районного центра. Поймы рек обширны, изрезаны старицами, заболочены, что создаёт благоприятные условия для распространения на территории района прибрежно-водной и водной растительности.

На левом берегу р. Оби располагаются открытые равнинные территории, используемые для пашен, сенокосов, пастбищ и занятые культурной и сеgetальной, сеgetально-рудеральной растительностью. Степная растительность у поселений обеднена и сильно ксерофилизирована вследствие перевыпаса скота и выкашивания травостоя. Естественная растительность сохранилась на небольших труднодоступных для сельхозобработки площадях, как правило, на глинистых склонах, по узкой кромке высоких береговых террас, вдоль оврагов и балок, в заболоченных окрестностях старых озёр (Соколова, 2003).

На правом берегу р. Оби находится Верхне-Обской сосновый бор, занимающий 44038 га. Его эксплуатация началась в конце XVIII в. и продолжается до настоящего времени. За этот период бор был основательно вырублен, а хвойные породы *Pinus sylvestris* L. и *Larix sibirica* L. заменили лиственные: береза и осина (Шершнеv, 2006).

Начальным этапом при флористических исследованиях является инвентаризация флоры исследуемого района. Таксономический анализ является заключительным этапом инвентаризации флоры. Таксономический анализ призван выявить уровень видового богатства флоры, разнообразие таксонов разного ранга и их соотношение, то есть систематическую структуру данной флоры (Гарашенко, 1978). Соотношение численности видов семейств, в особенности ведущих, отображает «лицо» флоры, является, по словам А. И. Толмачева (1974), «одним из существеннейших элементов региональной характеристики флоры».

Материалы и методы

Конспект видов флоры района основан на гербарных материалах, хранящихся в Гербарии Алтайского госуниверситета (АЛТВ) и Гербарии им. П. Н. Крылова Томского госуниверситета (ТК), собственных сборах авторов (2007–2017), переданных на хранение в АЛТВ, а также на литературных данных: «Флора Западной Сибири» (Крылов, 1927–1939), «Флора Сибири» (1988–1997), «Определитель растений Алтайского края» (2003), «Конспект флоры Алтайского края» (Силантьева, 2013), публикации по флоре данного района (Чубаров, 2000; Силантьева и др., 2013а; Силантьева и др., 2013б; Silantyeva et al., 2014).

Определение растений, уточнение их систематического положения в таксономически сложных группах проводилось согласно следующим литературным источникам: «Молочаи Северной Азии» (Байков, 2007), «Деревья и кустарники юго-восточной части Западной Сибири» (Хлонов, 1979), «Злаки СССР» (Цвелёв, 1976), «Род мятлик (*Poa* L., Poaceae) во флоре Сибири. Систематика, анатомия, география, родственные связи» (Олонова, 2016), «Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения» (Курченко, 2010), «Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)» (Егорова, 1999).

Результаты и обсуждение

В результате проведённых исследований выявлено 459 видов высших сосудистых растений, принадлежащих к 243 родам и 80 семействам. Аборигенная флора насчитывает 412 видов, адвентивная – 47 видов высших сосудистых растений, что составляет 10,2 % от общей флоры.

Таксономический анализ показал, что 400 вид (97,1 %) аборигенной флоры относятся к отделу Magnoliophyta Cronquist, Takht. & W. Zimm. ex Reveal. Из них класс Magnoliopsida Brongn. составляет 320 видов (77,7 %), а Liliopsida Batsch – 80 (19,4 %). Отдел Pinophyta Cronquist, Takht. & W. Zimm. ex Reveal (0,7 %) представлен тремя родами, на которые приходится по одному виду: *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica* и *Ephedra distachya* L. (табл.1). Отдел Equisetophyta D.H. Scott (1,7 %) на территории района представлен двумя семействами: Equisetaceae Rich. ex DC. (1,5 %) и Lycopodiaceae Beauv. ex Mirb. (0,2 %). Семейству Lycopodiaceae P. Beauv. ex Mirb. принадлежит один род, который включает *Lycopodium complanatum* L. На долю семейства Equisetaceae приходится 6 видов: *Equisetum arvense* L., *E. fluviatile* L., *E. hyemale* L., *E. palustre* L., *E. pratense* Ehrh., *E. sylvaticum* L. К отделу Polypodiophyta Cronquist, Takht. & W. Zimm. (0,5 %) относятся два семейства Dennstaedtiaceae Lotty и Salviniaceae Reichenb. к которым принадлежит по одному виду *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill и *Salvinia natans* (L.) All. соответственно.

Таблица 1

Соотношение отделов высших растений флоры Усть-Пристанского района

Отдел	Количество видов	% от всех видов
Magnoliophyta	400	97,1
Magnoliopsida	320	77,7
Liliopsida	80	19,4
Pinophyta	3	0,7
Equisetophyta	7	1,7
Polypodiophyta	2	0,5

Анализ семейственно-видового спектра показывает, что 10 ведущих семейств составляет 61,6 % (253 вида, относящихся к 134 родам). Лидирующими семействами в Усть-Пристанском районе являются Asteraceae и Poaceae (табл. 2). Ведущее место занимает семейство Asteraceae представленное 65 видами, что составляет 15,8 % от видов аборигенной флоры. Второе место занимает Poaceae, включающее 28 видов (6,8 %). Преобладание этих семейств во флоре района характеризует её, как континентальную. Наиболее значительное положение этих семейств достигается за счёт родового (35 и 18 родов) и значительного видового разнообразия в некоторых родах: *Carex* L. (21 вид), *Artemisia* L. (13 видов). Следующее место занимает Cyperaceae Juss., насчитывающее 27 видов (6,6 %), которые по большей части входят в состав прибрежной и болотной растительности. Четвёртое место занимает семейство Fabaceae Lindl., содержащее 26 видов (6,3 %). Семейство Rosaceae Juss. составляет 23 вида (5,6 %). Шестое и седьмое места делят семейства Lamiaceae Lindl. и Brassicaceae Burnett, на которые приходится по 20 видов (4,9 %). На восьмом и девятом местах расположились семейства Ranunculaceae Juss. и Apiaceae Lindl. имеющие по 15 видов (3,6 %). И на десятом месте Caryophyllaceae Juss. – 14 видов (3,4 %).

Таблица 2

Ведущие семейства во флоре Усть-Пристанского района

Ранг	Семейство	Количество родов	% от всех родов	Количество видов	% от всех видов
1	Asteraceae	35	14,6	65	15,8
2	Poaceae	18	7,5	28	6,8
3	Cyperaceae	4	1,7	27	6,6
4	Fabaceae	10	4,2	26	6,3
5	Rosaceae	10	4,2	23	5,6
6-7	Brassicaceae	14	5,8	20	4,9
6-7	Lamiaceae	14	5,8	20	4,9
8	Apiaceae	11	4,6	15	3,6
9	Ranunculaceae	10	4,2	15	3,6
10	Caryophyllaceae	8	3,3	14	3,4
	Всего	134		253	61,6

Ведущими родами флоры являются *Carex* и *Artemisia*. Род *Carex* располагается на первом месте и содержит 21 вид (5,1 %). Род *Artemisia* включает 13 видов, что составляет 3,2 % исследуемой флоры. На третьем месте располагается род *Potentilla* L., представленный 9 видами (2,2 %). Следующее место делят рода *Rumex* L. и *Equisetum*, включающие по 6 видов (1,5 %). Рода *Astragalus* L., *Euphorbia* L., *Stellaria* L., представлены на территории района 5 видами (1,2 %). Рода *Poa* L., *Allium* L., *Lathyrus* L., *Vicia* L., *Geranium* L., *Plantago* L., *Ranunculus* L. насчитывают по 4 вида (0,9 %).

Заключение

Таксономический анализ флоры Усть-Пристанского района выявил, что на основании структуры первой триады ведущих семейств (As-Po-Cy) спектр флоры относится к арктобореальному

Сурегасеае-типу. Незначительная разница между 3 и 4 семействами позволяет считать тип флоры смешанным, сочетающим черты собственно бореальных и степных флор.

ЛИТЕРАТУРА

- Байков К. С.** Молочаи Северной Азии. – Новосибирск: Наука, 2007. – 362 с.
- Гаращенко А. В.** К характеристике флоры Чарской котловины (Становое нагорье) // Флора Прибайкалья. – Новосибирск, 1978. – С. 243–312.
- Егорова Т. В.** Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия; Сент-Луис: Миссурийский ботанический сад, 1999. – 772 с.
- Красная книга Алтайского края. Том 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2016. – 292 с.
- Крылов П. Н.** Флора Западной Сибири. – Томск: изд-во ТГУ, 1927–1964. – Т.1–11. – 3070 с.
- Курченко Е. И.** Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения. – М.: «Прометей», 2010. – 516 с.
- Огурева Г. Н.** Ботаническая география Алтая. – М.: Наука, 1980. – 189 с.
- Олонова М. В.** Род мятлики (*Poa* L., Poaceae) во флоре Сибири. Систематика, анатомия, география, родственные связи. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2016. – 360 с.
- Определитель растений Алтайского края / И. М. Красноборов, М. Н. Ломоносова, Д. Н. Шауло и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2003. – 634 с.
- Силантьева М. М.** Конспект флоры Алтайского края. – Барнаул: изд-во Алт. ун-та, 2013. – 390 с.
- Силантьева М. М., Гребенникова А. Ю., Кирина А. О.** и др. Новые сведения о распространении редких и исчезающих видов растений, включенных в «красные книги» федерального и регионального уровня на территории Алтайского края // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XII междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул: ИП Колмогоров И. А., 2013а. – С. 175–182.
- Силантьева М. М., Косачёв П. А., Елесева Н. В.** Дополнение к флоре Алтайского края // Turczaninowia, 2013б. – Т. 16, вып. 316. – С. 64–68.
- Соколова Г. Г.** Антропогенная трансформация растительности степной и лесостепной зон Алтайского края. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2003. – 155 с.
- Схема территориального планирования муниципального образования Усть-Пристанского района Алтайского края. – Барнаул: Изд-во ОАО «АлтайНИИГипрозем», 2011. – 72 с.
- Толмачев А. И.** Введение в географию растений. – Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.
- Флора Сибири – Новосибирск: Наука, 1988–1997, т. 1–13. – 3889 с.
- Хлонов Ю. П.** Деревья и кустарники юго-восточной части Западной Сибири. – Новосибирск: «Наука», 1979. – 128 с.
- Цвелёв Н. Н.** Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.
- Чубаров И. Н.** Редкие и новые виды семейства Ариасеае Lindl. для территории Алтайского края // Turczaninowia, 2000. – Т. 3, вып. 1. – С. 61–62.
- Шершнев В. И., Куприянов А. Н.** Современная структура Верхне-Обского бора // Ботанические исследования Сибири и Казахстана, 2006. – Вып. 14. – С. 109–114.
- Silantyeva M. M., Grebennikova A. J., Kosachev P. A.** Findings and expansion of rare adventive species of plants in the Altai Territory // International Journal of Environmental Studies, 2014. – Vol. 71, No. 5. – P. 667–670.

УДК 582.931 (574.54)

Ясень согдийский в горах Каратау *Fraxinus sogdiana* in Karatau mountains

Куприянов О. А.

Kupriyanov O. A.

Кузбасский ботанический сад (Института экологии человека СО РАН) ФИЦ УВХ СО РАН, г. Кемерово, Россия.
E-mail: kuprod@gmail.com

Kuzbass botanical garden (Institute of the human ecology SB RAS) FRC CCC SB RAS, Kemerovo, Russia

Реферат. В статье приводятся данные о возрастном составе популяций ясеня согдийского (*Fraxinus sogdiana* Bunge) в долинах рек Аяк-Сунгы и Боролдай (Сырдарья-Туркестанский государственный региональный природный парк, РК). Было определено десять возрастных состояний ясеня согдийского: семена, проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное состояние, молодая, средневозрастная, и старая генеративная особь, субсенильное и сенильное состояние. В ходе исследований было установлено, что в долине р. Боролдай преобладают средневозрастные генеративные деревья ясеня, тогда как в долине р. Аяк-Сунгы преобладают молодые и средневозрастные деревья.

Summary. In this article an age composition data of the populations of *Fraxinus sogdiana* Bunge in the valleys of the Ayak-Sunga and Boroldai rivers (Syrdarya-Turkestan State Regional Natural Park, RK) are given. Authors define ten age-related conditions in life *F. sogdiana*. Studies have shown that the population in the valley of the river Boroldai is dominated by middle-aged trees, in the valley of the river Ayak-Sunga is dominated by young and middle-aged trees.

Ясень согдийский (*Fraxinus sogdiana* Bunge) – это дерево 10–15 м высотой, удлинненно-яйцевидной или шаровидной кроной, красновато-коричневой трещиноватой корой. *F. sogdiana* обитает по поймам рек и предгорьям с близким залеганием грунтовых вод. Редкость растения обусловлена стенопотностью вида, высоким качеством древесины и интенсивным хозяйственным использованием. Внесен в Красную книгу Республики Казахстан (Ролдугин, 2014).

Наиболее крупная популяция находится на территории урочища Сарытогай в Чарынском национальном парке (около 5 тыс. га). На территории Сырдарья-Туркестанского государственного регионального национального парка *F. sogdiana* образует насаждения на площади 536 га.

В современной литературе много внимания уделяется интродукции данного вида (Инякин, 2007; Imanbayeva, Belozarov, 2015), однако выделение онтогенетического состава популяций ранее не проводилось. Целью нашей работы было выделение возрастных состояний популяции ясеня согдийского в долинах рек Аяк-Сунгы и Боролдай.

Особенности возрастных состояний и онтогенетическую структуру изучали на 16 учетных площадках площадью 625 м², согласно методическим указаниям Т. А. Работнова (1950) А. А. Уранова (1975), О. В. Смирновой и др. (1984), а также с учетом рекомендаций программы и методики наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР (1986). В качестве счетной единицы использовали особь любого возрастного состояния. Изучение популяционной структуры проводилось маршрутным методом в 2014–2015 гг. в долинах рек Боролдай (10 пробн. пл.) и Аяк-Сунга (6 пробн. пл.). Жизненное состояние насаждений оценивалось по степени повреждения кроны, согласно методическим указаниям, разработанным В. А. Алексеевым (Алексеев, 1989).

Семена *F. sogdiana* созревают в конце августа. Семена обладают эндогенным покоем и прорастают через год после опадения. В среднем в середине апреля вдоль уреза воды появляется довольно большое количество всходов (р) до 1 шт./м². Прорастание надземное. Первым появляется корешок, затем происходит интенсивное вытягивание гипокотыля, освобождение и окрашивание семядолей в зеле-

ный цвет. Семядоли продолговатые тупые. Они существуют в течение месяца до появления настоящих листьев. Первый настоящий лист цельный, острозубчатый.

Ювенильное возрастное состояние (j) характеризуется более простой морфологией листа. В этом возрасте листья цельные, и только 3–4 лист становится треугольно лопастным. В ювенильном состоянии, в зависимости от экологических условий, ясень может оставаться 2–3 года. За это время развивается стержневой корень.

Иматурное состояние (im) начинается интенсивным ростом побегов и образованием боковых осей и заканчивается формированием полноценного подростка. Происходит последовательное усложнение листовой пластинки: однажды непарноперистая, дважды непарноперистая, трижды непарнопе-



Рис. 1. Возрастные состояния *F. sogdiana*.

ристая. Но листья мелкие и значительно уступают по размерам взрослым особям. Корневая система ветвистая, поскольку главный корень отмирает, его замещают боковые корни, отходящие от гипокотыля или плагиотропно расположенной части побега, находящегося под землей. В этом состоянии растения находятся не более 3–5 лет.

Виргинильное состояние (v) начинается с увеличением порядка ветвления побегов – формирования кроны и заканчивается первым цветением. Крона растений в этом возрасте остопиромидальная, кора гладкая, не трещиноватая, зеленовато-серая. Для этого состояния характерно появление вегетативных побегов из ксиллоризом.

Молодые генеративные особи (g_1): высота 6–12 м, крона удлинненно-яйцевидной формы, штамп более 2 м. На нижней части ствола формируется кора, покрытая глубокими извилистыми трещинами. Порядок ветвления 4–6, побеги с 4–6 листьями, которые приобретают характерную перистую форму. Диаметр штамба – 12–22 см. Первые цветки появляются в небольшом количестве в средней части кроны. Корневая система ветвистая, она представлена придаточными корнями из основания первичного побега и от ксиллоризом. Якорные корни в этом возрасте развиты слабо. В разных экологических условиях это состояние прослеживается до 20–30 лет.

Средневозрастные генеративные особи (g_2): высота 10–14 м, форма кроны овальная, штамп 2–3 м. Порядок ветвления 6–8, побеги обычно имеют 5–7 листьев и рубчики от места прикрепления соцветий. Кора деревьев становится трещиноватая по всей поверхности ствола. Цветение и плодоношение обильное от нижних до верхних ветвей кроны. Диаметр ствола – 20–26 см. В подземной части преобладает ветвистая корневая система, представленная горизонтально расположенными корнями. Возраст – 60–90 лет.

Старые генеративные особи (g_3). Крона широкопирамидально-овальная, сохраняется в верхней части дерева. Формирования широкой кроны, характерной для древесных растений в зрелом возрасте, не происходит. Это происходит по причине отмирания первичных боковых побегов. В этом возрасте растения начинают суховершинить. Диаметр стволов на высоте 130 см достигает иногда 2 м в диаметре. Плодоношение не обильное, но достаточно регулярное. Почти все старые генеративные деревья повреждены сердцевинной гнилью, поэтому установить точный возраст весьма затруднительно. Кора с глубокими трещинами, с участками отслоения, возможно нахождения на стволе участков с более молодой корой.

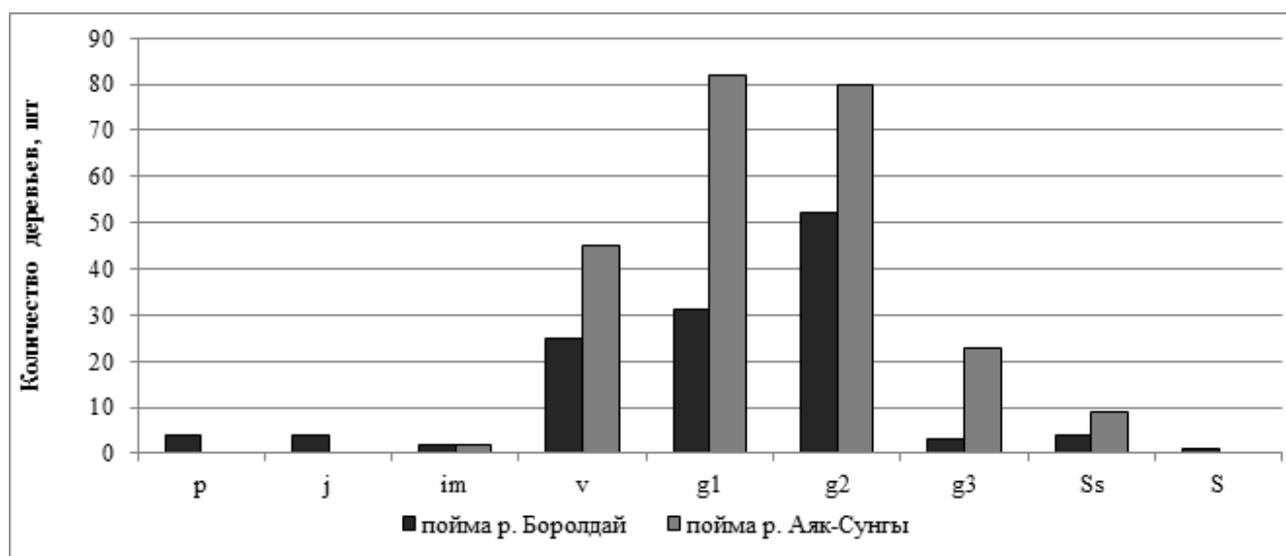


Рис. 2. Спектр возрастных состояний *Fraxinus sogdiana*: 1 – популяция в пойме р. Боролдай; 2 – популяция в пойме р. Аяк-Сунга (p – проростки; j – ювенильное состояние; im – имматурное состояние; v – виргинильное состояние; g_1 – молодые генеративные особи; g_2 – средневозрастные генеративные особи; g_3 – старые генеративные особи; Ss – субсенильные особи; S – сенильные особи).

Субсенильные особи (Ss) встречаются редко. Растения полностью теряют способность к цветению, ускоряются процессы разрушения деревьев. Кора с глубокими трещинами, грубая, местами отслаивается, видны повреждения древесины.

Сенильные особи (S) встречаются крайне редко. Как правило, у них не наблюдается плодоношение, стволы подвержены сердцевидной гнилью. Диаметр стволов – 60–100 см, но некоторые особи достигают 1,5–2 м в диам. Кора с глубокими трещинами, отслаивается. Возрастные состояния ясеня согдийского представлены на рис. 1.

В популяции в пойме р. Боролдай спектр возрастных состояний сдвинут влево, что свидетельствует о «молодости» популяции, незначительная доля стареющих и отмирающих особей свидетельствует о вырубке взрослых деревьев, возможно, для хозяйственных нужд в недалеком прошлом (рис. 2). В популяции в пойме р. Аяк-Сунгы спектр возрастных состояний сдвинут вправо, что свидетельствует о некотором старении популяции, что связано с отсутствием следов хозяйственного использования (рис. 2).

Проведенные исследования популяции *Fraxinus sogdiana* в пойме реки Боролдай, показали, что ее состояние удовлетворительное. Спектры онтогенетических состояний нормальные, с преобладанием среднегенеративных растений. Популяция в пойме реки Аяк-Сунгы характеризуется преобладанием молодых и средневозрастных особей *Fraxinus sogdiana*.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и кустарников // Лесоведение, 1989. – № 4. – С. 51–57.

Инякин И. В. Интродукция ясеня согдианского (*Fraxinus sogdiana* Bunge) в Экибастузе // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: сб. науч. тр. – Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2007. – Вып. 13 – С. 118–119.

Ролдугин И. И. Ясень согдийский / Красная книга Казахстана. Т. 2, Растения (Изд-е 2-е, перераб. и доп.). – Астана: LTD «Art-Print XXI», 2014. – С. 254

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной Книги СССР. – ВНИИ охраны природы и заповедного дела, 1986. – 34 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в лесных ценозах // Тр. БИНа АН СССР. – М. – Л., 1950. – Сер. 3. – Вып. 6. – С. 7–204.

Смирнова О. В., Чистякова А. А., Истомна И. И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общей биологии, 1984. – Т. 45. – № 2. – С. 216–225.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов // Биол. науки, 1975. – № 2. – С. 7–34.

Итанбаева А. А., Белоzerov I. F. Physiological features of wood plants in introduction experiment in arid conditions of the desert of Mangistau // Russian Journal of Biological Research, 2015. – № 1(3). – С. 17–34.

УДК 582.261/279(571.513)

Видовой состав цианопрокариот озера Алтайское (Республика Хакасия)

The species composition of the Cyanoprocaryota of Lake Altaiskoe (Khakasia Republic)

Макеева Е. Г.¹, Осипова Н. В.²

Makeeva E. G.¹, Osipova N. V.²

¹ Государственный природный заповедник «Хакасский», Хакасский государственный университет им. Катанова, г. Абакан, Россия E-mail: meg77@yandex.ru

² Хакасский государственный университет им. Катанова, г. Абакан, Россия E-mail: nato129@mail.ru

¹ «Khakassky» State Nature Reserve, Khakass State University by Katanov, Abakan, Russia

² Khakass State University by Katanov, Abakan, Russia

Реферат. В статье представлены данные о видовом составе цианопрокариот соленого оз. Алтайское, расположенного в степной зоне Республики Хакасия. В озере выявлено 34 вида цианопрокариот. Показано распределение видов по группам активности, согласно их относительной частоты встречаемости. Рассмотрена видовая структура сообществ фитопланктона, фитобентоса, фитоперифитона. Доминирующим видом во всех альгологических сообществах являлась *Arthrospira fusiformis*, вызывающая «цветение» воды озера в летний период.

Summary. The article presents data on the species composition of cyanoprocaryota of salt lake Altaiskoe. This lake is located in the steppe zone of the Republic of Khakasia. In the lake 34 species of cyanoprocaryota is revealed. The distribution of species into the activity groups is shown, according to their relative incidence. The species structure of phytoplankton, phytobenthos, phytoperiphyton communities is considered. The *Arthrospira fusiformis* is dominant species in all algal communities, which causes a «flowering» of lake water in the summer.

Озеро Алтайское (Куринка) расположено на территории Назарово-Минусинской межгорной впадины, в Южно-Минусинской котловине, в Койбальской степи (Мистрюков, 1991), в 35 км южнее г. Абакана. Озеро продолговатой формы, разделено мелководным перешейком на Алтайское 1 (малый плес) и Алтайское 2 (большой плес). По данным Google Earth Pro на сентябрь 2016 г. длина озера составляла 3,43 км, ширина – 1,14 км, площадь – 2,67 км². Максимальная глубина оз. Алтайское 1–1,8 м, Алтайское 2–2,2 м. Минерализация воды оз. Алтайское 1–30 г/л, Алтайское 2–33,4 г/л (Клопотова, 2004). Согласно нашим исследованиям соленость оз. Алтайское 2 на 12.06.2017 г. – 42,7 г/л, pH среды – 9,5. По составу вода озера сульфатно-хлоридная натриевая щелочная. Озеро бессточное, пополняется за счет атмосферных осадков и грунтовых вод верхнедевонских отложений (Энциклопедия Республики Хакасия, 2007). Берега преимущественно песчаные, песчано-илистые, местами топкие. Донные отложения озера соответствуют среднесульфидным высокоминерализованным иловым лечебным глинам (Клопотова, 2004). Вода обычно имеет невысокую прозрачность, с заметным запахом сероводорода (Кривошеев, 1991).

Отбор альгологических проб проводился 12.06. и 15.07.2017 г. Всего собрана и обработана 31 проба планктона, бентоса, перифитона с четырех пунктов отбора, расположенных на большом и малом плесах. Пробы отбирали и обрабатывали по общепринятым методикам (Руководство..., 1983; Водоросли, 1989). Материал фиксировали 4 % раствором формалина, часть проб – глицерином. Определение видового состава проводилось с помощью светового микроскопа «Olympus CX41». Идентификацию водорослей осуществляли, используя отечественные и иностранные определители (Голлербах и др., 1953; Komarek, Anagnostidis, 1998, 2005; Komarek, 2013). Сведения об экологической принадлежности водорослей приведены по работе С. С. Бариновой и др. (2006).

В оз. Алтайское за период исследования обнаружено 34 вида синезеленых водорослей (табл.), принадлежащих 20 родам, 12 семействам, 5 порядкам. Цианопрокариоты были представлены порядками: Oscillatoriales, Spirulinales, Nostocales, Synechococcales, Chroococcales. Наиболее разнообразными в видовом отношении являлись семейства: Oscillatoriaceae (6 видов), Spirulinaceae (5), Microcoleaceae и Nostocaceae (4); по 3 вида в семействах Leptolyngbyaceae, Pseudanabaenaceae, Merismopediaceae; семейство Synechococaceae содержит 2 вида; по одному виду в семействах Coleofasciculaceae, Heteroleibleiniaceae, Coelosphaeriaceae, Chroococaceae. Ведущие рода: *Phormidium*, *Spirulina* (по 5 видов).

Таблица

Эколого-географическая характеристика цианопрокариот оз. Алтайское

Таксон	M	Г	A	C	P
<i>Anagnostidinema amphibium</i> (C. Agardh ex Gomont) Strunecký, Bohunická, J.R. Johansen et J. Komárek	P-B, S	gl	?	o-α	k
<i>Anathece clathrata</i> (W. West et G.S. West) Komárek, Kastovsky et Jezberová	P	gl	i	β	k
<i>Arthrospira fusiformis</i> (Voronikhin) Komárek et J.W.G. Lund	P	mg	?	β	b, mt, sa, sz
<i>Arthrospira jenneri</i> Stizenberger ex Gomont	P-B	?	?	p	k
<i>Arthrospira maxima</i> Setchell et N.L. Gardner	P	mg	?	β-α	Ha, Pt
<i>Chroococcus turgidus</i> var. <i>maximus</i> Nygaard	Ep	i	?	?	k
<i>Heteroleibleinia kuetzingii</i> (Schmidle) Compère	B	?	?	o-β	k
<i>Jaaginema geminatum</i> (Schwabe ex Gomont) Anagnostidis et Komárek	P-B	i	?	?	k
<i>Leibleinia epiphytica</i> (Hieronymus) Compère	Ep	pg	?	o	k
<i>Leptolyngbya valderiana</i> (Gomont) Anagnostidis et Komárek	B, S	?	?	o	k
<i>Limnothrix guttulata</i> (Goor) I. Umezaki et M. Watanabe	P-B	?	?	α	Ha
<i>Nostoc linckia</i> Bornet ex Bornet et Flahault	?	?	?	o-α	?
<i>Nostoc punctiforme</i> Hariot	P-B, S	?	?	β-o	k
<i>Oscillatoria tenuis</i> C. Agardh ex Gomont	P-B, S	gl	i	β-α	k
<i>Oxynema lloydianum</i> (Gomont) Chatchawan, Komárek, Strunecky, Smarda et Peerapornpisal	?	?	?	?	?
<i>Phormidesmis molle</i> (Gomont) Turicchia, Ventura, Komárková et Komárek	B, S	i	?	o-α	k
<i>Phormidium boryanum</i> (Bory ex Gomont) Anagnostidis et Komárek	P-B, S	?	?	?	Ha
<i>Phormidium breve</i> (Kützing ex Gomont) Anagnostidis et Komárek	P-B, S	gl	?	β-p	k
<i>Phormidium dimorphum</i> Lemmermann	?	?	?	?	?
<i>Phormidium terebriforme</i> (C. Agardh ex Gomont) Anagnostidis et Komárek	B, S	?	?	β-p	k
<i>Phormidium variabile</i> (Wille) Anagnostidis et Komárek	?	?	?	?	?
<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterborn	P-B	?	?	β-p	Ha, Pt
<i>Spirulina major</i> Kützing ex Gomont	P, S	pg	?	α	k
<i>Spirulina meneghiniana</i> Zanardini ex Gomont	?	?	?	?	?
<i>Spirulina subtilissima</i> Kützing ex Gomont	P-B	gl	alf	?	k
<i>Spirulina tenerrima</i> Kützing ex Gomont	?	?	?	?	?
<i>Spirulina tenuissima</i> Kützing	B	mg	?	o-β	k
<i>Synechococcus salinarum</i> Komárek	?	?	?	?	?
<i>Synechocystis crassa</i> Woronichin	P	gl	alf	?	b
<i>Synechocystis salina</i> Wislouch	P	gl	?	?	k
<i>Synechocystis sallensis</i> Skuja	?	?	?	?	?

Таблица (окончание)

<i>Trichormus pseudovariabilis</i> (Woronichin) Komárek et Anagnostidis	?	?	?	?	?
<i>Trichormus reverdattoanus</i> (T.G. Popova et M. Degterieva) Komárek et Anagnostidis	?	?	?	?	?
<i>Woronichinia naegeliana</i> (Unger) Elenkin	P	?	?	o-α	?

Примечание. Приуроченность к местообитанию (M): P – планктонный; B – бентосный в широком смысле, связанный с субстратом; Ep – эпифит; S – почвенный, наземные субстраты. Галобность (Г): pg – полигалоб; mg – мезогалоб; i – индифферент; gl – галофил. Ацидофильность (А): i – индифферент; alf – алкалофил. С – сапробность: o – олигосапроб, β – бетамезосапроб, α – альфамезосапроб, ρ – полисапроб. P – распространение, географическая приуроченность: Na – представитель голарктического царства, Pt – представитель палеотропического царства, b – бореальный, k – космополит, mt – средиземноморский, sa – сахаро-аравийский; sz – судано-замбезийский. ? – таксоны, малоизученные в экологическом и географическом отношениях.

С целью получения сравнительных числовых характеристик, раскрывающих значение отдельных видов цианопрокариот оз. Алтайское, определена относительная частота встречаемости видов. На ее основе виды распределены по группам активности. К группе особо активных видов, с частотой встречаемости 100 % относится *Arthrospira fusiformis*. В группу среднеактивных видов, с частотой встречаемости 49–23 % вошли *Oscillatoria tenuis* и *Spirulina major*. Группа малоактивных (22–5 %) представлена следующими видами: *Arthrospira jenniferi*, *Phormidium terebriforme*, *P. boryanum*, *P. breve*, *P. variabile*, *Spirulina tenuissima*, *S. meneghiniana*, *Trichormus pseudovariabilis*, *T. reverdattoanus*, *Leptolyngbya valderiana*, *Heteroleibleinia kuetzingii*, *Limnothrix guttulata*, *Anathece clathrata*, *Synechocystis salina*, *Woronichinia naegeliana*. Неактивные виды (с частотой встречаемости < 5 %) составили 47 % от общего количества видов.

В планктоне присутствовали 10 видов цианопрокариот: *Arthrospira fusiformis*, *A. jenniferi*, *A. maxima*, *Oscillatoria tenuis*, *Phormidium terebriforme*, *P. boryanum*, *Spirulina major*, *S. meneghiniana*, *Synechococcus salinarum*, *Woronichinia naegeliana*. По всему озеру в составе летнего фитопланктона доминировала *Arthrospira fusiformis*, причем ее массовое развитие наблюдалось с июня, достигая «цветения» в июле.

В пробах, собранных с донных грунтов отмечено 24 вида цианобактерий: *Arthrospira fusiformis*, *A. jenniferi*, *Oxynema lloydianum*, *Oscillatoria tenuis*, *Phormidium terebriforme*, *P. breve*, *P. dimorphum*, *P. variabile*, *Spirulina major*, *S. tenuissima*, *S. tenerrima*, *S. meneghiniana*, *S. subtilissima*, *Phormidesmis molle*, *Leptolyngbya valderiana*, *Heteroleibleinia kuetzingii*, *Pseudanabaena catenata*, *Limnothrix guttulata*, *Jaaginema geminatum*, *Synechococcus salinarum*, *Anathece clathrata*, *Synechocystis salina*, *S. sallensis*, *Woronichinia naegeliana*; преобладали *Arthrospira fusiformis* и *A. jenniferi*. Наибольшее число видов (21) обнаружено в бентосе малого плеса (оз. Алтайское 1). В грунтах большого плеса (оз. Алтайское 2) присутствовало всего 8 видов цианопрокариот. Выявлена закономерность уменьшения разнообразия цианопрокариот с увеличением глубины отбора проб: урез воды – 17 видов, на глубине 10 см – 10 видов, на 50 см – 8 видов, на 1 м – 4 вида (*Arthrospira fusiformis*, *Oscillatoria tenuis*, *Spirulina major*, *Woronichinia naegeliana*).

В перифитонных пробах зарегистрировано 14 видов цианобактерий: *Arthrospira fusiformis*, *Oscillatoria tenuis*, *Spirulina major*, *S. tenuissima*, *S. meneghiniana*, *Trichormus pseudovariabilis*, *T. reverdattoanus*, *Nostoc linckia*, *N. punctiforme*, *Leibleinia epiphytica*, *Heteroleibleinia kuetzingii*, *Anathece clathrata*, *Synechocystis salina*, *S. crassa*. На *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. обнаружено 8 видов цианобактерий, на *Potamogeton pectinatus* L. – 6, на *Carex sp.* – 2, на *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. – 3. В обрастающих тростника и рдеста доминировала *Arthrospira fusiformis*.

Доминант альгоценозов оз. Алтайское – *Arthrospira fusiformis* встречается в водах с разным уровнем солености, что демонстрирует способность вида адаптироваться к пресноводным щелочным условиям, а также к соленым щелочным и даже к гипергалинным средам (Dadheech et al., 2010). Среди пресноводных экосистем, в составе альгоценозов которых находится *Arthrospira fusiformis*, следует отметить реки северного и центрального Изаила (Barinova, Anissimova et al., 2004; Barinova, Tavassi

et al., 2009). Вид активно развивается в некоторых соленых щелочных озерах Африки (Кения, Эфиопия, Танзания, Уганда, Чад), Азии (Турция, Индия), Центральной Америки (Мексика), Европы (Сербия) (Schagerl et. al., 2015). В Сибири данный вид отмечен в гипертрофном оз. Соленом, расположенном на территории Омска, в летне-осенний период также вызывающий «цветение» воды (Баженова и др., 2014).

По приуроченности к местообитанию большинство видов синезеленых водорослей оз. Алтайское являлось эвриотными: 5 видов относилось к планктонно-бентосным, почвенным, 5 – к планктонно-бентосным, отмечено 6 планктонных видов, присутствовали бентосные и почвенные виды (3), бентосные (2), эпифиты (2), планктонные и почвенные (1), для 9 видов местообитание не определено (табл.).

Среди водорослей-индикаторов солености воды преобладали галофилы (7 видов), отмечено по 3 вида мезогалобов и индифферентов, присутствовали полигалобы (2 вида). Для 18 видов отношение к солености не установлено.

Ацидофильность известна лишь для четырех видов, два из которых представлены индифферентами и два алкалифилами.

Из 34 видов цианопрокариот, зарегистрированных в озере, 55,9 % являются видами-сапробионтами. Группы полисапробов и β -о-мезосапробов содержат по одному виду; олигосапробы, о- β -мезосапробы, β -мезосапробы, α -мезосапробы, β - α -мезосапробы, представлены двумя видами; β -р-сапробы – тремя; о- α -мезосапробы включают четыре вида. Значительная часть видов-индикаторов (36,8 %) является показателями высокой степени органического загрязнения.

Разнообразие цианопрокариот оз. Алтайское по географическому распространению высокое – включает представителей Голарктического (бореальные, средиземноморские, сахаро-аравийские виды) и Палеотропического (судано-замбейские виды) царств. Однако половина зарегистрированных цианобактерий имеет широкое географическое распространение (относится к видам-космополитам).

ЛИТЕРАТУРА

- Баженова О. П., Кренц О. О., Коржова Л. В., Барсукова Н. Н., Коновалова О. А.** Суанопрокариота в планктоне рек и озер Омского Прииртышья (Россия) // Альгология, 2014. – № 24 (2). – С. 209–221.
- Барина С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В.** Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. – Тель-Авив: Pilies Studio, 2006. – 498 с.
- Водоросли. Справочник / С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масюк и др. – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.
- Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И.** Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. – М.: Советская наука, 1953. – Вып. 2. – 652 с.
- Клопотова Н. Г.** Гидроминеральные лечебные ресурсы озер Минусинской котловины: дис. ... канд. геогр. наук, Томск, 2004. – 198 с.
- Кривошеев А. С.** Лечение и отдых на озерах Красноярского края. – Красноярск: МП «Красноярск», 1991. – 93 с.
- Мистрюков А. А.** Геоморфологическое районирование Назаровско-Минусинской межгорной впадины. – Новосибирск: ОИГГМ СО АН СССР, 1991. – 130 с.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В. А. Абакумова. – Л.: Гидрометеиздат, 1983. – 240 с.
- Энциклопедия Республики Хакасия: В 2 т. / Под ред. В. А. Кузьмина. – Красноярск: Поликор, 2007. –Т. 1: А–Н. – 432 с.
- Barinova S. S., Anissimova O. V., Nevo E., Jarygin M. M., Wasser S. P.** Diversity and ecology of algae from the Nahal Qishon river, northern Israel // Plant Biosystems, 2004. – Vol. 138. – № 3. – P. 245 – 259.
- Barinova S. S., Tavassi M., Nevo E.** Study of seasonal influences on algal biodiversity in the River Yarqon (central Israel) by bio-indication and canonical correspondence analysis (CCA) // Turkish Journal of Botany, 2009. – № 33. – P. 353–372.
- Dadheech P. K., Ballot A., Casper P., Kotut K., Novelo E., Lemma B., Pröschold T., Krienitz L.** Phylogenetic relationship and divergence among planktonic strains of *Arthrospira* (Oscillatoriales, Cyanobacteria) of African, Asian and American origin deduced by 16S-23S ITS and phycocyanin operon sequences // Phycologia, 2010. – № 49 (4). – P. 361–372.

Komarek J. Cyanoprocaryota 3. Teil: Heterocytous Genera // Süßwasserlora von Mitteleuropa. – Berlin; Heidelberg: Springer Spektrum, 2013. – Bd. 19/3. – 1130 p.

Komarek J., Anagnostidis K. Cyanoprocaryota. 1. Teil: Chroococcales // Süßwasserlora von Mitteleuropa. – Heidelberg; Berlin: Spektrum Akademischer Verlag, 1998. – Bd. 19/1. – 548 p.

Komarek J., Anagnostidis K. Cyanoprocaryota. 2. Teil: Oscillatoriales // Süßwasserlora von Mitteleuropa. – München: Spektrum Akademischer Verlag, 2005. – Bd. 19/2. – 759 p.

Schagerl M., Burian A., Gruber-Dorninger M., Oduor S. O., Kaggwa M. N. Algal communities of Kenyan soda lakes with a special focus on *Arthrospira fusiformis* // Fottea, Olomouc. – 2015. – № 15 (2). – P. 245–257.

УДК 582.26(571.151)

Виды рода *Didymosphenia* в альгофлоре Телецкого озера (Республика Алтай)

Species of *Didymosphenia* in algaeflora of Lake Teletskoye (Altai Republic)

Митрофанова Е. Ю.

Mitrofanova E. Yu.

Институт водных и экологических проблем СО РАН, Барнаул, Россия. E-mail: emit@iwep.ru

Institute for Water and Environmental Problems SB RAS, Barnaul, Russia

Реферат. В работе представлены результаты изучения видов из р. *Didymosphenia* M. Schmidt в планктоне и перифитоне Телецкого озера. Кроме широко распространенной в водоемах умеренной зоны *D. geminata* (Lyngb.) M. Schmidt в альгофлоре озера выявлены еще три вида данного рода.

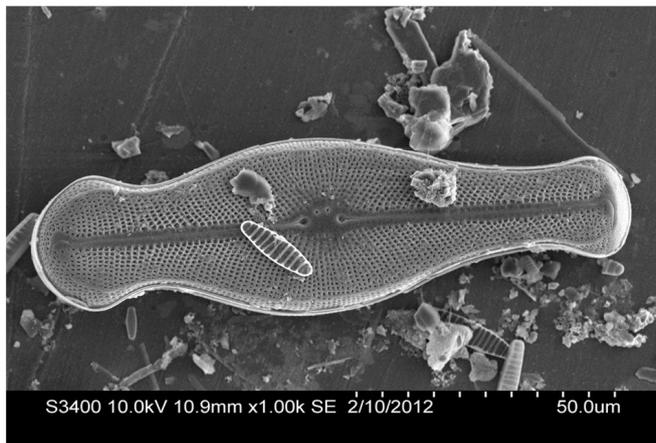
Summary. The results of the study of species of *Didymosphenia* M. Schmidt in plankton and periphyton of Lake Teletskoye were presented. Besides *D. geminata* (Lyngb.) M. Schmidt, which is widely spread in water bodies of the temperate zone, three new for the lake algal flora species of the genus were identified.

В водоемах обитают разнообразные микроскопические водоросли, отличающиеся по форме, строению и размерам. Многих из них можно отнести к категории очень мелких организмов с размерами клеток от нескольких до десятков микрометров, есть среднеразмерные – до несколько десятков микрометров, но встречаются и особенно крупные представители с размерами клеток и панцирей (у диатомовых) до сотен и более микрометров. При большом скоплении таких клеток колонии принимают уже макроскопический вид. Именно к крупноразмерным обитателям пресных вод умеренных широт относятся представители р. *Didymosphenia* M. Schmidt (Класс: Bacillariophyceae, Порядок: Cymbellales, Семейство: Cymbellaceae). К настоящему времени в данном роде насчитывают 22 вида, которые обитают в Евразии, Австралии, Новой Зеландии и Америке, причем большая их часть развивается в древних озерах, в первую очередь, в Байкале и Хубсугуле (Куликовский и др., 2016). Наиболее распространенным представителем и космополитом по географической приуроченности является *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt. Ее клетки на длинных разветвленных слизистых ножках образуют кустиковидные колонии коричневого или беловатого цвета до 1–2 см высоты, иногда сплошь покрывающие камни, растения и другие подводные и находящиеся около берега предметы (Забелина и др., 1951). Считают, что этот вид является северо-альпийским обитателем, развивается он повсеместно в быстротекущих водах или в зоне прибоя крупных озер умеренной зоны, сильно изменчив по размерам панциря и форме створок.

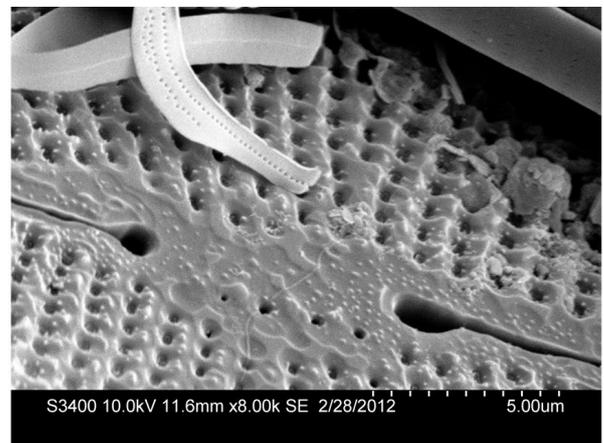
В последние десятилетия для *D. geminata* стала характерна экспансия в более благоприятные по температуре условия, когда она из умеренного климата проникает в более теплые регионы континентов и заселяет там озера, реки и ручьи, образуя на дне и подводных предметах большие маты, которые образно именуют «дидимо» или «каменными соплями». Массовое развитие *D. geminata* в некоторых водоемах и водотоках привело к кардинальному изменению среды обитания молоди рыб и, как следствие, угнетению развития рыбного населения (Каменные ..., 2017). Попадание клеток водорослей в новые условия может осуществляться разнообразными путями, в том числе проникновение с балластными водами речного и морского транспорта, мигрирующими животными, перемещением воздушных потоков, при строительстве каналов и водохранилищ (Корнева, 2014). Интерес к *D. geminata* возрастает именно с этих позиций, потому что ее все чаще причисляют к инвазивным видам.

В Телецком озере, объекте наших исследований, первоначально *D. geminata* была обнаружена в пробах, отобранных во время экспедиции ГГИ под руководством С. Г. Лепневой в 1928–1931 гг. и обработанных позднее В. С. Порецким и В. С. Шешуковой (1953), которые отмечали, что *D. geminata* встречалась почти во всех бентонических и некоторых планктонических пробах, достигая высших оценок обилия в бентосе области наибольших глубин и в южной части основного плёса. В притоках озера она показывала массовое развитие в реках Челюш и Ян-Чили (Б. Чили). Ранее этого периода, когда были произведены первые гидробиологические сборы на озере, в том числе и водорослей (Скворцов, 1930; Воронихин, 1940а, б), о *D. geminata* сведений не приводилось, в то время в основном были изучены зеленые, сине-зеленые и золотистые водоросли.

По литературным данным, *D. geminata* относится к обитателям пресных вод умеренных широт и даже северо-альпийских территорий, вегетирует повсеместно в быстротекущих водах или в зоне приобья крупных озер умеренной зоны. В современном планктоне и перифитоне Телецкого озера *D. geminata* встречается постоянно, но в толще воды – нечасто, практически единично при выносе оторвавшихся от субстрата клеток в пелагиаль (рис. 1). Она не относится ни к массовым, ни к редким видам. Имея крупные по размеру клетки, *D. geminata*, если встречена в планктоне, всегда вносит существенный вклад в его биомассу. В фитоперифитоне озера *D. geminata* приурочена в основном к устью притоков.



А



Б

При тщательном изучении клеток *D. geminata* с помощью СЭМ Hitachi S-3400N (ИВЭП СО РАН) были выявлены еще три вида данного рода – *D. grunowi* Lange-Bertalot & Metzeltin, *D. siberica* (Grun.) M. Schmidt и *D. laticollis* Metzeltin & Lange-Bertalot. Ранее В. С. Порецкий и В. С. Шешукова (1953) отмечали исключительный полиморфизм формы *D. geminata* и придерживались мнения, что установление более мелких систематических единиц внутри этого вида может быть установлено в культуре при наблюдении за образованием аукоспор. Но внедрение и широкое использование электронно-микроскопических исследований позволило выделить новые виды в данном роде. Одно из отличий *D. grunowi* и *D. siberica* от *D. geminata* состоит в наличии только одной стигмы на центральном поле створки (у *D. geminata* – до семи стигм). Ранее (Забелина и др., 1951) отмечали, что у вида *D. geminata* бывает 2–4 стигмы на центральном поле, в современных сводках (Куликовский и др., 2016) – этот диапазон расширили до 1–7. Экологические условия для *D. geminata* – это олиготрофные и мезотрофные водоемы, а также быстротекущие водотоки, в то время как для *D. grunowi* и *D. siberica* – только олиготрофные алкальные водоемы, как и для *D. laticollis*. *D. geminata* имеет и более широкое распространение, являясь космополитом, а *D. grunowi* и *D. siberica* отмечены только в Сибири и Монголии. Расположение Телецкого озера на юге Западной Сибири и в территориальной близости от Монголии позволяет с большой долей вероятности предположить, что *D. grunowi* и *D. siberica* обитают в данном водоеме и не являются случайными. *D. laticollis* имеет более широкое распространение, чем *D. grunowi* и *D. siberica*, но не является космополитом, как *D. geminata*. *D. laticollis* отмечают для Карелии, Финляндии, Ирландии, встречается она в оз. Хубсугул (Монголия) и на острове Адак (Алеутские острова).

О том, что *D. geminata* является обычным видом для альгофлоры Телецкого озера и его водосборного бассейна, может свидетельствовать присутствие ее створок в донных отложениях водоема в незначительных количествах, но практически во всех исследованных слоях керна с подводного хребта Софьи Лепневой. Выявлена тенденция незначительного увеличения количества створок *D. geminata* от слоев с возрастом около 4000 лет до настоящего времени. Другие виды, в сумме приводимые под наименованием *Didymosphenia* sp., достаточно редки как в планктоне, так и перифитоне озера, что нашло отражение в донных отложениях. Они имеют меньшую абсолютную численность и долю в общем количестве створок в донных отложениях, для них отмечена обратная зависимость уменьшения количества от самых возрастных слоев керна к современным (Митрофанова, Сутченкова, 2017).

Таким образом, из всего объема просмотренного нами материала по Телецкому озеру кроме широко распространенной *D. geminata* были выявлены три новых для флоры данного водоема вида – *D. grunowi*, *D. siberica* и *D. laticollis*, встречающиеся не часто в перифитоне и планктоне.

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы бюджетного финансирования ФАНО: проект № 0383-2016-005 «Климатические и экологические изменения и региональные особенности их проявления на территории Сибири по данным палеоархивов и атмосферных осадков».

ЛИТЕРАТУРА

Воронихин Н. Н. Микрофитобентос Телецкого озера и некоторых притоков его // Споровые растения: Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2. – Л.: Изд-во АН СССР, (1938) 1940а. – Вып. 4. – С. 237–245.

Воронихин Н. Н. Фитопланктон Телецкого озера // Споровые растения: Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2. – Л.: Изд-во АН СССР, (1938) 1940б. – Вып. 4. – С. 223–235.

Корнева Л. Г. Инвазии чужеродных видов планктонных водорослей в пресных водах Голарктики (Обзор) // Российский журнал биологических инвазий, 2014. – № 1. – С. 9–37.

Куликовский М. С., Глущенко А. М., Генкал С. И., Кузнецова И. В. Определитель диатомовых водорослей России. – Ярославль: Филигрань, 2016. – 804 с.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. – М.: Сов. наука, 1951. – Вып. 4. – 619 с.

Каменные сопки грозят США экологической катастрофой // It's now . 2007. – URL: <http://itsnow.ru/-137699.html> (Дата обращения 03.03.2017).

Митрофанова Е. Ю., Сутченкова О. С. Диатомовая водоросль *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt в донных отложениях Телецкого озера (Алтай, Россия) // Известия АО РГО, 2017. – № 4 (46). – С. 76–83.

Порецкий В. С., Шешукова В. С. Диатомовые Телецкого озера и связанных с ним рек // Диатомовый сборник. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1953. – С. 107–173.

Скворцов Б. В. Материалы по флоре водорослей Азиатской части СССР. 1. О фитопланктоне оз. Телецкого // Журн. Русск. ботан. общ-ва, 1930, Т. 15, Вып. 1–2. – С. 91–92.

УДК 582.26:574.583(571.151)

Состав и структура фитопланктона Телецкого озера (Республика Алтай) в период зимнего минимума

Composition and structure of Lake Teletskoye phytoplankton (Altai Republic) during the winter period

Митрофанова Е. Ю.¹, Воробьев Р. И.²

Mitrofanova E. Yu.¹, Vorobyev R. I.²

¹ Институт водных и экологических проблем СО РАН, Барнаул, Россия E-mail: emit@iwer.ru

² ФГБУ «Алтайский государственный заповедник», Республика Алтай, Россия

¹ Institute for Water and Environmental Problems SB RAS

² Altaiskiy State Nature Biosphere Reserve

Реферат. В работе представлены результаты изучения зимнего фитопланктона Телецкого озера (Республика Алтай) в период открытой воды (январь) и начала ледостава (февраль) 2018 г. Выявлен разнообразный состав водорослей при преимущественном развитии диатомовых. Отмечено присутствие золотистых и криптофитовых водорослей, способных к гетеротрофному питанию при неблагоприятных по освещенности условиях.

Summary. The paper presents the results of the study of winter phytoplankton in Lake Teletskoye during the open water season (January) and the beginning of the freezing period (February) in 2018. A diverse algal composition with the predominance of diatoms was revealed. The occurrence of golden and cryptophyte algae capable of heterotrophic feeding under unfavorable light conditions was found.

В зимний период условия для роста и развития водорослей в водоемах умеренной зоны существенно отличаются от таковых в летний. Неблагоприятное воздействие на клетки низких температур воды, нестабильного водного столба вследствие интенсивного ветрового перемешивания особенно верхнего слоя до установления ледового покрытия и низкая освещенность после вследствие толстого льда и снежного покрова на нем не способствуют развитию водорослей в период зимнего минимума. Но жизнь в водоемах не замирает. Исследователи отмечают, что подо льдом в водных экосистемах на границе раздела фаз «вода-лед» формируются особые сообщества, состоящие из микроводорослей, простейших и бактерий (Башенхаева, Захарова, 2017). Специфические сообщества микроорганизмов образуются и в пустотах самого льда. Не так давно в байкальском льду были обнаружены криофильные организмы, успешно размножающиеся в межкристаллической воде. Кроме того, в период между интенсивным замерзанием и таянием пресного льда его нижняя поверхность может обрастать водорослями, что было впервые обнаружено на реке Амур (Бондаренко и др., 2004).

Объектом нашего исследования является Телецкое озеро, расположенное на юге Западной Сибири в горах Алтая, и его фитопланктон в зимний период. Для данного водоема характерны короткие периоды стратификации летом и, особенно, в зимний период. При частичном ледоставе с прозрачным льдом могут развиваться цианобактерии (Митрофанова, 1996), при полном ледоставе и значительном снежном покрове – авто- и гетеротрофный диатомово-криптофитовый фитопланктон (Митрофанова и др., 2006). В 2018 г. пробы фитопланктона были отобраны в период зимнего минимума при открытой воде (22 января) и установлении ледостава (10 февраля). Отбор проб проводили ручным способом (водолазы) в литорали озера на стыке широтной и меридиональных его частей у п. Яйлю (Яйлинский плёс). Пробы отбирали по склону на глубинах 0, 10 и 20 м, фиксировали 40 %-м формалином, сгущали отстойным методом, просматривали на световом микроскопе Laboval 4 (Carl Zeiss). Таксономиче-

ские названия водорослей приведены в соответствие с электронным ресурсом AlgaeBase (Guiry, M. D., Guiry, G. M., 2018).

За период исследования в фитопланктоне выявлено 53 вида водорослей из шести отделов со значительным преобладанием диатомовых (рис. 1). На втором ранговом месте были зеленые водоросли (8 видов), три отдела (цианобактерии, золотистые и криптофитовые водоросли) имели по 4–6 видов, и динофитовые – один. Примечательным является присутствие в планктоне литорали озера по несколько видов золотистых и криптофитовых водорослей, которые обладают способностью переходить на гетеротрофное питание при неблагоприятных по освещенности условиях, что вполне оправдано в зимний период – при открытой воде усиливается ветровое воздействие, которое способствует постоянному перемешиванию водной толщи, что может отрицательно сказываться на вегетации водорослей, а при установлении ледостава резко сокращается поступление солнечной радиации в водные слои. Среди золотистых водорослей было найдено три вида из р. *Mallomonas* – *Mallomonas elongata* Reverdin, *M. ploesslii* Perty и *M. producta* Iwanhoff, один из которых представлен на рис. 2. *M. elongata* встречается нередко в озерах поздней осенью и зимой, ранее его отмечали для мелководных озер Катунских Белков (Матвиенко, 1954). *M. ploesslii*, известный как *M. acaroides* Perty, повсеместно встречается в различных водных объектах часто весной, реже летом и осенью, как и третий вид данного рода – *M. producta*. Среди криптофитовых отмечено четыре вида из р. *Cryptomonas* – *Cryptomonas erosa* Ehrenberg, *C. gracilis* Skuja, *C. marssonii* Skuja и *C. ovata* Ehrenberg, а также *Rhodomonas pusilla* (H.Bachmann) Javornicky (ранее относимый также к р. *Mallomonas*) и *Komma caudata* (L.Geitler) D.R.A.Hill (до недавнего времени известный как *Chroomonas acuta* Utermöl, доминант фитопланктона Телецкого озера по численности). Большинство из этих видов имеют повсеместное распространение в озерах и других водных объектах, предпочитают холодное время года, например, *C. erosa*, *C. marssonii*, *C. ovata*. Интересно, что *R. pusilla* часто встречается в олиготрофных высокогорных озерах вместе с *C. erosa* и *C. ovata* (Киселев, 1954).

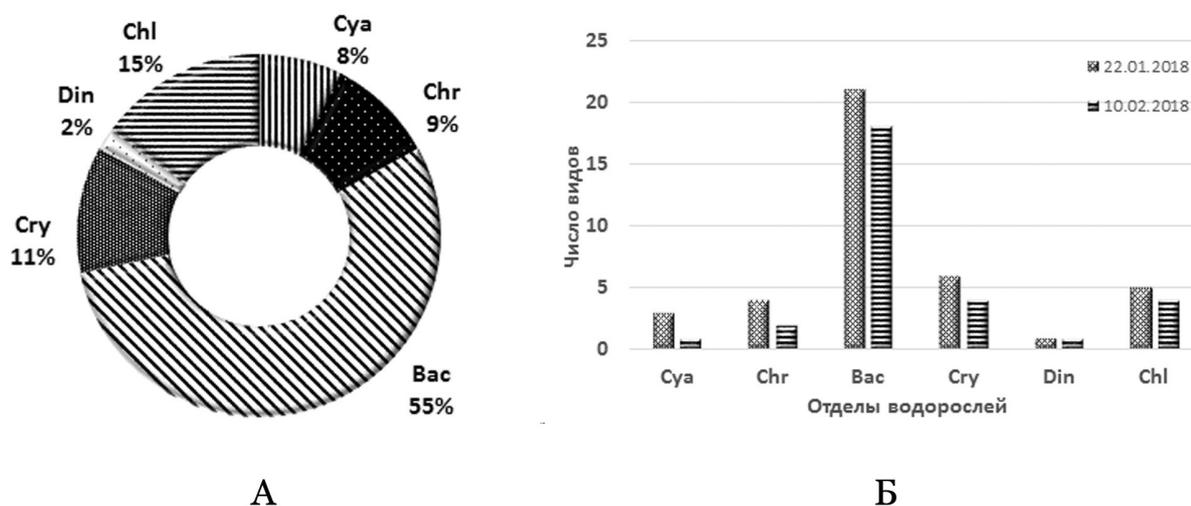


Рис. 1. Доля отделов водорослей (А) в целом и распределение по срокам отбора (Б) в фитопланктоне Телецкого озера (Яйлю, литораль) в 2018 г., число видов, %. условные обозначения: Суа – Cyanobacteria; Ср – Chrysophyta; Вас – Bacillariophyta; Ср – Cryptophyta; Ср – Dinophyta и Ср – Chlorophyta.

При сравнении состава и количества видов в фитопланктоне озера в два срока отбора следует отметить, что число видов уменьшилось с 39 до 29 видов от января к февралю, когда установилось ледовое покрытие, но соотношение осталось тем же (рис. 3). При этом 17 видов встречались в фитопланктоне озера и в январе, и феврале. Вероятно, при только что установившемся ледовом покрытии состав фитопланктона не претерпел еще кардинального изменения. В дальнейшем предполагается обработать отобранные в марте 2018 г. пробы фитопланктона, что позволит проследить изменения (или их отсутствие), произошедшие в сообществе водорослей подо льдом после 1–1,5 мес. ледостава. Известно, что Телецкое озеро имеет особенный ледовый режим (Селегей В. В., Селегей Т. С., 1978), который в по-

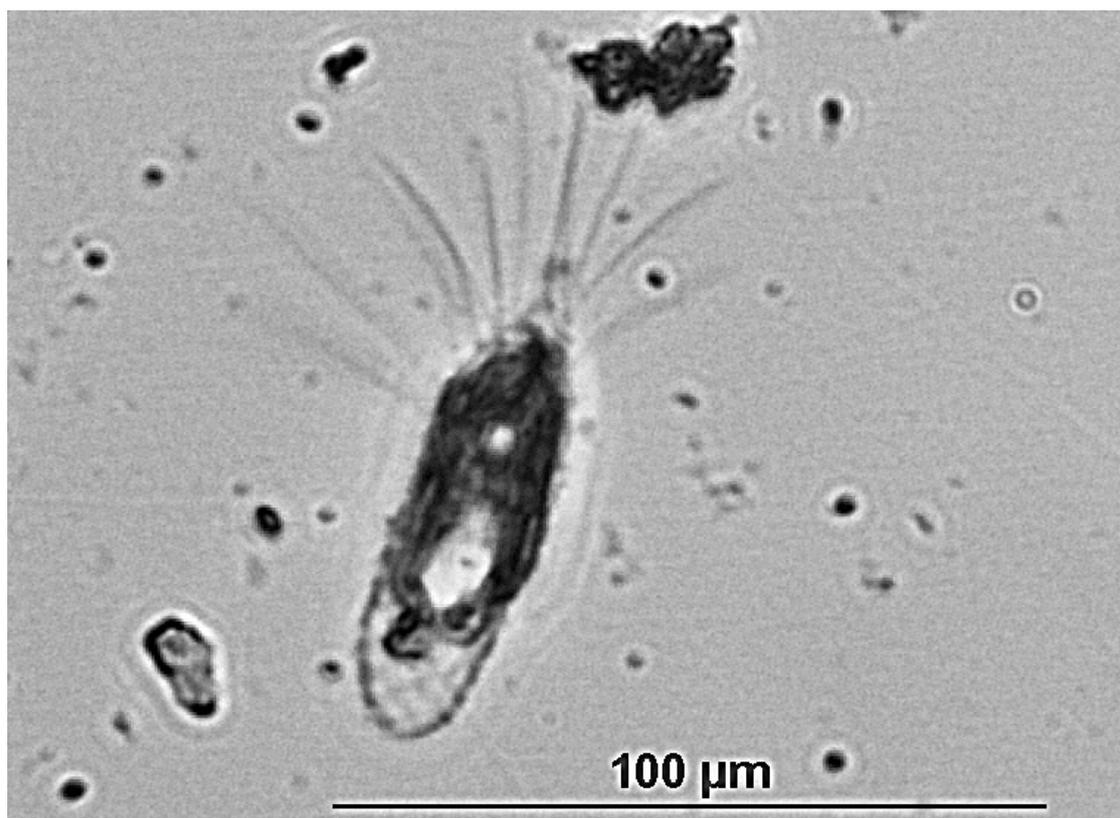


Рис. 2. Золотистая водоросль *Mallomonas elongata* Reverdin, Телецкое озеро, п. Яйлю, литораль, глубина 0 м, 22.01.2018 г. (снимок автора).

следние десятилетия отличается отсутствием какой-либо регулярности. Ранее повторяемость полного ледостава отмечали каждые 8–13 лет. В 2006 г. озеро полностью покрылось льдом после более, чем 15 лет его отсутствия. Далее полное замерзание наблюдали в 2010 г. и, наконец, в 2018 г. Открытая вода в зимний период при сильных постоянно дующих ветрах в долине озера оказывают негативное влияние на развитие водорослей, развивающиеся в толще воды озера. Преимущественное развитие получают водоросли наиболее устойчивые к таким динамическим условиям, в большей степени диатомеи. Среди них преобладают в основном обитатели дна и обрастаний, оторвавшиеся от субстрата – 66,7 % от общего числа таксонов диатомовых водорослей. В целом, в зимнем фитопланктоне бентосный элемент составляет 53,5 %, планктонный – 37,2, планкто-бентосный – 7,0 и эпибионтный – 2,3 %. Достаточно большая доля в общем составе водорослей планктона приходится на истинно планктонных обитателей, в число которых входят жгутиковые формы из золотистых и криптофитовых водорослей.

В целом литоральный фитопланктон Телецкого озера в период зимнего минимума отличается достаточно высоким разнообразием (53 вида) с преобладанием в таксономическом спектре диатомовых водорослей (55 %). По местообитанию преобладают обитатели дна и обрастаний при значительном вкладе и истинно планктонного элемента, в том числе жгутиковые формы из золотистых и криптофитовых водорослей. Разнообразие водорослей выше при открытой воде (январь), чем при только что установившемся ледоставе (февраль), когда еще не сформировалось специфическое подледное сообщество водорослей, которое, например, характерно для оз. Байкал с его очень толстым льдом и продолжительным периодом ледостава.

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы бюджетного финансирования ФАНО: проект № 0383-2016-003 «Пространственно-временная организация водных экосистем и оценка влияния природных и антропогенных факторов на формирование гидробиоценозов и качество поверхностных вод бассейна Оби и Обь-Иртышского междуречья».

ЛИТЕРАТУРА

Башенхаева М. В., Захарова Ю. Р. Культивируемые бактерии из подледных альго-бактериальных сообществ озера Байкал // Acta Biologica Sibirica, 2017. – Т. 3, № 3. – С. 76–85.

Бондаренко Н. А., Оболкина Л. А., Тимошкин О. А. Лёд – хранитель жизни // Наука из первых рук, 2004. – 1(2). – С. 77–82.

Киселев И. А. Пирофитовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 6. – М.: Советская наука, 1954. – 212 с.

Матвиенко А. М. Золотистые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 3. – М.: Советская наука, 1954. – 187 с.

Митрофанова Е. Ю. Особенности таксономического состава зимнего и летнего фитопланктона Телецкого озера // Региональное природопользование и экологический мониторинг. – Барнаул, 1996. – С. 258–259.

Митрофанова Е. Ю., Кириллов В. В., Котовщиков А. В. Подледный фитопланктон глубокого олиготрофного озера // Ползуновский вестник, 2006. – № 2-1. – С. 327–333.

Селегей В. В., Селегей Т. С. Телецкое озеро. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – 142 с.

Guiry, M. D., Guiry, G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. – 2018. – <http://www.algaebase.org>; searched on [Electronic resource]. (Дата обращения 10.04.2018).

УДК 581.9:630(571.16)

Экологический ареал *Atragene speciosa* Weinm. на Кузнецком Алатау Ecological area of *Atragene speciosa* Weinm. on the Kuznetsk Alatau

Некратова А. Н.

Nekratova A. N.

НИИ Томский государственный университет, Сибирский ботанический сад, Томск, Россия. E-mail: aqulegia@gmail.com

National Research Tomsk State University, Siberian Botanical Garden, Tomsk, Russia

Реферат. Изучен экологический ареал *Atragene speciosa* Weinm. на Кузнецком Алатау. По увлажнению местообитаний *A. speciosa* относится к группе мезофитов. По богатству и засоленности или трофности почв выявленных местообитаний этот вид относится к мезотрофам.

Summary. The ecological range of *Atragene speciosa* Weinm on the Kuznetsk Alatau has been studied. According to the hydration of habitats *A. speciosa* belongs to the group of mesophytes. Due to the richness and salinity or trophicity of the soils of the identified habitats, this species belongs to mesotrophs.

В настоящее время одним из приоритетных направлений мировой медицины является расширение ассортимента используемых лекарственных средств за счет внедрения новых препаратов ноотропного действия, главным образом, растительного происхождения. Препараты -ноотропики весьма востребованы на рынке лекарств. К таким препаратам относится экстракт из надземной части *Atragene speciosa* Weinm. – княжика сибирского (Ranunculaceae), который проявляет ноотропную, адаптогенную и антиоксидантную активность. В эксперименте на животных экстракт *A. speciosa* обуславливает нарастание работоспособности, которое рассматривается как процесс адаптации к физическим нагрузкам (Шилова и др., 2010). Специальные эколого-биологические исследования этого вида до сих пор не проводились. Цель статьи – изучение эколого-ценотических особенностей *A. speciosa* на Кузнецком Алатау. Для реализации поставленной цели была определена следующая задача: выявление экологического ареала с выделением оптимальных местообитаний.

В современный период экологический ареал понимается как распределение ценопопуляций в пространстве экологических факторов, иллюстрирующее единство вида как основной таксономической единицы (Селедец, Пробатова, 2007). В нашем понимании (Некратова, Некратов, 2005) экологический ареал отражает экологические связи ценокомплекса вида, что близко к предыдущему определению и соответствует идеям многих ботаников, а также близко к экологической нише в ее трактовке рядом русских и зарубежных ученых (Одум, 1986 и др.). Экологический ареал рассчитывали по величинам экологических факторов: увлажненности местообитаний (У), богатству и засоленности или трофности почв (Т), пастбищной дигрессии (ПД), приведенных в относительных единицах (степеньях). Для расчета в IBIS использовались шкалы И. А. Цаценкина с соавторами (Цаценкин, 1967). Анализ экологических шкал был проведен с использованием системы IBIS (Зверев, 2007). Для характеристики экологического ареала рассчитаны средние значения исследуемых экологических факторов: У, Т, а также выявлены их предельные значения и построены графики экологического ареала в зависимости от экологических факторов (табл., рис.). *A. speciosa* не встречается в сообществах с антропогенной нагрузкой, так как ПД во всех изученных сообществах меньше трех.

На основе анализа более 100 геоботанических описаний лаборатории флоры и растительных ресурсов НИИ биологии и биофизики НИ Томского госуниверситета на территории Кузнецкого Алатау выявлен экологический ареал *A. speciosa*.

По увлажнению местообитаний *A. speciosa* относится к группе мезофитов, произрастающих в условиях, преимущественно, влажных лугов лесной зоны. По богатству и засоленности или трофности

почв выявленных местообитаний этот вид относится к мезотрофам. Растения-мезотрофы предпочитают небогатые почвы (подзолистые, дерновоподзолистые, подзолисто-глеевые, торфяные и др.) со слабокислой реакцией (рН = 5,5–6,5). В местах его произрастания влияние выпаса отсутствует или очень слабое (табл.). По увлажнению местообитаний выявлено среднее значение для *A. speciosa* на Кузнецком Алатау – 66,6. (табл.). По трофности почв местообитания на Кузнецком Алатау имеют среднее значение – 8,9. График экологических факторов показывает отрицательную зависимость в местообитаниях с *A. speciosa* между увлажнением и трофностью почвы (с повышением увлажнения трофность почв уменьшается) (рис.).

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РГНФ/РФФИ и Администрации Томской области в рамках научного проекта 16-44-700634.

Таблица

Экологический ареал *Atragene speciosa* Weinm на Кузнецком Алатау

Регион	Средние фитоиндикационные статусы местообитаний по И. А. Цаценкину (1967)					
	Увлажнение		Богатство и засоление (трофность)		Пастбищная дигрессия	
	А	Б	А	Б	А	Б
Кузнецкий Алатау	66,63	0,92	8,96	0,92	2,41	0,92

Примеч.: А – среднее значение экологического фактора; Б – точность определения (зависит от количества геоботанических описаний на данной территории, варьирует в пределах от 0 до 1).

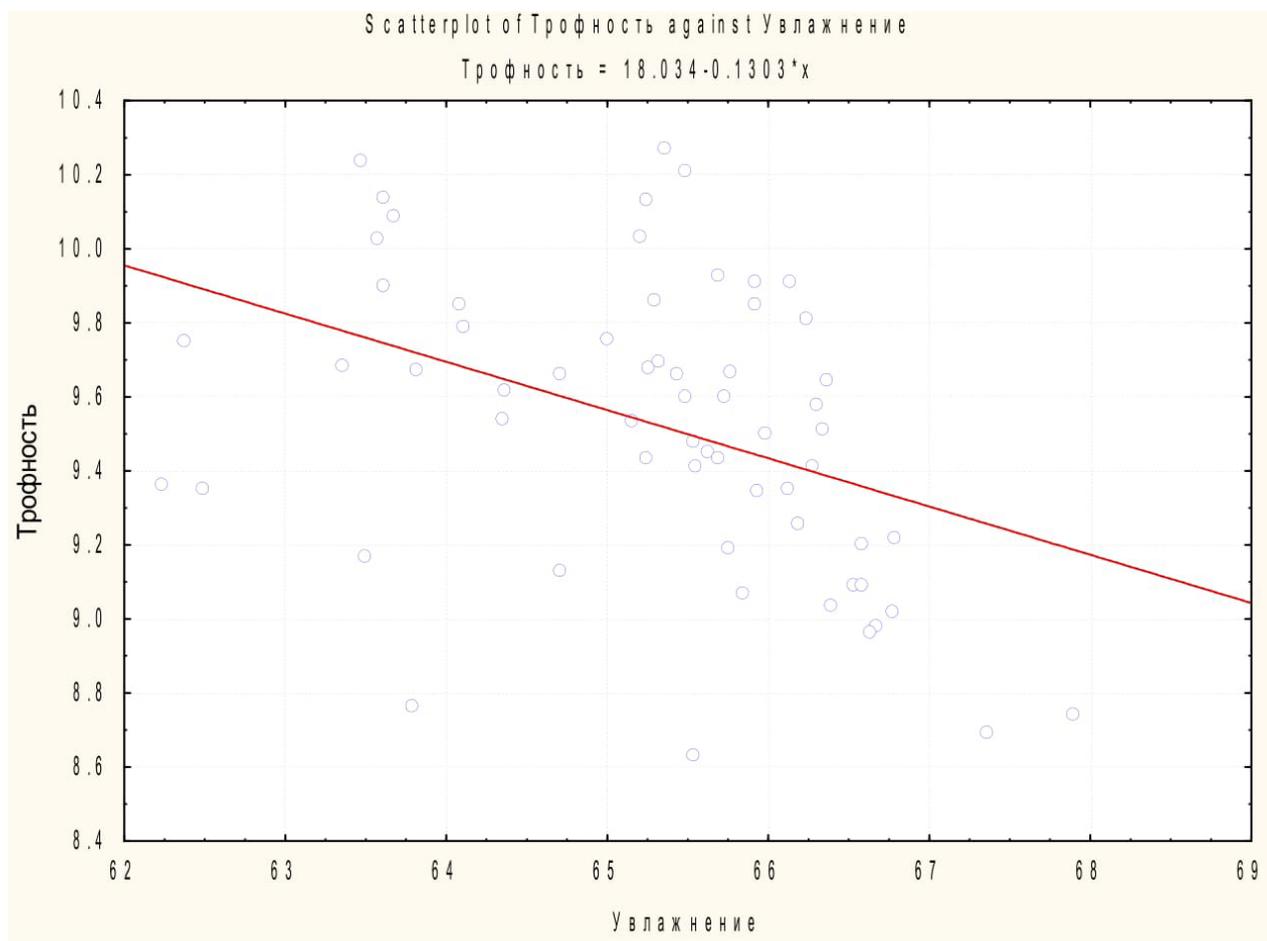


Рис. График экологических факторов в ценокомплексе *Atragene speciosa* Weinm. на Кузнецком Алатау.

ЛИТЕРАТУРА

Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. – 304 с.

Некратова Н. А., Некратов Н. Ф. Лекарственные растения Алтае-Саянской горной области. Ресурсы, экология, ценокомплексы, популяционная биология, рациональное использование. Томск: Изд-во ТГУ, 2005. – 228 с.

Одум Ю. Экология: в 2-х т. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.

Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологический ареал вида у растений. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – 98 с.

Шилова И. В., Суслов Н. И., Самылина И. А. Химический состав и ноотропная активность растений Сибири. – Томск: Изд-во ТГУ, 2010. – 236 с.

Цаценкин И. А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. – Душанбе: Изд-во «Дониш», 1967. – 195 с.

УДК 582.29 (235.222)

Алтай как центр видовой разнообразия сем. *Megasporaceae* (лихенизированные аскомицеты)

Altai Mts. as a center of species diversity of *Megasporaceae* (lichenised Ascomycetes)

Пауков А. Г.¹, Ширяева А. С.¹, Давыдов Е. А.²

Paukov A. G.¹, Shiryayeva A. S.¹, Davydov E. A.²

¹ Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: alexander_paukov@mail.ru

² Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: eadavydov@yandex.ru

¹ Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia

² Altai State University, Barnaul, Russia

Реферат. Приведены данные о выявленном разнообразии семейства *Megasporaceae* Алтайской горной страны, составляющем 49 видов. Это значение – наивысшее среди лихенофлор России и незначительно уступает числу *Megasporaceae* Фенноскандии. На территории Алтая встречаются 10 эндемичных видов. Уникальность региона заключается также в сочетании как высокогорных видов *Megasporaceae*, так и видов аридного элемента.

Summary. The data on biodiversity of *Megasporaceae* of Altai Mountains, which comprises 49 species, are given. It is the highest number within floras of other mountain systems of Russia and slightly lower than the known diversity of *Megasporaceae* of Fennoscandia. Ten endemic species of *Aspicilia* s.l. are found in Altai. The combination of high-mountain and arid species imparts additional uniqueness to the diversity of *Megasporaceae* of this territory.

Семейство *Megasporaceae* (или *Aspicilia* s.l.) – одно из крупных семейств лихенизированных аскомицетов. На настоящий момент мировое разнообразие семейства составляет более 400 видов. Мегаспоровые являются одним из лидирующих семейств в лихенофлоре России (Урбанавичюс, 2013), однако распространение представителей по территории очень неравномерно, прежде всего, в связи с эколого-субстратными особенностями видов. Мегаспоровые – преимущественно эпилитные и эпигейдные и крайне редко – эпифитные или эпиксильные виды, связанные главным образом с аридными регионами, горами и Арктикой и практически не встречаются в лесной зоне. Южная граница распространения *Aspicilia* s.l. практически совпадает с границей Голарктики и проходит по территории Мексики, захватывает страны Северной Африки, Иран, Юннань и Гималаи. Единственный достоверно известный нам вид, принадлежащий *Aspicilia*, из Южного полушария произрастает в ЮАР.

Среди горных районов Евразии наилучшей, хотя и недостаточной изученностью видовой разнообразия *Aspicilia* s.l. характеризуются Альпы, Фенноскандия, острова Новая и Северная Земля, Средний и Южный Урал и Алтай (Zahlbruckner, 1928; Седельникова, 1990; Andreev et al., 1996; Давыдов, 2001, 2011; Paukov, Trapeznikova, 2005; Paukov, 2009; Nordin et al., 2011; Davydov, 2014; Пауков и др., 2017; Nimis et al., 2018). Наибольшим разнообразием представителей семейства характеризуются Альпы (70 видов). На втором месте по числу видов Мегаспоровых располагается Фенноскандия, откуда известно 54 вида, шесть из которых требуют дополнительного изучения, поскольку известны по небольшим образцам. Третье место занимает Алтайская горная страна, выявленное разнообразие которой составляет 49 видов. Средний и Южный Урал, а также Новая и Северная Земля имеют почти равное число представителей – 33 и 32 соответственно. Общее число видов Мегаспоровых пяти рассматриваемых горных систем составляет 143.

Наибольшим разнообразием в мире и на Алтае характеризуется род *Aspicilia*, к которому относятся 22 из обнаруженных видов; 15 видов принадлежит роду *Circinaria*, 9 – к *Lobothallia*, 2 – к *Me-*

gaspora и 1 – к *Sagedia*. Данный спектр очень показателен и свидетельствует об участии в сложении флоры лишайников из различных широтных групп. Значительная доля видов рода *Aspicilia* характеризует ее как монтанную с участием полярно-высокогорных видов, а существенная доля видов *Circinaria* и *Lobothallia* – как аридную.

Для каждой из флор рассматриваемых горных систем характерна довольно высокая специфичность – только три вида из общего списка встречаются во всех пяти регионах. Алтай и Фенноскандия располагаются на втором месте по числу «специфичных» видов – по 20; Новая и Северная Земля – 10, Урал – только 7. Анализ сходства флор с использованием коэффициента Чекановского-Сёренсена показывает большую близость Алтая и Урала, что вполне закономерно, учитывая высотную поясность и значительное участие видов аридного элемента в этих регионах (рис.). В эту группу ожидаемо могли присоединиться и Альпы, но ни список аридных ни высокогорных видов Альп почти не соответствуют обнаруженным на Алтае. Алтай, в свою очередь, характеризуется наличием видов, известных также из Китайской провинции Ганьсу, и не встречающихся в четырех других рассматриваемых горных системах.

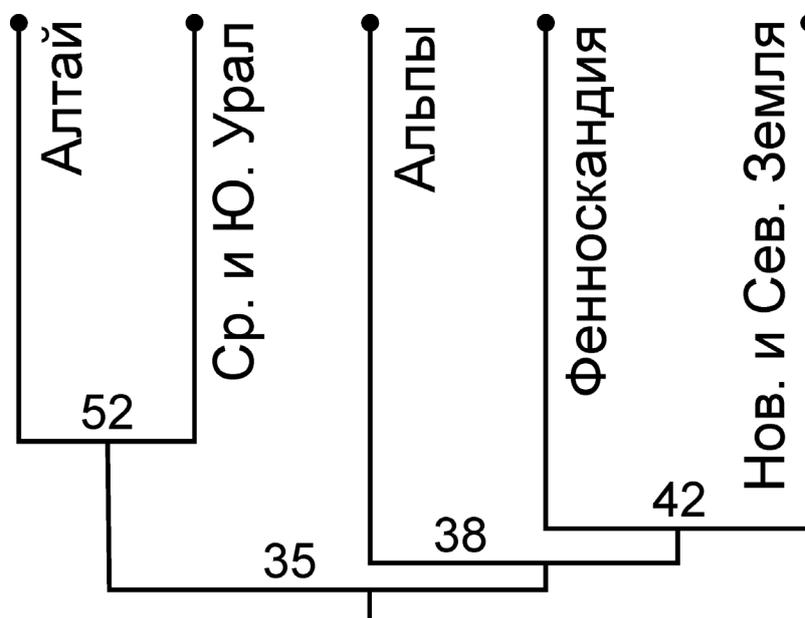


Рисунок. Сходство видового состава Мегаспоровых, вычисленное с использованием коэффициента Чекановского-Сёренсена, пяти горных систем Евразии.

Однако наибольший интерес с точки зрения систематики и экологии вызывают эндемичные представители Мегаспоровых Алтая. Наиболее известен кочующий вид *Circinaria tominii* (Oхner) Sohrabi, встречающийся в Чуйской степи, и до наших сборов известен только по типовым экземплярам, собранным почти 100 лет назад. Другие «эндемичные» виды, известные в настоящее время только из Алтая, изучены анатомически, морфологически и частично генетически и, наиболее вероятно, представляют собой новые для науки таксоны. Среди них шесть относятся к роду *Aspicilia* s.s., два – к роду *Lobothallia* и один – к роду *Circinaria*. Новые представители рода *Aspicilia* s.s. известны из высокогорий, *Lobothallia* и *Circinaria* – из холодных аридных районов.

Алтай, таким образом, является наиболее интересным на территории России центром разнообразия и, вероятно, видообразования представителей Мегаспоровых. Видовое богатство Мегаспоровых предварительно оценивается на уровне не менее семидесяти видов.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проекты 16-04-01346 и 18-04-00414), а также РФФИ и Алтайского края в рамках научного проекта № 17-44-220321.

ЛИТЕРАТУРА

- Давыдов Е. А.** Аннотированный список лишайников западной части Алтая (Россия) // Нов. сист. низш. раст., 2001. – Т. 35. – С. 140–161.
- Давыдов Е. А.** Лишайники Тигирекского заповедника (аннотированный список видов) // Труды Тигирекского заповедника, 2011. – Вып. 4. – С. 72–89.
- Пауков А. Г., Шуряева А. С., Давыдов Е. А.** Разграничение таксонов в комплексе *Aspicilia desertorum* s. l. и разнообразии группы в аридных районах Алтая // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. материалов XVI междуна. науч.-практ. конф. (6–8 июня 2017 г, Барнаул) – Барнаул: «Концепт», 2017. – №16. – С. 143–145.
- Седельникова Н. В.** Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. – Новосибирск: Наука, 1990. – 175 с.
- Урбанавичюс Г. П.** Таксономический состав и биогеографические связи лишайнофлоры России // Вестник Тверского Государственного Университета. Серия: Биология и экология, 2013. – Т. 32. – С. 276–292.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I.** Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist, 1996. – Vol. 99, №2. – P. 137–169.
- Davydov E. A.** The first checklist of lichens, lichenicolous, and allied fungi of Altaisky krai (Siberia, Russia). – Mycotaxon, 2014. – Vol. 127. – P. 231. <http://dx.doi.org/10.5248/127.231>
- Nimis P. L., Hafellner J., Roux C., Clerc Ph., Mayrhofer H., Martellos S., Bilovitz P. O.** The lichens of the Alps – an annotated checklist // MycoKeys, 2018. – V. 31. – P. 1–634.
- Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S.** Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi, 2011. <http://130.238.83.220/santesson/home.php> (Дата обращения 15.03.2018).
- Paukov A. G.** The lichen flora of serpentine outcrops in the Middle Urals of Russia // Northeastern Naturalist, 2009. – V. 16 (Special Issue 5). – P. 341–350.
- Paukov A. G., Trapeznikova S. N.** Lithophilous lichens of Middle Urals // Folia Cryptog. Estonica, 2005. – Fasc. 41. – P. 81–88.
- Zahlbruckner A.** Die Gattung *Lecanora* // Rep. Scient. Res. Norw. Exped. Novaya Zemlya 1921, 1928. – Vol. 44. – P. 1–32.

УДК [581.9+581.6](574.22)

Восстановление растительности залежных земель Северного Казахстана

Restoration of vegetation of fallow lands in Northern Kazakhstan

Пермитина В. Н.

Permitina V. N.

РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК, г. Алматы, Казахстан, E-mail: v.permitina@mail.ru

Science committee-Ministry of Education and Science of the RK «Institute of Botany and Phytointroduction», Almaty, Kazakhstan

Реферат. Представлены результаты исследования процессов восстановления залежных земель травянистой растительностью колковой степи Северного Казахстана. Выявлены особенности формирования растительного покрова залежей разного возраста, выделены стадии их зарастания в зависимости от стадии восстановления морфогенетических признаков и свойств нарушенных почв по типу степного почвообразования. Дана характеристика смен растительных сообществ залежей, приведен их флористический состав.

Summary. The results of the investigation of the processes of restoration of fallow lands by grassy vegetation of the steppe with splitting forests in Northern Kazakhstan are presented. The features of vegetation cover formation on the fallow land with different ages are showed, stages of their overgrowing are determined depending on the stage of restoration of morphogenetic features and properties of disturbed soils according to steppe soil formation. The characteristics of the changes in plant communities on fallow lands are shown, their floristically composition is given.

Значительные площади пахотных земель в настоящее время выведены из сельскохозяйственно-го использования и переведены в категорию залежей. Последствия антропогенного воздействия проявляются в природной среде в виде нарушений динамического равновесия биосферы, снижения видового и популяционного разнообразия биоты, угнетения способности экосистем к самовосстановлению. При распашке целинных земель происходит уничтожение естественной растительности, сопровождающееся одновременным нарушением целостности плодородного слоя почв. Использование земель под пашню приводит к изменению структуры и сложения пахотного горизонта, уменьшению содержания в нем гумуса и элементов питания при их отчуждении (выносе) с урожаем, проявлению водной эрозии и дефляции. Агротехнические приемы возделывания сельскохозяйственных культур сопровождаются необратимыми процессами.

Одним из наиболее чувствительных компонентов экосистем по отношению к антропогенным воздействиям является растительность, изменения которой под воздействием антропогенного фактора – интегральный показатель трансформации природных комплексов (Викторов, 1988). Оценка состояния нарушенных экосистем опирается на исследование уровня организации растительных сообществ, при котором используются методы, позволяющие оценить изменение их видового состава, структуры и происходящих процессов функционирования. Исследование нарушения растительности на фитоцено-тическом уровне ее организации в условиях антропогенного воздействия является актуальной задачей, поскольку полученные результаты служат основой для проведения комплексной диагностики состояния экосистем и прогноза изменения их состояния.

Пахотные земли представляет собой искусственные фитоценозы, состоящие из культурных растений. После периода использования пахотных земель и при переводе их в залежи эти территории вовлекаются в сложный процесс демуляции – восстановления естественной растительности и почвенного плодородия. На месте агроценозов образуются постагрогенные фитоценозы, характеризующиеся измененным составом и структурой растительности, которая способствует трансформации морфогенетических свойств нарушенных почв.

Территория исследований относится к степной зоне, подзоне умеренно влажных разнотравно-злаковых и колковых степей, характеризуется полого-наклонным равнинным рельефом. Абсолютная высота изменяется в пределах 185–280 м. Почвенный покров составляют комплексы черноземов обыкновенных нормальных и солонцеватых с солонцами степными. В плоских понижениях с неглубоким залеганием грунтовых вод (до 4–5 м) развиваются лугово-черноземные почвы, образующие комплексы с солонцами лугово-степными. Под осиново-березовыми колками развиваются солоды лесные, под ивняковыми зарослями со злаково-осоковой травянистой растительностью – осолоделые и заболоченные почвы. Периферию колков занимают луговые почвы (Пачикина, Рубинштейн, 1960).

Естественная растительность равнинных территорий представлена богаторазнотравно-красноковыльными (*Stipa zalesskii* Wilensky, *Festuca valesiaca* Gaudin, *Artemisia sericea* Web., *Phlomis tuberosa* (L.) Moench, *Salvia stepposa* Shost., *Lathyrus odoratus* L., *Silaum silaus* (DC.) Galushko) степями. Они формируются в комплексе с ковыльно-типчачковыми (*Festuca valesica*, *Stipa lessingiana* Trin. ex Rupr., *S. sareptana* A. Beck.) сообществами, в состав которых входят ксерофитные кустарники (*Caragana frutex* (L.) C. Koch., *Spiraea gypericifolia* L.) и разнотравье. Плоские и широкие понижения характеризуются разнотравно-злаковыми (*Stipa zalesskii*, *Poa angustifolia* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Filipendula vulgaris* Moench, *Sanguisorba officinalis* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *M. albus* Medik., *Achillea asiatica* Serg. и др.) остепненными лугами. Плоскодонные замкнутые западины заняты осиново-березовыми (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L.) колками с подлеском из ивы (*Salix triandra* L., *S. caprea* L., *S. rosmarinifolia* L.), шиповника (*Rosa acicularis* Lindl., *R. pimpinellifolia* L.), спиреи (*Spiraea crenata* L., *S. hypericifolia* L.), вишни (*Cerasus fruticosa* Pall.). Ближе к центру понижений развиваются ивняковые (*Salix pentandra* L.) заросли с формированием лугового и лугово-болотного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha angustifolia* L., *Carex omskiana* Meinsh., *C. cespitosa* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. ex Schult., *Stachys palustris* L., *Butomus umbellatus* L.) травянистого покрова (Пермитина, Байбулов, 2016).

На территории обследования были распаханы и введены в сельскохозяйственное использование с выращиванием зерновых, льна и рапса массивы черноземов обыкновенных среднегумусных тяжело-суглинистого и глинистого гранулометрического состава. Участки с распространением лугово-черноземных и луговых почв представляют пастбища и сенокосы. Перевод пахотных земель в залежи связан с разработкой месторождения по добыче полезных ископаемых.

Залежные земли колковой степи Северного Казахстана находятся на различных стадиях восстановления, обусловленных различиями геоморфологических, эдафических и других факторов, характеризуются длительным процессом. Состав и структура вторичных сообществ зависит от видовой разнообразия окружающей территории, возраста и экологических условий, использованной агротехники и выращиваемых ранее культур (Бижанова и др., 2006; Пермитина, 2013а). Демутация травянистой растительности залежных земель протекает в несколько стадий. Возраст залежей составлял от 1 до 12 лет. Изучение восстановительных смен растительных сообществ залежных земель было проведено на месте богаторазнотравно-злаковых степей с учетом трансформации морфогенетических свойств черноземов обыкновенных среднегумусных.

Начальные стадии восстановления залежных земель отличается развитием сорной растительности, непригодной для хозяйственного использования, и обладающих неблагоприятным фитосанитарным состоянием (Абаимов и др., 2011). Видовой состав носит случайный характер, зависит от почвенных условий конкретного участка, определяемых рыхлым сложением и пылеватой структурой пахотного горизонта при наличии в нем остаточного количества гумуса и элементов питания. С возрастом залежи наступает процесс смены сорной растительности степной растительностью, что обусловлено изменением свойств почв. В почвах залежей с прохождением почвообразовательных процессов постепенно дифференцируется профиль, развивается поверхностный дерновинный горизонт, происходит формирование плотного сложения и структуры, накапливается органическое вещество.

Динамика изученных нами восстановительных смен сообществ имеет следующую последовательность: первая стадия восстановления растительности (1–3 года) – бурьянистая (одно-, двулетниковая) залежь. Вторая стадия (3–10 лет) – бурьянисто-разнотравная и бурьянисто-разнотравно-пырейная залежь. Третья стадия (свыше 10–12 лет) с развитием разнотравно-злаковой залежи. В последствие она постепенно сменяется стадией вторичной степи, участки которой в районе обследования не выявлены.

При прекращении воздействия, связанного с сельскохозяйственным использованием, верхние горизонты почв начинают трансформироваться в направлении возвращения к исходному состоянию. Пахотный горизонт почв бурьянистой и бурьянисто-разнотравно-пырейной залежи характеризуется слабой сформированностью, рыхлым сложением, структурные отдельности не отличаются прочностью, преобладает пылеватая структура, содержание гумуса в пределах 3,5–5,5 %, что на 0,6–5,6 % ниже значений природных аналогов. Пахотный горизонт разнотравно-злаковой залежи приобретает дифференциацию на горизонты с выраженным уплотнением и пылевато-комковатой структурой, содержание гумуса достигает 3,8–7 %, что на 0,2–2 % ниже значений исходных почв.

Первая, так называемая бурьянистая стадия восстановления, характеризуется доминированием одно- и двулетних сорных видов, отсутствием фитоценотической структуры и преобладанием растительных группировок. Растительность молодых залежей (1–3 года) представлена группировками стержнекорневых и корнеотпрысковых видов (*Lactuca tatarica* (L.) C.A. Mey, *Sonchus arvensis* L.) при заметной роли культурных растений (*Triticum durum* Desf., *T. aestivum* L., *Brassica napus* L.). В группировках в единичном обилии встречается сорго (*Sorghum sudanense* (Piper) Stapf), овес пустой (*Avena fatua* L.), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis* L.), ярутка полевая (*Thlaspi arvense* L.), лебеда татарская (*Atriplex tatarica* L.), пырей ползучий (*Elytrigia repens*), щетинник зеленый (*Setaria viridis* (L.) Beauv.). Проективное покрытие не превышает 3–5 %. Видовое разнообразие отдельных группировок состоит из 2–5 наименований. Закономерно повторяющиеся пятна микрогруппировок различного видового состава в структуре бурьянистых залежей характеризуют их как мозаичные.

Растительность 3–5 летних залежей характеризуется формированием бурьянисто-разнотравных (*Artemisia vulgaris* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Atriplex tatarica*, *Convolvulus arvensis*, *Lapulla squarrosa* (Retz.) Dumort., *Euphorbia falcata* L., *Thlaspi arvense*, *Lactuca tatarica*, *Sonchus arvensis*, *Cirsium setosum* (Willd.) Bess.) сообществ с участием *Elytrigia repens*. Проективное покрытие составляет 45–50 %. Видовое разнообразие представлено 10–15 наименованиями. Растительность 5–10-летней залежи представлена бурьянисто-разнотравно-пырейными (*Elytrigia repens*, *Artemisia vulgaris* L., *A. absinthium* L., *Myosotis arvensis* (L.) Hill., *Convolvulus arvensis*, *Melandrium latifolium* (Poir.) Maire, *Atriplex tatarica*, *Rumex acetosa* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Eryngium planum* L., *Leucanthemum vulgare*, *Sonchus arvensis*, *Cirsium setosum* и др.). Проективное покрытие достигает 55–70 %. Видовое разнообразие представлено 15–20 наименованиями.

Третья стадия отличается формированием разнотравно-злаковых сообществ с видовым разнообразием, включающим корневищные злаки (*Elytrigia repens*, *Poa angustifolia* L.) и разнотравье (*Artemisia vulgaris* L., *A. absinthium* L., *Leucanthemum vulgare*, *Achillea asiatica*, *Asparagus officinalis* L., *Rumex acetosa* L., *Eryngium planum*, *Silaum silaus*, *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Taraxacum officinale*, *Lapulla squarrosa*, *Atriplex tatarica* и др.). В составе сообществ принимают незначительное участие сорные виды растений начальной стадии развития залежи. Проективное покрытие достигает 75–85 %. Видовое разнообразие представлено 20–25 наименованиями.

Сорнотравные сообщества начальной (бурьянистой) стадии восстановления используют остаточные количества элементов питания, но не способствуют в должной мере накоплению органического вещества и формированию исходного набора генетических признаков почв, определяемых сложением, структурообразованием, накоплением гумуса.

Обладая повышенным генеративным потенциалом, производя массовое количество семян, бурьянистые залежи загрязняют окружающие территории сорными видами растений. В процессе обследования выявлено почти повсеместное засорение пастбищных и сенокосных земель осотом полевым, латуком татарским, вьюнком полевым. Потенциал этого типа залежей снижается при активизации процесса восстановления морфологических признаков исходных почв, проявляющихся в формировании уплотненного сложения и структуры верхнего горизонта (Пермитина, 2013б; Пермитина, 2015). На этой стадии конкурентными оказываются сообщества, состоящие из корневищных и дерновиннозлаковых растений. По мере развития признаков, характерных для природных типов почв из состава растительных сообществ постепенно выпадают сорные однолетние и двулетние виды, которые заменяются видами, типичными для зональной растительности.

Проведенные исследования разновозрастных залежей колковой степи позволяет сделать выводы об основных этапах восстановления растительности после распашки и особенностях этого процес-

са: бурьянистая стадия сорнотравной растительности представлена первые три года существования залежи на нарушенных почвах с трансформированными признаками и свойствами; бурьянисто-разнотравно-пырейная стадия залежи с преобладанием мезофильных видов растений на нарушенных почвах с началом восстановления их признаков и свойств. Продолжительность существования в пределах 3–10 лет; разнотравно-злаковая стадия залежи на почвах с восстановлением некоторых признаков и свойств. Продолжительность существования более 10–12 лет.

Процессы восстановления растительного покрова залежных земель не соответствуют по стадиям восстановления морфологического почвенного профиля и уровня плодородия почв. Нарушенная распашкой и возделыванием сельскохозяйственных культур структура растительного покрова на залежах отличается неустойчивостью. Длительность стадий восстановления растительности определяется почвенными условиями, степенью их трансформации и возрастом залежи. Восстановление плодородия почв в полной мере зависит от развития корневищной и дерновиннозлаковой растительности, формирование которой происходит с участием остаточной сорной растительностью.

ЛИТЕРАТУРА

Абаимов В. Ф., Ходячих И. Н., Ледовский Н. В. Флористический анализ разновозрастных залежей. // Известия Оренбургского гос. аграр. ун-та, 2011. – № 3. – С. 301–302.

Бижанова Г. К., Огарь Н. П., Султанова Б. М., Хожаназаров В. М. Особенности восстановления степной растительности на старосеянных житняковых полях. // Исследование растительного мира Казахстана: Сб. научн. ст. по материалам III Междунар. конф., посвящ. памяти выдающихся ботаников Казахстана (13–15 апреля 2006 г.). – Алматы, 2006. – С. 97–99.

Викторов С. В., Ремезова Г. Л. Индикационная геоботаника. – М.: Наука, 1988. – 168 с.

Пачикина Л. И., Рубинштейн М. И. Почвы Кокчетавской области. / Почвы Казахской ССР. – Алма-Ата: Наука, 1960. – Вып. 2. – 136 с.

Пермитина В. Н. Изменение растительного покрова в условиях залежных земель // Сохранение степных и полупустынных экосистем Евразии: Сб. научн. ст. по материалам международной конференции (13–14 марта 2013). – Алматы, 2013а. – С. 117.

Пермитина В. Н. Современное состояние темно-каштановых почв залежных земель степной зоны центрального Казахстана. // Почвоведение и агрохимия, 2013б. – № 3. – С. 15–23.

Пермитина В. Н. Антропогенная трансформация растительного покрова залежных земель степной зоны центрального Казахстана. // Актуальные вопросы сохранения биологического разнообразия. Интродукция растений: Труды Междунар. науч. конф., посвящ. 80-летию Алтайского ботанического сада (17–19 июня 2015 г.). – Риддер, 2015. – С. 322–327.

Пермитина В. Н., Байбулов А. Б. Разнообразие почв в лесостепных экосистемах Северного Казахстана // Известия Национальной Академии Наук РК, 2016. – № 5. – С. 174–181.

УДК 582.594(571.51)

Calypso bulbosa (L.) Oakes в заповеднике «Столбы»

Calypso bulbosa (L.) Oakes in the Stolby Reserve

Полянская Д. Ю., Андреева Е. Б.

Polanskaya D. Yu., Andreeva E. B.

Государственный природный заповедник «Столбы», г. Красноярск, Россия. E-mail: Donation333@Yandex.ru

State Nature Reserve «Stolby», Krasnoyarsk, Russia

Реферат. В ходе полевых исследований в мае 2017 г. на территории заповедника «Столбы» были обнаружены новые местонахождения *Calypso bulbosa*, редкого вида, внесенного в Красные книги Красноярского края и Российской Федерации. Проанализированы его находки на данной территории за прошлые года. Сделаны выводы о необходимости специальных исследований для выявления специфики распространения и особенностей экологии вида.

Summary. New locations of *Calypso bulbosa*, a rare Red Book species, were discovered on the territory of the Stolby Reserve during the field research in May 2017. Its findings in this area over the past years have been analyzed. Conclusions are drawn about the need for special studies to understand the distribution area and the features of the ecology of the species.

Calypso bulbosa (L.) Oakes (Сем. Орхидные), калипсо луковичная – редкий вид, внесенный в Красную книгу Красноярского края (Андреева, 2012) и Красную книгу РФ (Аверьянов, 2008), относится к верным растениям темнохвойной тайги (Пономарёв, Верещагина, 1973). Вид имеет тропическое происхождение и является одним из наиболее древних тропикогенных элементов флоры тайги, «археофитом», тесно связанным с моховым ярусом (Хохряков, 1965). *C. bulbosa* является циркумполярным бореальным видом (Невский, 1935; Толмачев, 1954) с дизъюнктивным ареалом. Несмотря на обширность ареала, калипсо – редкое растение во многих регионах России и мира. В пределах Красноярского края отмечены единичные местонахождения в лесном поясе в Берёзовском, Енисейском, Богучанском, Туруханском, Манском, Партизанском, Шарыповском районах (Флора..., 1987). Изучению морфологии, биологии и экологии этого вида посвящено много работ (Лукс, 1961; Ackerman, 1981; Boyden, 1982; Блинова, Куликов, 2006; Быченко, 2008; Блинова, 2010 и др.).

Основными задачами заповедников являются сохранение растений и животных, изучение эталонных (или условно ненарушенных) природных экосистем. В связи с этим изыскание по экологии и характеру распространения *Calypso bulbosa* на юге Сибири является одним из приоритетных направлений ботанических исследований в заповеднике «Столбы» на данный момент.

На территории заповедника «Столбы» до недавнего времени этот вид отмечался, в основном, единичными экземплярами в темнохвойных и сосново-темнохвойных зеленомошных лесах в бассейне р. Маны и в долинах ручьёв Бол. Инжул, Медвежка и р. Базаихи (Андреева, 2014).

По материалам базы данных геоботанических описаний и на основе гербарных сборов, хранящихся в Гербарии заповедника «Столбы», а также в Гербарии Томского государственного университета, мы составили перечень всех местообитаний вида на территории заповедника, начиная с 1948 г. (Рис.).

Наиболее многочисленные находки калипсо относятся к периоду 1980-х годов, это, в основном, точки с единичным произрастанием и/или обилием по шкале Друде – R, sol. Большая часть местообитаний, где был обнаружен вид, относится к долине р. Маны, в подтаёжных зеленомошных светлохвойно-мелколиственных лесах, реже – в смешанных, светлохвойно-темнохвойных зеленомошных или осочковых лесах. Остальные находки этих лет, а также 1948 г. относятся к северо-восточной части

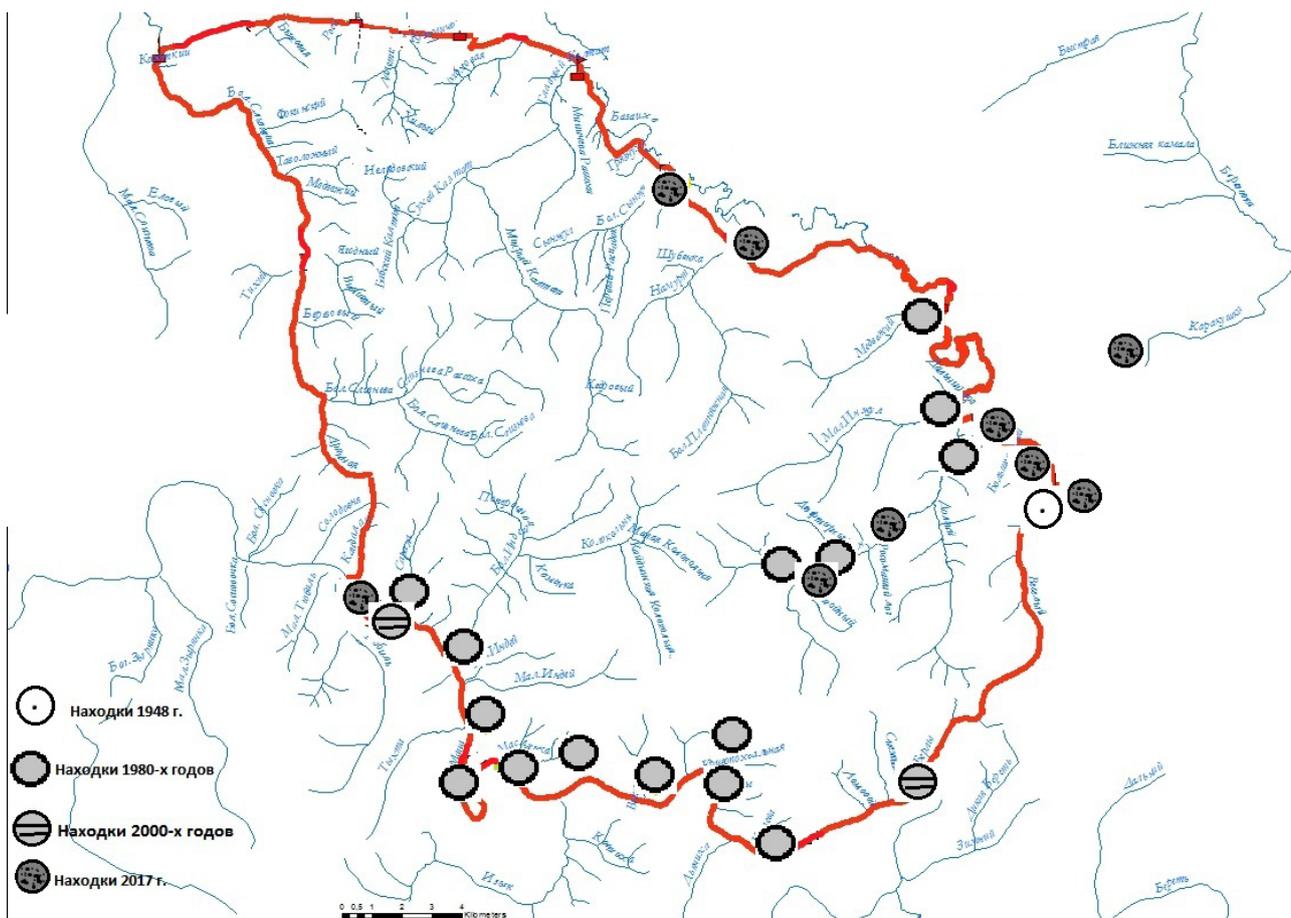


Рис. Находки калипсо на территории заповедника в 1948, 1980-х, 2000-х гг. и в 2017 г.

заповедника – долине руч. Бол. Инжул и устью руч. Весёлый (бассейн р. Базаихи), где вид отмечался в тех же сообществах.

Маршрутное обследование территории в 2017 г. показало, что в бассейне р. Базаихи вид явно расширил территорию своего обитания, более того, произрастает не только единичными особями, но в основном спорадическими куртинами, достигая обилия *sp*, иногда *cop1gr*, проявляя прекрасную жизнённость. Все местонахождения, обнаруженные в 2017 г., локализируются удалённо от Центральны́х Столбов – основного рекреационного района, и связаны с территориями, не захваченными пожарами. В долине р. Маны, где в 1980-х гг. фиксировалось распространение вида, ряд участков был подвержен в последующие годы пожарами, и состояние популяции *C. bulbosa* сегодня требует новой оценки.

На территории заповедника «Столбы» в 2017 г. *C. bulbosa* обильно цвела. Цветение пришлось на первую половину мая, но было резко оборвано неожиданным обильным снегопадом и понижением температуры. Так, 17 мая в заповеднике выпал снег (местами до 15 сантиметров), который растаял только 19 мая. Минимальная температура 17 мая была не ниже 0°С, но ночью с 18 на 19 мая температура опустилась до –3°С (Летопись, 2017). Всё это способствовало резкому прекращению цветения.

Выводы

1) Калипсо луковичная на территории заповедника произрастает в темнохвойно-таёжных зеленомошно-мелкотравных и сосновых, сосново-берёзовых осочково-разнотравных с участием мхов фитоценозах, нередко – по обочинам старых дорог. Все обнаруженные местообитания вида удалены от участков с постоянной рекреационной нагрузкой и хозяйственной деятельностью, а также от мест, поврежденных пожарами.

2) В сложении растительного покрова роль вида мала.

3) Оценка распространения *Calypso bulbosa*, как и состояние популяции вида в заповеднике, особенно в связи с климатическими изменениями и антропогенными факторами (пожары, рекреационная нагрузка), нуждается в специальных исследованиях.

4) Для мониторинга популяции вида необходима закладка постоянных площадок в долинных комплексах рек Базаихи и Маны.

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов Л. В. Калипсо луковичная – *Calypso bulbosa* (L.) Oakes // Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. – М.: КМК, 2008. – 855 с.

Андреева Е. Б. Калипсо луковичная – *Calypso bulbosa* (L.) Oakes // Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. 2-е изд. – Красноярск, 2012. – С. 223.

Андреева Е. Б., Тупицына Н. Н. Флора заповедника «Столбы». – Новосибирск: Из-во СО РАН, 2014. – 304 с.

Блинова И. В., Куликов П. В. Характеристика онтогенеза *Calypso bulbosa* (L.) Oakes // Ботанический журнал, 2006. – Т. 91, № 6. – С. 904–916.

Блинова И. В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения. Автореферат дисс. ... док. биол. наук. – Москва, 2009 – 46 с.

Быченко Т. М., Есик А. С. Особенности экологии и микоризообразования редкого вида *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Известия Иркутского гос. ун-та. Серия «Биология. Экология», 2008. – Т. 1, № 1. – С. 34–37.

Летопись природы заповедника за 2017 г. «Столбы». Фонд госзаповедника «Столбы».

Лукс Ю. А. Берегите и вводите в культуру местные орхидеи! // Цветоводство, 1961. – № 10. – С 8–9.

Невский С. А. Сем. Ятрышниковые – Orchidaceae Lindl. // Флора СССР. – М.–Л., 1935. – Т. 4. – С. 598–711.

Пономарёв А. Н., Верецагина В. А. Аутэкологический очерк темнохвойного леса // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии: Сб. науч. тр. – Л.: Наука, 1973. – 308 с.

Толмачёв А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. – М.–Л., 1954. – 155 с.

Флора Сибири. *Araceae-Orchidaceae*. (Т.4). – Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние, 1987. – 246 с.

Хохряков А. П. Археофиты и неморальный комплекс во флоре тайги // Бот. журн., 1965. – Т. 50, № 2. – С. 240–265.

Ackerman J. D. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (Orchidaceae): a food-deception system // Madrono, 1981. – Vol. 28, № 3. – P. 296–300.

Boyden T. C. The pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *americana* (Orchidaceae): initial deception of bumblebee visitors // Oecologia, 1982. – Vol. 55, № 2 – P. 178–184.

УДК 581.5(575.13)

Эколого-фитоценотическая характеристика некоторых тугайных видов Восточного чинка плато Устюрт (Республика Узбекистан)

Ecological and phytocenotic characteristics of some tugai species of the Ustyurt plateau Eastern chink (Republic of Uzbekistan)

Рахимова Н. К.¹, Рахимова Т.¹, Адилов Б. А.¹, Шомуродов Х. Ф.¹,
Абдураимов О. С.¹, Айтмурадов Р. П.²

Rakhimova N. K.¹, Rakhimova T.¹, Adilov B. A.¹, Shomurodov Kh. F.¹,
Abduraimov O. S.¹, Aytmuradov R. P.²

¹ Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан, Ташкент, Республика Узбекистан.
E-mail: rakhimovanodi@mail.ru

² Научно-исследовательский институт естественных наук Каракалпакстана, Нукус, Республика Каракалпакстан

¹ Institute of Botany Academy of Science of the Republic of Uzbekistan, Tashkent, Republic of Uzbekistan

² Karakalpak Scientific Research Institute of Natural Sciences, Nukus, Republic of Karakalpakstan

Реферат. Представлены морфологические особенности растений и эколого-фитоценотическая характеристика двух ценопопуляций *Crataegus korolkowii* L. Henry, произрастающих на плато Устюрт (Республика Узбекистан). Исследования показали, что изученные ценопопуляции нормальные, но неполноценные.

Summary. Morphological features of plants and ecology-phytocenotic characteristics of two cenopopulations of *Crataegus korolkowii* L. Henry growing on the Ustyurt Plateau (Republic of Uzbekistan) are presented. Studies show that examined cenopopulations are normal, but not full.

Восточный чинк – огромная, морфологически изрезанная, засушливая каменистая пустыня. Обрывистые склоны чинка сложены пластами известняков, резко выделяющимися среди окружающей местности и столь же резко переходящими на плато в плоскую равнину. Восточный чинк ограничивает восточную часть плато ломаной линией и является его естественной географической границей.

Тугаи – уникальные пойменные леса, распространенные в аридных регионах Средней Азии. В условиях Восточного чинка Устюрта (автономная Республика Каракалпакстан) отмечаются лишь фрагменты тугайной растительности, приуроченной к участкам родникового орошения и близкого залегания грунтовых вод. Формирование тугайной растительности в Восточном чинке тесно связано с водоснабжением за счет поверхностного стока атмосферных осадков. Тугайная растительность вклинивается небольшими участками в депрессии рельефа на фоне господствующей пустынной растительности. Доминанты тугайных сообществ устойчивы к засолению и избыточному увлажнению. Грунтовые воды, а также их динамичность влияют на формирование тугайной растительности. По данным Б. Сарыбаева (1981), основу тугайной растительности составляют гребенщики, шиповники и боярышники.

Целью наших исследований является изучение современного состояния сообществ тугайной растительности Восточного чинка, доминанты которых имеют северное происхождение и более чувствительны к изменению климата, сопровождающегося засухой. В ходе полевых исследований Восточного чинка Устюрта (2017 г.) изучена эколого-фитоценотическая характеристика некоторых эдификаторных видов, как *Crataegus korolkowii* L. Henry, *Rosa laxa* Retz. и эндемика *Malacocarpus crithmifolius* (Retz.) C.A. Mey. Вкратце остановимся на морфологической характеристике только *Crataegus korolkowii*.

Crataegus korolkowii (боярышник Королькова) – кустарник, или небольшое (до 5 м выс.) дерево, встречающиеся в Республике Каракалпакстан на Устюрте. Обычно без колючек, с блестящи-

ми коричневато-красными, желтоватыми или красновато-серыми однолетними побегами; прилистники крупные, полусердцевидные, по краю крупнозубчатые. Листья голые или сверху слегка волосистые. Цветы белые. Плоды 8–12 мм в диаметре, сплюснуто-шаровидные. Цветет в мае, плодоносит в июне. Является лекарственным, медоносным, эфирномасличным, пищевым и кормовым растением (Ережепов, 1974; Алланиязов, Сарыбаев, 1983).

Нами выявлены две ценоотических популяций (ЦП) *C. korolkowii* на Восточном чинке. Ниже дается краткая эколого-фитоценоотическая характеристика данных ценопопуляций.

Первая ценопопуляция *C. korolkowii* описана на причинковой террасе (неглубокие ущелья) в составе люцерново-боярышникового сообщества (N44°27'45.7', E058°11'15.9'). Почва – гипсовая. В растительном сообществе преобладает *C. korolkowii*. Проективное покрытие травостоя составляет 35 %, доля исследуемого вида в нем 20 %. Ботанический состав сообщества состоит из 23 видов цветковых растений.

Вторая ценопопуляция исследуемого вида выделена под чинком на крупных обломках в составе разнотравно-боярышникового сообщества (N44°42'27.9', E058°13'56.8'). Почва – гипсовая. Общее проективное покрытие травостоя составляет 30 %, доля исследуемого вида 15 %. Ботанический состав сообщества складывается из 26 видов сосудистых растений. На двух ЦП встречается всего 39 видов.

В ходе полевых исследований отмечены морфологические признаки *C. korolkowii* (табл. 1).

Таблица 1

Морфологические признаки *Crataegus korolkowii*

№ ЦП	высота, м		диаметр кроны, м		количество стволов		диаметр ствола, см	
	средняя	max/min	средняя	max/min	средняя	max/min	средняя	max/min
1	3	5/0,45	3	5,5/2	10	20/5	9	17/6
2	2,3	4,5/0,60	2	4/1,5	11	23/8	7	15/5

ЦП-1 произрастает на ущельях чинка, то есть на более влажных местах. Растения здесь в среднем имели больший диаметр ствола – 9 см и достигали 3 м высоты. Под чинком на крупных обломках, где выделена ЦП-2 растения в среднем достигают 2,3 м высоты. Остальные морфологические признаки значительно не различаются.

Были измерены листья генеративных, вегетативных (удлиненных и укороченных) побегов (табл. 2). Из таблицы видно, что длина и ширина генеративных и вегетативных побегов обоих ценопопуляций очень сходны.

Таблица 2

Биометрические признаки листьев *Crataegus korolkowii*

№ ЦП	Признаки	Листья генеративных побегов			Листья вегетативных (удлиненных) побегов	Листья вегетативных (укороченных) побегов
		возрастное состояние				
		g1	g2	g3		
1	Длина листовой пластинки, см	5,8 ± 0,52	6,2 ± 0,08	6,5 ± 0,14	6,8 ± 0,33	5,8 ± 0,33
	Ширина листовой пластинки, см	5,0 ± 0,40	5,3 ± 0,08	5,4 ± 0,21	5,2 ± 0,43	4,4 ± 0,21
	Длина черешка, см	2,2 ± 0,10	2,4 ± 0,12	2,5 ± 0,14	2,6 ± 0,02	2,3 ± 0,04
2	Длина листовой пластинки, см	6,0 ± 0,28	6,2 ± 0,17	6,9 ± 0,35	6,4 ± 0,45	5,6 ± 0,35
	Ширина листовой пластинки, см	5,5 ± 0,20	5,7 ± 0,08	6,0 ± 0,10	4,4 ± 0,21	3,6 ± 0,21
	Длина черешка, см	2,0 ± 0,0	2,2 ± 0,10	2,7 ± 0,17	2,8 ± 0,06	2,4 ± 0,07

По классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969), изученные ценопопуляции *C. korolkowii* нормальные, но неполноценные, т. к. отсутствуют ювенильные и сенильные особи (рис.).

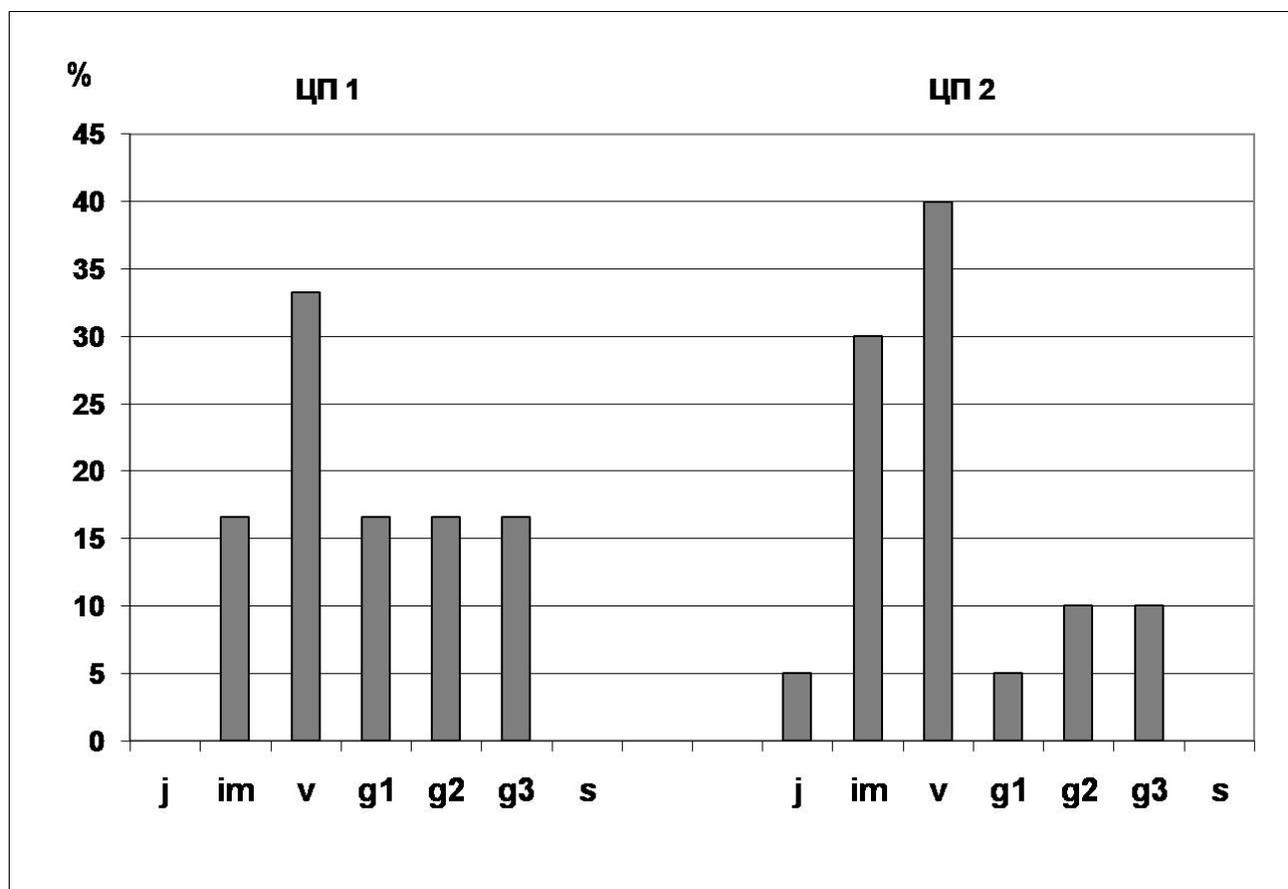


Рис. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Crataegus korolkowii*. Условные обозначения: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – среднее генеративное, g3 – старое генеративное, s – сенильное возрастное состояние особей.

Возрастной спектр ЦП-1 следующий: имматурные – 16,6 %, виргинильные – 33,3 %, особи генеративного возрастного состояния (g1, g2, g3) по – 16,6 %; в ЦП-2 – ювенильных – 5 %, имматурных – 30 %, виргинильных – 40 %, молодые генеративные особи – 5 %, средневозрастные и стареющие генеративные особи по 10 %.

Онтогенетическая структура обеих ценопопуляций левостороннего типа с максимумом на виргинильные особи (33,3–40,0 %).

Как сказано выше, ЦП-1 произрастает на причинковой террасе, в недоступных для пастьбы местах. Такой рельеф позволил более равномерному распределению генеративных особей в правой части спектра. Отсутствие в данной ценопопуляции ювенильных особей – результат нерегулярности семенного возобновления. Высокие показатели виргинильных особей связаны с более продолжительным развитием в прегенеративном периоде. ЦП-2 выделена под чинком на крупных обломках, расположенных вдали от населенных пунктов. Отсутствие скота способствовало лучшему укоренению молодых особей. Но не все генеративные растения выдерживают экстремальные климатические условия. Однако, выпас скота является не единственным фактором, влияющим на структуру растений. Произрастая в чинке *C. korolkowii* приспособилась к экстремальным природным условиям (засушливый климат, большая амплитуда колебания температур в летние и зимние периоды).

Для выявления типов ценопопуляции были оценены возрастность и эффективность ценопопуляции *C. korolkowii*. Оценка возрастности (Δ -дельта) и эффективности (ω -омега) ценопопуляций пока-

зала, что ЦП-1 ($\Delta = 0,29$; $\omega = 0,59$) и ЦП-2 ($\Delta = 0,19$; $\omega = 0,44$) – молодые. Этому способствовали высокие значения прегенеративных особей в ценопопуляции и присутствие особей в левой части спектра.

Таким образом, исследованные ценопопуляции *C. korolkowii* нормальные, но неполночленные. Базовый онтогенетический спектр левосторонний с пиком на прегенеративных особях и не совпадает с характерным. Это связано с экологическими условиями обитания и колебаниями погодных условий. Эколого-фитоценоотические исследования по *C. korolkowii* в Восточном чинке плато Устюрт еще требуют дополнительной ревизии растительности.

Благодарности. Работа выполнена в рамках проекта Ф5-ФА-0-13289 «Современные тенденции развития растительности и животного мира Устюрта в процессе опустынивания».

ЛИТЕРАТУРА

Алланиязов А., Сарыбаев Б. Эколого-геоботанические особенности пастбищ Каракалпакской части Устюрта. – Ташкент: Фан, 1983. – 120 с.

Ережепов С. Е. Дикорастущие кормовые растения Каракалпакии. – Нукус: Каракалпакстан, 1974. – 289 с.

Сарыбаев Б. Флора и растительность Восточного чинка. – Ташкент: Фан, 1981. – 90 с.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969. – Т. 74, № 2. – С. 119–134.

УДК 582.26/.27(477.75)

Первая находка микроводорослей рода *Trachelomonas* Ehrenberg 1834 (Euglenophyta) в кратере активного грязевого вулкана (Керченский п-ов, Крым)

The first discovery of microalgae of the genus *Trachelomonas* Ehrenberg 1834 (Euglenophyta) in the crater of an active mud volcano (Kerch Peninsula, Crimea)

Рябушко Л. И., Шадрин Н. В.

Ryabushko L. I., Shadrin N. V.

*Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, г. Севастополь, Россия.
E-mail: larisa.ryabushko@yandex.ua*

The A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS, Sevastopol, Russia

Реферат. Впервые представлены данные о четырех видах микроводорослей рода *Trachelomonas* Ehrenberg 1834 (Euglenophyta), обнаруженных в грязевом вулкане Булганакского сопочного поля в Крыму (Керченский п-ов), расположенного у Азовского моря. Приведены систематическая, морфологическая, экологическая и фитогеографическая характеристики видов.

Summary. For the first time, data on four species of microalgae of the genus *Trachelomonas* Ehrenberg 1834 (Euglenophyta) found in the mud volcano of the Bulganak mound field in the Crimea (Kerch Peninsula) located near the Sea of Azov are recorded. Taxonomic, morphological, ecological and phytogeographic characteristics of species are given.

Эвгленовые (Euglenophyta) – класс протистов, объединяющий одноклеточные, реже колониальные микроскопические водоросли, прежде относящиеся к зелёным водорослям, насчитывающим в настоящее время от 800 до 1000 видов, из них для водоёмов бывшего Советского Союза отмечено около половины. Эвгленовые обитают в пресных водоёмах по всему миру. В Великих озёрах Америки указано более 400 видов (Wolowski, Walne, 2007). Небольшое их число приурочено исключительно к солоноватым и морским водам – это рода *Eutreptia* Perty 1852, *Eutreptiella* da Cunha 1914, *Klebsina* P.C. Silva 1970 и *Trachelomonas* Ehrenberg 1834. Они встречаются в планктоне, зарослях прибрежных водорослей и интерстициали песчаных пляжей, реках, озёрах и у берегов морей с низкой солёностью воды.

В настоящее время род *Trachelomonas* насчитывает приблизительно 619 видовых и 1168 внутривидовых названий (Guiry, Guiry, 2018). Анализ литературных источников показал, что эти водоросли широко встречаются в реках, озёрах и у берегов морей с низкой солёностью воды. Некоторые виды сем. Euglenaceae указаны в Азовском (Ковалёва, 2008) и Чёрном (Рябушко, 2013) морях, а также широко встречаются в болотах и реках Западной Сибири и Дальнего Востока России (Сафронова, 1987; Науменко, Скоробогатова, 2009; Медведева, Никулина, 2014). Они предпочитают пресные, стоячие, мелководные, хорошо прогреваемые, заросшие водными растениями и богатые органическими веществами местообитания, водоёмы лесной и лесостепной зон: заболоченные лесные лужи, канавы, пруды, мелководные участки озер. Здесь они нередко выступают в качестве доминирующих форм, вызывая при сильном размножении «цветение» воды зелёного цвета. Для большинства видов рода *Trachelomonas*, обнаруженных в р. Вах (Западная Сибирь) цвет воды указан как тёмно-коричневый (Науменко, Скоробогатова, 2009). Среди них существуют также паразиты и сапрофиты. Хлоропласты многочисленные и содержат хлорофилл *a* и *b*, каротиноиды. Их клетки запасают углеводы в виде полисахарида парамина, который откладывается в цитоплазме в виде зёрен, близкого по химическому составу к крахмалу.

Эвгленовые водоросли способны ориентироваться на интенсивность освещения, благодаря наличию стигмы – светочувствительного глазка. Практическое значение видов рода *Trachelomonas* связа-

но, прежде всего, с их физиологическими свойствами. Способность большинства из них к миксотрофному или полностью гетеротрофному (сапрофитному) питанию позволяет им активно участвовать в самоочищении водоёмов, загрязнённых органическими веществами. Учитывая, что эвгленовые водоросли являются хорошими индикаторами степени загрязнения водоёмов, их изучение необходимо для оценки эвтрофности мест их обитания.

Грязевые вулканы относят к уникальным явлениям природы, которые широко распространены по всему миру, в том числе встречаются на Керченском полуострове. Здесь имеется Булганакское сопочное поле, которое является крупнейшим скоплением действующих грязевых вулканов на полуострове (Шнюков и др., 1986). Термин «грязевой вулкан» введён Г. П. Гельмерсенем (с немецкого *mudevulkan*), который в течение 60 лет участвовал в изучении, в частности, Алтая и грязевых вулканов и нефтяных месторождений Таманского и Керченского полуостровов. По мнению академика И. М. Губкина, газонефтяные проявления и грязевой вулканизм – суть функции одних и тех же причин, особых форм тектоники – диапировых структур (складки и купола, возникающие за счёт выдавливания из нижних горизонтов высокопластичные породы – соли и глина). Он впервые установил их единое генетическое целое, что в дальнейшем послужило программой исследования грязевых вулканов Крымско-Кавказской геологической провинции Джерело (Шнюков и др., 1986). В Крыму в изобилии отмечены соляные озёра и грязевые вулканы – геологическое образование которых представляет собой отверстие или углубление на поверхности земли (сальза), либо конусообразное возвышение с кратером (грязевая сопка). До настоящего времени изучение микроводорослей в грязевых вулканах не проводилось.

Цель работы – исследовать видовой состав микроводорослей грязевого вулкана в Крыму и впервые дать его описание.

Материалом для исследования послужили качественные пробы (серо-глинисто-илистая масса и вода), собранные в мелком грязевом вулкане (сальза) севернее г. Керчи, за селом Бондаренково, в районе действующих вулканов названного Булганакским сопочным полем на Керченском полуострове недалеко от Азовского моря. Здесь на обширных территориях разбросаны вулканчики, малосенькие и едва заметные, почти вровень с землёй. Сбор проб осуществлён в кратере грязевого вулкана дважды – 3 августа 2012 и 13 апреля 2013 гг. в верхнем 2–3 см слое. С помощью рефрактометра измеряли солёность и электронного термометра – температуру, которые соответственно колебались в узких пределах – 27–32 г·л⁻¹ и 28–31 °С. Видовой состав микроводорослей определяли в световом микроскопе «Axioskop 40» С. Zeiss в водных препаратах при увеличениях 10x40 с программой AxioVision Rel. 4.6, позволяющей увеличивать и проводить более точное измерение объектов изучения. Для определения видов использовали определители (Попова, 1955, 1966; Сафонова, 1987; Медведева, Никулина, 2014).

Предварительный анализ сопочной илистой суспензии грязевого вулкана в микроскопе показал, что в пробах встречаются одноклеточные микроскопические водоросли рода *Trachelomonas*. Ранее этот род принадлежал к отделу Euglenozoa, классу Euglenophyceae, порядку Euglenales, семейству Euglenaceae. В настоящее время его относят к водорослям отдела Euglenophyta, классу Euglenophyceae, порядку Euglenales, семейству Euglenaceae Dujardin, 1841. Обычно трахеломонасы обитают в пресных водоёмах, болотах, а сведения о встречаемости их в морях крайне скудны. В Азовском море разными авторами обнаружено 23 вида эвгленовых родов *Distigma*, *Strombomonas* по одному виду, *Euglena* (6), *Eutreptia* (4), *Eutreptiella* (2), *Phacus* (2) и *Trachelomonas* (7) (Рябушко, Бондаренко, 2011): *T. borodiniana* Swirenko 1915, *T. globularis* (Aver.) Lemmer. 1906 (VIII, X), *T. hispida* (Perty) Stein, 1926, *T. planktonica* Swirenko 1914 (VIII, X), *T. scabra* Playfair 1915 (VIII, XII), *T. verrucosa* A. C. Stokes 1887 (X), *T. volvocina* Ehrenb. (VI, X), указанные в основном летом и осенью (Ковалёва, 2008) и 6 видов и внутривидовых таксонов родов *Euglena* (1 вид), *Eutreptia* (2) и *Trachelomonas caudata* (Ehrenb.) Stein 1878, *T. volvocina* Ehrenb. 1933, *T. volvocina* var. *papillata* Lemmer. 1913 в Чёрном море (Рябушко, 2006, 2013).

При более детальном изучении (суспензии и воды) в грязевом вулкане с учётом номенклатурных изменений нами представлено 4 вида рода *Trachelomonas*: *T. armata* (Ehrenberg) Stein 1878 (Basionym: *Pantotrichum armatum* Ehrenberg; **Synonym:** *Chaetotryphla armata* Ehrenberg 1833) – Трахеломонас вооружённый (Попова, 1955, с. 82, рис. 19, 1, 2). Обнаружен в грязевом вулкане. *Экология, общее распространение и фитогеография:* вид пресноводный, встречается в водоёмах России (Попова, 1955), Румынии (Caraus, 2002), Китая (Hu, Wei, 2006), Сингапура (Pham et al., 2011), Сев. и Южн. Америки (Wolow-

ski, Walne, 2007), Турции, Нидерландов, Словакии, Швеции, Бразилии, Карибских островов, Британии, Германии, Испании, Бангладеш, Африки (Guiry, Guiry, 2018), Австралии и Новой Зеландии (Day et al., 1995). Указан в Балтийском море (Hällfors, 2004). Бореально-тропический, нотальный вид.

T. hexangulata Swirensko 1914 – Трахеломонас шестиугольный (Попова, 1955, с. 98, рис. 27, 9, 10; Размеры домиков 27–34 мкм дл., 12–16 мкм шир., горлышко 2–5 мкм шир.). Вид обнаружен 13.04.2013 г. в поверхностной воде грязевого вулкана на малой глубине. Размеры домиков этого вида составляют: 21,5–25 мкм дл., 11,3–11,7 мкм шир. *Экология*: пресноводный вид, указан в планктоне озёр, скоплениях синезелёных водорослей (цианобактерий) на поверхности воды, в заболоченном осоковом кочкарнике; в лесных канавах, лужах по руслу пересохшего лесного ручья, по окраине осокового болота, в сфагновых мочажинах в лесотундре (при рН 4,2–6,8). *Общее распространение и фитогеография*: встречается в водоёмах в болотных водах Европейской части и Томской области бывшего СССР, Западной Сибири и Дальнего Востока России (Попова, 1955, 1966; Медведева, Никулина, 2014), Румынии (Caraus, 2002), Турции (Aysel, 2005), Больших озёрах США (Prescott, 1962), Нидерландов, Мексики, Бразилии, Аргентины, Индии, Ирака (Guiry, Guiry, 2018). Вид бореальный.

T. planktonica Svirensko 1914 – Трахеломонас планктонный: 633, pl. 19: figs 6, 6^a (Попова, 1955, с. 91, рис. 24, 3–6). Вид найден в грязевом вулкане 13.04.2013 г. Размеры домиков 17–20 мкм дл., 15 мкм шир. *Экология, общее распространение и фитогеография*: встречается в малых водоёмах с пресной стоячей водой, изредка в реках, преимущественно в планктоне. Известен в разных районах бывшего СССР (Попова, 1955, 1966; Медведева, Никулина, 2014), в водоёмах Нидерландов, Словакии, Швеции, Британии, Польши, Испании, Индии, Бразилии, Аргентины, Сев. Америки, Кубы, Таджикистана, Таиланда, Тайваня, Бангладеш (Guiry, Guiry, 2018), Румынии (Caraus, 2002). Указан в Балтийском и Азовском морях (Hällfors, 2004; Ковалёва, 2008). Вид бореально-тропический.

T. scabra Playfair 1915: 28, pl. IV, figs. 2, 3 (Synonym: *Trachelomonas scabra* var. *latior* Skvortzov 1925) – Трахеломонас шероховатый (Попова, 1955, с. 111, рис. 36, 8–11). Вид найден в грязевом вулкане 03.08.2012 г. Размеры домика 23–27 мкм дл., 18–21 мкм шир. *Экология, общее распространение и фитогеография*: в водоёмах и побережье озёр бывшего СССР, Грузии (Varinova et al., 2011), Британии (Wolowski, 2002), Румынии (Caraus, 2002), Испании (Alvarez, 1984), Турции (Aysel, 2005), Китая (Hu, Wei, 2006), Сев. Америки (Wolowski, Walne, 2007), а также в южном полушарии – Австралии и Новой Зеландии (Day et al., 1995). Указан в Азовском море (Ковалёва, 2008). Вид бореальный и нотальный.

В целом, первое и предварительное изучение микроводорослей в кратере действующего грязевого вулкана в районе Керченского п-ова (Крым) близ Азовского моря показало, что в пробах встречаются виды рода *Trachelomonas*. В данном сообщении представлено 4 вида, из них отмечено 2 новых и 2 – общих вида с Азовским морем, которые по месту обитания относятся в большей степени к пресноводному комплексу.

Благодарность. Данное сообщение авторы посвящают неумолимому участнику многих крымских экспедиций по изучению гиперсолёных озёр, оказывавшему всегда доброжелательную помощь коллегам в отборе гидробиологических проб, сотруднику Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского Олегу Юрьевичу Ерёмину, трагически погибшему в августе 2014 г., возвращаясь из очередной экспедиции. Во время одной из экспедиций он и один из авторов сообщения задались вопросом: «А есть ли какие-либо формы жизни в этом, слабо булькающем негостеприимном грязном «бульбоне»?» И хотя это не входило в сферу его обязанностей, О. Ю. Ерёмин проявил упорство и уговорил другого автора данного сообщения проанализировать эти пробы.

ЛИТЕРАТУРА

Ковалёва Г. В. Систематический список микроводорослей бентоса и планктона прибрежной части Азовского моря и прилегающих водоёмов // Современные проблемы альгологии и VII Школы по морской биологии : матер. междунар. науч. конф. (Ростов-на-Дону, 9-13 июня 2008 г.). – Ростов-на-Дону, 2008. – С. 174–192.

Медведева Л. А., Никулина Т. В. Каталог пресноводных водорослей юга Дальнего Востока России. – Владивосток: Дальнаука, 2014. – 271 с.

Науменко Ю. В., Скоробогатова О. Н. Эвгленовые водоросли р. Вах (Западная Сибирь) // Журн. Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2009. – № 10. – С. 49–53.

Попова Т. Г. Эвгленовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. – Москва: Советская наука, 1955. – Вып. 7. – 282 с.

Попова Т. Г. Флора планктонных криптогамных водорослей СССР. . – Москва; Ленинград: Изд-во «Наука», 1966. – Т. 8, № 1 – 412 с.

Рябушко Л. И. Микроводоросли бентоса Чёрного моря (Чек-лист, синонимика, комментарий). – Севастополь, НПЦ: «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2006. – 143 с.

Рябушко Л. И. Микрофитобентос Чёрного моря. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. – 416 с.

Рябушко Л. И., Бондаренко А. В. Микроводоросли планктона и бентоса Азовского моря (Чек-лист, синонимика, комментарий). – Севастополь: «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2011. – 211 с.

Сафонова Т. А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1987. – 192 с.

Шнюков Е. Ф., Соболевский Ю. В., Гнатенко Г. И., Науменко П. И., Кутний В. А. Грязевые вулканы Керченско-Таманской области. Атлас. – Киев, Наук. думка, 1986. – 152 с.

Alvarez C. M. Catálogo de las algas continentales españolas. II. Craspedophyceae, Cryptophyceae, Chrysophyceae, Dinophyceae, Euglenophyceae, Nartophyceae, Phaeophyceae, Rhodophyceae, Xanthophyceae // Acta Bot. Malacitana, 1984. – Vol. 9. – P. 27–40.

Aysel V. Check-list of the freshwater algae of Turkey // J. Black Sea/Mediterranea Environment, 2005. Vol. 11. P. 1-

УДК 581.93

Высотная поясность растительности Телецкого хребта

Altitudinal zonation of Teletsky ridge

Макунина Н. И.¹, Жирова О. С.¹, Сахневич М. Б.²

Makunina N. I.¹, Zhirova O. S.¹, Sakhnevich M. B.²

¹ *Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия.*

E-mail: natali.makunina@mail.ru, delectus.n-sk@mail.ru

² *ФГБУ «Алтайский государственный природный биосферный заповедник», г. Горно-Алтайск, Россия.*

E-mail: msaxnevich@mail.ru

¹ *Central Siberian Botanical Garden SB of RAS Novosibirsk, Russia*

² *Altai State Nature Biosphere Reserve, Gorno-Altaysk, Russia*

Реферат. Статья посвящена комплексному исследованию на одном из участков Северо-Восточного Алтая – Телецком хребте, расположенном в прителецкой части Алтайского заповедника. Работа основывается на 75 геоботанических описаниях, сделанных в 2014–2017 гг. в разных частях Телецкого хребта. В статье рассматриваются высотные границы поясов и подпоясов растительности Телецкого хребта, а также фитоценотическое разнообразие его растительных сообществ. На основании анализа полученных материалов, следует, что высотно-поясная колонка на Телецком хребте ограничена двумя поясами: лесостепным и лесным, в которых по площади преобладает лесной пояс. Лесостепной пояс включает два подпояса: нижний и верхний; лесной пояс образуют три подпояса: смешанных лесов, темнохвойных лесов и подгольцовый подпояс. По площади преобладают два нижних подпояса лесного пояса: смешанных лесов и темнохвойных лесов. В рамках эколого-фитоценотической классификации растительные сообщества на Телецком хребте относятся к 5 типам растительности: тундровый тип, темнохвойные леса, мелколиственные леса, высокоотравье, луга и степи.

Summary. The article describes the results of the complex study of vegetation on Telezky ridge – typical site of the North-East Altai. Teletsky ridge is situated on the South-East bank of lake Telezkoye, and makes part of Altai State Natural Biosphere Reserve. The work is based on the analysis of 75 geobotanical descriptions made in 2014–2017 in different parts of the ridge. The phytocenotic diversity of plant communities and altitudinal zonation of the ridge are discussed. Plant communities of Telezky ridge belong to 5 vegetation types: tundra, forests, high herb vegetation, meadows and steppes. The altitudinal belt column includes two belts: forest-steppe and forest one. The forest belt vegetation prevails over the area. The forest-steppe belt has two subbelts: lower and upper; forest belt comprises three subbelts: mixed forests, dark coniferous forests and the subgoltsy ones. The main area of Telezky ridge is covered with mixed forests and dark coniferous forests.

Введение

Одним из факторов, обеспечивающих биоразнообразие растительного покрова в горных районах, является высотная поясность. Многообразие флоры Алтайского заповедника, типичной части Алтайской горной страны, определяется как высотной поясностью, так и фитоценотическим разнообразием растительных сообществ. Прителецкая часть заповедника, в частности Телецкий хребет, характеризуется особыми климатическими и географическими условиями, которые накладывают отпечаток на распределение флоры в растительных сообществах. Определение высотных границ поясов и подпоясов Телецкого хребта и описание их растительного покрова являются важным этапом в изучении этого эталонного участка, отражающего закономерности распределения типов растительности на Северо-Восточном Алтае.

Рельеф. Телецкий хребет расположен на юго-восточном побережье Телецкого озера (Малолетко, 2009). От хребта Корбу его отсекают долины двух рек, стекающих с хр. Корбу в противоположных направлениях и впадающих в Телецкое озеро – р. Баскон и р. Чири. Это небольшой среднегорный хре-

бет (ширина 1–6 км), вытянутый с севера на юг на 15 км. Высота у подножия западного склона хребта составляют 430–440 м. Высоты его гребня едва достигают 1500 м (самая высокая точка – г. Тушту, 1706 м). В центральной части Телецкий хребет смыкается с хр. Корбу, там его высоты достигают 2000–2100 м. К северу и югу высоты гребня понижаются до 1000 м. Склоны хребта круты: средняя крутизна западного макросклона – 30–35°, восточного макросклона – 20–25°. Склоны расчленены большим количеством логов, по которым стекают ручьи – мелкие притоки рек Чири и Баскон или же впадающие в Телецкое озеро. Вдоль западного склона на высоте 550 м тянется пологосклонная терраса Беле (ширина около полукилометра), сложенная флювио-гляциальными отложениями. Выше террасы почти отвесные скалы чередуются с более пологими участками, перекрытыми местным делювием.

Климат. На террасе Беле наблюдается самый мягкий на Алтае климат (Модина, 1997). Он создается благодаря тёплым фоновым ветрам, дующим из долины р. Чулышман: фоновые явления наблюдаются 129 дней в году. Зимой по долине Чулышмана при ослаблении областей повышенного давления проникает тёплый воздух из Средней Азии, он вызывает оттепели. В течение всего года преобладает тёплый юго-восточный ветер. Продолжительность безморозного периода на террасе составляет 210–215 дней. Остальная территория хребта лишь частично попадает под действие фенов. Температура января уменьшается от -8 °С (данные метеостанции Беле) до -20 °С на высоте 2000 м (данные www.worldclim.org), июля – от 17 °С (550 м, данные метеостанции Беле) до 12 °С на высоте 2000 м (данные www.worldclim.org). Это редкий случай, когда годовая амплитуда температур увеличивается с высотой: на террасе Беле она составляет 25 °С, на высоте 2000 м – 33 °С. Среднегодовая температура уменьшается от +3,6 °С (550 м, терраса Беле) до -4 °С (2000 м), переход среднегодовой температуры через 0 °С происходит на высоте около 1000 м. Среднегодовое количество осадков с высотой изменяется мало: на террасе (550 м над ур.м.) оно составляет 550 мм, на высоте 2000 м – 480 мм (Агроклиматический..., 1962).

Растительность. Как и большая часть Северо-Восточного Алтая, Телецкий хребет почти полностью покрыт лесом. Основной особенностью растительности хребта является наличие в нижней части западного макросклона (терраса Беле) лесостепных участков. Это явление обусловлено климатическими особенностями: частыми фенами и сухими тёплыми ветрами из долины р. Чулышман. Телецкий хребет полностью входит в состав Алтайского государственного заповедника. Его растительность находится вне постоянного антропогенного воздействия, начиная с 30-х годов прошлого века, хребет мог бы служить эталоном, отражающим закономерности распределения растительности на Северо-Восточном Алтае, однако его растительность до сих пор не охарактеризована. Лишь в работе М. В. Золотовского (1938), выполненной почти столетие назад, опубликованы отдельные общие описания некоторых типов леса.

Целью нашей работы является определение высотных границ поясов и подпоясов Телецкого хребта и описание их растительного покрова. Работа основывается на 75 описаниях, сделанных в 2014–2017 гг. в разных частях Телецкого хребта авторами статьи.

Результаты и обсуждение

Фитоценологическое разнообразие растительных сообществ Телецкого хребта.

В рамках эколого-фитоценологической классификации растительные сообщества относятся к 5 типам растительности. **Тундровый тип растительности** образует небольшие «пяточки», приуроченные к выпуклым вершинным участкам (1900–2100 м) на водоразделе верховьев рр. Баскон и Чири.

На исследуемой территории лесной тип растительности представлен 6 ассоциациями: 4 представляют темнохвойные леса и образуют фон в средней и верхней части лесного пояса, 2 характеризуют мелколиственные леса – фоновые сообщества лесостепного и нижней части лесного поясов. **Темнохвойные леса** представлены 4 ассоциациями: ерничково-черничные кедровые, левзейно-черничные кедровые, высокотравно-черничные кедровые и высокотравные кедрово-пихтовые леса. Леса первых двух ассоциаций характерны для верхней части лесного пояса, две последние – для средней части лесного пояса. **Мелколиственные леса** создают фон в нижней части лесного пояса и в лесостепном поясе.

Травяную растительность на Телецком хребте представляют высокотравья, луга и степи. В условиях заповедного режима именно высокотравья преобладают среди травянистых сообществ лесного

пояса. На Телецком хребте выявлено две ассоциации высокотравий: ежовые высокотравья и левзеевые высокотравья. Луга и степи представлены только в лесостепном поясе и только на западном склоне Телецкого хребта. Нами выявлено две ассоциации остепненных лугов (коротконожковые и ежово-овсяницевые) и ассоциация разнотравных луговых степей. Разнотравные луговые степи приурочены к выпуклым крутым световым склонам и встречаются исключительно в нижней части лесостепного пояса.

Высотная поясность

Высотно-поясная колонка растительности на Телецком хребте представлена двумя поясами: лесостепным и лесным. По площади преобладает лесной пояс, существование фрагмента лесостепного пояса полностью обязано теплым фоновым ветрам, дующим из долины р. Чулышман.

Лесостепной пояс (430–800 м) представлен только на западном склоне Телецкого хребта и охватывает террасу Беле и прилегающую к ней часть крутого западного склона хребта. Эти две части отличаются по растительности и представляют два подпояса: нижний, приуроченный к террасе, и верхний, занимающий склоны до высоты 800 м. **Нижний подпояс лесостепного пояса** (450–600 м), как и сама терраса, выражен в центральной части западного склона хребта и постепенно выклинивается к северу и к югу. Травяные сообщества представляют луговые степи на выпуклых крутых световых склонах и коротконожковые остепненные луга на выпуклых световых склонах средней крутизны. Остальные местообитания первоначально были заняты лесами: преобладали остепненно-травяные березовые леса, лишь на вогнутых теневых склонах их сменяли мезофитно-травяные смешанные леса. Затем, вблизи поселка, на террасе, площадь лесов частично сократилась за счет вырубок, производившихся до организации заповедника, во время закрытий заповедника в 1951 и 1961 гг., а также вырубок, допущенных в хозяйственной зоне посёлка до 2014 г. В настоящее время основную площадь пастбищных угодий занимают ежово-овсяницевые остепненные луга. **Верхний подпояс лесостепного пояса** (600–800 м) расположен выше террасы. В северной и южной части хребта, где терраса выклинивается, он занимает весь высотный диапазон лесостепного пояса.

Преобладают крутые склоны (30–35°): на выпуклых световых участках встречаются коротконожковые остепненные луга, их площадь уменьшается с увеличением абсолютной высоты. Основная часть территории занята мезофитно-травяными смешанными лесами, на световых склонах встречаются остепненно-травяные березовые леса.

Лесной пояс (800–2000 м) занимает основную часть территории хребта. По растительности отличаются три подпояса: нижний, подпояс смешанных лесов, 800–1200 м; средний, подпояс темнохвойных лесов, (1000) 1200–1800 м; верхний, подгольцовый подпояс, 1800–2000 м.

В высотный диапазон **подпояса смешанных лесов** попадает центральная часть западного склона хребта на высотах 800–1200 м, а также низкогорные северная и южная часть Телецкого хребта. Фон создают мезофитно-травяные смешанные леса: они занимают преобладающие по площади склоны средней крутизны. Крутые склоны (30–45°) в большинстве случаев представляют собой заросшие, но сохранившие подвижность каменистые осыпи и покрыты ежовыми высокотравьями; на выходах коренных пород их сменяют небольшие фрагменты лесов. В результате крутые склоны приобретают облик редколесий: существование таких «псевдоредколесий» обусловлено не климатическими факторами, как вблизи верхней границы леса, а особенностями подстилающего субстрата.

Подпояс темнохвойных лесов является базисным в центральной части восточного склона хребта, где его нижняя граница опускается ниже 1000 м. Только на высоте больше 1200 м он появляется на западном склоне хребта. Леса обладают пышным травяным ярусом: его создает высокотравье. Фоновые леса подпояса – высокотравно-черничные кедровые и высокотравные кедрово-пихтовые леса. Их распределение определяется режимом увлажнения: в случае неглубокого залегания проточных грунтовых вод представлены высокотравные кедрово-пихтовые леса, в остальных случаях преобладают высокотравно-черничные кедровые леса. Обширные пространства на крутых склонах (30–45°), представляющих заросшие каменистые осыпи, покрывают ежовые высокотравья с небольшими «островками» темнохвойных лесов, приуроченных к выходам коренных пород, создающие облик «псевдоредколесий».

Подгольцовый подпояс (1800–2000 м) присутствует только на водоразделе верховий рек Баскон и Чири на «перемычке» между Телецким хребтом и хребтом Корбу. Водораздел представляет собой пологую вершинную поверхность, расчлененную многочисленными водотоками – истоками ручьев и речек. Распределение растительных сообществ зависит от режима увлажнения. В случаях проточного грунтового увлажнения склоны покрывают левзеево-черничные кедровые леса, на пологих участках встречаются субальпийские луга. В остальных случаях на склонах преобладают ерниково-черничные кедровые леса, небольшие участки на выпуклых вершинах занимают ерниковые тундры. Водоразделы пересекают многочисленные ручейки, берега которых покрывают закустаренные субальпийские луга или заросли кустарников с субальпийским травостоем.

Заключение

Высотно-поясная колонка Телецкого хребта сложена двумя поясами – лесостепным и лесным. Лесной пояс характерен для растительности Северо-Восточного Алтая, существование лесостепного пояса обусловлено влиянием теплых ветров из долины р. Чулышман. Лесостепной пояс включает два подпояса: нижний и верхний; лесной пояс образуют три подпояса: смешанных лесов, темнохвойных лесов и подгольцовый подпояс. По площади преобладают два нижних подпояса лесного пояса: смешанных лесов и темнохвойных лесов.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматический справочник по Горно-Алтайской автономной области. – Л.: Гидрометеиздат, 1962. – С. 83.
- Золотовский М. В.** Очерк растительности Алтайского заповедника // Тр. Алтайск. гос. заповедника. Вып. 2. – М., 1938. – С. 5–93.
- Малолетко А. М.** Телецкое озеро по исследованиям 1973–1975 гг. Томск: Томский государственный университет, 2009. – С. 9–19.
- Модина Т. Д.** Климаты Республики Алтай. – Новосибирск, 1997. – 177 с.
- WorldClim – Global Climate Data. Free climate data for ecological modeling and GIS. URL: <http://www.worldclim.org/> (Дата обращения 20.12.2017).

УДК 58.072

Особенности развития некоторых инвазионных видов растений на юге Сибири

Features of development of some invasive plant species in the South of Siberia

Терехина Т. А.

Terekhina T. A.

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: kafbotasu@mail.ru

Altai state university, Barnaul, Russia

Реферат. Проанализированы данные по биомассе, плотности популяций четырех инвазионных видов (*Solidago canadensis* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Cyclachaen axanthiifolia* (Nutt.) Fresen, *Solanum triflorum* Nutt.) в Алтайском крае.

Summary. The data on biomass, density of populations of four invasive species (*Solidago canadensis* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Cyclachaen axanthiifolia* (Nutt.) Fresen, *Solanum triflorum* Nutt.) in the Altai Kari is analyzed.

В последние десятилетия проблема проникновения чужеродных видов растений становится все острее. Важным аспектом является рассмотрение особенностей развития и внедрения инорайонных видов в растительные сообщества разной степени нарушенности. Именно в значительной мере разрушенных сообществах эти растения начинают активно расселяться. Первоначально проникновение вида происходит там, где имеются условия для возникновения первичной популяции. Пройдя через этап адаптации, новый вид начинает процесс расселения. Если имеется несколько очагов внедрения, то процесс происходит достаточно быстро. В большинстве случаев этому в значительной мере способствует человек. Особенно в том случае, если имеется много местообитаний, где формируются первичные популяции адвентивного вида.

В процессе проведения исследования была использована стандартная методика. В популяциях изучаемых видов закладывались пробные площадки в количестве 10, площадь каждой составляла 0,1 м². Отобранные образцы высушивались до воздушно сухого состояния. Затем материал обрабатывался и сводился в таблицы. Отборы проб проводились в период максимального развития изучаемых видов в конце июля – начале августа. Всего было изучено 4 вида инвазионных растений.

Золотарник канадский (*Solidago canadensis* L.) является многолетником, размножающимся как корневищами, так и своими летучими семенами. Естественно произрастает на западе Канады. Одно из самых старых декоративных растений, которое культивируется со середины 17 в. Натурализация вида в Европе и на территории России началась в середине 19 в. В настоящее время *S. canadensis* широко распространен в Европе, Японии, Китае, Австралии, Новой Зеландии и т. д. (Черная книга..., 2016). Распространяется как беглец культуры на территории Сибири. Плоды его рассеиваются на дальние расстояния, что обеспечивает колонизацию незанятых участков. В ряде сибирских населенных пунктов и их окрестностях американские золотарники массово разрастаются на месте заброшенных садовых участков. Впервые *S. canadensis* на территории Западной Сибири был найден в окрестностях городов Барнаула, Бийска (Терехина, Копытина, 1996). Инвазионный вид в Алтайском крае, Кемеровской области (категория 1), Томской обл., Республике Алтай (категория 2), Омской, Новосибирской областях (категория 3) (Черная книга..., 2016).

Внедрение золотарника в естественные ценозы наблюдается с начала 21 в. В процессе обследования мест произрастания инвазионных видов в полевой период 2017 г. было установлено произрастание данного вида по обочинам дорог начиная от с. Сростки до г. Барнаула. Это Бийский, Зональный,

Троицкий, Косихинский и Первомайский районы. В окрестностях г. Бийска в пойме р. Оби практически все луга заняты золотарником канадским с 90–100 % проективным покрытием. На суходольных лугах проективное покрытие его значительно меньше и составляет не более 60–70 %. На заброшенных садовых участках и на неудобьях проективное покрытие достигает 90 %. Для характеристики сообществ с доминированием золотарника были взяты пробы в 10 кратной повторности (табл. 1). Количество побегов золотарника на 1 м² достигает 200, длина побегов в среднем составляет 75 см, воздушно-сухая биомасса более чем в 46 раз больше чем биомасса других видов, что составляет 119,6 г/м². Вся биомасса инвазионного вида примерно наполовину состоит из грубых малосъедобных стеблей, что несомненно скажется на продуктивности сенокосных угодий.

Таблица 1

Развитие инвазионных видов растений

Показатели	<i>Solidago canadensis</i> L.	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.
Количество побегов на 1 м ²	186,7(110–230)	255(140–470)
Длина побегов см	75,07(46–100)	35,58(9,0–72,0)
Биомасса стеблей г\м ²	594,4(283,7–910,6)	95,69(28,2–139,3)
Биомасса листьев г\м ²	429,5(369,8–480,5)	65,25(15,1–71,6)
Биомасса соцветий г\м ²	97,3(3,0–154,0)	56,29(9,4–178,3)
Общая биомасса доминанта г\м ²	1119,6(656,5–1545,1)	217,5(53,8–429,3)
Биомасса других видов г\м ²	24,0(13,7–40,4)	69,14(1,3–267,2)
Соотношение биомассы инвазионного вида и других видов	46,65 : 1	3,15 : 1

Амброзия полыннолистная *Ambrosia artemisiifolia* L. на территории Алтайского края впервые была обнаружена у с. Нижняя Каменка Алтайского района (1995), на территории городов Бийска, Барнаула (2001) и у с. Большое Угренево Бийского района (2000) (Мишина, Терехина, 2002). В селе Большое Угренево Бийского района *A. artemisiifolia* обильно произрастает на территории животноводческой фермы и продвигается вглубь соснового бора на 300 м. Плотность популяции амброзии в 2017 г. (табл.1) достигала 255 на 1 м² с проективным покрытием до 80–95 %. Растения в целом невысокие 35 см, однако в более благоприятных местах могут достигать высоты более 1 м. Исходя из анализа отобранных проб основной вклад в биомассу амброзии составляют стебли растений. Биомасса доминирующего вида в местах отобранных проб достигает 217,5 г/м², что более чем в 3 раза превышает биомассу других видов растений. Наблюдаемая популяция занимает площадь в 2,9 га. В течение последних 10 лет популяция амброзии немного расширяет площадь и дает вполне зрелые семена. В Омской, Томской, Кемеровской, части Иркутской области, Алтайском крае *A. artemisiifolia* – потенциально инвазионный вид (категория 4).

Cyclachaen axanthiifolia (Nutt.) Fresen на территории Алтайского края впервые была зарегистрирована в 1993 г. в Михайловском районе (Терехина, 1995) как рудеральное растение. В течение десяти лет циклахена быстро распространилась по территории края. В настоящее время произрастает по нарушенным местообитаниям Кулундинской низменности, Приобском плато и Предалтайской равнине, редко встречается в Новосибирской и Томской областях (Черная книга..., 2016).

В Алтайском крае *C. xanthiifolia* активно расселяется и натурализуется в нарушенных полустепенных и естественных местообитаниях (категория 2). На территории Томской, Новосибирской областей, Республике Алтай известны единичные находки – потенциально инвазионный вид (категория 4). Растет *C. xanthiifolia* на обочинах дорог, вокруг жилья, ферм, в местах мусорных свалок. Предпочитает богатые как рыхлые, так и плотные, необрабатываемые почвы, однако встречается в посевах пропашных культур, как правило, на огрехах. При изучении нескольких популяций циклахены в г. Горняк было отмечено, что высота растений в среднем составляла 109 см (4–190 см), число побегов достигло 52,3 шт./м² (39–543), проективное покрытие 50 % (20–90 %). Воздушно-сухая биомасса иногда превышала 5 кг/м². При обследовании 1160 пустырей встречаемость циклахены достигала 95 %, а на 2115 придомовых территориях составила 55 %. Этот вид не съедобен для животных, а у человека вызывает аллергию.

История появления в России паслена трехцветкового *Solanum triflorum* Nutt. связана с окрестностями г. Омска, где его впервые обнаружил в 1943 году Н. А. Плотников. Его родиной является Северная Америка, широко распространен в Бельгии, Словакии, Чехии, Румынии, Канаде, США. В паслен трехцветковый был 2007 г. обнаружен в республике Татарстан, в 2008 г. найден Республике Калмыкия (Очаги карантинных... 2018). В гербарии Алтайского госуниверситета имеется экземпляр, собранный нами в лесополосе у с. Ключи в 1977 году. По данным карантинной инспекции очаг *S. triflorum* впервые зарегистрирован в 1987 году на территории Алтайского края в Ключевском районе на площади 4 га. В дальнейшем наблюдалось увеличение занимаемой площади до 1755 га. Очаги с очень высокой плотностью засорения пасленом трехцветковым регистрируются на поливных полях хозяйств в Немецком национальном и Славгородском районах на общей площади 154 га. Часть посевных площадей в Немецком районе была занята посадками облепихи в окрестностях с. Кусак, в которых паслен произрастает в значительном обилии. На западе Алтайского края и юге Омской области *S. triflorum* расселяется и натурализуется по нарушенным местообитаниям, прежде всего по агрофитоценозам (статус 3). В Прибайкалье – потенциально инвазионный вид (статус 4). Продолжительность вегетационного периода у паслена от 50–60 до 120–130 дней. Оценивая развитие паслена в посевах моркови следует отметить его небольшую численность (10 экз./м²) и биомассу (табл.2). В данном посевах у него является конкурентом паслен черный, который в десять раз развит лучше. Всего в посевах моркови произрастали 16 видов сорняков и паслен трехцветковый имел очень маленькую биомассу. Соотношение биомассы паслена трех-

Таблица 2

Развитие растений в агрофитоценозе моркови (Немецкий район, Алтайский край)

Виды	Количество культурных и сорных растений экз./м ² X ± m	Воздушно-сухая биомасса надземной части культурных и сорных растений г/м ² X ± m	Высота культурных и сорных растений см X ± m
<i>Daucus sativus</i> (Hoffm.) Raehl.	46,00 ± 5,62	88,02 ± 7,59	36,3 ±
<i>Solanum nigrum</i> L.	109,4 ± 21,58	399,22 ± 46,64	36,86 ±
<i>Solanum triflorum</i> Nutt.	10,00 ± 1,92	11,34 ± 1,70	15,66 ±
<i>Amaranthus albus</i> L.	0,60 ± 0,44	1,32 ± 0,62	19,5 ±
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	5,00 ± 2,06	8,18 ± 1,86	25,65 ±
<i>Polygonum scabrum</i> Moench	11,2 ± 6,8	37,72 ± 6,46	52,23 ±
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	0,2 ± 0,2	0,22 ± 0,11	5,0 ± 0,23
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	9,00 ± 3,46	22,72 ± 5,47	54,8 ±
<i>Malva mauritiana</i> L.	0,80 ± 0,44	1,16 ± 0,50	45,00 ±
<i>Thlaspi arvense</i> L.	0,4 ± 0,2	0,38 ± 0,19	29,0 ± 1,32
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C.A. Mey.	0,2 ± 0,2	0,66 ± 0,33	44,0 ± 0,69
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér	0,2 ± 0,2	0,12 ± 0,06	3,1 ± 0,43
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	1,20 ± 0,54	12,20 ± 3,17	57,38 ±
<i>Kochia scoparia</i> (L.) Schrad	0,2 ± 0,2	0,76 ± 0,38	2,5 ± 0,13
<i>Malva pusilla</i> Sm.	1,00 ± 0,62	28,58 ± 9,92	72,22 ±
<i>Hyoscyamus niger</i> L.	1,60 ± 0,72	8,28 ± 2,18	47,33 ±
<i>Panicum milliaceum</i> L.	2,40 ± 1,06	8,46 ± 2,16	53,03 ±
Соотношение биомассы <i>Solanum triflorum</i> и остальных видов сорных растений	1 : 46,73		

цветкового к биомассе остальных видов сорняков составляет 1: 46,73. Однако этот низкий показатель свидетельствует лишь о пластичности вида. В более открытых местообитаниях его масса возрастает в сотни раз. Анализируя таблицу 3 и рассматривая степень развития сорных растений в агрофитоценозе свеклы видно, что видовой состав сорных растений насчитывал 8 видов. Плотность популяции паслена трехцветкового немного превышала 11 экземпляров на м². Биомасса паслена трехцветкового достигала почти 50 г/м², и по отношению к другим видам составляла как 1 : 10,28. Таким образом популяция паслена в посевах свеклы посевной развивает большую биомассу по сравнению с развитием в агрофитоценозе моркови при почти одинаковой плотности от 10 до 11 экз./м².

Таблица 3

Развитие растений в агрофитоценозе свеклы (Славгородский район, Алтайский край)

Виды	Количество культурных и сорных растений экз./м ² X ± m	Воздушно-сухая биомасса надземной части культурных и сорных растений г/м ² X ± m	Высота культурных и сорных растений см X ± m
<i>Beta vulgaris</i> L.	44,0 ± 5,6	109,86 ± 11,38	27,05 ± 0,41
<i>Solanum nigrum</i> L.	0,40 ± 0,26	1,72 ± 1,22	34,0 ± 8,0
<i>Solanum triflorum</i> Nutt.	11,6 ± 4,96	48,30 ± 18,06	20,32 ± 1,01
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	18,40 ± 4,06	60,34 ± 19,5	38,45 ± 4,34
<i>Polygonum scabrum</i> Moench	18,40 ± 4,06	7,0 ± 4,4	53,87 ± 5,39
<i>Medicago sativa</i> L.	0,40 ± 0,26	0,76 ± 0,62	47,0 ± 10,0
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	17,60 ± 2,04	48,8 ± 9,84	59,76 ± 4,20
<i>Malva mauritiana</i> L.	14,40 ± 3,94	377,58 ± 12,3	67,92 ± 5,22
<i>Panicum milliaceum</i> L.	0,2 ± 0,2	0,02 ± 0,02	10,0
Соотношение биомассы <i>Solanum triflorum</i> и остальных видов сорных растений	1 : 10,28		

ЛИТЕРАТУРА

Мишина И. А., Терехина Т. А. Агрессивность новых видов сорных растений в Алтайском крае // АГРО XXI, 2002. – № 7–12. – С. 11–18. URL: <http://issuu.com/agroxxi/docs/journal20020712?e=6508124/4434860> (дата обращения: 10.10.2015).

Очаги карантинных сорных растений в республике Татарстан // Управление Россельхознадзора республике Татарстан: официальный сайт, 2018. URL: <http://shn.tatarstan.ru/rospredupr/paslen.html> (дата обращения: 28.02.2018).

Терехина Т. А. Адвентивные растения во флоре Алтайского края // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. – Томск, 1995. – С. 60–61.

Терехина Т. А., Копытина Т. М. Конспект флоры г. Барнаула // Флора и растительность Алтая. – Барнаул, 1996. – Т. 2. – С. 115–128.

Черная книга флоры Сибири /ред. Ю.К.Виноградова, А. Н. Куприянов. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. – 439 с.

УДК 582.232(575.123)

Сине-зеленые водоросли основных типов почв Ферганской долины Узбекистана

Bluegreen algae of the main soil types of the Ferghana Valley of Uzbekistan

Тухтабоева Ю., Тожибоев Ш.

Tukhtaboeva Y., Tojhiboev Sh.

Наманганский госуниверситет, г. Наманган, Узбекистан. E-mail: repititor_bio@mail.ru

Namangan University, Namangan, Uzbekistan

Реферат. Изучено видовое разнообразие сине-зеленых водорослей основных типов почв Ферганской долины в пределах Наманганской области. В типичном сероземе зарегистрировано 25 видов водорослей. Виды порядка Nostocales и Oscillatoriales представлены почти одинаковым числом (10 и 13) видов. Среди представителей порядка Nostocales *Nostoc punctiforme* f. *populorum* Lund 1962 и *Anabeana variabilis* Fogg 1953 являются доминирующими. Для типичного серозема в список преобладающих видов вошли: *Phormidium molle*, *Phormidium foveolarum*, *Phormidium tenue*, *Oscillatoria brevia* Lewin R. A. 1962, *Synechococcus aeruginosa* Fogg 1953. Широкое распространение получили виды рода *Nostoc*, *Anabeana* и *Nodularia* Kratz et Myers 1955.

Summary. The species diversity of bluegreen algae of the main soil types of the Ferghana Valley within the Namangan region has been studied. In typical serozem, 25 species of algae are recorded. Species of order Nostocales and Oscillatoriales are represented by the same number (10 and 13). Among representative of the order Nostocales *Nostoc punctiforme* f. *populorum* Lund 1962 and *Anabeana variabilis* Fogg 1953 are dominant. For typical serozem the list of predominant species includes: *Phormidium molle*, *Phormidium foveolarum*, *Phormidium tenue*, *Oscillatoria brevia* Lewin R. A. 1962, *Synechococcus aeruginosa* Fogg 1953. The species of the genus *Nostoc*, *Anabeana* and *Nodularia* Kratz et Myers, 1955 were widely distributed.

Введение

Водоросли являются постоянными компонентами почвенных микробиоценозов и чутко реагируют на изменение почвенной среды. Об этом свидетельствуют классические работы К. Ю. Мусаева (1960), М. М. Голлербах, Э. А. Штина (1969), Э. А. Штина, М. М. Голлербах (1976) и других исследователей. Изучение состава и динамики почвенных водорослей, физиолого-биохимических процессов, протекающих в почве, является основной задачей исследователей – альгологов. Эти вопросы важны для понимания сложных взаимоотношений водорослей с различными организмами и самой почвой. Выявление и определение видового состава является первоначальной задачей данного вопроса.

Последние годы исследования по выявлению и определению почвенных водорослей в Узбекистане не проводились (Машарипов и др., 1987). Данная работа является первым сообщением о видовом составе водорослей основных типов почв Ферганской долины в пределах Узбекистана.

Объект и методы исследований

Объектом исследования являются различные типы почв: светлый серозем типичный, темный, типично-коричневый и светло-бурый в пределах Наманганской области. В ходе работы отмечалось изменение растительности, эдафических факторов, что естественно должно накладывать свой отпечаток на ход почвообразовательных и других процессов. В работе были применены методы, приведенные в классических работах М. М. Голлербах, Э. А. Штина (1969), Э. А. Штина, М. М. Голлербах (1979). Образцы почв отбирались в целинных почвах на различных высотах от 300 до 2100 м н. у. м.

Пробы почв отбирались по генетическим горизонтам, включая горизонт С. При сборе почвенных проб, отмечали глубины выкапывания, температуру поверхности и глубину почвы по температурам Савинова. Для выявления видового состава водорослей применяли метод культуры и со стеклами

обрастания. В процессе роста водоросли просматривались многократно. Раньше всех появлялись зеленые, обладающие подвижными стадиями размножения, позднее появились диатомовые, сине-зеленые, желто-зеленые.

Полученные результаты и их анализ

В Средней Азии сероземы подразделяются на 3 подтипа: светлые, типичные и темные. Свои исследования мы проводили именно по этим типам, а также типично-коричневым и светло-бурым почвам. В светлом сероземе обнаружено 29 видов водорослей. Порядок Oscillatoriales представлен 15 видами, из которых 5 видов составляет род *Phormidium* Misro 1960; Durell 1962. Порядок Nostocales включает в себе 11 видов. Широкое распространение получили виды рода *Nostoc*, *Anabaena* и *Nodularia* Kratz et Myers, 1955. Несколько реже встречались представители порядка Chlorococcales, представленные 3 видами. В культурах часто встречалась *Synechocystis salina* Fogg 1953.

Для светлого серозема состав преобладающих видов следующий: *Phormidium foveolarum*, *Phormidium subfuscum* Misro 1960, *Nostoc punctiforme* f. *populorum*, *Nostoc linckia*, *Nodularia harvenana* Gusev, 1966. В типичном сероземе зарегистрировано 25 видов водорослей. Порядок Nostocales и Oscillatoriales представлены почти одинаковым числом (10 и 13) видов. Среди представителей порядка Nostocales *Nostoc punctiforme* f. *popularum* Gusev, 1966 и *Anabaena variabilis* Fogg 1953 являются доминирующими. Для типичного серозема в список преобладающих видов вошли: *Phormidium molle*, *Phormidium foveolarum*, *Phormidium tenue* (Misro 1960); Durell 1962, *Oscillatoria brevia* Lewin R. A 1962, *Synechococcus aeruginosa* Fogg, 1953.

Сине-зеленые в темном сероземе представлены 22 видами. По степени развития в культурах лучшее развитие имели представители порядка Nostocales, часто попадали виды рода *Nostoc* *Nostoc paludosum*, *Nostoc microscopium* Gusev, 1966, *Anabaena oscillarioedes* Fogg, 1953. Единичные *Cylindrospermum stagnale* Lazaroff et Vishniac 1961 и *Phormidium fragile* и *foveolarum* Misro 1960 образовали еле заметную пленку синезеленого цвета.

В типично-коричневой почве видовой состав сине-зеленых водорослей доходит до 30 видов. По видовому разнообразию порядок Nostocales представлен 13 видами, из них значительно по сравнению с другими развивались *Nostoc punctiforme* f. *populorum* Gusev, 1966, *Cylindrospermum muscicola* Lazaroff et Vishniac 1961, *Anabaena variabilis* Fogg 1953. На поверхности почвы *Nostoc commune* Gusev 1966 образует пластинчато-складчатую пленку. Редко обнаруживались нитчатые *Stigeoclonium stagnale*, *Anabaena variabilis* (Штина, Голлербах, 1976).

В светло-бурой почве видовой состав сине-зеленых водорослей насчитывает 34 вида. Порядок Oscillatoriales представлен 16 видами. Несколько меньше (по 9 видов) составляют представители Chlorococcales и Nostocales. Значительное разнообразие имеет род *Phormidium* Misro 1960 (9 видов). Отмечалось разнообразие видов рода *Gloeocapsa* (4 вида), *Oscillatoria Anagnostidis* 1961 (3 вида), *Aphanothecace* (2 вида). Выявлено 6 видов азотфиксирующих сине-зеленых: *Nostoc commune*, *Nostoc punctiforme* f. *populorum* Gusev, 1966, *Anabaena variabilis*, *Anabaena oscillarioides* Fogg 1953, *Cylindrospermum stagnale* Singh 1961, *Microcoleus vaginatus* (Gollerbach, Shtina 1976).

В обследованных образцах почвы постоянно присутствовали 8 видов сине-зеленых водорослей, а именно *Nostoc punctiforme* f. *populorum*, *Nostoc microscopium* Gusev 1966, *Anabaena variabilis* Durrell 1962, *Cylindrospermum muscicola* Singh 1961, *Phormidium foveolarum*, *Phormidium molle* и *Microcoleus vaginatus* Misro, 1960, *Plactonema hollerbachina* (Gollerbach, Shtina, 1962).

Для почвенных типов или подтипов были отмечены специфические виды водорослей. Для светлого серозема *Synechocystis sallensis* и *Anabaena birgae* f. *minor* Fogg 1953. В типичном сероземе специфические виды не отмечены. Для темного серозема специфическими оказались *Nostoc sphaeroides* Gusev 1966, *Anabaena spiroides* Fogg 1953, *Scytonema hofmanii*, *Phormidium ramosum*, *Symploca muscorum*, *Lyngbus contorta* Lyngbus *Scottii* Parshikova 1987. В целом, для сероземов специфическими выделены виды *Synechococcus aeruginosa* Fogg 1953, *Nostoc sphaeroides*, *Nostoc linkia foveolarum muscorum* Gusev, 1966, *Anabaena birgae foveolarum minor*, *Anabaena spiroides* Fogg 1953, *Scytonema hofmani*, *Oscillatoria brevis foveolarum variabilis* (Gollerbach, Shtina, 1962), *Phormidium ramosum*, *Symploca muscorum*, *Lyngbus scotti*, *Plectonema boryanum* и *Plectonema notatum* Masharipov 1987. Что касается типично-коричневой почвы специфическим были *Cylindrospermum licheniforme*, *Calothrix fusca*, *Phormidium ambigum*, *Phormidium bornetti*, *Phormidium subfuscum* f. *lonnianum* Misro 1960.

Для светло-бурой почвы специфичными оказались *Synechocystis elongates* Shirshov 1953, *Gleocapsa alpine*, *Gleocapsa minor*, *Stigonema hormoides*, *Oscillatoria boryana* (Anagnostidis, 1961), *Phormidium corium*, *Phormidium ligidum foveolarum tenor*, *Phormidium paulsenianum foveolarum populorum*, *Lyngbya aerugineo-coerulea* Parshikova 1987.

Наряду с чертами специфичности все эти почвы имеют много общего в видовом составе. Наиболее близки по количеству видов типично-коричневая и светло-бурая почвы для которых общими отмечены 32 вида. Эти почвы, расположенные от 1600 до 2100 м н. у. м., характеризуются сравнительно большим количеством водорастворимого гумуса.

33 вида оказались общими у темного серозема и типично-коричневой почвы, расположенных на высоте от 1100 до 1600 м н. у. м. Наименьшее сходство по количеству видов показали типичный и темный серозем – 6 видов. На основании этих показателей можно предполагать, что все изученные почвы имеют общие черты, несмотря на то, что почвообразовательные процессы наложили свой отпечаток на видовой состав каждой почвы.

В светлых и типичных сероземах наблюдалось доминирование сине-зеленых неазотфиксирующих сине-зеленых. Изменение комплекса экологических условий от светлого серозема до темного и далее до светло-бурой почвы (с увеличением высоты местности н. у. м.) приводит к изменению в комплексе доминирующих видов сине-зеленых водорослей, число их сокращается. Таким образом, наблюдается картина, аналогичная той, при которой отмечается зональное распределение водорослей с юга на север.

В сероземах наиболее хорошо представлены представители порядка Oscillatoriales, в типично-коричневой и светло-бурой почвах – Nostocales, за счет азотфиксирующих. В светло-бурой почве наблюдается развитие некоторых видов *Gleocapsa* – *Gleocapsa alpine*, *Gleocapsa minor*, *Gleocapsa turgida* Singh 1961 и *Stigonema hormoides* Shtina 1962.

Доля сине-зеленых в светлом составляет 44,3 % , в типичном сероземе 37,3 % , переходя к темному ещё меньший процент – 33,6 % от общего количества видового разнообразия. В типично-коричневой и светло-бурой почве примерно одинаковое (31,5 % , 30,9 %) количество видов. Количество клеток в 1 г почвы в зависимости от климатических и эдафического фактор колеблется от 7 до 39 тыс.

Южные склоны изученных почв по отношению разнообразия видового состава сине-зеленых водорослей были богаче, чем северные. Склон южной экспозиции всегда имеет пониженную влажность и повышенную температуру почвы. Эти факторы безусловно оказывают своё влияние на развитие водорослей. На склонах южной экспозиции наблюдалось сравнительно большее развитие сине-зеленых. Ферганская долина находится в аридном поясе, окруженная горной системой Тянь-Шаня и Памира. Низменная часть более сухая, жаркая. Светлый и типичный сероземы находятся под влиянием большого солнечного излучения. Это повлияло на биологическое разнообразие сине-зеленых.

Заключение

Таким образом, количество видов сине-зеленых водорослей и систематическое разнообразие в основных типах и подтипах почв Ферганской долины формируется в зависимости от эдафических и климатических особенностей. В светлом и типичном сероземе находящимся под влиянием сильной солнечной инсоляции, приводящей к понижению влажности и повышению температуры почвы, преобладают представители Oscillatoriales, в типично-коричневой и светло-бурой почве – Nostocales.

ЛИТЕРАТУРА

- Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. – Л.: Наука, 1962. – 228 с.
- Машарипов П. М., Кучкаров М. А., Урманов З. У. Синезеленые водоросли сероземных почв Узбекистана // Актуальные проблемы совр. Альгологии: сб. статей, 1987. – 69–70 с.
- Мусаев К. Ю. Водоросли орошаемых земель и их значение для плодородия почв. – Ташкент: Изд. АН.Уз., 1960. – 210 с.
- Паршикова Т. В. Поверхностно-активные вещества как фактор регуляции развития водорослей. – Киев: Фитосоцицентр, 2004. – 276с.
- Тажибоев Ш. Ж. Водоросли целинных почв. Ташкентского области и их некоторые биохимические особенности // Автореф. канд. дисс. – Ташкент, 1973. – 25 с.
- Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология водорослей. – М.: Наука, 1976. – 144 с.

УДК 502.75

Каталог редких и уязвимых сосудистых растений Монголии

A catalogue of rare and threatened vascular plants of Mongolia

Ургамал М.

Urgamal M.

*Институт общей и экспериментальной биологии, Академия Наук Монголии, г. Улан-Батор, Монголия.
E-mail: urgamal@botany.mas.ac.mn; urгаа2007@gmail.com*

Institute of General and Experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia

Реферат. В этом каталоге представлено 1472 вида и подвида редких и уязвимых сосудистых растений Монголии, принадлежащих к 456 родам и 96 семействам. Эти виды были определены как нуждающиеся в сохранении. Для каждого вида приводится латинское название, синонимы, данные о местообитании, правовой статус, группа охраны и статус видов, находящихся под угрозой, занесенных в МСОП и Красную книгу Монголии. Это первая всеобъемлющая и полная инвентаризация сосудистых растений Монголии, находящихся под угрозой исчезновения. Информация была собрана и проанализирована из более чем 150 ссылок и учитывает 64,500 листов оцифрованных коллекций нашего Гербария (УБА).

Summary. In this catalogue, a total 1472 species and subspecies belonged to 456 genera and 96 families to rare and threatened vascular plants of Mongolia comprises it. These species contains are near threatened and vulnerable as they have been identified as being in need of conservation status attention. In each species included information such as scientific and synonymic names, global, regional and national distribution data, legal status, conservation groups and threatened statuses, The International Union for Conservation of Nature (IUCN) habitat types and Mongolian Red Book and Red List. It is the first comprehensive and complete inventory of the Mongolia's threatened species to the vascular flora. It synthesizes information from more than 150 references and take into account 64,500 sheets digitalized collections of our Herbarium (UBA).

Introduction

Mongolia is situated in the temperate zone and lie between longitudes 87°52' and 119°58' to the east and latitudes 41°45' and 51°05' to the north within the territory of the East Asia. Mongolia is a landlocked country in East and Central Asia. The area of the country is mostly covered by steppes, with mountains to the north and west and the Gobi Desert to the south.

The first work on vascular flora and plant diversity of Mongolia was made by Russian scientist Grubov in 1982, since then the findings of flora surveys in Mongolia can be found in the following scientific books, and literatures (Ulziykhutag, 1989; Gubanov, 1996; Ganbold, 2010; Dariimaa, 2014, 2017; Nyambayar, 2009; Urgamal, 2009, 2017; Urgamal, Oyuntsetseg 2017; Urgamal et al., 2014, 2016, 2017).

Materials and Methods

At the present time, the main funds of the *Herbarium (UBA) in Institute of General and Experimental Biology (IGEB) of Mongolian Academy of Sciences (MAS) include 126,000 specimens. The material was checked for new findings and was partly critically revised.* It was a revision of the vascular flora of Mongolia, which was based on main publications for Grubov (1982), Ulziykhutag (1989), Gubanov (1996), Urgamal et al. (2014) and “Flora of Mongolia, 1, 10, 17, 14a, 14b volumes” (2015, 2009, 2009, 2014, 2017), also we present an updated list of the endemic taxa of vascular plants of Mongolia (Urgamal, Oyuntsetseg, 2017). Electronic data from the *Database of the Mongolian Flora* (<http://www.eic.mn/flora/>) were frequently accessed.

It is based on the previous books, articles, and investigations produced by the researchers on rare and endangered vascular plants in Mongolia (Grubov, 1984; Ulziykhutag, 1989, 2003; Pyak et al., 2008; Dariimaa, 2014, 2017; Ganbold, 2010; Ligaa et al., 2008, 2009; Mongolian Red Book, 2013; Nyambayar et al., 2011; Ur-

gamal, 2017; Urgamal et al., 2014, 2016, 2017; Urgama, Oyuntsetseg, 2017).

Species selection. The catalog contains the following international conventions, legislation, documents, and conservation groups.

- The Global, Regional and National IUCN Red List of Threatened Species
- The Council Directive 92/43/EEC (Habitats Directive)
- The Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats
- The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora
- The Ramsar Convention on Wetlands (1975)
- The Endemic and Sub-endemic species to Mongolia (Urgamal & Oyuntsetseg 2017)
- The Very Rare and Rare species to Mongolia (Law on Natural Plants 1995, 2004)
- The Aquatic (Water) and Alpine Plant species
- The species included in Mongolian Red Book (2013) and Red List (2011)
- The species are distributed in only one botanic-geographical region of Mongolia
- The Relict species of Mongolia
- The Species of Sensitivity (Susceptibility) to Climate Change

Nomenclature and Taxonomy. Nomenclature and systematic placement of the vascular plant species are based on *Angiosperm Phylogeny Group* (APG IV, 2016), and Stevens (2001) on the *Angiosperm Phylogeny Website*. The author citations for all plant taxa follow Brummitt and Powell (1992). The scientific names of species are ordered according to of the International Plant Names Index (IPNI), and “*Conspectus of the Vascular Plants of Mongolia*” (Urgamal et al., 2014) directly applied from this book. All species are in alphabetical order.

Regional and World distribution. We show the regional distribution according 16 botanic-geographical regions of Mongolia (Grubov, 1982), and the *World Geographical Scheme for Recording Plant Distributions* (Brummitt, 2001.) (WGSRPD) and most practical approach for the application of IUCN criteria.

IUCN Red List. Based on the following information, sources, and books. (“*IUCN 2017. Red List of Threatened Species. Version 2017-3*”, “*European Red List of Vascular Plants*” (Bilz et al., 2011). “*Mongolian Red List and Conservation Action Plans of PLANTS*” (Nyambayar et al., 2011).

Habitat type. We have used the main habitats included in the IUCN Red List database, written in the shortened number format (*IUCN Habitats Classification Scheme. Version 3.1*).

Results

Recently according to plant diversity Mongolia has 7,350 native species and intraspecific taxa of plants belonging to 1,523 genera, 388 families, 116 orders 37 classes and 19 phyla. Of these, 3160 vascular plant species are known in Mongolia (Urgamal et al. 2016).

We have selected to the catalogue 1,472 rare and threatened species (46 % of total amount of species) from all vascular flora of Mongolia using many criteria. In particular, 120 species are endemic to Mongolia, 532 species are sub-endemic, 178 species are relatives listed under the IUCN Global Red List assessed, 427 species are listed under the IUCN Regional Red List (Asia and European) and 148 species are assessed of Mongolian Red List, 134 species are included Mongolian Red Book, 128 species are very rare and 332 species are rare included in Mongolian Law on Natural Plants, 8 species are in CITES, 186 species are aquatic plants, 484 species are susceptibility to climate change, 418 species are alpine plants, 618 species are only distributed in one botanic-geographical region of Mongolia, 70 species are relict plants and 54 species are overused plants it comprises (Table 1). These species are near threatened and vulnerable as they have been identified as being in need of conservation status attention.

In the catalogue 178 species are listed in the IUCN Global Red List assessed, 427 species are listed under the IUCN Regional Red List (Asia and European) and 148 species are assessed of Mongolian Red List comprises (Table 2). Of these, 16 species are categorized as Critically Endangered, 39 species as Endangered and 55 species as Vulnerable (Nyambayar et al., 2011).

Discussion and Conclusion

This catalogue of rare and threatened species covers about 46,8 % of Mongolia’s total flora, we are at the starting point of understanding the threat status of Mongolian plants. Potentially at least about 1,000

Table 1

Statistics for the conservation groups to the vascular flora of Mongolia

Conservation groups	Families	Genera	Species	Percent of total	Data sources
Endemic plants	19	49	120	3.79	Urgamal & Oyuntsetseg (2017)
Sub-endemic plants	43	174	523	16.55	in this catalog
Very rare plants	56	108	133	4.20	Law of Natural plants (1995)
Rare plants	64	211	356	11.26	Law of Natural plants (1995)
Alien (Invasive) plants	23	48	51	1.61	Urgamal (2017)
Antrophilus plants	49	212	438	13.86	Tserenbaljid (2002)
Aquatic (Water) plants	40	83	186	5.88	in this catalog
Relict plants	23	36	70	2.21	Urgamal & Oyuntsetseg (2017)
Wilding crops	12	39	47	1.48	Urgamal et al. (2014)
Red Book	49	103	135	4.27	Mongolian Red Book (2013)
in II annex of CITES	2	6	8	0.25	CITES (2008)
Mongolian Red List (IUCN)	53	116	148	4.68	
Extinct (EX)	-	-	-	-	
Extinct in the Wild (EW)	-	-	-	-	
Regionally Extinct (RE)	-	-	-	-	
Critically Endangered (CR)	10	14	16	0.51	
Endangered (EN)	22	35	39	1.24	Nyambayar et al. (2011)
Vulnerable (VU)	27	50	55	1.74	
Near Threatened (NT)	15	21	23	0.72	
Least Concern (LC)	10	10	10	0.31	
Data Deficient (DD)	3	4	4	0.12	
Not Applicable (NA)	1	1	1	0.03	

Table 2

The number of Mongolian vascular plant taxa assessed in IUCN Red List category

IUCN Red List / categories	Total	EX	EW	RE	CR	EN	VU	NT	LC	DD	NA	NE
Global (IUCN 2017)	178	-	-	-	-	1	-	1	169	7	-	1294
Regional and National	427	12	-	-	50	74	124	66	79	11	11	1045
Asian countries	238	5	-	-	28	46	94	43	32	9	5	1234
European (2011, 2014)	189	7	-	-	32	28	30	23	47	2	6	1283
Mongolian (Nyambayar et al. 2011)	148	-	-	-	16	39	55	22	10	4	2	1324
total (double count)	753	12	0	0	66	114	179	89	258	22	13	719

species have been assessed, careful planning is needed to priorities next groups of plants. The conservation of this catalog are intended to highlight species of particular concern and to alert policy-makers, conservationists, and government and planning authorities of actions that will help to ensure that all rare and threatened vascular plants of Mongolia maintain viable species into the future. For these rare and threatened plants species, conservation action plans were also composed, defining the dominant threats and required conservation measures and evaluation in particular on Mongolian endemic, aquatic and alpine plant species according to Red Listing guidelines for IUCN in the future.

LITERATURE

An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Bot. J. Linn. Soc., 2016. – Vol. 181 (1). – P. 1–20.

Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R.V. European Red List of Vascular Plants. – Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. – 142 p.

Brummitt R. K. World Geographical Scheme for Recording Plant Distributions: Edition 2., 2001. – 137 c.

Brummitt R. K., Powell C. E. Authors of Plant Names, 1992. – 736 p.

Dariimaa S. Flora of Mongolia (Asteraceae, Cichorioideae–Carduoideae). – Ulaanbaatar: Bembi San Press, 2014. – Vol. 14a. – P. 277.

Dariimaa S. Flora of Mongolia (Asterioid). – Ulaanbaatar: Udam soyol, 2017. – Vol. 14b. – P. 220.

Ganbold E. Flora of the Northern Mongolia // Series of the Russian Mongolian Complex Biological Expedition. – Moscow, 2010. – Vol. LIII. – P. 254.

Grubov V. I. Key to the vascular plants of Mongolia. – Leningrad: Nauka, 1982. – 442 pp.

Grubov V. I. Endemic species of Mongolia // Novosti Syst. Vyssh. Rast., 1984. – Vol. 21. – P. 202–220.

Gubanov I. A. Conspectus of the flora of Outer Mongolia. – Moscow: Valang, 1996. – P. 136.

Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels: Version 4.0. IUCN Gland, Switzerland and Cambridge, 2012a. UK.

IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, 2012b. UK.

Ligaa U., Dariimaa S., Tserennadmid P., Janchivdorj N., Sarangerel U., Bat-Enerel B. Photo album of very rare plants of Mongolia. – Ulaanbaatar, 2008.

Ligaa U., Dariimaa S., Janchivdorj N., Sarangerel U., Jamiyandorj K., Bat-Enerel B. Photo album of rare plants of Mongolia. – Ulaanbaatar, 2009.

Mongolian Law on Natural Plants. – Ulaanbaatar, 1995.

Mongolian Red Book. – Ulaanbaatar: Admon print, 2013. – P. 454.

Nyambayar D. Flora of Mongolia (Cyperaceae). – Ulaanbaatar: Bembi San Press, 2009. – Vol. 17. – P. 130.

Nyambayar D., Oyuntsetseg B., Tungalag R. Mongolian Red List and Conservation Action Plans of PLANTS. – Ulaanbaatar: Admon Press, 2011. – Vol. 9. – 183 p.

Pyak A. I., Shaw S. C., Ebel A. L., Zverev A. A., Hodgson J. G., Wheeler C. D., Gaston K. J., Morenko M. O., Revushkin A. S., Kotukhov Y. A., Oyunchimeg D. Endemic plants of the Altai Mountain country. – Hampshire: Wild Guides, 2008. – P. 407.

Stevens P. F. On the Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, 2017.

The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES), 2008.

The IUCN Red List of Threatened Species, 2017. Version 2017-3.

Ulziykhutag N. Overview of the Flora of Mongolia. – Ulaanbaatar: State Publishing, 1989. – P. 207.

Ulziykhutag N. Legumes of Mongolia: Taxonomy, ecology, geography, phylogeny and economic importance. – Ulaanbaatar: Bembi San Press, 2003. – 588 pp.

Urgamal M. Flora of Mongolia (Apiaceae – Cornaceae). – Ulaanbaatar: Bembi San Press, 2009. – Vol. 10. – P. 130.

Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren C. Conspectus of the vascular plants of Mongolia. – Ulaanbaatar: Admon Press, 2014. – 334 pp.

Urgamal M., Enkhtuya O., Kherlenchimeg N., Enkhjargal E., Bukhchuluun T., Burenbaatar G., Javkhlan S. Current overview of plant diversity in Mongolia // Proceedings of the Mongolian Academy of Sciences, 2016. – Vol. 03(219). – P. 86–94.

Urgamal M., Oyuntsetseg B., Gundegmaa V., Munkh-Erdene T., Solongo K. Additions to the vascular flora of Mongolia – III (since the Conspectus of the vascular plants of Mongolia_2014) // Proceedings of the Mongolian Academy of Sciences, 2016. – Vol. 56, № 04(220). – P. 32–38.

Urgamal M. The Endemic species to the vascular flora of Mongolia updated // Proceedings of the Problem of Botany in Southern Siberia and Mongolia. – Barnaul, 2017. – P. 96–100.

Urgamal M., Oyuntsetseg B. Atlas of the Endemic Vascular Plants of Mongolia. – Ulaanbaatar: Bembi San Press, 2017. – 108 pp.

УДК 581.9(571.1)

Влияние европейских видов на флору Западно-Сибирской равнины The influence of European species on the flora of the West Siberian Plain

Харитонцев Б. С.

Kharitonsev B. S.

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, г. Тобольск, Россия. E-mail: xaritoncev52@mail.ru

Tobolsk Complex Scientific Station UD RAS, Tobolsk, Russia

Реферат. Западно-Сибирская равнина, расположенная между Среднесибирским плоскогорьем, Уралом, Алтаем и Казахским мелкосопочником, испытывает влияние флоры и растительности перечисленных выше единиц. Это проявляется через миграции видов растений в различных направлениях. Миграционные процессы изменялись во времени, что привело к внедрению европейских, среднеазиатских, южносибирских и других видов растений в фитострому равнины. В работе приведены европейские виды растений, как на основе исследований автора, так и по ряду литературных источников.

Summary. The West Siberian plain, located between the Central Siberian plateau, the Urals, Altai and the Kazakh melkosopochnik, is affected by the flora and vegetation of the above-mentioned units. This is manifested through the migration of plant species in various directions. Migration processes changed over time, which led to the introduction of European, Central Asian, South Siberian and other plant species into the phytoplasm of the plains. The work presents European plant species both on the basis of the author's research and in a number of literary sources.

Флору Западно-Сибирской равнины условно можно подразделить по 58° с. ш. на две части: северную и южную. Если в северной (таежной) половине просматривается тенденция широтных северо-западных миграций через Урал с территории Западно-Сибирской равнины, то южнее, наоборот, наблюдается преобладание миграций с запада (юг европейской части России) на восток (до Алтая и восточнее). Характеризуемый юг Западной Сибири также неоднороден флористически. В целом же флору юга равнины можно представить как «трехкусовую»: I часть – зауральская (предгорная равнина) более других частей насыщенная европейскими (волжские, восточноевропейские, североευропейские и др.) видами; II часть – предалтайская (предгорная равнина) наиболее оригинальная флористически за счет как видов предалтайских, так и монгольских, казахстанских и других «восточных» видов; III часть – центральная (денудационно- аккумулятивная), представляющая собой оптимальный коридор для перемещения видов – бореальных реликтов в плейстоцене на территории Казахского мелкосопочника и др.

В целом формирование флоры происходило трехэтапно: растекание – установление региональных связей – оформление естественного флористического р-на. Растекание в голоцене было характерно для новых, пришедших видов. Третичные и плейстоценовые виды к концу плейстоцена уже заняли свои оптимальные площади, а также сформировали отдельные рефигиумы – островные местонахождения, представляющие собой остатки их предшествующих колебательных (климатических) движений в плейстоцене. Растекание – это движение видов, замедляемых естественными преградами, ускоряемых чаще всего определенными климатическими катаклизмами. На растекание видов существенно влияли два коридора – плейстоценовый (денудационно-аккумулятивная равнина) и голоценовый (современный) по оптимальному соотношению тепла и влажности (Семенов, 1937) климатический растительный пролив между Уралом и Восточной Сибирью наиболее благоприятный для «растекания» видов растений и соответствующий подзонам: южнотаежной, мелколиственных лесов и колочной лесостепи. Установление связей при формировании естественных флористических р-нов на юге равнины определялось топографическими особенностями: расположением на юге двух пенепленизированных р-нов и центральной денудационно-аккумулятивной равнины. Соответственно более высокие части равнины

ны – предгорные – накапливали в себя альпийские виды или же комплексы видов, формирующихся в перигляциальной зоне равнинных ледников. В топографическом отношении важны Тобольский материк – Васюганское плато. Расположенные в области денудационно-аккумулятивной равнины, они способствовали продвижению на север ряда видов степных ксерофитных комплексов. Влияние комплекса условий проявилось в динамическом взаимоотношении процессов осушения–заболачивания, засоления–осолодевания (Крашенинников, 1951). На юге равнины весьма близок к поверхности уровень залегания грунтовых вод. Этим объясняется, например, возможность произрастания в ленточных борах тростника рядом с ковылем перистым. Солоноватые грунтовые воды способствовали во многом процветанию видов галофитов.

Влияние Алтая и Урала через пенеплены на флору юга равнины многостороннее и гораздо более глубокое в сравнении со Среднесибирским плоскогорьем. Анализируя это явление, следует отметить несколько вариантов распространения видов. Имеются следующие группы видов:

- 1) виды, проникающие с Зауральского пенеплена на запад равнины;
- 2) виды, перемещающиеся с юга Западной Сибири (степные) и с севера Урала (альпийско-арктические) по пенеплену Зауралья;
- 3) виды, проникающие на юг равнины, как с Зауральского, так и с Предалтайского пенепленов;
- 4) виды, проникающие на юг равнины только с Предалтайского пенеплена;
- 5) виды, обычные на пенепленах, но отсутствующие на приграничных территориях юга равнины;
- 6) виды, обычные на юге равнины, но отсутствующие на пенепленах.

Ниже приведены европейские виды, произрастающие в основном на западе равнины по литературным данным (Науменко, 2008) и личным наблюдениям автора в табл.

Таблица

Виды, проникающие на запад Западно-Сибирской равнины с Зауральского пенеплена

№ п/п	Название видов	Направление проникновения	Характеристика проникновения	
			время	местонахождения
1.	<i>Agrostis canina</i> L.	долина Пышмы	голоцен	озеро Андреевское ТЮ
2.	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	долина Туры	голоцен	окрест. Тобольска
3.	<i>Aster amellus</i> L.	долина Исети	голоцен	окрест. Епанчино, Абалака, Солабаево ТЮ
4.	<i>Betonica officinalis</i> L.	долина Исети	плейстоцен	окрест. Мичуринского ТЮ
5.	<i>Asarum europeum</i> L.	фронтально	голоцен	Тавдинский, Тобольский р-ны ТЮ
6.	<i>Carex digitata</i> L.	фронтально	плейстоцен-голоцен	Тавдинский р-н ТЮ
7.	<i>Carex rhizina</i> Blytt ex Lindbl.	долина Носки	голоцен	Тавдинский р-н ТЮ
8.	<i>Carex montana</i> L.	долина Тавды	голоцен	Ярковский, Тюменский р-ны ТЮ
9.	<i>Campanula rotundifolia</i> L.	долина Туры	голоцен	окрест. Тюмени
10.	<i>Campanula patula</i> L.	долина Туры	голоцен	окрест. Тобольска
11.	<i>Corydalis halleri</i> (Willd) Willd.	Тобольский материк	голоцен	Тобольский, Уватский р-ны ТЮ
12.	<i>Dianthus acicularis</i> Fish ex Ledeb.	долина Пышмы	плейстоцен	Тюменский, Тавдинский р-ны ТЮ
13.	<i>Digitalis grandiflora</i> Mill.	долина Тобола	плейстоцен	Упоровский, Заводоуковский, Ялуторовский р-ны ТЮ
14.	<i>Epilobium montanum</i> L.	коренной берег Иртыша	голоцен	Тобольский р-н ТЮ
15.	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	коренной берег Тобола	голоцен	Заводоуковский р-н ТЮ, долина Тобола
16.	<i>Festuca volgensis</i> P.Smirn.	долина Исети	голоцен	Упоровский ТЮ, Шадринский КУ р-ны

Таблица

17.	<i>Genista tinctoria</i> L.	фронтально	голоцен	долина Тобола КУ
18.	<i>Chamaecytis ruthenicus</i> (Fish ex Woloszcz.) Klaskova	фронтально	голоцен	Армизонский, Исетский р-ны ТЮ
19.	<i>Glyceria plicata</i> (Fries) Fries	долина Тавды	голоцен	окрест. Тобольска
20.	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br.	долина Тавды	голоцен	окрест. Тобольска
21.	<i>Geranium uralense</i> Kuvajev	фронтально	голоцен	Тюменский р-н ТЮ
22.	<i>Gonioselinum tataricum</i> Hoffm.	долина Туры	голоцен	Тюменский р-н ТЮ
23.	<i>Iris pseudacorus</i> L.	долина Миасса	голоцен	долина Тобола КУ
24.	<i>Hypopitys monotropa</i> Crantz.	долина Тавды-Туры	голоцен	Тобольский, Янковский р-ны ТЮ
25.	<i>Helychrisum arenarium</i> (L.) Moench.	долина Пышмы	голоцен	Упоровский р-н ТЮ
26.	<i>Pedicularis kaufmanii</i> Pinzg.	долина Исети	голоцен	Тобольский, Тюменский р-ны ТЮ
27.	<i>Pedicularis compacta</i> Steph.	долина Исети, берег Иртыша	голоцен	Тобольский, Тюменский р-ны ТЮ
28.	<i>Rosa glabrifolia</i> C.A. Mey ex Rupr.	долина Исети	голоцен	Березовский р-н КУ, Исетский р-н ТЮ
29.	<i>Stachis sylvatica</i> L.	долина Иртыша	голоцен	окрест. Тобольска
30.	<i>Valeriana volgensis</i> Kazak.	долина Туры	голоцен	Уватский р-н ТЮ
31.	<i>Veronica officinalis</i> L.	долина Пышмы	голоцен	Янковский р-н ТЮ

Примеч.: ТЮ – Тюменская область; КУ – Курганская область.

Как видно из табл., все виды, проникшие с Зауральского пенеplена, имеют точечные (единичные) местонахождения на западе Западно-Сибирской равнины, причем в основном в Тюменской области. Это не случайно по той причине, что почти все виды относятся к лесным или лесостепным видам с западной ориентацией ареалов, которым и соответствует зональное положение Среднего Урала – Зауральского пенеplена – Тюменской области. Поток этих видов, сосредоточенный от Туры до Исети (Миасса), совпадая с Тюменской областью лишь южным крылом, захватывает север Курганской области.

Иногда западные виды на территории произрастания образуют скопления. Примеры такого явления – песчаная коса в окрест. д. Полуяновой Тобольского р-на (*Veronica officinalis* L., *Valeriana volgensis* Kazak.), овраги по коренному берегу Иртыша в окрест. г. Тобольска (*Glyceria plicata* (Fries) Fries, *Glyceria fluitans* (L.) R. Br, *Pedicularis compacta* Steph.), коренной берег Тобола в окрест. с. Упорово ТЮ (*Digitalis grandiflora* Mill., *Betonica officinalis* L.), окрест. г. Заводоуковска ТЮ (*Anthoxanthum odoratum* L., *Digitalis grandiflora* Mill., *Epilobium hirsutum* L.) и др.

Вторая особенность подобных видов – траектория перемещения. Они все проникают в основном по долинам рек, стекающих с восточных склонов Уральских гор. Исключение составляют лишь виды, распространяющиеся с *Tilia cordata* Mill. Их перемещение происходило фронтально через Зауральский пенеplен по долинам рек Тобола, Иртыша.

Третья отличительная черта данной группы видов – время появления на юге Западно-Сибирской равнины – голоцен. Можно считать, что это обусловлено совпадением экологии этих видов с экологическими условиями голоцена, точнее АТ голоцена, в то время как плейстоценовые условия не способствовали проникновению данных видов на территорию юга равнины (влияние равнинных ледников Западно-Сибирской равнины).

ЛИТЕРАТУРА

- Крашенинников И. М.** К истории развития растительных ландшафтов Западной Сибири // Географические работы. – М., 1951. – С. 421–468.
- Науменко Н. И.** Флора и растительность Южного Зауралья. – Курган: Изд-во Курган. гос. ун-та, 2008. – 312 с.
- Семенов В. Ф.** Растительность Омской области. – Омск, 1937. – 180 с.

УДК 635.8

Разнообразие грибов в Монголии

A survey of fungal diversity in Mongolia

Херленчимег Н., Буренбаатор Г.

Kherlenchimeg N., Burenbaatar G.

Институт общей и экспериментальной биологии АН Монголии, г. Улан-Батор, Монголия.
E-mail: nkherlenchimeg@gmail.com; burenbaatar@gmail.com

Department of Botany, Institute of General and Experimental Biology, MAS, Ulaanbaatar, Mongolia

Реферат. В результате исследований на территории Монголии выявлен 631 вид высших грибов, которые относятся к 237 родам и 88 семействам, 31 порядку 11 классам и 2 типам. Наибольшее количество находок сделано для следующих семейств: Pucciniaceae – самое большое семейство, включающее 82 вида, за ним следуют Agaricaceae (61 вид) и Russulaceae (39 видов). Другие семейства во флоре Монголии, включающие более десяти видов – Tricholomataceae, Polyporaceae, Erysiphaceae, Strophariaceae, Cortinariaceae, Hygrophoraceae, Hymenochaetaceae, Geastraceae, Fomitopsidaceae, Suillaceae и Marasmiaceae. Рода *Puccinia* (66 видов), *Russula* (22 вида), *Lactarius* (17 видов), *Cortinarius* (17 видов), *Uromyces* (16 видов) и *Geastrum* (11 видов) являются крупнейшими в микофлоре Монголии. Типы, классы и порядки приводятся в статье в соответствии с системой S. Garnica (Garnica et al., 2016), тогда как семейства, рода и виды размещаются в алфавитном порядке.

Summary. The annotated checklist of higher fungi for Mongolia is presented. The revision of the taxonomic composition of the Mongolian higher fungi shows that it includes 631 species and 237 genera from 88 families, 31 orders, 11 classes and 2 phyla. The most number of additions made to the following families: the Pucciniaceae is by far the largest family with 82 species, followed by the Agaricaceae (61 species) and the Russulaceae (39 species). Other species-rich families with more than 10 species in the Mongolian flora include the Tricholomataceae, Polyporaceae, Erysiphaceae, Strophariaceae, Cortinariaceae, Hygrophoraceae, Hymenochaetaceae, Geastraceae, Fomitopsidaceae, Suillaceae and Marasmiaceae. *Puccinia* (66 species), *Russula* (22 species), *Lactarius* (17 species), *Cortinarius* (17 species), *Uromyces* (16 species) and *Geastrum* (11 species) are the largest genera of the Mongolian fungus flora. Phylum, class and order were put in accordance with system (Garnica et al. 2016), whereas family, genus and species were in alphabetical order.

Introduction

Dikarya is a subkingdom of Fungi that includes the divisions Ascomycota and Basidiomycota. T. Puntsag conducted research works on plant pathogenic fungi and published “Plant pathogenic in Mongolia” (1976), “Mycoflor in People’s Republic of Mongolia” (1976) respectively. He recorded 196 pathogenic fungi species belong to 20 genera on 255 host plant species and also indicated their classification, distribution, biological and ecological features as well as identification keys.

Study on species composition of higher fungi in Mongolia had begun since 1980s. As a result of research works in Khuvsgul, Bulgan and Tuv province, A. Pilat determined 80 fungi species belong to over 10 genera. A. N. Petrov collected higher fungi from Khankh, Khuvsgul province and he recorded over 100 species including Agaricoid, Woody fungi, Puffball (Petrov, 1981).

G. Doerfelt (University of Halle, Republic of Germany), D. Bumjaa (National University of Mongolia) made about 300 collections of fungi and recorded *Geastrum flariforme*, *G. hungaricum*, *Clathrus cancellatus*, occurred only in Europe, first time for Mongolia and Central Asia.

38 species of Agaricoid, 19 species of woody fungi were discovered from pine-larch forest, larch forest and taiga in Khentii, Khuvsgul. 264 species of higher fungi and 126 genera were recorded in the wake of study on species composition of macromycete fungi in Mongol-Daguur and Khentii regions. Systematic of higher fungi in Mongolia was conducted solely by Dr. G. Uranchimeg until 1998s. She found herbarium of

fungi, contains about 500 sample of fungi collection of over 250 species, in Laboratory of the Flora and Plant Systematics, Institute of General and Experimental Biology.

However it has been almost 40 years since study on species composition of higher fungi in Mongolia was started, conspectus are still not compiled. Species information on genera and species number, nomenclature, distribution, endemism, whether rare or very rare of fungi is left behind.

Methods and Materials

The name of the author was taken in the form of an Index Fungorum (www.indexfungorum.org) with reference to the published title. Endemic and subendemic species of Mongolia were bolded. Phylum, class and order were put in accordance with system (Garnica et al. 2016), whereas family, genus and species were in alphabetical order.

We follow the division of Mongolia into 16 phytogeographical regions, which have been introduced by Grubov (1982) for regionalization of the information of the occurrence of fungi species in Mongolia. The phytogeographical regions are defined in Fig. 1.

Nowadays, making conspectus of fungi species, genera and family that is composition of Dikarya kingdom in Mongolia is required with scientific base as well as putting in appropriate position larger taxons of higher fungi that identified based on genetic informations and approved from International Mycological Association according to phylogenetic classification system is required.

The Index of Fungi is a publication from Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI) and currently provides most of the names published in ‘non main-stream’ publications and the ‘grey’ literature, MycoBank provides the majority.

Larger taxons (phylum, class, order) of higher fungi distributed in Mongolia are written according to international classification system followed in worldwide and that determine accurately nomenclature (www.indexfungorum.org, www.mycobank.org) as well as integrate distribution informations recorded newly in this conspectus.

For the following orders, we used the following references for nomenclature: Botryosphaerales, Mycosphaerellales, Pleosporales: Nergui (1978.); Erysiphales, Pucciniales, Ustilaginales, Urocystidales, Micro-

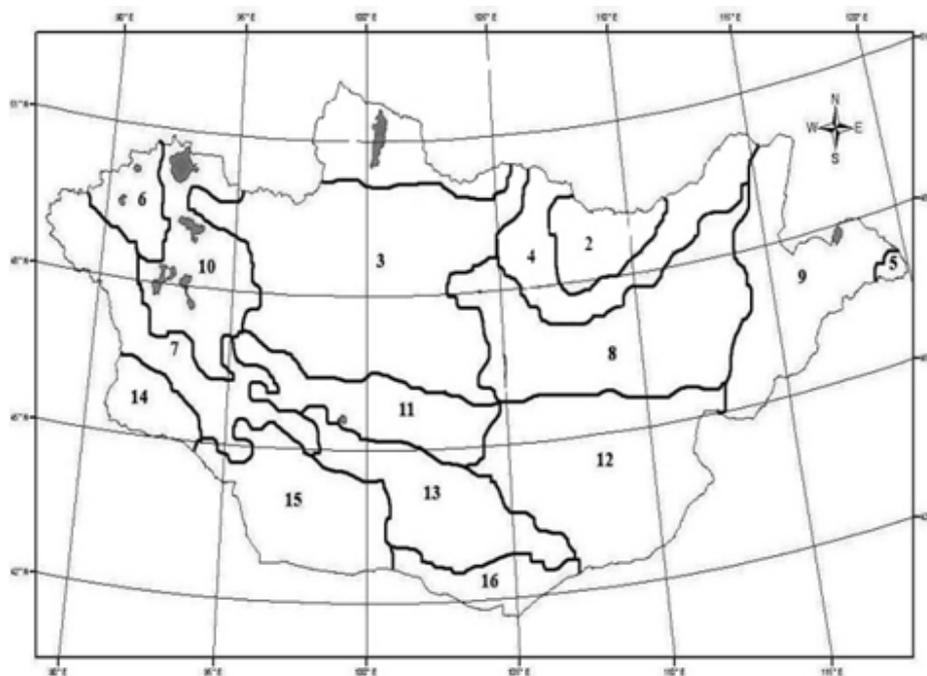


Figure 1. Phytogeographical regions of Mongolia (after Grubov 1982):

1 – Khovsgol, 2 – Khentei, 3 – Khangai, 4 – Mongolian Dauri, 5 – Foothills of Great Khingan, 6 – Khovd, 7 – Mongolian Altai, 8 – Middle Khalkha, 9 – East Mongolia, 10 – Depression of Great Lakes, 11 – Valley of Lakes, 12 – Valley of Lakes, 13 – Gobi Altai, 14 – Dzungarian Gobi, 15 – Transaltai Gobi, 16 – Alashan Gobi.

botryales: Puntsag (1976); Geastrales: Dörfelt, Bumžaa (1986); Agaricales, Russulales, Boletales: Holstetter et al. (2002), Moncalvo et al. (2000), Pilát (1972), Petrov (1981, 1999).

The herbaria at the Laboratory of the Flora and Plant Systematics (LFPS) of Institute of General and Experimental Biology (IGEB) of Mongolian Academy of Sciences (UBA) were checked for new findings and the material was partly critically revised. UBA contains more than 3 000 specimens. The total 3 000 specimens in both herbaria represent 535 species of higher fungi.

Results

Nowadays this conspectus of higher fungi of Mongolia includes 631 species and infraspecific taxa, belonging to 237 genera, 88 families and 31 orders.

Affiliation of the 31 higher fungi orders with species occurring in Mongolia to higher taxonomic units is compiled in Table 1.

Table 1

Classification of the higher fungus known from Mongolia in higher taxonomic units

Sub-kingdom	Division	Class	Order	Number of Families	
Dikarya	Ascomycota	Dothideomycetes	Botryosphaeriales	1	
			Mycosphaerellales	1	
			Pleosporales	1	
		Pezizomycetes	Pezizales	3	
		Leotiomycetes	Helotiales	2	
			Rhytismatales	2	
			Erysiphales	1	
		Sordariomycetes	Xylariales	2	
			Hypocreales	1	
			Tremellomycetes	Tremellales	1
	Basidiomycota	Pucciniomycetes	Pucciniales	8	
			Ustilaginomycetes	Ustilaginales	3
		Microbotryomycetes	Urocystidales	1	
			Microbotryales	1	
		Agaricomycetes	Exobasidiomycetes	Tilletiales	1
			Cantharellales	4	
			Phallales	1	
			Auriculariales	1	
			Gomphales	2	
			Geastrales	1	
			Hymenochaetales	3	
			Russulales	6	
			Amylocorticiales	1	
			Polyporales	6	
			Gloeophyllales	1	
			Sebacinales	1	
			Thelephorales	1	
			Trechisporales	1	
			Boletales	6	
Agaricales	23				
Dacrymycetes	Dacrymycetales	1			
Total	2	11	31	88	

The 20 largest families as well as the 20 largest genera of the Mongolian higher fungus flora are listed in Table 2. The Pucciniaceae are by far the largest family with 82 species, followed by the Agaricaceae (61 species) and the Russulaceae (39 species). Other species-rich families with more than 10 species in the Mongo-

lian flora include the Tricholomataceae, Polyporaceae, Erysiphaceae, Strophariaceae, Cortinariaceae, Hygrophoraceae, Hymenochaetaceae, Geastraceae, Fomitopsidaceae, Suillaceae and Marasmiaceae. *Puccinia* (66 species), *Russula* (22 species), *Lactarius* (17 species), *Cortinarius* (17 species), *Uromyces* (16 species) and *Geastrum* (11 species) are the largest genera of the Mongolian fungus flora.

Table 2

The twenty largest genera and families of the higher fungi of Mongolia

№	Family	Number of species	Percent of total	Genus	Number of species	Percent of total
1	Pucciniaceae Chevall.	82	13.0	<i>Puccinia</i> Pers.	66	10.4
2	Agaricaceae Chevall.	61	9.7	<i>Russula</i> Pers.	22	3.4
3	Russulaceae Lotsy	39	6.2	<i>Lactarius</i> Pers.	17	2.6
4	Tricholomataceae R. Heim	31	4.9	<i>Cortinarius</i> (Pers.) Gray	17	2.6
5	Polyporaceae Fr. Ex Corda	30	4.8	<i>Uromyces</i> (Link) Unger	16	2.5
6	Erysiphaceae Tul. & C. Tul.	28	4.4	<i>Lycoperdon</i> P. Micheli	12	1.9
7	Strophariaceae Singer & A.H. Sm.	18	2.9	<i>Geastrum</i> Pers.	11	1.7
8	Cortinariaceae R. Heim ex pouzar	17	2.7	<i>Suillus</i> Gray	10	1.5
9	Hygrophoraceae Lotsy	16	2.5	<i>Leveillula</i> G. Arnaud	9	1.4
10	Hymenochaetaceae Tul. & C. Tul.	16	2.5	<i>Melampsora</i> Castagne	9	1.4
11	Fomitopsidaceae Jülich	13	2.1	<i>Clitocybe</i> (Fr.) Staude	9	1.4
12	Suillaceae Besl & Bresinsky.	12	1.9	<i>Erysiphe</i> R. Hedw. Ex DC.	8	1.2
13	Geastraceae Corda	11	1.7	<i>Ustilago</i> (Pers.) Roussel	8	1.2
14	Marasmiaceae Roze Ex Kuhner	10	1.6	<i>Agaricus</i> L.	8	1.2
15	Melampsoraceae Dietel	9	1.4	<i>Tricholoma</i> (Fr.) Staude	8	1.2
16	Mycenaceae Overeem	9	1.4	<i>Tulostoma</i> Pers.	7	1.1
17	Ustilaginaceae Donk	8	1.3	<i>Inocybe</i> (Fr.) Fr.	7	1.1
18	Inocybaceae Julich	8	1.3	<i>Bovista</i> Pers.,	6	0.9
19	Boletaceae Chevall.	8	1.3	<i>Amanita</i> Pers.	6	0.9
20	Meruliaceae P. Karst.	8	1.3	<i>Laccaria</i> Berk. et Broome	6	0.9

REFERENCES

- Dörfelt H., Bumžaa D.** Die Gasteromyceten (Bauchpilze) der Mongolischen // Volksrepublik. Nova Hedwigia, 1986. – № 43. – S. 87–111.
- Garnica S., Riess K., Schön M. E., Oberwinkler F., Setaro S. D.** Divergence Times and Phylogenetic Patterns of Sebaciniales, a Highly Diverse and Widespread Fungal Lineage // PLoS ONE, 2016. – Vol. 11, №3. – P. 1–16.
- Grubov V. I.** Key to the vascular plants of Mongolia. – Leningrad: Nauka, 1982. – 442 pp.
- Holstetter V., Clemençon H., Vilgalys R., Moncalvo J. M.** Phylogenetic analyses of the Lyophylleae (Agaricales, Basidiomycota) based on nuclear and mitochondrial rDNA sequences // Mycol. Res., 2002. – Vol. 106, №9. – P. 1043–1059.
- Moncalvo J. M., Lutzoni F. M., Rehner S. A., Johnson J., Vilgalys R.** Phylogenetic Relationships of Agaric Fungi Based on Nuclear Large Subunit Ribosomal DNA Sequences // Syst. Biol., 2000. – Vol. 49, №2. – P. 278–305.
- Nergui K.** New species of plant pathogenic in Mongolia. – Ulaanbaatar, 1978. – № 4. – C. 160–164.
- Petrov A. N.** Macromycetes to the Hubsugul // Natural conditions and resources in Khuvsgul area. – Irkutsk, 1981. – C. 70–77.
- Petrov A. N., Belova N. B.** Flora macromycetes to the Mongolia // Mycology and phytopatology, 1999. – Vol. 33, №1. – P. 25–29.
- Pilát A.** Agaricus Contribution a l'étude des Basidiomycetes de la Mongolie bernardii (Quél.) Sacc. In Mongolia // Ceska Mykologie, 1972. – Vol 26, №2. – P. 65–69.
- Puntsag T.** Plant pathogenic fungi of Mongolia // Proc. of the Institute of General and Experimental Biology, 1976.
- Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren C.** Conspectus of the vascular plants of Mongolia. – Ulaanbatar, 2014. – 334 p.

УДК 581.526.53+582.29(571.15)

Современное состояние сообществ пустынного типа с участием кочующих лишайников в окрестностях оз. Большой Тассор

The current state of desert-type communities with the participation of vagrant lichens in the vicinity of Bolshoi Tassor Lake

Хрусталева И. А.¹, Давыдов Е. А.², Пауков А. Г.³, Яковченко Л. С.⁴

Khrustaleva I. A.¹, Davydov E. A.², Paukov A. G.³, Yakovchenko L. S.⁴

¹ Федеральный исследовательский центр угля и углехимии, Кузбасский ботанический сад, г. Кемерово, Россия.
E-mail: atriplex@rambler.ru

² Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: eadavydov@yandex.ru

³ Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: alexander_paukov@mail.ru

⁴ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия.
E-mail: lidiyakovchenko@mail.ru

¹ The Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Kuzbass botanical garden, Kemerovo, Russia

² Altai State University, Barnaul, Russia

³ Ural Federal University, Yekaterinburg, Russia. E-mail: alexander_paukov@mail.ru

⁴ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS, Vladivostok, Russia

Реферат. Приведены результаты исследований сообществ пустынного типа с участием кочующих лишайников в окр. оз. Большой Тассор (Алтайский край). Общая площадь таких сообществ составляет 7192 м кв. Выявлено разнообразие кочующих напочвенных лишайников, являющихся постоянным компонентом пустынных сообществ. Приведены данные по их ценотической приуроченности.

Summary. The results of studies of desert type communities with the participation of vagrant lichens in the vicinity of Bolshoi Tassor Lake (Altai Territory) are presented. The total studied area is 7192 square meters. A variety of vagrant lichens, which are a constant component of desert communities, has been revealed. Data on cenotic confinement of vagrant species are given.

Окрестности озера Большой Тассор (Угловский район, Алтайский край) – уникальный для Сибири ландшафтный комплекс. Растительный покров его охарактеризован в ряде публикаций (Хрусталева, 1997; Королюк и др., 2000; Хрусталева и др., 2007; Гребенникова и др., 2013). Здесь обитают редчайшие для Сибири виды растений. Сообщества с доминированием пустынных кустарничков (*Anabasis salsa* (С.А. Мей.) Benth. ex Volkens, *Atriplex cana* С.А. Мей., *Suaeda physophora* Pall.) приурочены к выходам гипсоносных и соленосных глин («красная горка»), каменистым грядам, а так же контактной зоне этого комплекса с коренным берегом. Интерес эти сообщества представляют и потому, что на территории Алтайского края только в данной точке обитают четыре вида кочующих лишайников – *Circinaria hispida* (Mereschk.) A.Nordin, *C. fruticulosa* (Ewersm.) Sohrabi, *C. affinis* (Ewersm.) Sohrabi и *Seirophora lacunosa* (Rupr.) Froden, (Давыдов, 1996; Королюк и др. 2000; Davydov, 2014; Красная книга..., 2016); два из них – *C. affinis* и *S. lacunosa*, предложены для включения в Красную книгу Российской Федерации (Мучник и др. 2015).

Весь пустынный ландшафтный комплекс подвергается эрозии – размывается талыми и дождевыми водами, в результате чего контуры сообществ меняются год от года. Даже кварцевые гряды – наиболее стабильный элемент – меняют конфигурацию и размываются. Поскольку площадь этих сообществ невелика, редкие виды немногочисленны и поэтому крайне уязвимы. Значительное число видов

(17 видов высших сосудистых растений и 4 вида лишайников) включено в Красную книгу Алтайского края (2016), а окрестности озера Большой Тассор с 1999 г. являются заказником.

В 2017 г. данная территория обследована на предмет выявления сообществ, в которых обитают кочующие виды лишайников. Поведена оценка состояния популяций, определена площадь, занимаемая сообществами с их участием. В сообществах с участием кочующих лишайников заложены пробные площади размером 100 кв. м. (Табл. 1). Центр каждой площади зафиксирован с помощью GPS. На каждой выполнено геоботаническое описание. Гербарные образцы растений хранятся в УНУ Гербарий Кузбасского ботанического сада (КУЗ), лишайников – в гербариях ALTB и UFU. Для оценки площади, которую занимают данные сообщества, использован космический снимок, на котором отмечался контур сообщества. Затем в ArcGIS была вычислена его площадь.

Таблица 1

Характеристика учетных площадок

Код	Дата описания	Данные GPS центра пробной площадки	Название растительного сообщества	Площадь сообщества, заселенного кочующими лишайниками, м ²	Угол наклона поверхности
TAS-01	06 VII 2017	N51.14454 E80.40779 A225	Полынно-ломкоко- лосниковое	505	0
TAS-02	07 VII 2017	N51.14470 E80.40786 A222	Полынно-ломкоко- лосниковое	564	3
TAS-03	07 VII 2017	N51.14233 E80.40353 A217	Ежовниковое	481	0
TAS-04	07 VII 2017	N51.14204 E80.40353 A218	Ежовниковое	595	0
TAS-05	07 VII 2017	N51.14414 E80.40699 A223	Ежовниково-камфоро- смовое	113	0
TAS-06	07 VII 2017	N51.14408 E80.40687 A225	Полынно-дерновин- нозлаковое	229	6
TAS-07	08 VII 2017	N51.14251 E80.40669 A230	Кокпеково-ломкоко- лосниковое	448	6
TAS-08	08 VII 2017	N51.14202 E80.40699 A225	Полынно-кокпековое	2509	0
TAS-09	08 VII 2017	N51.14294 E80.40314 A220	Камфоросмово-ежов- никовое	1743	0
ВСЕГО				7192	

Растительные сообщества с участием кочующих лишайников в окр. оз. Большой Тассор различны по структуре и составу видов. Прежде всего, следует отметить сообщества пустынного типа с доминированием ежовника (*Anabasis salsa*), которые располагаются небольшими участками по шлейфам «красной горки» (площадки TAS-03, TAS-04, TAS-09). Эти сообщества характеризуются небольшим числом видов (9–13), высота травянистого яруса не более 5 см, он представлен в основном компактными кустиками ежовника, а на площадке TAS-09 в строении сообщества принимает участие *Campoph-*

rosma lessingii Litv., имеющая такую же компактную структуру. Проективное покрытие напочвенных лишайников колеблется в значительных пределах (3 % на площадке TAS-04, до 40 % – на площадке TAS-09). Только в этих сообществах встречается *Seirophora lacunosa*. Еще одна особенность площадки TAS-09 – здесь отмечены все четыре вида кочующих лишайников, а *Circinaria fruticulosa* достигает максимального значения проективного покрытия – 3 %.

На вершине кварцевой гряды (площадка TAS-07) сформировано кокпеково-ломкоколосниковое сообщество с общим проективным покрытием 35 %, доминирует здесь кокпек (*Atriplex cana*), в качестве содоминантов выступают *Camphorosma lessingii* и *Psathyrostachis hyalanta* (Rupr.) Tzvel.. Высота травянистого яруса достигает 15 см. Напочвенные лишайники не занимают значительной площади (ПП 3 %). Как и на всех других учетных площадках здесь доминирует *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale. Отмечен только один изучаемый вид *Circinaria fruticulosa*. Растительный покров на учетной площадке TAS-08 (коренной берег) имеет схожее строение. Но здесь сформировано полынно-кокпековое сообщество, доминантами в нем выступают кокпек (*Atriplex cana*), полынь изящная (*Artemisia gracilescens* Krasch. et Pjin) и полынь селитряная (*Artemisia nitrosa* Web.). Это сообщество имеет большую высоту травянистого яруса, большой процент проективного покрытия. Напочвенные лишайники в нем так же хорошо представлены (ПП 30 %), но из интересующих нас видов в нем встречается только *Circinaria fruticulosa*.

Учетные площадки, расположенные на «красной горке», заложены как на выровненных участках (TAS-01 – на вершине, TAS-05 – на выровненном уступе), так и на склонах (TAS-02 – на склоне с уклоном 3 градусов, TAS-06 – на склоне с уклоном 6 градусов). Полынно-ломкоколосниковое сообщество на вершине (TAS-01) образовано в основном полынью селитрянной с участием *Camphorosma lessingii* и злаков – *Festuca valesiaca* Gaudin и *Psathyrostachis hyalanta*. Общее проективное покрытие достигает 80 %, число таксонов максимально для описанных участков – отмечено 25 видов. Высота травянистого яруса (розетки полыни и камфоросмы, злаки) достигает 7–10 см, отдельные крупные кусты кокпека – до 35 см. Напочвенные лишайники образуют плотный покров, проективное покрытие их достигает 80 %. Доминирующий вид – *Xanthoparmelia camtschadalis*. Отмечены *Circinaria fruticulosa* и *C. hispida*, которые встречаются в небольшом обилии.

Растительный покров площадки TAS-02 имеет сходные черты. Он отличается меньшим участием злаков, доминантом здесь выступает *Camphorosma lessingii*, присутствует *Anabasis salsa*. Напочвенные лишайники уже не образуют плотного покрова, проективное покрытие их достигает 40 %. Отмечены *Circinaria fruticulosa* и *C. hispida*.

На южном (азимут 120°) крутом склоне растительный покров становится более разреженным, т.к. склон постоянно размывается. Площадка TAS-05 находится на уступе и растительность имеет много общего с площадкой TAS-02: доминирующий вид, определяющий структуру сообщества тот же (*Camphorosma lessingii*), но уже полностью исчезают злаки и полыни. Напочвенные лишайники занимают около 40 % площади. На этом небольшом по площади участке отмечены *Circinaria fruticulosa*, *C. affinis* и *C. hispida*. Учетная площадка TAS-06 располагается ниже по склону. Растительное сообщество здесь полидоминантное, сложено *Artemisia nitrosa*, *Seseli ledebourii* G. Don fil., *Galatella tatarica* (Less.) Novopokr. и имеет разреженный травянистый ярус (проективное покрытие его 20 %). Напочвенные лишайники занимают значительную площадь (65 %). Основным доминирующим видом – *Xanthoparmelia camtschadalis*. Отмечены *Circinaria fruticulosa*, *Circinaria affinis* (последний вид только здесь имеет фертильные талломы).

Таким образом, четыре вида кочующих лишайников на территории заказника «Озеро Большой Тассор» обитают в пределах различных растительных сообществ пустынного типа. Общая площадь сообществ с кочующими лишайниками составляет 7192,5 м кв. Можно выделить три локуса, отличающихся по видовому составу – сообщества на вершине и склонах «красной горки», сообщества на участке коренного берега и вершине кварцевой гряды, сообщества на шлейфах красноцветных глин.

Самым распространенным кочующим лишайником является *Circinaria fruticulosa*. Этот вид встречается на всех учетных площадках, в пределах полынно-злаковых сообществ на «красной горке» и по коренному берегу отмечается с максимальной плотностью, здесь же отмечены особи с фертильными талломами. Другие виды рода встречаются гораздо реже, имеют ограниченные площади распро-

странения. *Seirophora lacunosa* так же не является многочисленным и четко привязан к шлейфам пестроцветных глин «красной горки». Пробные площади имеют точную привязку и приведенные выше данные могут использоваться для мониторинга при дальнейших исследованиях.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Алтайского края в рамках научного проекта № 17-44-220321.

ЛИТЕРАТУРА

Гребенникова А. Ю., Митус А. А., Сперанская Н. Ю. Особенности флоры Государственного комплексного природного заказника регионального значения «Озеро Большой Тассор» // Известия Алт. гос. ун-та, 2013. – №3/2. – С. 61–64.

Давыдов Е. А. Новые данные о распространении *Aspicilia fruticulosa* (Aspicilaceae, Lichenes) // Флора и растительность Алтая. – Барнаул, 1996. – Т. 2. – С. 23–24.

Королюк А. Ю., Пристяжнюк С. А., Платонова С. Г. Сообщества пустынного типа на юго-востоке Западной Сибири // Бот. журн., 2000. – № 2. – С. 97–105.

Красная книга Алтайского края. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2016. – 276 с.

Мучник Е. Э., Вондракова О. С., Пауков А. Г., Кулаков В. Г., Давыдов Е. А., Веденеев А. М., Урбанавичюс Г. П. Предложения по включению лишайников аридных сообществ в новое издание Красной книги Российской Федерации // Ведение региональных Красных книг: достижения, проблемы и перспективы: сборник материалов II Всеросс. науч.-практ. конф. с междунар. участием. – Волгоград: «Издательство Крутон», 2015. – С. 190–192. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.1.1372.4640>

Хрусталева И. А. Конспект флоры окрестностей озера Большой Тассор // Бот. исслед. Сиб. и Казах, 1997. – Вып. 3. – С. 23–26.

Хрусталева И. А., Платонова С. Г., Скачко Е. Ю. и др. Государственный природный заказник краевого значения «Озеро Большой Тассор». – Кемерово, 2007. – 32 с.

Davydov E. A. The first checklist of lichens, lichenicolous, and allied fungi of Altaisky krai (Siberia, Russia). – Mycotaxon., 2014. – Vol. 127. – 67 p. <http://dx.doi.org/10.5248/127.231>

УДК 630*453:595.768.27:582.47(571.16)

Изменение экологической структуры травяного покрова пихтовых лесов Томской области под влиянием инвазии уссурийского полиграфа

Transformation of the ecological structure of the herbaceous cover in Tomsk Region Siberian fir forests during the invasion of *Polygraphus proximus* Blandf.

Чернова Н. А.

Chernova N. A.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. E-mail: naitina@rambler.ru

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological System, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Tomsk, Russia

Реферат. В статье приведены данные о трансформации растительного покрова пихтовых лесов Томской области под влиянием инвазионного короеда - уссурийского полиграфа. В очагах его размножения наблюдается деградация и гибель пихтовых древостоев, что приводит к изменению флористического состава и экологической структуры живого напочвенного покрова. В результате зоогенной сукцессии мелкотравные пихтарники сменяются разнотравными и крапивными. Деградация пихтовых древостоев сопровождается существенным увеличением обилия гидромезофильных видов, почти отсутствующих в ненарушенных пихтовых лесах, и, соответственно, сменой доминантной экологической группы с мезофитов на гидромезофитов.

Summary. The role of *Polygraphus proximus* Blandf., invasive beetle, in the transformation of vegetation of the fir forests of Tomsk Region was estimated. The consequences of invader outbreaks in the fir forests are degradation and mortality of forest stands and changes in the species composition and ecological structure of the living vegetation cover. The Siberian fir forests with predominance of small taiga herbs transform into the *varietherbetum* and nettle forests. The destruction of fir stands is accompanied by significant increase in the abundance of the hydromesophyte herbs (they are almost missing in the undisturbed fir forests) and replacement of the dominant ecological group from mesophytes to hydromesophytes.

В последние десятилетия на территории Западной Сибири наблюдается деградация и гибель пихтовых лесов. Одной из основных причин этого является появление и постепенное распространение в таежных экосистемах нового инвазионного вида – уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandf.) (Krivets, 2015). На юге Томской области к настоящему времени не осталось пихтовых насаждений, в которых бы отсутствовало влияние инвайдера. В качестве квазиестественных фитоценозов можно рассматривать лишь небольшие участки темнохвойного леса с практически нетрансформированным мелкотравным, мелкотравно-зеленомошным и осочково-мелкотравным покровом.

Основным механизмом влияния уссурийского полиграфа на таежные экосистемы является резкое повышение уровня освещенности нижележащих ярусов из-за снижения сомкнутости крон материнского полога пихтарников или его распада. Изменяется состав и структура подлеска, травяного и мохового ярусов (Чернова, 2014, 2017; Бисирова, Чернова, 2017) и, как следствие, происходит смена доминирующих в растительных сообществах экологических групп.

В целом в составе пихтовых лесов по фактору увлажнения местообитаний выделяются 4 группы – ксеромезофиты, мезофиты, гидромезофиты и гемигидрофиты, а по фактору богатства и засоленности почв только 2 группы – мезотрофы и мезоэвтрофы. Однако, по обилию видов доля ксеромезофитов и гемигидрофитов в сложении фитоценозов крайне мала и в дальнейшем при описании экологической структуры растительных сообществ не учитывалась.

При небольшой степени деградации пихтовых насаждений повышается густота низкого травяного покрова, проективное покрытие которого колеблется от 50 % до 80 %. Его основу образуют характерные для ненарушенных таежных темнохвойных лесов сциофильные виды таежного мелкотравья, в

первую очередь кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), оптимум которой приходится на местообитания с умеренным увлажнением и трофностью. В связи с этим, как для квазиестественных, так и для ослабленных мелкотравных, мелкотравно-зеленомошных и осочково-мелкотравных темнохвойных насаждений с невысокой численностью инвазионного короеда, в экологическом спектре, учитывающем обилие видов, характерно абсолютное доминирование мезофильных мезотрофов (рис.). Обилие гидромезофитов здесь невелико и представлены они практически исключительно моховидными, а мезоэвтрофы практически отсутствуют.

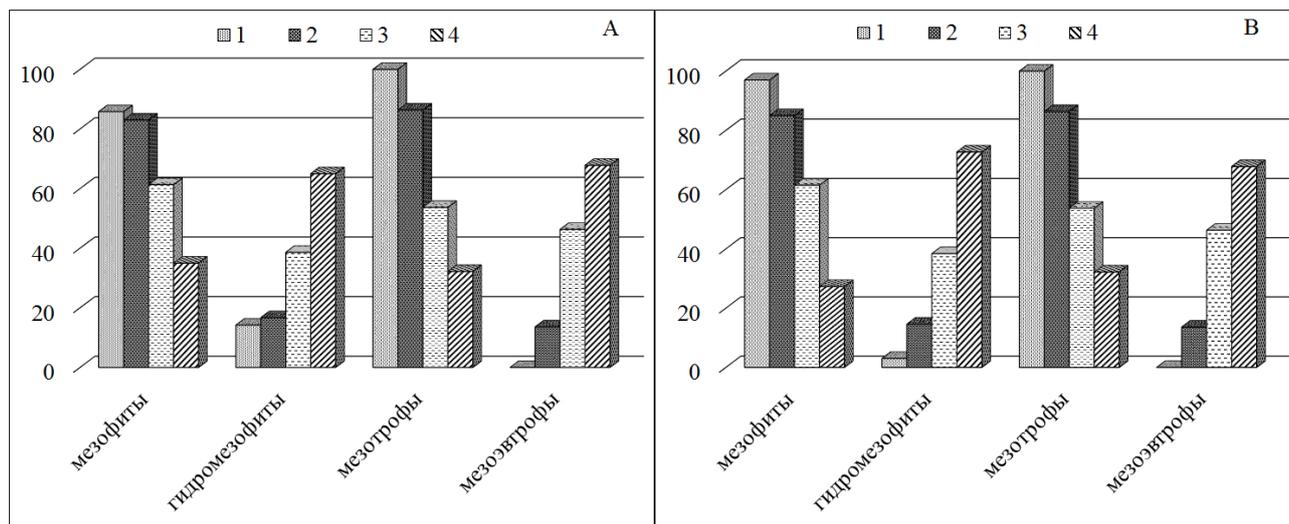


Рис. Изменение экологической структуры пихтовых лесов с разной степенью деградации: А – всех подчиненных ярусов; В – только травяного яруса. Условные обозначения: 1 – квазиестественные насаждения; 2 – ослабленные; 3 – сильно ослабленные; 4 – деградированные насаждения.

При постепенной деградации пихтовых лесов в сильно ослабленных древостоях вместо мелкотравного формируется разнотравный, осочково-разнотравный или крупнопоротниково-разнотравный напочвенный покров. Снижение сомкнутости крон под влиянием уссурийского полиграфа приводит к появлению новых доминирующих эколого-ценотических групп, слабо представленных в былом составе фитоценозов. Характерно более высокое проективное покрытие травяного покрова (до 97 %), в котором четко выделяются 2 яруса и преобладают виды разнотравной эколого-ценотической группы, в первую очередь сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), при участии костяники (*Rubus saxatilis* L.), фиалок (*Viola selkirkii* Pursh ex Goldie, *V. mirabilis* L. и др.), видов крупнотравья (борца северного (*Aconitum septentrionale* Koelle), василистника малого (*Thalictrum minus* L.), недоселки копьевидной (*Cacalia hastata* L.) и др.), а также крупных папоротников (в основном щитовников картузианского и широкого (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Fuchs и *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. et Jermy). Экологические спектры как травяного покрова, так и напочвенного покрова и подлеска в целом, практически идентичны и, хотя доля мезофильных мезотрофных видов составляет 50–60 %, на долю гидромезофитов приходится уже около 40 % (рис.). Это обусловлено как постепенным снижением обилия видов таежного мелкотравья, которое сохраняется во втором ярусе травяного покрова, так и с появлением и постепенным увеличением обилия крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.).

Гибель древесного яруса в результате зоогенной сукцессии вне зависимости от исходного типа леса сопровождается формированием крапивных фитоценозов, где в экологических спектрах, учитывающих обилие видов разных экологических групп, две трети приходится уже на гидромезофитов (рис.). Основной причиной столь резкого и быстрого изменения в травяном покрове пихтарников является то, что все лесные сообщества развиваются в первую очередь под мощным стабилизирующим влиянием лесного полога и именно вызванная инвазионным короедом гибель древостоев приводит к такой существенной перестройке ярусов сообществ. Значительное количество древесного опада спо-

способствует также и временному повышению трофности местообитаний, что наглядно видно по значительной доле мезоэвтрофов (около 70 %) в экологическом спектре. По сравнению с ослабленными насаждениями в травяном покрове погибших насаждений обилие гидромезофитов повышается в 4–5 раз из-за высокого проективного покрытия крапивы двудомной (60–85 %) и, соответственно, постепенного разрушения более низких разнотравного и мелкотравного ярусов травостоя.

В целом, подобный сравнительно-экологический анализ позволяет оценить направленность сукцессионных процессов при постепенной деградации древостоев пихтовых лесов, поврежденных уссурийским полиграфом. Последовательная смена доминирующих эколого-ценотических групп с таежной мелкотравной на разнотравную, а затем крапивную сопровождается постепенным переходом доминирующей роли от мезофильных мезотрофов к гидромезофильным мезоэвтрофам, слабо представленным в естественном напочвенном покрове пихтовых лесов.

Благодарности. Работа поддержана грантом РФФИ № 16-44-700782 р_а.

ЛИТЕРАТУРА

Бисирова Э. М., Чернова Н. А. Результаты мониторинговых исследований состояния пихтовых лесов в хронических очагах массового размножения уссурийского полиграфа (на примере Томской области) // Сб. материалов XIII Междун. науч. конгр. «Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2017»: «Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью». – Новосибирск: СГГА, 2017. – Т. 3. – С. 230–234.

Чернова Н. А. Трансформация растительного покрова пихтовых лесов Томской области под влиянием уссурийского полиграфа // Сб. материалов X Междун. науч. конгр. «Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2014»: «Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью». – Новосибирск: СГГА, 2014. – Т. 2. – С. 245–249.

Чернова Н. А. Трансформация напочвенного покрова пихтовых лесов Томской области под влиянием уссурийского полиграфа // Материалы VI междун. науч. конф. «Проблемы изучения растительного покрова Сибири», посвящ. 100-летию со дня рождения А. В. Положий. – Томск: Издательский дом Том. гос. ун-та, 2017. – С. 121–122.

Krivets S. A., Bisirova E. M., Kerchev I. A., Pats E. N., Chernova N. A. Transformation of taiga ecosystems in the Western Siberian invasion focus of four eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) // Russian Journal of Biological Invasions, 2015. – Vol. 6, № 2. – P. 94–108.

УДК 581.9(1-925.15)

**Пространственная дифференциация видового разнообразия
Alchemilla L. (Rosaceae) на Восточном Алтае (на основе
географического анализа и концепции самоподобия)**

**Spatial differentiation of the genus *Alchemilla* L. (Rosaceae) species diversity in
the Eastern Altai (based on geographical analysis and self-similarity concept)**

Чкалов А. В.¹, Золотухин Н. И.²

Chkalov A. V.¹, Zolotukhin N. I.²

¹ Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, г. Нижний Новгород, Россия.
E-mail: biofor@yandex.ru

² Центрально-Черноземный государственный природный биосферный заповедник имени проф. В. В. Алехина,
Курская область, Курский район, п/о Заповедное, Россия. E-mail: zolotukhin@zapoved-kursk.ru

¹ Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Nizhni Novgorod, Russia

² Tsentralno-Chernozemny State Nature Biosphere Reserve named prof. V. V. Alekhin, Kursk region and district,
p.o. Zapovednoye, Russia

Реферат. Показано, что существует достоверная зависимость видового богатства *Alchemilla* от площади, в соответствии с концепцией самоподобия; наиболее четко выражена эта закономерность в высокогорных поясах. Эндемичные элементы рода сосредоточены преимущественно в незатронутых оледенением районах. В высокогорных районах преобладают широко распространенные виды.

Summary. Statistically significant dependence between *Alchemilla*-species richness and area is shown; most clearly for the highmountain belts. That is in congruence with self-similarity concept. Endemics of the genus are concentrated mainly at the non-glaciated areas. In highmountain areas the widely distributed species prevail.

Род манжетка (*Alchemilla* L., Rosaceae) насчитывает несколько сотен апомиктических видов и является одним из самых обширных родов мировой флоры. В то же время, незначительность морфологических различий, экологическая близость этих видов (ограниченный спектр освоенных манжетками местообитаний) позволяет некоторым авторам сомневаться в самостоятельности или реальности их существования. Разработанный применительно к этому роду вариант концепции агамно-полового комплекса (Глазунова, 1977) также не вносит ясности в представления о положении этих видов в «экономике природы». В самом деле, факультативность апомиксиса (т.е. существование возможности скрещивания между видами) вовсе не означает того, что этот процесс имеет место в значительных масштабах. Существование дискретных морфологических типов со специфическими ареалами, отсутствие в конкретных местообитаниях бесконечного разнообразия переходных «гибридных» форм, а лишь конечного набора видов, говорит нам, что скрещивание и выживание гибридных потомков требует стечения ряда исключительных обстоятельств исторического и геологического плана, как это утверждает, например, «флювиогляциальная» теория (Чкалов, Воротников, 2009).

Концепция самоподобия является одним из актуальных инструментов для изучения пространственно-структурных особенностей сообществ, организации видового разнообразия различных таксонов, как современных, так и ископаемых, в масштабах как биогеоценотического так и надценотического уровня – на уровне фаун и флор (Гелашвили и др., 2007, 2013). В этой связи наличие упорядоченности в структуре разнообразия таксонов подтверждает реальность их существования, а также позволяет соотнести эти особенности с другими группами организмов (Green et al., 2003).

Таким образом, выявление видового разнообразия манжеток и его анализ с точки зрения концепции самоподобия на надценотическом уровне может подтвердить реальность существования апомиктических видов. С другой стороны, высказано предложение использовать данный род в качестве «проявляющего» (Чкалов, Воротников, 2009), т.е. для выявления флорогенетических тенденций. Территория Алтайского государственного природного заповедника (АГЗ) хорошо изучена флористически, в том числе, и в отношении рода *Alchemilla*, а потому дает возможность проверки обеих гипотез.

АГЗ расположен на востоке Республики Алтай в пределах Турочакского и Улаганского районов на высотах от 434 до 3507 м над уровнем моря. Сборы *Alchemilla* с территории АГЗ и окрестностей (не далее 20 км от современной территории заповедника) за период с 1971 по 2016 гг., хранящиеся в Центрально-Черноземном заповеднике, насчитывают порядка 500 листов и были идентифицированы А. В. Чкаловым. Также учтены сборы с этой территории, хранящиеся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE); Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW); Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА); Томского государственного университета (ТК); Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS); Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (ALTB), насчитывающие порядка 120 листов. Распространение видов на территории АГЗ анализировалось по флористическим районам (Золотухин, 1984) и высотным поясам. Высотные пояса: горно-лесостепной (лс), горно-лесной (л), высокогорный (субальпийский и альпийский вместе) (в). Флористические районы: Т – Телецкий (л, в), Б – Балыкчинский (лс, л, в), Ч – Чульчинский (л, в), С – Среднечульшманский (лс), Ш – Шавлинский (л, в), Я – Язулинский (лс), У – Узуноукский (л, в), Д – Джулукульский (в).

В качестве хронологических групп использована система геоэлементов, предложенная М. М. Силантьевой (2008), незначительно модифицированная. В частности, выделен урало-алтайский геоэлемент, включающий виды с дизъюнкцией ареала, приуроченные в основном к высокогорным поясам соответствующих горных систем (например, *A. sanguinolenta* Juz., *A. auriculata* Juz.). Также предложено рассматривать ряд видов (*A. exilis* Juz., *A. cymatophylla* Juz., *A. breviloba* Н. Lindb.) в качестве самостоятельного восточноевропейско-алтае-среднеазиатского геоэлемента. Их особенностью является произрастание в центрально-азиатских горных системах, а потом, после значительной дизъюнкции, наличие обширной части ареала на равнинах Восточной Европы, что может, предположительно, быть результатом заноса вследствие миграций кочевников.

Фрактальная размерность или коэффициент самоподобия вычислялась как угловой коэффициент в уравнении линейной регрессии зависимости натурального логарифма количества видов от натурального логарифма площади учтенной территории в км². Линейная аппроксимация и оценка качества регрессии (коэффициент детерминации – r^2 и пр.) осуществлялись средствами программы STATISTICA 6.0. При проведении анализа включение районов (или высотных поясов в их пределах) осуществлялось последовательно в направлении с юго-востока на северо-запад.

В неаннотированном списке сосудистых растений современной территории АГЗ (Золотухин, Золотухина, 2003) приводилось 6 видов манжеток: *Alchemilla altaica* Juz., *A. curvidens* Juz., *A. omalophylla* Juz., *A. rubens* Juz., *A. sibirica* Zamelis, *A. subcrenata* Buser. По результатам настоящего исследования на современной территории АГЗ выявлено 48 видов манжеток (с учетом окрестностей – 51), количество видов во флористических районах представлено в таблице.

Наблюдается отличное качество ($r^2=0,97$) линейной аппроксимации упомянутой зависимости (рис. 1А), и, таким образом, мы можем заключить, что видовое разнообразие манжеток на надценотическом уровне подчиняется закономерностям самоподобия, т.е. апомиктические виды, выделенные на основании морфолого-географического метода, представляют собой самостоятельные, реально существующие объекты. При этом, если сравнить качество аппроксимации зависимостей по отдельным высотным поясам, можно констатировать, что такое же качество аппроксимации ($r^2=0,97$) демонстрирует высокогорный пояс, заметно худшее – лесной ($r^2=0,94$) и лесостепной ($r^2=0,93$) пояса. Эти результаты можно интерпретировать следующим образом: более точное соответствие закономерностям самоподобия (отражающееся лучшей аппроксимацией) подразумевает большую гомогенность и естественность видовой совокупности. Руководствуясь подобной логикой можно заключить, что для формирования видового разнообразия манжеток на данной территории наиболее важны высокогорные пояса (возможно,

Таблица

Соотношение геоэлементов во флористических районах и высотных поясах АГЗ

Геоэлементы	Флористические районы								Высотные пояса		
	Т	Б	Ч	Ш	У	Д	С	Я	в	л	лс
Северо-европейско-урало-сибирский	10 (40)	10 (31.5)	10 (36)	8 (33.5)	6 (35)	7 (46.5)	4 (57)	5 (56)	10 (28.5)	15 (36)	10 (37)
Европейско-сибирский	1 (4)	0	0	0	0	1 (6.5)	0	0	1 (3)	0	0
Южносибирско-монгольско-среднеазиатский	6 (24)	7 (22)	7 (25)	10 (41.5)	5 (29.5)	4 (26.5)	2 (28.5)	3 (33)	11 (31.5)	11 (26)	8 (29.5)
Урало-алтайский	2 (8)	2 (6)	2 (7)	0	0	0	1 (14.5)	0	2 (6)	3 (7)	2 (7.5)
Восточноевропейско-алтае-среднеазиатский	1 (4)	2 (6)	1 (3.5)	2 (8.5)	2 (12)	1 (6.5)	0	0	2 (5.5)	2 (5)	1 (4)
Эндемичный/субэндемичный	5 (20)	11 (34.5)	8 (28.5)	4 (16.5)	4 (23.5)	2 (13)	0	1 (11)	9 (25.5)	11 (26)	6 (22)
Итого	24	32	28	24	17	15	7	9	35	42	27

Примечание. Расшифровку сокращений см. в тексте.

как место видообразования и за счет их «выравнивающего» значения как миграционных путей). Неоднородность видового состава манжеток в лесостепном поясе можно, соответственно, связать как с историческими причинами (подразумевая вторичность его формирования за счет вселения из других поясов), так и пространственной разобщенностью этих поясов в рассматриваемых районах.

Результаты географического анализа представлены в таблице. Различия в видовом богатстве между районами можно объяснить разнообразием представленных в них горных поясов (наибольшее количество видов отмечается в районах с более разнообразными условиями). Минимальное количество видов отмечается в районах, где представлен только лесостепной пояс, как наименее благоприятный для произрастания манжеток.

Оценку возможностей рода *Alchemilla* как «проявляющего» можно провести, сопоставив его характеристики с рядом флорогенетических гипотез, выдвинутых на основе анализа флоры АГЗ в целом (Золотухин, 1984). Во-первых, положение об отсутствии оледенения в Телецком районе (выдвинутое на основе наличия реликтов флоры и растительности). Его флора формировалась преемственно, т.е. ее ядро было сформировано в третичный период, а в дальнейшем она вбирала в себя различные элементы. Ряд сходных черт наблюдается в Балыкчинском районе. Для этих районов отмечается значительное разнообразие представленных геоэлементов (табл.), как и предполагает история развития их флоры, но и более высокая доля эндемичных видов манжеток. Это можно интерпретировать так, что эндемичная фракция сформировалась в третичное время, вероятно, в мезофильных условиях горно-лесного пояса и в силу этой экологической специфики в плейстоценовое время не могла распространиться шире, будучи не приспособлена к условиям высокогорий и перигляциальной зоны. Т.е. многие из этих представителей должны рассматриваться как палеоэндемики. Обращает на себя внимание, что, вопреки констатированным различиям в истории формирования флоры этих районов с Чульчинским (флора которого сформировалась преимущественно в гляциальное и постгляциальное время) (Золотухин, 1984), между ними отмечается сходство в характеристиках видового состава манжеток, что можно объяснить их пространственной близостью и масштабными плейстоценовыми миграциями. Во-вторых, район с наибо-

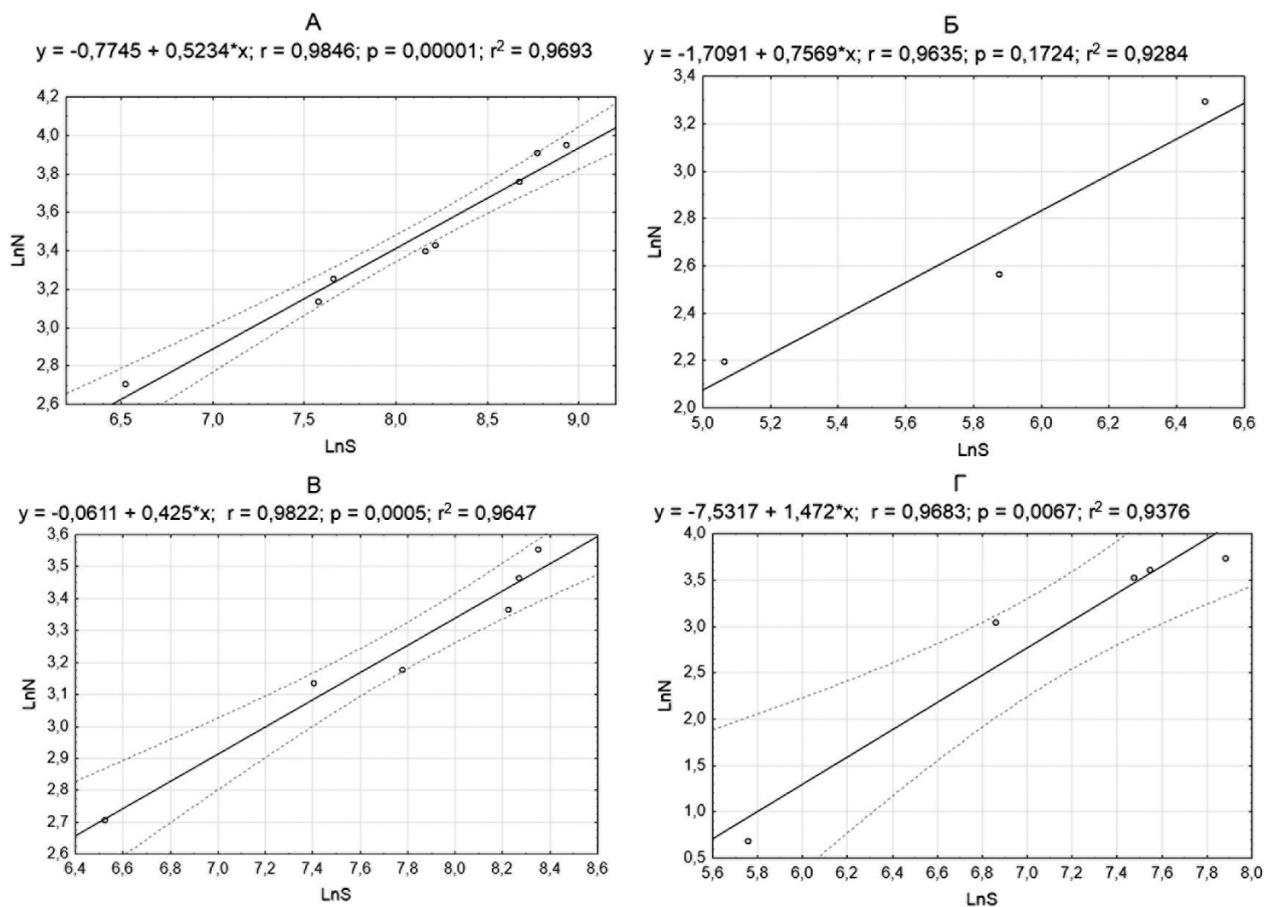


Рис. 1. Линейная аппроксимация зависимости видового богатства рода *Alchemilla* от учтенной площади: А – для флористических районов в целом; Б – для горно-лесостепного пояса; В – для высокогорных поясов; Г – для горно-лесного пояса.

Примечание. LnN – натуральный логарифм количества зарегистрированных видов, LnS – натуральный логарифм учтенной площади (км²), пунктирные линии – границы доверительного интервала (p=0,05).

лее молодой флорой, расположенный в высокогорьях – Джулукульский, имеет низкую долю эндемиков и очень высокую долю широко распространенных видов северо-европейско-урало-сибирского геоэлемента. Это подтверждает как высказанную выше мысль об особенностях формирования эндемичного элемента, так и ведет к заключению, что большинство широко распространенных видов манжеток являются наиболее молодыми, сформировавшимися в высокогорьях, либо имеющими изначально широкую экологическую амплитуду, позволившую освоить высокогорные местообитания. Широта этой амплитуды подтверждается и значительной их долей в лесостепном поясе. Особого внимания заслуживает южносибирско-монгольско-среднеазиатский геоэлемент: его виды имеют часть ареала, охватывающую Тянь-Шань, как более древнюю горную систему в сравнении с Алтаем; их ареал простирается вдоль основной оси миграции между среднеазиатскими и южно-сибирскими горными системами; среди них преобладают ксерофильные виды; его доля приблизительно равна во всех районах и поясах (также это один из немногих геоэлементов, встречающихся в лесостепных районах). Все эти свойства указывают на относительно большую древность этой группы видов. Таким образом, выстраивается экологический и исторический ряд эволюции рода, сопряженный с орогенезом: от более ксерофильных видов данного геоэлемента к мезофильным эндемикам и, далее, к более криофильным и гигрофильным широко распространенным видам.

ЛИТЕРАТУРА

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С. и др. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии: Монография. – Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2013. – 370 с.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н. Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // Журнал общей биологии, 2007. – Т. 68, № 3. – С. 170–179.

Глазунова К. П. О возможности применения теории агамно-полового комплекса к систематике покрытосеменных растений (на примере рода *Alchemilla* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1977. – Т. 82, № 5. – С. 129–139.

Золотухин Н. И. Границы фитоохорий, ареалы видов и вопросы четвертичной истории флоры Алтайского заповедника // История растительного покрова Северной Азии. – Новосибирск: Наука, 1984. – С. 129–144.

Золотухин Н. И., Золотухина И. Б. Сосудистые растения Алтайского государственного природного заповедника // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 2. / Отв. ред. В. Н. Павлов. – М., 2003. – Ч. 1–2. – С. 38–781.

Силантьева М. М. Хорологический анализ аборигенной фракции флоры Алтайского края // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Мат. VII междунар. науч.-практ. конф. –Барнаул, 2008. – С. 312–322.

Чкалов А. В., Воронников В. П. Опыт выделения флорогенетических групп манжеток (*Alchemilla*, Rosaceae) Центральной России // Ботан. журн., 2009. – Т. 94, № 9. – С. 1279–1294.

Green J. L., Harte J., Ostling A. Species richness, endemism and abundance patterns: tests of two fractal models in a serpentine grassland // Ecology Letters, 2003. – Vol. 6. – P. 919–928.

УДК 581.9/502.753(571.17)

Редкие виды степных сообществ Кемеровской области Rare species of steppe communities of the Kemerovo region

Шереметова С. А.¹, Роткина Е. Б.²

Sheremetova S. A.¹, Rotkina Ye. B.²

¹ Институт экологии человека ФИЦ УУХ СО РАН, г. Кемерово, Россия. E-mail: ssheremetova@rambler.ru

² Кемеровский государственный сельскохозяйственный институт, г. Кемерово, Россия. E-mail: k.rot@mail.ru

¹ Institute of Human ecology FRC CCC SO RAN, Kemerovo, Russia

² Kemerovo State Agricultural Institute, Kemerovo, Russia

Реферат. Проанализированы редкие растения, приуроченные к степным сообществам Кузбасса. Предложено исключить из списка редких и исчезающих видов Кемеровской области *Paeonia hybrida* Pall. Для 9 видов обосновано изменение категории редкости. Приведено 10 видов, перспективных для включения в состав охраняемых на территории области, с указанием категории редкости. Из них впервые для области приводится – *Astragalus austriacus* Jacq.

Summary. Rare plants, attached to the steppe communities of Kuzbass, are analyzed. It is proposed to exclude from the list of rare and endangered species of the Kemerovo region – *Paeonia hybrida* Pall. For 9 species, a change in the category of rarity is justified. There are 10 species that are promising for inclusion in protected plants on the territory of the region, for each specified category of rarity. Of these, for the first time for the territory of the Kemerovo region indicate *Astragalus austriacus* Jacq.

Зонально территория Кемеровской области может быть отнесена к лесостепи, но в силу влияния северного фаса Алтае-Саянской горной области здесь происходит нарушение классической широтной зональности, что и обеспечивает сложную мозаику различных типов сообществ. В целом флору области можно охарактеризовать как «лесную». Наибольшее значение в составе флоры на современном этапе играют лесные и луговые виды. Комплекс лесных видов, составляет около 26 % от общего состава флоры, группа луговых видов объединяет 22 %, а степных – около 13 %. В частности даже в наиболее остепнённых районах Кузнецкой котловины, например для флоры бассейна р. Ускат мы имеем следующие показатели: степных видов насчитывается около 20 %, лесных – 29 %, луговых – 31 % (Шереметова, 2015).

В настоящее время Кузбасс является наиболее обжитым и густонаселенным районом Западной Сибири и азиатской части России, уступая по территории почти всем краям и областям Сибирского федерального округа. Плотность населения составляет 29,5 человек на 1 кв. км, доля городского населения 84,9 % (Зимица, 2015). Высокая степень урбанизации приводит к полному разрушению природных ландшафтов в пределах густонаселенных городских территорий, наиболее крупные из которых расположены в Кузнецкой котловине: Кемерово, Новокузнецк, Прокопьевск, Киселевск, Белово, Ленинск-Кузнецкий. Но наиболее масштабные зоны нарушений обусловлены деятельностью более чем 120 угледобывающих предприятий. При этом общая площадь земель, нарушенных открытой и подземной разработкой угля, составляет на территории Кузбасса по разным данным, от 60 до 105 тысяч га (Критинев, 2010).

Таким образом, степные сообщества не являясь преобладающими, к тому же подвергаются наиболее интенсивной антропогенной нагрузке, т.к. в основном они представлены в наиболее населенной «степной» части области – Кузнецкой котловине. Также небольшие участки степей пока ещё сохраняются и в восточной части области в Тисульском и Чебулинском районах. Ещё А. В. Куминова отмечает,

что к середине XX в. участков степей «сколько-нибудь значительных размеров» в ненарушенном состоянии на территории Кемеровской области не осталось (Куминова, 1950, с. 29).

Из 128 видов сосудистых растений, занесённых в Красную книгу Кемеровской области более 27 % (35 видов) строго приурочены к степным сообществам, сохранившимся на территории области. 71 % видов имеют 1 и 2 категорию редкости (Красная книга, 2012). Находящиеся под угрозой исчезновения виды (статус редкости 1) имеющие на территории области северо-западную или часть северной границы ареала: *Allium ramosum* L., *Patrinia rupestris* (Pall.), *Thermopsis mongolica* Czefr. Duf. представлены единственным местонахождением. Для таких видов *Veronica pinnata* L., *Leontopodium ochroleucum* ssp. *campestre* (Ledeb.) Khanm., *Phlox sibirica* L. имеются указания о нескольких местонахождениях от 2 до 4, но отмечаем, что в некоторых точках эти виды в течении последних лет не наблюдаются. Все известные ценопопуляции вышеперечисленных видов представлены небольшим количеством особей и занимают незначительные площади.

К категории 2 (сокращающиеся в численности) отнесено 19 видов. Считаем, что виды, ограниченные единственным местонахождением (*Serratula marginata* Tausch, *Convolvulus chinensis* Ker.-Gawl.), а также виды, отмеченные в двух точках, расположенных в местах интенсивной антропогенной трансформации (*Bupleurum bicaule* Helm., *Trinia ramosissima* Ledeb., *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., *Patrinia rupestris* (Pall.) Duf., *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv.) необходимо перенести в категорию 1 и придать им статус находящихся под угрозой исчезновения. Оставшиеся 12 видов соответствуют категории 2 и имеют более 4 местонахождений на территории области: *Allium vodopjanovae* Friesen, *Erysimum altaicum* C.A. Mey., *Lathyrus pannonicus* (Jacq.) Garcke, *Stipa zalesskii* Wilensky, *Achnatherum confusum* (Litv.) Tzvel., *Thalictrum petaloideum* L., *Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg., *Adonis villosa* Ledeb., *Potentilla elegantissima* Polozh., *Spiraea crenata* L., *Viola dissecta* Ledeb., *Ephedra monosperma* J. G. Gmel. ex C. A. Mey.

Два вида, в настоящее время включенных в Красную книгу Кемеровской области (2012) со статусом 3 – редкие виды (категория 3) заслуживают присвоения статуса 2. В частности, за последние годы (с 2005 г.) ценопопуляции *Hedysarum gmelinii* Ledeb. в некоторых районах были полностью уничтожены (Караканский хребет, южная оконечность), а в окр. с. Беково ценопопуляция находится на грани исчезновения. *Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd. – до недавнего времени вид стали считать исчезнувшим, поскольку было известно его единственное местонахождение в Яшкинском районе (Тутальские скалы), где он был отмечен в 1910 г. известным русским ботаником В. В. Сапожниковым (ТК). Повторная находка в окр. г. состоялась спустя 100 лет, а также было обнаружено ещё одно местонахождение на 90 км южнее, в окр. с. Мозжуха (КУЗ).

Виды с категорией статуса редкости – 3 отмечены более чем в 8 точках: *Gypsophila patrinii* Ser., *Iris humilis* Georgi, *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Thymus marschallianus* Willd., *Linum perenne* L., *Stipa pennata* L. Исключение в этой категории имеет не так давно обнаруженный в двух точках Беловского района *Polygala tenuifolia* Willd. (Эбель и др., 2009), распространение этого вида в области требует дальнейших исследований.

Предполагаем, что *Paeonia hybrida* Pall., включенный в Красную книгу Кемеровской области (2012) с категорией 0 (вероятно исчезнувшие виды), внесен ошибочно и на территории области не встречается и не встречался ранее. Гербарные образцы из окр. с Ильинское (в настоящее время пригород г. Новокузнецка (сборы Хворова 1913 г. и 1915 г. (ТК)) не возможно идентифицировать, т.к. они представлены верхушками побегов с цветками, без нижних листьев и корневищ, но размеры цветков и местообитание, указанное в сборах (лесной луг) подтверждает ошибочность определения на самом деле широко распространённого в данных районах *Paeonia anomala* L. Считаем, что *Paeonia hybrida* следует исключить из Красной книги Кемеровской области.

В дополнение к вышеперечисленным видам, внесенным в список редких и исчезающих растений, мы хотели бы указать представителей степных сообществ, которые также находятся под угрозой исчезновения на территории Кемеровской области, нуждаются в охране и в перспективе должны быть включены в состав охраняемых таксонов.

Agropyron kazachstanicum (Tzvelev) Peschkova. Вид указан во Флоре Сибири (Пешкова, 1990) для с. Новопестерево Кемеровской области, но не включен в «Определитель...» (2001). Известно так-

же следующее местонахождение: Беловский район, окр. с. Беково, Баятские сопки, степной склон. 03.07.2006. Куприянов А. Н., Манаков Ю. А. (Шереметова и др., 2011). Необходимо обследование территории с целью выявления новых местонахождений, а также исследование состояния популяций. Учитывая угрожаемое состояние степных сообществ, в которых этот редкий вид может выступать эдификатором возможно отнесение его к четвертой категории редкости.

Astragalus austriacus Jacq. – вид впервые приводится для области. Известно единственное местонахождение на остепненных склонах берега реки Кривой Ускат в окр. п. Ускатский (2014 г. Яковлева Г. И., Шереметова С. А., Буко Т. Е.) (КУЗ). Ценопопуляция незначительных размеров, с невысокой численностью особей находится вблизи населенного пункта, где участки степных склонов подвергаются интенсивному выпасу и претерпевают периодические весенние палы. Необходимо проведение поиска дополнительных местонахождений вида, но с учетом высокой степени трансформации растительного покрова в местах потенциально возможного обитания вида, он может быть отнесен к третьей категории – редкие виды, таксоны с естественной невысокой численностью, встречающиеся на ограниченной территории.

Astragalus austrosibiricus Schischk. Приводится как изредка встречающийся вид на севере области и в Кузнецкой котловине (Определитель..., 2001). Но по результатам многолетних исследований отмечаем, что вид является редким и встречается единичными экземплярами на ограниченных участках. В фондах Гербария Кузбасского ботанического сада (КУЗ) имеются сборы из окр. с. Калтышино 2004 г. (Яковлева Г. И.) и окр. с. Беково 2009 г. (Куприянов А. Н., Стрельникова Т. О.). Считаем, что, как и предыдущий, вид можно отнести к третьей категории – редкие виды и продолжить поиск местонахождений с исследованием ценопопуляций из ранее известных мест произрастания.

Astragalus follicularis Pall. до 2001 г. был указан в области для трех точек: дд. Брюханова, Бол. Улус, с. Бачаты (Определитель..., 2001). В коллекциях Гербария Кузбасского ботанического сада (КУЗ) имеются более поздние сборы из окр. д. Бороденково, с. Абышево, с. Журавлево (оз. Танаев пруд). Вид находится на северо-западной границе ареала, численность ценопопуляций не велика, подходящие местообитания занимают ограниченную площадь, в некоторых местонахождениях отмечены только единичные экземпляры (с. Журавлево). Соответственно вид может быть отнесен к третьей категории – редкие виды, таксоны с естественной невысокой численностью, встречающиеся на ограниченной территории.

Cleistogenes kitagawae Honda – редкий вид на северо-западной границе ареала. В настоящее время достоверно известно единственное местонахождение на территории области в окр. с. Артышта (д. Бороденково) (Эбель и др., 2009). Может быть отнесен к третьей категории – редкие таксоны с естественной невысокой численностью, встречающиеся на ограниченной территории.

Krascheninnikovia ceratoides (L.) Gueldenst. указано, что вид довольно редко встречается в Кузнецкой котловине без указания конкретных местонахождений (Определитель..., 2010), подтверждающие гербарные сборы были сделаны в окр. п. Карагайла в 2009 г. (Шереметова С. А., Буко Т. Е.) (КУЗ). Единственная известная к настоящему времени ценопопуляция представлена несколькими десятками особей на ограниченной территории, расположенной вдоль авто трассы в наиболее антропогенно нарушенной центральной части Кузнецкой котловины. Виду может быть присвоена первая категория редкости – находящиеся под угрозой исчезновения виды.

Salvia deserta Schang. – вид, который может быть отнесен к категории 0 – вероятно, исчезнувшие таксоны, известные ранее с территории Кемеровской области, нахождение которых в природе не подтверждено в последние 50 лет, но возможность их сохранения нельзя исключить. Известны сборы из окр. с. Атаманово (Крылов, 1937; ТК).

Salvia stepposa Schost. Приводится 2 местонахождения для окр. с. Абышево и д. Устюжанино (Определитель, 2001), необходимо проведение дополнительных исследований по выяснению сохранности данного вида и состоянии популяций, отсутствуют более свежие сборы и свидетельства о произрастании вида в области. Соответственно вид может быть отнесен к четвертой категории – неопределенные по статусу таксоны, о которых нет достаточных сведений об их состоянии в природе в настоящее время.

Stipa praecipitata Alechin впервые был собран в 2005 г. в окр. с. Шестаково (Шереметова С. А., Буко Т. Е., Яковлева Г. И.) и опубликован как новый вид для области (Лащинский и др., 2009), в дальнейшем сборы дублировались (КУЗ), новых местонахождений за прошедшее время не было найдено. Вид представлен довольно многочисленной ценопопуляцией, расположенной на склонах коренного берега р. Кия, которые обрушаются, подмываясь рекой. Считаем, что вид может быть отнесен ко второй категории редкости – сокращающиеся в численности виды.

Vincetoxicum sibiricum (L.) Despe., встречается изредка на степных склонах по берегу Томи (Определитель ..., 2001), отмечен также в окр. сс. Большой Берчикуль, Шестаково, Северный Маганак (гора Караул). Вид представлен немногочисленными ценопопуляциями и может быть отнесен к третьей категории – редкие таксоны с естественной невысокой численностью.

Таким образом, из десяти видов, предложенных для включения в состав охраняемых видов, на территории Кемеровской области по одному виду может быть отнесено к категориям 0, 1, 2; пять видов к третьей категории и два вида к четвертой. Для 9 видов, включенных в Красную книгу Кемеровской области (2012) обосновано изменение категории редкости.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема «Оценка состояния и охрана флористического разнообразия под влиянием антропогенных и техногенных факторов *in situ* и *ex situ*», № 0352-2016-0002; номер госрегистрации АААА-А17-117041410053-1). При подготовке публикации использовались материалы научной коллекции ФИЦ УУХ СО РАН – УНУ Гербарий Кузбасского ботанического сада (КУЗ) №USU 508667

ЛИТЕРАТУРА

- Зими́на А. А. Статистика населения Кемеровской области // Приоритетные направления развития науки и образования: Материалы VII Междунар. науч.–практ. конф. (4 дек. 2015 г., Чебоксары) – Чебоксары: ЦНС «Интерактив плюс», 2015. – № 4 (7). – С. 303–304.
- Красная книга Кемеровской области. – Кемерово, 2012. – Т.1. – 208 с.
- Критинев И. В. Экология Кузбасса и мировые экологические проблемы. – Кемерово, 2010. – 174 с.
- Куминова А. В. Растительность Кемеровской области. – Новосибирск : ОГИЗ, 1950. – 167 с.
- Лащинский Н. Н., Лащинская Н. В., Королюк А. Ю., Буко Т. Е., Шереметова С. А. Новые виды для флоры Новосибирской и Кемеровской областей // Бот. журн., 2009. – Т. 94. №6. – С. 895–898.
- Определитель растений Кемеровской области – Новосибирск, 2001.– 477 с.
- Пешикова Г. А. Семейство Poaceae. Род *Agropyron* – Житняк // Флора Сибири: Poaceae.– Новосибирск: Наука, 1990. – Т.2. – С. 35–41.
- Шереметова С. А. Особенности поясно-зональной структуры флоры бассейна реки Томи // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 66–70.
- Шереметова С. А., Эбель А. Л., Буко Т. Е. Дополнения к флоре Кемеровской области за последние 10 лет (2001 – 2010 гг.) // Turczaninowia, 2011. – № 14. – С. 65–74.
- Эбель А. Л., Буко Т. Е., Шереметова С. А., Яковлева Г. И., Курпrianов А. Н. Новые для Кемеровской области виды сосудистых растений // Бот. журн., 2009.–Т. 94. № 1.– С. 106–113.

УДК 582.734.2

Экономически значимые виды рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) Алтайской горной страны

Economically valuable *Spiraea* L. species of Altai Mountains

Ширманов М. В.

Shirmanov M. V.

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: maks-shirmanov@mail.ru

Altai State University, Barnaul, Russia

Реферат. В статье приведен краткий обзор данных по использованию видов рода *Spiraea* в хозяйственной деятельности человека. Даны общие сведения по содержанию в них биологически активных веществ и их фармакологической активности на организм человека.

Summary. The article presents a brief overview of data on the use of the *Spiraea* in human economic activities. General information on the content of biologically active substances in them and their pharmacological activity on the human organism is given.

Несмотря на стремительное развитие новых технологий, интерес к продуктам природного происхождения не ослабевает во всем мире. Прежде всего это касается соединений и их комплексов, проявляющих различные типы биологической активности. Одновременно остается высокой роль многих групп дикорастущих полезных растений (пищевых, кормовых, технических и др.) как элементов растительных ресурсов. В этой связи, инвентаризация естественных растительных ресурсов, как на региональном, так и общенациональном уровнях, наряду с обобщением и пополнением новыми сведениями о полезных свойствах растений, является фундаментом для разработки научно-обоснованного алгоритма рационального использования растительных богатств.

На территории Алтайской горной страны (далее АГС) произрастает 8 видов рода *Spiraea* L. (спирея): *Spiraea hypericifolia* L., *S. chamaedryfolia* L., *S. trilobata* L., *S. crenata* L., *S. salicifolia* L., *S. media* F. Schmidt, *S. alpina* Pall., *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess. (Красноборов, 2012). Нами выделены декоративная, лекарственная, пищевая (кормовая) и медоносная группы спирей.

Декоративная группа. Древесные растения с жизненной формой кустарника незаменимы в городском озеленении. Особая роль принадлежит красивоцветущим видам растений, которые используются в различных насаждениях и при устройстве садов непрерывного цветения. Популярностью пользуются спиреи, обладающие широким спектром декоративных качеств (Киселева и др., 2011).

В первую очередь, виды спирей представляют интерес как красивоцветущие и декоративно-лиственные кустарники. Цветки у них достаточно мелкие и собраны в многочисленные соцветия, которые создают в саду крупные цветочные пятна. Привлекательность соцветиям придает характерная «пушистость», образованная выступающими из цветка тычинками (Крапивко, 2012).

Форма куста может быть различной: компактной, шаровидной, прямостоячей, раскидистой с дугообразно изогнутыми побегами. Высокие виды и сорта можно высаживать как бордюрные кустарники, а низкие – как почвопокровные, которые хорошо сочетаются с такими растениями, как лапчатка, лаванда, зверобой.

Спиреи неприхотливы к почвенным условиям, быстро растут и на третий год цветут (Александрова, 1999; Хессайон, 2003; Смирнова, 2014). Корневая система поверхностная, что позволяет высаживать их около подземных коммуникаций (Семенова, 1989). В культуре живут в среднем 15–20 лет, а при постоянном уходе – до 40 (Александрова, 1999).

Во многих Ботанических садах России и за рубежом в арборетумах содержатся различные коллекции видов и сортов спирей (Плотникова, 2014). Большинство видов имеют огромное декоративное значение и могут быть использованы в озеленении как в одиночных, групповых, аллеиных посадках, стриженных изгородях, парках, скверах и т.д. Несмотря на малое количество видов в АГС, практически все можно использовать в озеленении (Плотникова и др., 1990; Мамаев, 1995; Великотная, 2002; Сапелин, 2002).

Огромная роль принадлежит основоположнику декоративного садоводства на Алтае З. И. Лучник, которой начаты интродукционные исследования спирей в Алтайском крае. Всего было описано 45 видов и гибридов из Восточной Сибири, Дальнего Востока, Америки, Японии и Китая. В итоге для озеленения в лесостепи Алтайского края рекомендовано 15 видов и гибридов рода *Spiraea*, из них 7 алтайских: *S. media*, *S. hypericifolia*, *S. salicifolia*, *S. trilobata*, *S. chamaedryfolia*, *S. crenata*, *S. flexuosa*; 2 восточносибирских: *S. beauverdiana* С.К. Schneid., *S. betulifolia* Pall.; один дальневосточный – *S. ussuriensis* Rojark.; три американских – *S. latifolia* (Sol.) Borkh., *S. alba* Du Roi, *S. menziessii* Hook. и два японских – *S. japonica* L. f., *S. x bumalda* Burv. (Лучник, 1970).

Лекарственная группа. Проблема поиска и внедрения новых перспективных лекарственных растений в настоящее время чрезвычайно актуальна, так как применение растительных средств для профилактики и лечения различных заболеваний показало их неоспоримые преимущества. Потенциал биологической активности лекарственных растений определяется содержанием в них комплекса активных веществ, которые при поступлении в организм оказывают целебное действие (Серебрякова, Высочина, 2011). Виды рода *Spiraea* представляют значительный интерес как растения, используемые в народной медицине и имеющие большой ресурсный потенциал.

В тибетской медицине корни, кора и листья *S. hypericifolia* и *S. media* используются при желудочно-кишечных заболеваниях, ревматизме, гельминтозах, гинекологических заболеваниях (Положий, 1973), в традиционной медицине казахов – для лечения дерматозов (Бейсенбиев, 1948). Типовой вид *S. salicifolia* – при диарее, укусах змей, в народной, монгольской, тибетской медицине (Лавренов, Лавренова, 1999), сухой экстракт этого вида оказывает выраженное противовоспалительное действие (Мирович и др., 2013).

У таких видов как *S. flexuosa*, *S. media*, *S. salicifolia*, *S. trilobata*, *S. chamaedryfolia* обнаружены фенольные соединения – флавонолы, флаваноиды, катехины, антоцианы, дубильные вещества, кумарины, а также сапонины и сахара (Ahn et al., 1996; Карпова, Полякова, 2009; Карпова и др., 2011; Карпова, Лаптева, 2014; Карпова, Иметхенова, 2015; Кащенко и др., 2017). Флавонолы как одна из групп флавоноидов являются ценным источником лекарственных препаратов широкого спектра действия. Это противовоспалительные, капилляроукрепляющие, желчегонные, противолучевые, противоопухолевые, иммуномодулирующие и иные лечебные средства (Tijburg et al., 1997; Hollman et al., 1999; Hernandez et al., 2000). Флавонолы оказывают антиоксидантную активность и обладают способностью выводить свободные радикалы из организма (Серебрякова, Высочина, 2011). В недавнем исследовании (Kiss et al., 2017) семь видов спирей был подвергнуты скринингу на наличие дитерпеновых алкалоидов. Было выявлено, что этанольные и этил-ацетатные фракции *S. chamaedryfolia* содержат в своем составе алкалоиды и проявляют активность в отношении метициллинрезистентного золотистого стафилококка.

Высокой биологической активностью обладают катехины. Это уникальные природные антиоксиданты (Бахтенко, Курапов, 2008). Катехины содержат *S. media*, *S. salicifolia*.

Виды *S. media*, *S. salicifolia* можно рекомендовать как сапонинсодержащие растения, которые используются в виде отхаркивающих средств при заболеваниях дыхательных путей, а также как мочегонные, общеукрепляющие, стимулирующие и тонизирующие. Многие из них благотворно влияют на сердечно-сосудистую систему, эффективны при склерозе сосудов, а также атеросклерозе в сочетании с гипертонической болезнью и злокачественных новообразованиях (Анисимов, Чирва, 1980). Водные и водно-этанольные экстракты из листьев *S. media* и *S. salicifolia* обладают выраженными противовирусным эффектом. В частности, водно-этанольный экстракт *S. salicifolia* обладает достоверно высоким противовирусным действием в отношении гриппа человека А/Н₃Н₂ (Костикова, Филлипова, 2016).

Все виды рода обладают фитонцидными свойствами. Листья *S. chamaedryfolia*, *S. crenata*, *S. flexuosa*, *S. hypericifolia*, *S. trilobata* проявляют антибактериальную активность в отношении грамположи-

тельных и граммотрицательных бактерий. Спиртовой экстракт семян *S. media* обладает антисептическими свойствами. Этанольный экстракт из *S. alpina* может оказывать антибактериальную и противогрибковую активность (Zhou et al., 2008; Teng et al., 2010).

Пищевая (кормовая) группа. Помимо декоративного и лекарственного значения, некоторые виды спирей АГС могут быть использованы в качестве пищи или корма для животных. Такие виды как *S. chamaedryfolia*, *S. hypericifolia*, *S. media*, *S. salicifolia* могут использоваться в виде корма для рогатого скота, верблюдов, лошадей, оленей, косуль, рябчиков (Самарин, 1966). Молодые листья *S. crenata* могут использоваться как суррогат чая, а листья *S. salicifolia*, помимо использования в пищу животными, могут использоваться человеком для приготовления супов и салатов (Телятьев, 1976).

Медоносные виды. Многие виды рода являются хорошими медоносами. Значительное содержание в соцветиях сахаров, достигающее 20 %, доказывает их высокую медоносность. Поэтому на участках, где собраны разные виды спирей, можно содержать ульи. Наибольшим содержанием сахаров отличаются виды секции *Chamaedryon* Ser.: *S. chamaedryfolia*, *S. crenata*, *S. hypericifolia*, *S. media* (Верещагин и др., 1959; Головкова, 1966; Параева, 1970), а также *S. salicifolia* из секции *Spiraria* Ser. (Гутникова, 1947).

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова М. С.** Аристократы сада: красивоцветущие кустарники. – М.: ЗАО «Фитон +», 1999. – 192 с., 16 л. ил.
- Анисимов М. М., Чирва В. Я.** О биологической роли тритерпеновых гликозидов // Успехи современной биологии, 1980. – Т. 6, № 3. – С. 351–364.
- Бахтенко Е. Ю., Курапов П. Б.** Многообразие вторичных метаболитов высших растений: Учеб. пособие. – Вологда, 2008. – 264 с.
- Бейсенбиев Е. Б.** О некоторых диких полезных растений Казахстана // Вестн. АН. КазССР, 1948, №10(43). – С. 72–75.
- Великотная М.** Магия цвета и цветка // Ландшафтный дизайн, 2002. – №4. – С. 30–35.
- Верещагин В. И., Соболевская К. А., Якубова А. И.** Полезные растения Западной Сибири. – М.-Л., 1959. – 347 с.
- Головкова А. Г.** Медоносные растения Киргизии // Межвуз. сб. тр. биол. каф., 1966. – Т. 5. – С. 174–184.
- Гутникова З. И.** Медоносные растения Приморского края. – Владивосток, 1947. – 118 с.
- Карпова Е. А., Иметхенова О. В.** Фенольные соединения представителей секции *Glomerati* рода *Spiraea* L. флоры Сибири // Turczaninowia, 2015. – Т. 17, № 4. – С. 108–115.
- Карпова Е. А., Лантева Н. П.** Фенольные соединения в систематике рода *Spiraea* L. // Turczaninowia, 2014. – Т. 17, № 1. – С. 42–56.
- Карпова Е. А., Полякова Т. А.** Содержание фенольных соединений и потенциал биологической активности сибирских и дальневосточных видов рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) // Растительный мир Азиатской России, 2009. – № 2(4). – С. 79–88.
- Карпова Е. А., Серебрякова В. А., Высочина Г. И.** Фенольные соединения некоторых видов рода *Spiraea* L. // Вестник НГУ. Серия: Биология, клиническая медицина, 2011. – Т. 11, Вып. 1. – С. 51–57.
- Кащенко Н. И., Чирикова Н. К., Оленников Д. Н.** Ацилированные флавоноиды рода *Spiraea* как ингибиторы α -амилазы // Химия растительного сырья, 2017. – № 4. – С. 81–90.
- Киселева Т. И., Чиндяева Л. Н., Цыбуля Н. В.** Биологические особенности и антимикробные свойства видов рода *Spiraea* L. в Новосибирске // Вестник ИрГСХА, 2011. – Вып. 44. – С. 65–72.
- Костикова В. А., Филлипова Е. И.** Противовирусная активность и фенольные соединения *Spiraea media* Franz Schmidt, *Spiraea salicifolia* L. и *Spiraea crenata* L. // Биологические особенности лекарственных и ароматических растений и их роль в медицине: Сб. науч. тр. междунар. науч.-прак. конф., посвященной 85-летию ВИЛАР (23–25 июня 2016 г., Москва). – Москва, 2016. – С. 482–487.
- Крапивко Е. Н.** Морфобиологические особенности видов и сортов *Spiraea* L. при интродукции в условиях лесостепи Алтайского края: Дисс. ... канд. биол. наук. – Барнаул, 2012. – 155 с.
- Красноборов И. М.** Таволга (Спирея) – *Spiraea* L. // Определитель растений Республики Алтай / Отв. ред. И. М. Красноборов, И. А. Артемов. – Новосибирск, 2012. – С. 240–242.
- Лавренов В. К., Лавренова Г. В.** Полная энциклопедия лекарственных растений. – М.: Олма-Пресс, 1999. – Т. 2. – С. 337–340.
- Лучник З. И.** Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае. – М.: Колос, 1970. – 656 с.
- Мамаев С. А., Петухова И. П.** Использование дикорастущих деревьев и кустарников Западной Сибири и Ура-

ла в озеленении уральских городов и поселков // Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1995. – С. 319–322.

Мирович В. М., Цыренжапов А. В., Кривошеев И. М., Гордеева В. В. Противовоспалительное действие сухого экстракта спиреи иволистной // Вестник ВСГУТУ, 2013. – № 6. – С. 107–111.

Параева Л. К. Медоносные растения Западной Сибири. – Новосибирск, 1970. – 135 с.

Плотникова Л. С., Якушина Э. И., Рябова Н. В., Александрова М. С., Петрова И. П. Ассортимент древесных растений, рекомендованных Главным ботаническим садом АН СССР для озеленения Москвы. – М.: Наука, 1990. – С. 14–48.

Плотникова Л. С. Спирея в природе и культуре // Лесохозяйственная информация, 2014. – № 4. – С. 54–58.

Положий А. В. Лекарственные и перспективные для медицины растения Хакасии. – Томск, 1973. – 160 с.

Самарин В. П. Ядовитые растения Якутии. – Якутск, 1966. – 193 с.

Сапелин А. Легким движением руки // Ландшафтный дизайн, 2002. – №4. – С. 70–74.

Семенова И. П. Цветение спирей и других красивоцветущих кустарников в условиях Мичуринска. Сезонная ритмика декоративных древесных растений // Московский филиал Географического общества СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1989. – С. 123–126.

Серебрякова В. А., Высочина Г. И. Исследование состава и содержание биологически активных веществ у представителей рода *Spiraea* L. (Rosaceae) Дальнего Востока // Растительный мир Азиатской России, 2011. – №2(8). – С. 120–124.

Смирнова А. Н. Особенности размножения видов рода *Spiraea* в ботаническом саду института биологии Коми НЦ УРО РАН // Особо охраняемые природные территории. Интродукция растений. Материалы заочной международной научно-практической конференции (25 июня 2014 г., г. Воронеж). – Воронеж, 2014. – С. 205–210.

Телятьев В. В. Лекарственные растения Восточной Сибири. – Иркутск, 1976. – 446 с.

Хессайон Д. Г. Все о декоративно-цветущих кустарниках. – М.: Изд-во «Кладезь-Букс», 2003. – 127 с.

Ahn B. T., Kim J. G., Ro J. S., Lee K. S., Oh K. J., Park S. K., Chung S. G., Cho E. H. Phenolic compounds from leaves *Spiraea salicifolia* // Korean J. Pharmacogn., 1996. – Vol. 27, No. 3. – P. 178–183.

Hernandez N. E., Tereschuk M. L., Abdala L. R. Antimicrobial activity of flavonoids in medicinal plants from Tafidel Valle (Tucuman, Argentina) // J. Ethnopharmacol., 2000. – Vol. 73, No. 1–2. – P. 317–322.

Hollman P. C. H., Feskens E. J. M., Katan M. B. The flavonoids in cardio-vascular disease and cancer prevention // Proceed. Soc. Exp. Biol. Med., 1999. – Vol. 220, No. 4. – P. 198–202.

Kiss T., Cank K. B., Orban-Gyapai O., Liktör-Busa E., Zomborszki Z. P., Rutkovska S., Pučka I., Nemeth A., Csopor D. Phytochemical and pharmacological investigation of *Spiraea chamaedryfolia*: a contribution to the chemotaxonomy of *Spiraea* genus // BMC Res. Notes, 2017. – Vol. 10 – P. 762.

Teng Y., Yang Q., Yu Z., Zhou G., Sun Q., Jin H., Hou T. In vitro antimicrobial activity of the leaf essential oil of *Spiraea alpina* Pall. // World J. Microbiol. Biotechnol., 2010. – Vol. 26, No. 1. – P. 9–14.

Tijburg L. B. M., Mattern T., Folts J. D., Weisgerber U. M., Katan M. B. Tea flavonoids and cardiovascular diseases. A review // Crit. Rev. in Food Sci. Nutr., 1997. – Vol. 37, No. 8. – P. 771–785.

Zhou L., Gao F., Teng Y., Hou T. P. The bioactivity study of seventeen kinds of poisonous plants from grassland against four pathogenic fungi // J. Sichuan Univ., 2008. – Vol. 45. – P. 214–219.

УДК 581.92

**К лесной лишенобиоте Западной Монголии: видовой состав
и особенности формирования**
**To the forest lichenbiota of Western Mongolia: species composition
and features of formation**

Энхтуяа О.

Enkhtuya O.

Институт Общей и Экспериментальной Биологий АНМ, Улан-Батор, Монголия. Email: tuyabot@yahoo.com

*Laboratory of Flora and Plant Systematic, Department of Botany, Institute of General and Experimental Biology MAS,
Ulaanbaatar, Mongolia*

Реферат. В последние годы авторы изучали влияние изменения климата и человеческого воздействия на лишайники в лесах Монгольского Алтая. В результате исследования выявлено 46 новых видов для Монгольского Алтая. Некоторые виды впервые приведены для Монголии: *Calicium viride* Pers., *Chaenotheca trichialis* (Ach.) Th. Fr., *Biatora epixanthoides* (Nyl.) Diederich, *Lecanora albellula* Nyl., *L. cadubriae* (A. Massal.) Hedl. Общее проективное покрытие лишайников на стволах *Larix sibirica* Ledeb. Монгольского Алтая, Западной Монголии варьирует от 0 до 85 %, составляя в среднем < 32 % у основания дерева и ≤ 1 % – на высоте 130–150 см. В покрытии большинства видов не выявлено четкой закономерности распределения на стволе *Larix sibirica* в зависимости от экспозиции.

Summary. In recent years we have studied influence of climate change and human effect on the lichen and their covers in the forests of Mongolian Altai. As the results of our research, some species of lichen have been added to lichen flora of Mongolia. 46 species are presented first time for the western part of Mongolian Altai Province. The lichens such as *Calicium viride* Pers., *Chaenotheca trichialis* (Ach.) Th. Fr., *Biatora epixanthoides* (Nyl.) Diederich, *Lecanora albellula* Nyl., *L. cadubriae* (A. Massal.) Hedl. are new to Mongolia. The total projective covering of lichens on the *Larix sibirica* Ledeb. stem of the Mongolian Altai, Western Mongolia ranges from 0 to 85 %, averaging < 32 % at the base of the tree and 1 % at an altitude of 130–150 cm. For coatings, most species have not revealed a clear dependence and distribution patterns on the *Larix sibirica* stem at different exposures.

Введение

Ядром структуры и функционирования той или иной экосистемы является биологическое разнообразие. Наиболее точным индикатором биологического разнообразия является видовое разнообразие. Значительное видовое разнообразие лишайниковой группы лесных формаций свидетельствует о достаточной непрерывности лесных массивов, стабильности микроклимата (Esseen, Renhorn, 1998). В связи с этим особую актуальность приобретает выявление неравномерности распределения эпифитных лишайников на южных и северных сторонах стволов деревьев в разных экологических условиях (Горшков, Андросова, 2006). В том числе интересно увидеть зависимости лишайникового состава от условий биотопа в лесных сообществах на экотоне лесостепной зоны на примере лесов Монгольского Алтая. При том леса этого региона не имеют управляемого менеджмента, по крайней мере, в течении нескольких веков здесь наблюдается естественная динамика лесов. Таким образом, биоценозы вполне могут находиться под влиянием стрессовых (антропогенных) факторов, которые воздействуют дополнительно с засухой и могут сильно влиять на пространственное распределение экосистем, их биоразнообразие и функционирование.

Объекты и методы

В 2010 г. проходила совместная монгольско-германская экспедиция с целью изучения влияния изменения климата и воздействия человека на леса Монгольского Алтая.

Исследование проводилось в районах Западной Монголии. Всестороннее биологическое (Hauck et al., 2012), в том числе и лишенологическое исследование (Hauck et al., 2013) проводилось на юге и юго-востоке от озера Даян в Национальном парке Алтай Таван Богд в провинции (аймаг) Баян-Улгий, западной Монголии (110 км юго-восточнее г. Улгий). Высота исследуемых районов составляла более 2000 м н. у. м., что соответствует поясу настоящих степей и альпийских лугов. Климат резко континентальный, с низкими зимними температурами и относительно узким пиком осадков летом. Район представляет собой типичные лесостепные ландшафты с чистыми лесами из сибирской лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) на северных участках горных склонов, и степями у подножья и в долинах. Южные склоны – сухая горная степь.

Для сравнительного исследования были выбраны леса на склонах северной экспозиции. Среднее расстояние между участками составляло $2,2 + 0,5$ км. Для оценки лишайникового покрова и разнообразия эпифитных лишайников в пределах выбранных 6 лесных участков были зарегистрированы 120 деревьев лиственницы сибирской. Участки были выбраны на краю лесных фитоценозов и, по меньшей мере, на 50 м вглубь леса. Размер участка 20 м x 20 м.

На каждом участке на 10–12 деревьях *Larix sibirica* на высоте 20 и 140 см с четырёх сторон света (север, запад, юг, восток) закладывали учётные площади (20 x 20 см). На учётной площадке фиксировали виды эпифитных лишайников и образуемое ими проективное покрытие с помощью сеточки Л. Г. Раменского с точностью до 0,20 %. Общий объем анализируемого материала составил около 1000 описаний эпифитного лишайникового покрова. Дополнительно, было собрано всего 863 образца не только эпифитных, но и других групп лишайников с различных субстратов. Для определения видового состава эпифитных лишайников в районе исследования было собрано более 336 образцов. Большая часть гербарных образцов лишайников хранится в лишенологическом гербарии UBA, Ботанического отделения Института Общей и Экспериментальной Биологии АНМ.

Результаты и обсуждение

Для флоры Монгольского Алтая было известно 276 видов лишайников (Голубкова, 1981; Cogt, 1995). На основе камеральной обработки полевых материалов для определения видового богатства лишайников нами было обнаружено дополнительно 46 видов, относящихся к 24 родам, 20 семействам, 11 порядкам, 3 подклассам класса Ascomycetes. Например такие виды как: *Calicium trabinellum* (Ach.) Ach., *C. viride* Pers., *Chaenotheca trichialis* (Ach.) Th. Fr., *Xylographa parallela* (Ach.) Behlen et Desb., *Bryoria nadvornikii* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *Biatora chrysantha* (Zahlbr.) Printzen, *B. epixanthoides* (Nyl.) Diederich, *Cladonia bacilliformis* (Nyl.) Vain., *C. subulata* (L.) Wigg., *Lecanora albellula* (Nyl.) Th. Fr., *L. cadubriae* (Massal.) Hedl., *L. chlarotera* Nyl., *L. intricate* (Ach.) Ach., *L. impudens* Degel, *L. mughicola* Nyl., *L. pulicaris* (Pers.) Ach., *L. saligna* (Schrader) Zahlbr., *L. subintricata* (Nyl.) Th. Fr., *Lecidella wulfenii* (Hepp) Korber, *Pannaria conoplaea* (Ach.) Bory., *P. pezizoides* (Weber) Trevisan, *Hypogymnia subobscura* (Vain.) Poelt, *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl., *M. subargentifera* (Nyl.) Essl., *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd, *B. schaereri* de Not, *Physcia adsensens* (Fr.) H. Olivier, *P. dubia* (Hoffm.) Lettau, *Rinodina conradii* Korber, *R. gennarii* Bagl., *R. turfacea* (Wahlenb) Korber, *R. mniaraea* (Ach.) Korber, *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm., *Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumbsch, *T. flexuosa* (Fr.) Coppins et P. James, *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins et P. James, *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg., *Lepraria jackii* Tonsberg, *L. lobificans* Nyl., *Solorina bispora* Nyl., *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arnold, *O. microstictoides* Rasanen, *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedwing) Th. Fr., *Oxnera fulva* (Hoffm.) S. Kondr. et Karnegetl., *Xanthoria polycarpa* (Hoffm.) ex Rieber.

Следующие виды отмечаются для лесной лишенобиоты западной Монголии впервые: *Calicium viride* Pers., *Chaenotheca trichialis* (Ach.) Th. Fr., *Biatora epixanthoides* (Nyl.) Diederich, *Lecanora albellula* (Nyl.) Th. Fr., *L. cadubriae* (Massal.) Hedl., *L. impudens* Degel, *L. subintricata* (Nyl.) Th. Fr., *Melanelia subargentifera* (Nyl.) Essl., *Rinodina turfacea* (Wahlenb) Korber, *Lepraria lobificans* Nyl., *Ochrolechia microstictoides* Rasanen и *Placynthiella dasaea* (Stirton.) Tonsberg. Среди пармелиевых лишайников именно здесь наибольшее распространение получили эпифитные виды родов *Bryoria* Brodo et D. Hawksw., *Evernia* Ach., *Hypogymnia* (Nyl.) Nyl., *Melanelia* Essl., *Usnea* Dill. ex Adans., и *Parmeliopsis* (Nyl. ex Stizenb.) Nyl., имеющие кустистую и листоватую жизненную форму. При сравнении лишеногруппы-

ровок выделяются «ядра» характерных видов. Среди них общим доминантом является *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl – голарктический, бореальный элемент, ксерофитно-мезофитный вид.

Общее проективное покрытие лишайников на стволах *Larix sibirica* в Монгольском Алтае, варьирует от 0 до 100 %, составляя в среднем < 52 % у основания дерева и < 1 % – на высоте 130–150 см. Проведено сравнение разнообразия лишайников на деревьях *Larix sibirica* в разных участках леса. При этом максимальное покрытие регистрируется только на северной экспозиции, минимальное – на южной. В нашей работе показано, что влияние экспозиции ствола на распределение эпифитного лишайникового покрова наиболее выражено у основания ствола, где регистрируется большее число видов и в меньшей степени на высоте 130–150 см от земли. Для покрытия большинства видов не выявлено четкой закономерности распределения лишайникового покрова на стволе *Larix sibirica* на разных экспозициях.

Лишайники, как фототрофные организмы, чувствительны к интенсивности солнечного освещения. Во всех изученных сообществах нами выявлена тенденция уменьшения числа видов лишайников с усилением освещенности. В связи с этим, видовое разнообразие лишайников повсеместно на стволах деревьев на высоте 120 см меньше, чем на высоте 20 см. Скучность состава эпифитных групп лишайников может быть объяснена ее генезисом в резко выраженных аридных условиях, незначительным распространением лесных сообществ, недостатком влаги и неустойчивостью температур. Среди причин неравномерного распределения эпифитных лишайников вокруг ствола большинством авторов указываются различия в режиме освещенности, относительной влажности на разных экспозициях ствола, а также направлений ветров с осадками.

Исследуемые лесные участки используются для выпаса скота, сбора дров и ведения хозяйства кочевников. Плотность кочевых домохозяйств в непосредственной близости от лесов влияет на эпифитный лишайниковый состав и их разнообразие (Hauck, Lkhagvadorj, 2013). Это говорит о том, что использование земель и ведение хозяйства человеком оказывает более сильное воздействие на лишайниковое разнообразие, чем микроклиматические различия между выбранными лесами.

Благодарности. От имени монгольских исследователей лишайников мы искренне благодарим доктора, профессора. М. Хаука за его поддержку для сбора образцов в полевых исследованиях по Монгольскому Алтаю. Также большое спасибо доктору Ч. Дуламсурен из Университета Гёттингена и проф. Б. Баяртогтох из Монгольского национального университета за поддержку наших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Голубкова Н. С.* Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. – Л.: Наука, 1981. – 200 с.
- Горшков В. В., Андросова В. И.* Особенности формирования эпифитного лишайникового покрова на разных экспозициях стволов деревьев ели европейской в еловых лесах южной Карелии // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований. Тр. межд. нар. совщ. – СПб., 2006. – С. 80–85.
- Cogt U.* Die Flechten der Mongolei // Willdenowia, 1995. – Vol. 25, №1. – P. 289–397.
- Enkhtuya O., Javkhlan S., Munkhjargal B.* Result of lichen research of the Mongolian Altai // Abstracts of the eighth international conference “Natural resources and sustainable development in surrounding regions of the Mongolian Plateau”. – Ulaanbaatar, 2012. – P. 42–45.
- Enkhtuya O.* Forest lichen diversity under the climate change, livestock growth in Khangai Mountain (Tarbagatai National Park) // Biobeers in Ulaanbaatar organised by the Zoological Society of London’s Steppe Forward Programme and the Wildlife Conservation Society. – Ulaanbaatar, 2017.
- Esseen P. A., Renhorn K. E.* Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests // Conservation Biology, 1998. – Vol. 12, №6. – P. 1307–1317.
- Hauck M., Javkhlan S., Lkhagvadorj D., Bayartogtokh B., Dulamsuren C., Leuschner C.* Edge and land-use effects on epiphytic lichen diversity in the forest-steppe ecotone of the Mongolian Altai // Flora, 2012. – Vol. 207, №6. – P. 450–458.
- Hauck M., Tønsberg T., Mayrhofer H., U. de Bruyn, Enkhtuya O., Javkhlan S.* New records of lichen species from western Mongolia // Folia Cryptog. Estonica, Fasc., 2013. – Vol. 50. – P. 13–22.
- Hauck M., Lkhagvadorj D.* Epiphytic lichens as indicators of grazing pressure in the Mongolian forest-steppe // Ecol. Indic., 2013. – Vol. 32. – P. 482–488.
- Brodo I. M., Sharnoff S. D., Sharnoff S.* Lichens of North America. – Yale University Press, 2001. – 795 p.

УДК 581.93(571.51)

Экологическая структура флоры Ангаро-Чунского междуречья (Красноярский край)

Ecological structure of the flora of Angara-Chunsky interfluve (Krasnoyarsk region)

Юзефович Ф. С., Тупицына Н. Н.

Yuzefovich F. S., Tupitsyna N. N.

*Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева, Красноярск, Россия.
E-mail: garmaline@ro.ru*

Krasnoyarsk State Pedagogical University n. a. V. P. Astafyev, Krasnoyarsk, Russia

Реферат. Проанализирована экологическая структура флоры Ангаро-Чунского междуречья (Богучанский район Красноярского края) по отношению к одной из основных характеристик – увлажнению субстрата и воздуха. Установлены шесть экологических групп (мезофиты – 48,56 %, мезоксерофиты – 15,94 %, гигрофиты – 13,91 %, мезогигрофиты – 12,17 %, ксерофиты – 6,38 %, гидрофиты – 3,04 %), соотношение которых отражает региональную специфику флоры района. Преобладание мезофитно-гигрофитных видов подтверждает гумидный характер флоры.

Summary. The ecological structure of the flora of the Angara-Chunsky interfluve (Boguchansky district, Krasnoyarsk Territory) is analyzed with respect to one of the main characteristics – humidification. Six ecological groups were established (xerophytes – 6.38%, mezoxerophytes – 15.94%, mesophytes – 48.56%, mesohygrophytes – 12.17%, hygrophytes – 13.91%, hydrophytes – 3.04%), and their correlation, reflecting the regional specifics of the flora of the district. The predominance of mesophytic-hygrophytic species confirms the humid nature of the flora.

Район исследования – Ангаро-Чунское междуречье – находится в южной части Богучанского р-на Красноярского края. В прошлом он был мало посещаем ботаниками (Юзефович, Тупицына, 2015; Тупицына и др., 2017), однако, последние четыре года (2014–2017) планомерно изучается нами. В настоящее время выявлены новинки флоры (Юзефович, Тупицына, 2016) и биоморфологическая структура флоры района (Юзефович, Тупицына, 2017).

Наряду с различными экологическими факторами, среди которых тепловой, воздушный, почвенный и световой режимы, важное значение в жизни растений имеет влага. Закономерность распределения растений, их соотношение во флоре определенной территории по этому показателю является одной из важных характеристик, которая способствует выявлению особенностей флоры.

Из всего разнообразия местообитаний можно условно выделить следующие основные категории: недостаточно, нормально, менее или более избыточно увлажненные, что соответствует основным экологическим группам растений – ксерофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты (Горышина, 1979; Прокопьев, 2001). Однако, провести четкие границы между данными группами (за исключением, пожалуй, гидрофитов) довольно проблематично, поэтому разумно обозначать переходные: мезоксерофиты, мезогигрофиты.

Классификация и характеристики экологических групп растений по отношению к увлажнению для экологического анализа видов флоры Ангаро-Чунского междуречья были приняты по работам А. П. Шенникова (1950), Т. К. Горышиной (1979), Е. П. Прокопьева (2001). Все виды флоры относятся к шести экологическим группам: ксерофиты, мезоксерофиты, мезофиты, мезогигрофиты, гигрофиты, гидрофиты, что свидетельствует о разнообразии условий местообитания растений на исследуемой территории (табл.).

Экологическая структура флоры Ангаро-Чунского междуречья

Экологические группы	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Ксерофиты	44	6,38 %
Мезоксерофиты	110	15,94 %
Мезофиты	335	48,56 %
Мезогигрофиты	84	12,17 %
Гигрофиты	96	13,91 %
Гидрофиты	21	3,04 %
Всего:	690	100 %

Экологический спектр флоры Ангаро-Чунского междуречья, по отношению к увлажнению демонстрирует преобладание мезофитов. Они составляют чуть менее половины всех видов флоры – 48,56 % (*Hieracium veresczaginii* Schischk. et Serg., *Solidago lapponica* With.). Ведущее положение этой группы подтверждается экологическими спектрами для гумидных флор Средней Сибири: южная тайга Енисейского р-на Красноярского края (44,8 %) (Ефиц, 1995), приенисейские Саяны (35 %) (Степанов, 2014), подтайга Канской котловины (46,7 %) (Антипова, Зубарева, 2017).

Переходная к ксерофитам группа – мезоксерофиты, занимает вторую позицию в исследуемой флоре 15,94 % (*Dracocephalum thymiflorum* L., *Linum perenne* L.) и по своему участию совпадает с данными Н. В. Степанова (2014) – 19 %, свидетельствуя о наличии соответствующих местообитаний – песчаных боров, частично остепненных лугов и сосново-березовых лесных сообществ как следствия вырубок и пожаров. Наши показатели немного выше данных О. А. Ефиц (1995) – 12,5 %, а также Е. М. Антиповой, Е. В. Зубаревой (2017) – 12,4 %, которые принимали во внимание дополнительные экологические группы по отношению к температурному режиму и засоленности субстрата, что несколько снизило процентное участие мезоксерофитов.

Тройку лидеров замыкают, с незначительным отрывом, гигрофиты – 13,91 % (*Bistorta officinalis* Delarbre, *Calla palustris* L.), обитающие в темнохвойных лесах, на болотах, а также по берегам рек, озер и ручьев. От них лишь немного отстают мезогигрофиты – 12,17 % (*Moneses uniflora* (L.) A. Gray *Saxifraga aestivalis* Fisch. et C. A. Mey.), произрастающие, как правило, на сырых и временно заливаемых прибрежных лугах.

Таким образом, в данной флоре преобладают мезофитно-гигрофитные виды (74,63 %), что характерно для флор умеренной зоны Евразии. Ксерофиты как компоненты экстразональной растительности представлены 6,38 % (*Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Sofianthe sibirica* (L.) Tzvelev), а гидрофиты, составляющие аazonальную растительность – 3,04 % (*Elodea canadensis* Michx., *Nuphar lutea* (L.) Sm.).

Выявленное соотношение экологических групп флоры Ангаро-Чунского междуречья, находящегося в бореальной области Голарктики, подтверждает гумидный характер выявляемой флоры, включающий и ксерофитный компонент.

ЛИТЕРАТУРА

Антипова Е. М. Зубарева Е. В. Флора подтайги Канской котловины. – Красноярск: Типография КрасГМУ, 2017. – 293 с.

Горышина Т. К. Экология растений. – М.: Высшая школа, 1979. – 368 с.

Ефиц О. А. Флора южной тайги Енисейского района Красноярского края: автореферат дис. ... кандидата биологических наук. – Томск, 1995. – 16 с.

Прокопьев Е. П. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): Учебник для биологических факультетов вузов. – Томск: Томский государственный университет, 2001. – 340 с.

Степанов Н. В. Сосудистые растения Приенисейских Саян: флористический и биоресурсный анализ: автореферат дис. ... доктора биологических наук. – Красноярск, 2014. – 40 с.

Тулицына Н. Н., Шауло Д. Н., Гуреева И. И. История флористических исследований Средней Сибири. – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2017. – 226 с.

Шенников А. П. Экология растений. Учебник для студентов биол.-почв. фак. гос. ун-тов. – М.: Советская наука, 1950. – 376 с.

Юзефович Ф. С., Тупицына Н. Н. История исследования растительного покрова Ангаро-Чунского междуречья (Богучанский район Красноярского края) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 2015. С. 121–124.

Юзефович Ф. С., Тупицына Н. Н. Находки цветковых растений в Ангаро-Чунском междуречье (Красноярский край) // Turczaninowia, 2016. – Т. 19, вып. 3. – С. 68–72.

Юзефович Ф. С., Тупицына Н. Н. Биоморфологическая структура флоры Ангаро-Чунского междуречья (Богучанский район Красноярского края) // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: материалы VI Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию проф. А. В. Положий (Томск, 24–26 октября 2017 г.). – Томск: Издательский Дом Томского гос. ун-та, 2017. – С. 138–140.

СИСТЕМАТИКА ОТДЕЛЬНЫХ ТАКСОНОВ
МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

УДК 582.594.2(470.62)

Особенности биологии *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. (Orchidaceae)
в Сочинском Причерноморье (Западное Закавказье)

Features of biology of *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. (Orchidaceae)
in Sochi Black Sea Coast (West Caucasus)

Аверьянова Е. А.

Averyanova E. A.

Сочинский институт Российского Университета Дружбы Народов, г. Сочи, Россия. E-mail: drjoma2zimovnikova@gmail.com

Sochi Institute of the Russian Peoples' Friendship University, Sochi, Russia

Реферат. *Anacamptis pyramidalis* широко распространён в Западном Закавказье, однако представлен отдельными популяциями численностью от 15 до 4 сотен экземпляров с плотностью до 15 особей на 1 м². Встречается в открытых луговых или опушечных местообитаниях, выдерживает конкуренцию в высоком травостое. Период осенне-зимне-летней вегетации продолжается до 9,5 месяцев. Возрастные спектры разных популяций полночленные, одновершинные, с максимумом вегетативных особей. Морфометрические данные широко варьируют, как и окраска цветка. Процент завязывания плодов варьирует от 5 до 50, число семян в одном плоде – $5064,07 \pm 81,52$, реальная семенная продуктивность невелика, семена Orchis-типа со средними размерами $460,02 \pm 8,25 \times 154,02 \pm 3,83$ мкм. Популяции нередко страдают под антропогенным прессом.

Summary. *Anacamptis pyramidalis* is widely distributed in Western Transcaucasia, however it is represented by separate populations of 15 specimens up to 4 hundred with a density of up to 15 individuals per m². Occurs in open meadow or fringe habitats, can withstand competition in high grass stands. The period of autumn-winter-summer vegetation lasts up to 9,5 months. The age spectra of different populations are full-term, single-vertex, with a maximum of vegetative individuals. Morphometric data vary widely, as does the color of the flower. The percentage of fruit setting varies from 5 to 50, the number of seeds in one fruit is 5064.07 ± 81.52 , the actual seed production is low, Orchis-type seeds with medium sizes $460.02 \pm 8.25 \times 154.02 \pm 3.83$ μm. Populations often suffer from anthropogenic press.

Природные сообщества Западного Закавказья и, в частности, Сочинского Причерноморья подвергаются трансформации под влиянием антропогенных факторов, и эти изменения усугубляются с каждым годом. Территория города-курорта Сочи расширяется, пригороды и элементы инфраструктуры захватывают всё новые площади низко- и среднегорного пояса южных отрогов Главного Кавказского хребта. При этом происходит неизбежное разрушение местообитаний растений и животных, многие из которых являются редкими и внесены в списки охраняемых объектов природы (Солодько, Кирий, 2002; Красная..., 2007; Красная..., 2008). Эта же участь постигает растения из сем. Orchidaceae, представленное здесь 46 видами (Солодько, Макарова, 2011). Давно назрела необходимость разработки мер по охране и воспроизведению популяций орхидей, для чего важно знать в деталях особенности биологии этой группы удивительных и редких растений. Эта задача и лежит в основе наших исследований.

Один из видов орхидей Сочинского Причерноморья – *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., высокодекоративный, широко распространённый вид. Однако особенности фенологии, экологии, биологии размножения и другие аспекты его биологии в Сочинском Причерноморье изучены до сих пор недостаточно.

Изучение вида проводили в низко- и среднегорных районах Адлерского, Хостинского и Центрального районов агломерации города-курорта Сочи, в зелёной зоне города, в окрестностях посёлков

в 2014–2017 гг. Исследования распространения и численности, фенологии проводили маршрутным методом и на постоянных пробных площадках по методикам Л. В. Денисовой, С. В. Никитиной, Л. Б. Заугольной (1986). Выделение онтогенетических состояний проводилось по Ю. А. Злобину (1989) и по изданию «Ценопопуляции ...» (1976). Выяснение уровня семенной продуктивности проводили согласно работам И. В. Блиновой (2009), Р. Е. Левиной (1981) и Е. А. Ходачек (2007). Плоды собирали в 3-х популяциях, семена подсчитывались в 15 плодах в период полного созревания, процент семян беззародышевых либо с недоразвитыми семенами определялся в выборках не менее чем из 500 шт. для нескольких популяций. Определяли условно-потенциальную (УПСП), условно-реальную (УРСП) и реальную семенную продуктивность (РСП) вида. Подсчёт семян проводили по сканам в программе ImageJ с контролем результата частичным прямым подсчётом в программе Paint. Изучение морфологии семян проводили под микроскопом Биолам с камерой Levenhuk–800 по методикам Arditti с соавторами (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980). Измерения семян проводили в программе ToupView, обработку результатов провели в программе Libre–Office–Calc.

Названия представителей родов *Anacamptis* и *Orchis* s. str. даны по обзору В. В. Куропаткина и П. Г. Ефимова (Куропаткин, Ефимов, 2014); название вида *Serapias feldwegiana* по П. Дельфоржу (Delforge, 2006); остальные по сводке С. К. Черепанова (Черепанов, 1995).

Anacamptis pyramidalis имеет европейско-древнесредиземноморский ареал, в России встречается в Крыму и на Кавказе (Вахрамеева и др., 2014). По нашим данным и гербарным материалам вид распространён практически по всему Черноморскому побережью Кавказа в российских границах, и далее на северо-запад ареал его смыкается с крымской частью ареала, однако отдельные популяции иногда значительно отстоят друг от друга.

По нашим наблюдениям с 2011 года численность вида во всех незатронутых деятельностью человека местообитаниях держится на достаточно высоком уровне, но может колебаться год от года, что связано, как правило, с продолжительностью летней засухи. Плотность может достигать 5–15 особей на кв. м. Численность отдельных популяций — от 15–20 до 3–4 сотен особей.

Популяции вида приурочены в основном к сходным местообитаниям. Как правило, это довольно сухие склоны восточной, южной или западной экспозиций, покрытые редколесьем с кустарником, перемежающимся полянками, опушки леса с зарослями сассапарилля и ежевики, заброшенные плантации лавра благородного, фундука и др. культур, изредка обочины дорог. Большинство местонахождений в окрестностях Сочи вторичного характера, в густом колхидском лесу этот вид не встречается. Вместе с тем, *Anacamptis* явно имеет более сильные конкурентные способности, чем другие орхидеи открытых местообитаний Сочинского Причерноморья. Он выдерживает условия густого травостоя, где уже не могут произрастать такие виды, как *Ophrys oestriфера* М. Vieb., *Serapias feldwegiana* Н. Baumann et Kunkele, *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall., *Anacamptis morio* subsp. *caucasica* (K. Koch) Н. Kretzschmar, Eccarius et Н. Dietr. и др.

A. pyramidalis представлен жизненной формой вегетативного однолетника со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне (Татаренко, 2015). Крпифит, мезофит и мезотроф; факультативный гелиофит, предпочитает хорошо освещённые местообитания. Мезотерм. Выдерживает непродолжительные понижения температуры воздуха до –10...–15 °С, которые наблюдаются здесь не ежегодно.

Сезонное развитие включает в себя стадию летне-осеннего подземного существования, отрастание новой розетки листьев в октябре (либо в ноябре, если осень очень сухая), постепенное добавление числа листьев в розетке и увеличение их размера в зимний период, при наступлении теплой погоды в марте – интенсивность роста увеличивается. В начале-середине мая появляются цветочные стрелки, первые цветки отмечены с середины мая по начало июня в разных местообитаниях. Цветение продолжается до конца июня, тогда же уже можно встретить первые зрелые плоды с трещинами, начинается диссеминация. Отмирание надземной части обычно происходит с начала июля, в августе практически ни одной особи обнаружить не удаётся. Таким образом, период вегетации продолжается до 9,5 месяцев, летний же период подземного существования – 2,5–3 месяца.

При выделении возрастных состояний особей в популяциях в соответствии с общепринятыми методиками (Ценопопуляции ..., 1976; Злобин, 1989) за основные критерии приняты число листьев и

число жилок листа. Выделены следующие возрастные группы: ювенильные (j), иматурные (im), виргинильные (вегетативные) (v), генеративные (g). Возрастные спектры разных популяций полночленные, одновершинные, с максимумом вегетативных особей и незначительным процентом ювенильных. В частности, в окр. пос. Хлебобор в 2014 г. возрастной спектр имел следующий вид: 7 %j:14 %im:49 %v:30 %g; в окр. пос. Красная Воля в том же году – 9j:16im:51v:24g, а на горе Вардане в 2016 г. – 11j:18im:54v:17g.

В ходе морфометрических исследований отмечено, что размеры растений варьируют в широких пределах, особенно длина листьев, высота стебля и число цветков. Самые мощные экземпляры имели высоту от 80 до 100 см и число цветков до 140 шт. Максимальная длина листа отмечена в затенённых местообитаниях и достигала 28 см, число жилок – 25–29, при этом число листьев доходило до 17. Самые мелкие особи – до 40 см в высоту и с десятком цветков в соцветии, листья не более 10 см дл. с 11 жилками.

Интересно, что цветки могут быть окрашены в самые разнообразные оттенки розового цвета. Цветки в популяции горы Малый Ахун отличаются в основном светлыми тонами, а на горе Вардане почти все особи имеют очень интенсивно окрашенные цветки. В окр. пос. Красная Воля встречаются все вариации. Белоцветковая форма встречена дважды в популяции окрестностей с. Хлебобор. Варьирует и форма цветка, особенно ширина лопастей губы. Замечено, что чем меньше цветков в соцветии, тем шире лопасти губы и тем крупнее сам цветок.

Для *A. pyramidalis* характерно преимущественно семенное размножение. Это безнектарный вид, процент завязывания плодов варьирует от 5 до 50, среднее число плодов одной особи – $17,3 \pm 0,8$ (от 2 до 49) при среднем числе цветков $60,2 \pm 2,2$. Длина плодов в среднем $9,66 \pm 0,06$ мм. Плоды из цветков, расположенных в нижней части соцветия, обычно незначительно крупнее верхних. Среднее число семян в плодах $5064,07 \pm 81,52$ (min 3163, max 9888), при этом число беззародышевых семян в разных популяциях было от 19 % до 71 %.

УПСП многочисленной популяции окрестностей пос. Красная Воля составила 304857,01, а УРСП – 87608,41. Реальная же семенная продуктивность РСП в 29 % беззародышевых семян составила 25406,44 шт. Этот показатель невысок по сравнению с таковым некоторых видов орхидей, произрастающих в тех же местообитаниях, особенно нектароносных. Например, РСП *A. morio* subsp. *caucasica* иногда достигает 104874,81, а *Serapias feldwegiana* – 72913,81. Очевидно, низкая РСП анакампитиса определяется недостаточностью опыления.

Семена *A. pyramidalis* относятся к Orchis-типу по классификации R.L. Dressler (Dressler, 1993), характеризуются булабовидной или укороченной веретеновидной формой с отчётливо выраженным косым сетчатым скульптурным рисунком периклиналильных стенок клеток семенной оболочки. Клетки семенной оболочки имеют удлинённую форму в медиальной области семени, и практически изодиаметричны в микропилярной и халазальной областях. По продольной оси семени насчитывается в среднем 7 клеток. Размеры семени в среднем $460,02 \pm 8,25 \times 154,02 \pm 3,83$ мкм, зародыша – $156,61 \pm 4,19 \times 101,49 \pm 2,36$ мкм. Зародыш под микроскопом в проходящем свете выглядит состоящим из шарообразных клеток. Объём свободного воздушного пространства внутри семени достигает 68 %.

В наших исследованиях зафиксированы случаи поедания соцветий *A. pyramidalis* домашними козами, при этом часто с соцветием выдёргивается из земли всё растение, кроме тубероида. Листья иногда поедают голые слизни, а на стеблях под соцветием нередко можно наблюдать колонии чёрной тли. Кормятся на соцветиях анакампитиса и японские цикадки. Белые особи паука мизумены косолапой часто охотятся на соцветиях анакампитиса, хотя очень заметны на фоне розовых цветков даже издали.

Высокая декоративность вида способствует интересу туристов и отдыхающих в лесной зоне. Сбор соцветий на букеты – обычная практика, с которой трудно бороться. Особенно большой вред наносят популяциям анакампитиса, как и других видов, торговцы букетами из дикорастущих растений. К сожалению, наши попытки привлечь внимание силовых структур к таким вопиющим случаям нарушения законодательства к успеху не приводили. Огромный урон наносят популяциям всех орхидей разрастание инфраструктуры курорта, прокладка водоводов, новых дорог, расширение посёлков, замена ЛЭП. Одна из популяций около пос. Хлебобор в одночасье оказалась внутри частного земельного участка, предназначенного под личное подсобное хозяйство. Вероятность полного уничтожения этой

популяции весьма высока. Все эти явления и тенденции не прибавляют оптимизма при рассмотрении возможностей выживания вида в Сочинском Причерноморье.

ЛИТЕРАТУРА

- Блинова И. В.** Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным Кругом // Вестн. ТвГУ, 2009. – Вып. 12, № 6. – С. 76–83.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В.** Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.
- Денисова Л. В., Никитина С. В., Заугольнова Л. Б.** Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений «Красной книги СССР». – М., 1986. – 34 с.
- Злобин Ю. А.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Казанский ун-т, 1989. – 148 с.
- Куропаткин В. В., Ефимов П. Г.** Конспект родов *Anacamptis*, *Neotinea* и *Orchis* s. str. (Orchidaceae) флоры России и сопредельных стран с обзором проблемы подразделения *Orchis* s. l. на отдельные роды // Бот. журн., 2014. – Т. 99, № 5. – С. 555–593.
- Красная книга Краснодарского края (Растения и грибы). Изд. 2-е / Отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар: ООО «Дизайн Бюро № 1», 2007. – 640 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.
- Левина Р. Е.** Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. – М.: Наука, 1981. – 110 с.
- Солодько А. С., Кирий П. В.** Красная книга Сочи. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды. Т. 1. Растения и грибы. – Сочи, 2002. – 148 с.
- Солодько А. С., Макарова Е. Л.** Орхидеи Сочинского Причерноморья. – Сочи, 2011. – 48 с.
- Татаренко И. В.** Атлас побегово-корневых модулей орхидных России и Японии. – Москва: Модерат, 2015. – 238 с.
- Ходачек Е. А.** Семенная репродукция растений в условиях Арктики / Е. А. Ходачек // Актуальные проблемы геоботаники. Петрозаводск, 2007. – Ч.2. – С. 274–279.
- Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья-95, 1995. – 992 с.
- Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L.** Morphometry of orchid seeds. 1. *Paphiopedilum* and native *California* and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Bot., 1979. – Vol. 66, № 10. – P. 1128–1137.
- Delforge P.** Orchids of Europe, North Africa and the Middle East (3-rd ed.). – London: A and C Black Publishers Ltd., 2006. – 640 p.
- Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J.** Morphometry of Orchid Seeds. III. Native *California* and related species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // Amer. J. Bot., 1980. – Vol. 67, No 4. – P. 508–518.

УДК 582.675.1(571.1)

**Естественные гибриды *Trollius asiaticus* × *T. altaicus*:
признаки и распространение**

**Natural hybrids of *Trollius asiaticus* × *T. altaicus*:
the characteristics and distribution**

Буглова Л. В.

Buglova L. V.

ФГБУН «Центральный сибирский ботанический сад СО РАН», Новосибирск, Россия. E-mail: astro11@rambler.ru

FSIS «Central Siberian botanical garden SB RAS», Novosibirsk, Russia

Реферат. Изучено распределение диагностических признаков *Trollius asiaticus* и *T. altaicus* на территории Горного Алтая и в районах произрастания негибридных *T. asiaticus*. Выявлены высотные зоны распространения межвидовых гибридов. Отмечено широкое распространение популяций, устойчиво сформированных за счет естественных возвратных скрещиваний.

Summary. The distribution of the diagnostic features of *Trollius asiaticus* and *T. altaicus* in the territory of the Altai Mountains and the regions with *T. asiaticus* non-hybrid occurrence has been studied. High-altitude distribution of interspecies hybrids was revealed. There is a wide distribution of populations that are stably formed due to natural recurrent crosses.

На российской территории Алтайской горной страны произрастают 3 вида *Trollius* (купальница) семейства Ranunculaceae. Два из них – *T. asiaticus* и *T. altaicus* – проявляют интрогрессию в местах пересечения ареалов (Шипчинский, 1924; Шипчинский, 1937; Сипливинский, 1972; Doroszevska, 1974; Зиман, 1985). *T. lilacinus* (*Hegemone lilacina* (Bunge) Bunge) не проявляет интрогрессии с другими видами и в данной работе не рассматривается. Выделенная В. В. Ревердатто (1943) разновидность *T. asiaticus* var. *orientalis* Reverd. не получила поддержки при дальнейших обработках рода (Сипливинский, 1972; Фризен, 1993 и др.).

Для интродукционной работы крайне ценной является информация о наследственно-генетическом состоянии популяций, из которых привлекается материал для изучения *ex situ*. Так, например, интродукция растений и их дальнейшее использование в качестве лекарственного сырья требуют видовой чистоты и отсутствия расщепления признаков, а в качестве декоративных растений, наоборот, работа с природными гибридами с выявлением декоративно ценных форм более перспективна.

Одной из основных задач нашей работы при изучении родового комплекса *Trollius*, включающего большое число декоративно ценных представителей, является изучение интрогрессии и ее морфологических проявлений. Удобными модельными объектами для изучения естественной гибридизации купальниц может служить пара *T. asiaticus* / *T. altaicus* на территории Республики Алтай, благодаря обилию разновысотных перевалов на большей части территории, а также относительно хорошей сети дорог в горных районах. Это позволяет оценить изменчивость и выявить критерии при гибридизации видов, поскольку в гербарных сборах отдельные признаки плавно переходят один в другой, хотя различия между исследуемыми видами достаточно четкие.

Исследования, которые характеризовали бы гибридизацию и распределение признаков, крайне редки. Не раскрыты они и исследователями рода *Trollius*. Следует выделить работу А. Дорошевой, которая занималась не только работой с гербарным материалом, но также проводила скрещивания и наблюдала расщепление признаков у гибридов в условиях культуры (Doroszevska, 1965).

В данной статье представлены результаты 11-летних исследований материала, собранного автором в экспедициях 2006–2017 гг., часть образцов собрана коллегами из ЦСБС, проводили наблюдения за растениями на коллекционном участке и просмотр гербарных образцов (LE, NS, TK). Экспедиционные сборы выполнены не только в Горном Алтае, но и в сопредельных районах – Республика Тыва, Алтайский край, всего в 61 точке сбора материала. Учет признаков в Новосибирской и Томской областях был выполнен для получения информации по гарантированно негибридным экземплярам *T. asiaticus*.

Диагностические признаки, по которым различаются виды *T. asiaticus* и *T. altaicus*, следующие: ширина лепестков в верхней части, длина лепестков относительно длины тычинок и чашелистиков, окраска и форма стилодиев (Шипчинский, 1924; Крылов, 1931; Фризен, 1993; Doroszevska, 1974; Li, Tamura, 2001). Нами проведен учет следующих показателей: окраска стилодиев, относительная длина лепестков, дополнительный признак – соотношение количества лепестков и чашелистиков (Буглова, 2017).

Поскольку диагностическая значимость количественного признака «длина лепестков» при флористических обработках описывается качественно – относительно длины тычинок или чашелистиков, предлагаем, для удобства статистической обработки, использовать ранговые значения:

- 1) лепестки короче тычинок;
- 2) лепестки длиннее тычинок, но не более, чем на длину пыльника (длина пыльника у изучаемых видов 3–3,5 мм);
- 3) лепестки длиннее тычинок более чем на длину пыльника, но короче чашелистиков более чем на 5 мм;
- 4) лепестки короче чашелистиков, но не более чем на 5 мм;
- 5) лепестки равны чашелистикам.

Значения качественного признака «окраска стилодия» оценивали по трехбалльной шкале:

- 1) светлоокрашенный (желто-зеленый);
- 2) промежуточной окраски (бледно-фиолетовый цвет по всему стилодию или ярко-фиолетово окрашен только его кончик);
- 3) темноокрашенный (темно-фиолетовая окраска всего стилодия);

При статистической обработке результатов данный признак учитывали в баллах.

В пределах Горного Алтая выявлена высотная полоса, где все диагностические признаки варьируют настолько, что перекрывают свои диагностические показатели, а также имеют промежуточные значения. Признаки встречаются у особей в разных комбинациях. Мы считаем такие ценопопуляции явно гибридными. Здесь могут произрастать растения с темноокрашенными столбиками, светлоокрашенными и промежуточной окраски (балл 2), а также с варьирующей длиной лепестков 3–4 ранга с длиной лепестков слишком короткой для *T. asiaticus*, но длиннее тычинок более чем на длину пыльника (превышение показателя *T. altaicus*). Явно гибридные ценопопуляции обнаружены во всех изученных районах, однако протяженность и частота их распространения сильно различаются. В зависимости от района высотное расположение явно гибридной полосы можно обнаружить от 900 (Алтайский край) до 1750 м над ур. м. (Онгудайский район). Наиболее широкие полосы гибридных популяций, состоящих из растений с варьирующими значениями диагностических признаков, характерны для Онгудайского, Усть-Канского, Улаганского р-нов и гораздо уже (местами до полного исчезновения) по горам Усть-Коксинского и Кош-Агачского р-нов. Это объясняется особенностями микро и макрорельефа, а также хозяйственной деятельностью человека. Например, в Кош-Агачском р-не высоты, где обычно произрастает *T. asiaticus*, слишком жаркие и сухие, в результате чего распространение вида крайне ограничено, и, соответственно, отсутствуют условия для гибридизации. Вырубка лесов и распашка земель в низкогорьях сокращает площади, занятые данным видом, что приводит к увеличению доли признаков *T. altaicus* у растений, произрастающих на высотах до 1300 м (в Усть-Канском р-не).

Мы обнаружили довольно бессистемное, на первый взгляд, колебание численности количества лепестков и чашелистиков по годам в явно гибридных ценопопуляциях. Поэтому было выполнено изучение распределения признаков в пределах одного вегетационного сезона на Семинском перевале. Срок цветения одного цветка *T. altaicus* и *T. asiaticus* составляет 5–6 дней. Поэтому учет проводился 3 раза на одной пробной площадке Семинского перевала в среднетравном кедровом редколесье: 6 июня,

13 июня, 20 июня 2017 г. (табл.). Координаты – E51.04748, N85.61245; h = 1740 м над ур. м. по *google/maps*. Размер площадки – около 50 м².

Таблица

Распределение признаков длины лепестков, окраски столбиков, количества лепестков и чашелистиков *Trollius* на Семинском перевале

Дата	Распределение окраски столбиков по баллам, %			Длина лепестков, ранг	Количество чашелистиков (S), шт.			Количество лепестков (P), шт.			S/P
	1	2	3		Среднее	Мин.	Макс.	Среднее	Мин.	Макс.	
6.06	70	15	15	3–4	15,91 ± 0,46	11	20	21,45 ± 0,77	14	30	0,74
13.06	50	35	15	2–4	17,86 ± 1,28	13	23	15,74 ± 1,34	10	20	1,14
20.06	2	3	95	2–3	20,07 ± 0,53	16	24	9,40 ± 0,95	5	18	2,05

Выше полосы явно гибридных экземпляров в первую очередь стабилизируется признак окраски стилодиев, который у всех растений приобретает 3-й балл окраски (темноокрашенные). Происходит и стабилизация длины лепестков, равная 3-му рангу. Ценопопуляции с растениями, у которых темноокрашенные стилодии и лепестки более длинные, чем положено для *T. altaicus* (Шипчинский, 1924), могут подниматься довольно высоко в горы и занимать большие площади. Так, например, растения с признаками, характерными для *T. altaicus* (Шипчинский, 1924), встречаются выше 2400 м на Курайском хр., выше 2100 м на Теректинском хр., выше 1550 м на Катунском хр. и на г. Красной. Ниже полосы явно гибридных растений с варьирующими диагностическими признаками располагаются описанные выше растения с лепестками длиннее тычинок и темноокрашенными стилодиями. Такой морфотип A. Doroszevska (1965) и за ней большинство зарубежных исследователей относят к *T. altaicus*. В отечественной науке нет единого мнения. При просмотре гербарных образцов мы наблюдали определение подобных сборов и как *T. altaicus*, и как гибриды *T. asiaticus* × *T. altaicus*. В данной работе не ставилась задача определения таких растений, но мы считаем, что генетически они являются возвратно-гибридными экземплярами *T. asiaticus* × *T. altaicus* × *T. altaicus*.

ISSR-маркированием с использованием 4-х праймеров подтверждена генетическая близость растений, с лепестками длиннее тычинок и темными стилодиями, с обоими видами (Буглова, Нуждина, 2018). Годовые колебания значений признаков в ценопопуляциях растений с такими признаками не превышают их диагностических значений. От *T. altaicus* они наследуют темную окраску стилодиев, от *T. asiaticus* – короткую длину стилодиев, а длина лепестков является промежуточной, хотя и ближе к *T. altaicus*. Посадочный материал из подобных ценопопуляций обладает большей живучестью по сравнению со сборами не гибридных *T. altaicus*, растения приживаются и плодоносят на коллекционном участке.

Ниже полосы явно гибридных ценопопуляций произрастают растения со светлыми стилодиями – первым стабилизируется к показателям *T. asiaticus* признак окраски. Картина пространственного распределения признаков здесь мозаичная, мы предполагаем наличие двух процессов: возвратные скрещивания расположенных выше явно гибридных популяций с *T. asiaticus* и собственные формообразовательные процессы. Общим признаком являются только светлая окраска стилодия и лепестки 3–4 ранга. Часть популяций с узкими лепестками совпадает по морфотипу с *T. asiaticus* var. *orientalis* Reverd., часть имеют смесь признаков с чистой *T. asiaticus*. Признаки морфотипа *T. asiaticus* var. *orientalis* распространены до Сузунского р-на Новосибирской области. Более Ценопопуляции, произрастающие севернее, исследованные по широту г. Томска включительно, имеют весь комплекс признаков *T. asiaticus*.

Таким образом, высотная полоса растений с варьированием диагностических признаков и смешанного распределения признаков разных видов зарегистрирована практически во всех районах исследования, где встречается *T. altaicus*. Однако ее ширина весьма различна, местами до полного исчезновения.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность коллегам, которые помогали собирать материал для исследования: И. А. Горбуновой, Е. В. Жмудь, Д. А. Саковичу, И. В. Хан, а также А. С. Шеболтасовой за помощь в статистической обработке, О. С. Жировой – за ценные консультации по ходу обработки результатов.

ЛИТЕРАТУРА

- Буглова Л. В.** Новые морфологические критерии для дифференциации видов *Trollius altaicus/T. asiaticus* // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: материалы VI междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию проф. А. В. Положий. – Томск: Изд. дом ТГУ, 2017. – С. 148–149.
- Буглова Л. В., Нурждина Н. С.** Оценка ISSR анализа для изучения биологического разнообразия представителей рода *Trollius* (Ranunculaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2018. – № 2 (в печати).
- Зиман С. Н.** Морфология и филогения семейства лютиковых. – Киев: Наукова думка, 1985. – 248 с.
- Крылов П.** *Trollius* L. Флора Западной Сибири. – Томск, 1931. – Т. 5. – С. 1120–1124.
- Реввердатто В. В.** Заметки о *Trollius* L. из Красноярского края // Сист. зам. по материалам Гербария им. П. Н. Крылова ТГУ, 1943. – № 1. – С. 1–2.
- Сипливинский В. Н.** Род *Trollius* L. на севере и востоке Азии // Новости систематики высших растений. – Л., 1972. – Вып. 9 – С. 163–182.
- Фризен Н. В.** *Trollius* L. – жарок, или купальница // Флора Сибири. Т. 6. – Новосибирск, 1993. – С. 103–108.
- Шипчинский Н. В.** О географическом распространении видов рода *Trollius* и о генетической их связи // Изв. ГБС РСФСР, 1924. – Т. 23. – С. 55–74.
- Шипчинский Н. В.** Купальница – *Trollius* L. // Флора СССР. Т. 7. – М.–Л.: Изв. Ак. Наук СССР, 1937. – С. 42–53.
- Doroszevska A.** Observations on the *Trollinus chinensis* × *T. europaeus* // Acta Soc. Bot. Poloniae, 1965. – Vol. 34, № 3. – P. 451–569.
- Doroszevska A.** The genus *Trollius* L. A taxonomical study // Monogr. bot., 1974. – Vol. 41. – P. 1–184.
- Li L. Q., Tamura M.** *Trollius* L. // Flora of China. – Beijing, 2001. – Vol. 6. – P. 137–142.

УДК 634.753:581.52

Число и завязываемость семян *Fragaria vesca* L. (Rosaceae) в зависимости от условий произрастания

Number and seed tying *Fragaria vesca* L. (Rosaceae) depending on growing conditions

Валуева Д. С., Романова Н. Г.

Valueva D. S., Romanova N. G.

Кемеровский государственный университет, г. Кемерово, Россия. E-mail: zhigaleva.d@mail.ru

Kemerovo State University, Kemerovo, Russia

Реферат. В статье приведены сравнительные данные о числе семян на одном плоде и завязываемости семян *Fragaria vesca* L., произрастающей в естественном и трансформированном местообитаниях. Определена степень изменчивости этих признаков по годам. Дана оценка влияния гидротермических условий вегетационного периода на значения исследуемых признаков.

Summary. The article presents comparative data on the number of seeds per fruit and seed tying *Fragaria vesca* L., growing in natural and transformed habitats. The degree of variability of these characteristics over the years is revealed. The impact of hydrothermal conditions of the growing season on the values of the studied features is estimated.

Fragaria vesca L. – широко распространённый вид в Кемеровской области (Шауло, 2001), характеризующийся экологической пластичностью (Добренёва, 1978). Это позволяет ему произрастать в различных местообитаниях, в том числе техногенных (Чибрик и др., 2012). В природных сообществах у земляники лесной отмечается преобладание вегетативного размножения, но в процессе освоения потенциальных местообитаний большое значение приобретает семенное размножение. Изучение влияния условий произрастания на показатели развития семян позволяет выявить биологические особенности и приспособительные возможности вида (Дубровная, 2000; Батурин, 2009).

Цель данной работы – оценить число и завязываемость семян *Fragaria vesca* L. в зависимости от условий произрастания.

Fragaria vesca L. – многолетнее наземностолонообразующее поликарпное растение. Цветок правильный, обоеполюй, с двойным околоцветником, большим числом тычинок и пестиков. При созревании цветоложе разрастается, приобретает ярко-красный цвет, яйцевидную или почти округлую форму. В строгом ботаническом смысле плод земляники – многоорешек. Отдельные орешки погружены в мякоть разросшегося, выпуклого мясистого цветоложа, и такой плод получил особое название – земляничина, или флага (Жизнь растений..., 1981; Мазнев, 2004).

Материал собирали в первой декаде июля 2014–2017 гг. После сбора плоды (земляничины) разрезали на две части, раскладывали на подложку и высушивали. Затем подсчитывали число некондиционных и выполненных семян (орешков) на каждой земляничине. Их соотношение называется завязываемостью и выражается коэффициентом семенификации (%).

Для характеристики вегетационного периода определяли его продолжительность и гидротермическую характеристику (Погода и климат, 2017). Теплообеспеченность (значения суммы эффективных температур) и влагообеспеченность (значение гидротермического коэффициента) вегетационного периода интерпретировали в соответствии с агроклиматическим районированием Кемеровской области (Агроклиматические ресурсы..., 1973).

Математическую обработку данных проводили в программе Statistica 6.0 с применением пакета программ описательной статистики и однофакторного дисперсионного анализа для определения достоверности отличий значений признаков, а также доли влияния места произрастания и погодных ус-

ловий на завязываемость семян з. лесной. Изменчивость значений признаков определяли с помощью коэффициента вариаации.

Для проведения исследований были выбраны две ценопопуляции земляники лесной в окр. п. Привольный Кемеровского района: контрольная (ЦП 1) – на левом берегу р. Чесноковка и опытная (ЦП 2) – на склоне железнодорожного отвала горной породы «Южный», отсыпанного на правом берегу вдоль поймы реки; возраст отвала – 30–40 лет. Расстояние между ними 700 м. ЦП 1 располагалась в берёзовом разнотравно-злаковом лесу с проективным покрытием травяного яруса 80–90 %. ЦП 2 занимала склон отвала южной экспозиции, на котором сформировался разнотравно-злаковый луг, проективное покрытие 50–70 % (Романова, 2015).

По среднегодовым данным вегетационный период района исследований характеризуется как умеренно теплый и умеренно увлажненный. Однако в 2014–2017 гг. показатели гидротермического режима указанного периода были ниже. Так вегетационный период в 2014 г. был прохладным с оптимальным увлажнением, а в остальные годы – умеренно прохладным и недостаточно увлажненным. Минимальная сумма температур отмечалась в 2014 г. (около 1400°С), максимальная – в 2016 г. (ок. 1700°С), в 2015 и 2017 гг. данный показатель характеризовался средними значениями (ок. 1600°С). Меньшее количество осадков за вегетационный период выпадало в 2015–2016 гг. (227–233 мм), большее (286–292 мм) – в 2014 и 2017 гг.

У растений земляники, произрастающих в естественном местообитании (ЦП 1) и на отвале (ЦП 2) в годы исследования образовывалось различное число семян на одной фраге (табл.).

Таблица

Число семян на одном плоде, коэффициент семенификации (%) и изменчивость (CV, %) этих признаков у *F. vesca*, 2014–2017 гг.

Год	Площадка	Число семян				Коэффициент семенификации	
		общее		выполненных		Mean	CV
		Mean	CV	Mean	CV		
2014	отвал	64,2 ± 1,33	28	60,9 ± 1,32	30	94,6 ± 0,30	4,4
	контроль	60,1 ± 1,63	29	57,7 ± 1,61	30	95,9 ± 0,22	2,5
2015	отвал	50,3 ± 0,98	30	47,7 ± 0,98	32	94,5 ± 0,28	4,7
	контроль	67,7 ± 1,80	15	63,6 ± 1,71	15	94,0 ± 0,67	4,0
2016	отвал	56,8 ± 1,39	25	41,3 ± 1,37	33	72,2 ± 1,41	19,8
	контроль	52,9 ± 1,72	23	49,7 ± 1,67	24	94,0 ± 0,87	6,7
2017	отвал	67,7 ± 1,48	27	60,3 ± 1,42	30	89,2 ± 0,84	11,8
	контроль	52,1 ± 1,47	25	46,8 ± 1,42	27	90,0 ± 1,22	12,0

В лесном фитоценозе на плодах з. лесной закладывалось в общем по 52,9 и 52,1 орешков в 2016 и 2017 гг., а в 2014 и 2015 гг. (более прохладные) – по 60,1 и 67,7 орешков, соответственно. Дисперсионный анализ показал достоверные отличия значений данного признака именно по этим парам годов. Доля влияния погодных условий на значение признака составила 11,0 %, а изменчивость – 15–29 %.

На отвале минимальное число семян закладывалось в 2015 г. (50,3 шт.), максимальное – в 2014 и 2017 гг. (64,2 и 67,7 шт., соответственно), в 2016 – 56,8 шт. Доля влияния погодных условий на значение признака составила 25,9 %, а изменчивость – 25–30 %.

Сравнение общего числа семян на фраге из естественного и трансформированного местообитания показало, что в 2015 г. в контроле значение этого признака было достоверно больше (67,7 и 50,3), а в 2017, самом теплом году, – меньше (52,1 и 67,7 шт., соответственно). Доля влияния местоположения ценопопуляции на указанный признак составила 2,2 %.

Аналогичные закономерности отмечены для числа выполненных семян на одном плоде. Исключение составили значения в сборах 2016 г.: на отвале формировалось меньшее число семян (41,3), чем в контроле (49,7 шт.).

В целом в ЦП 1 в условиях меньшей теплообеспеченности формировалось больше семян на одном плоде, причем влагообеспеченность была как оптимальной (в 2014 г.), так и недостаточной (в 2015

г.). В ЦП 2 большее число семян формировалось и в более теплые (2016–2017 гг.) и в прохладном 2014 году. Достоверно большее число семян на земляничине отмечали в естественном местопроизрастании вида, хотя в 2017 г. получили обратную закономерность. Изменчивость значений указанных признаков, а также степень влияния погодных условий выше на отвале. Погодные условия оказывали влияние на число сформированных семян в большей степени, чем место произрастания ценопопуляции.

Завязываемость семян з. лесной в естественных условиях (ЦП 1) в 2017 г. составила 90,0 % и достоверно отличалась от значений предыдущих лет (94,0–95,9 %) (табл.), что подтверждено математически. Доля влияния погодных условий на значения указанного признака равнялась 11,9 %. Изменчивость данного признака возрастала из года в год от 2,5 до 12,0 %, причем в более прохладный вегетационный период (2014–2015 гг.) значения характеризовались большей стабильностью (2,5–4,0 %).

В ЦП 2 у *F. vesca* коэффициент семенификации в 2016 и 2017 гг. равнялся 72,2 и 89,2 %, соответственно. Эти значения достоверно отличались друг от друга и от значений 2015–2016 гг. (94,5–94,6 %). Снижение завязываемости семян при повышении температуры воздуха отмечалась и для других видов (Исачкин, Ханбабаева, 2012). Погодные условия повлияли на 42,1 %. Изменчивость данного признака составляла 4,4–19,8 %, причем меньшие значения пришлись на 2014–2015 гг.

Сравнение завязываемости семян исследуемого вида показало, что значение данного признака достоверно больше в контроле в 2014 и 2016 гг. В другие годы достоверных отличий не получено. Доля влияния места произрастания вида на завязываемость семян составила 2,3 %.

В целом завязываемость семян з. лесной выше в естественных условиях по сравнению с опытной ценопопуляцией. Значения данного признака более изменчивы и в большей степени подвержены влиянию погодных условий на отвале. Минимальную изменчивость завязываемости семян отмечали в обеих ценопопуляциях в более прохладные годы. Закономерности влияния погоды и местоположения ценопопуляции на завязываемость семян были такими же, как и для их числа.

Таким образом, в естественном местопроизрастании вида по сравнению с ценопопуляцией на отвале формировалось большее число семян (общее и выполненных) на земляничине, хотя возможны исключения. Число семян на фраге и их завязываемость в ЦП 1 и ЦП 2 выше в более прохладные годы. В целом изменчивость изучаемых признаков по годам и влияние гидротермических условий на их значения выше в ЦП 2 по сравнению с контролем. Хотя в условиях меньшей теплообеспеченности значения завязываемости и числа семян более стабильны. Фитоценотическая приуроченность значительно меньше влияет на исследуемые признаки, чем гидротермические условия.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Кемеровской области / Под ред. М. И. Черниковой. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. – 142 с.
- Батури С. О.** Особенности прорастания семян *Fragaria vesca* L. из нетипичных экотопов в Западной Сибири // Сибирский экологический журнал, 2009. – № 6. – С. 863–868.
- Добренькова Л. Г.** Физиологические особенности устойчивости земляники к засухе и засолению // Автореф. дис...канд. биол. наук. – Л.: ЛГУ, 1978. – 26 с.
- Дубровная С. А.** Структура природных популяций земляники лесной. – Йошкар-Ола, 2000. – 180 с.
- Жизнь растений. Том 5(2). Цветковые растения. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. — М.: Просвещение, 1981. – 512 с.
- Исачкин А. В., Ханбабаева О. Е.** Влияние факторов среды на завязываемость семян у линий высокорослого львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) // Известия ТСХА, 2012. – Вып. 2. – С. 87–93.
- Мазнев Н. И.** Энциклопедия лекарственных растений. – М.: Мартин, 2004. – 496 с.
- Погода и климат. – М., 2004–2017. – URL:<http://www.pogodaiklimat.ru/weather.php?id=29645> (дата обращения: 20.01.2018).
- Романова Н. Г.** Структура ценопопуляций *Fragaria vesca* L. в различных местообитаниях // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: АлтГУ, 2015. – С. 291–294.
- Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Глазырина М. А.** Анализ флоры техногенных ландшафтов: учебное пособие для вузов. – Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2012. – 160 с.
- Шауло Д. Н.** Семейство Rosaceae // Определитель растений Кемеровской области. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. – С. 185.

УДК 581.143.6:582.475

Особенности ранних стадий соматического эмбриогенеза ели голубой в культуре *in vitro*

Peculiarities of early stages of *Picea pungens* somatic embryogenesis *in vitro*

Воронкова М. С., Несмелова Л. А., Железниченко Т. В.

Voronkova M. S., Nesmelova L. A., Zheleznichenko T. V.

ФГБУН «Центральный сибирский ботанический сад СО РАН», г. Новосибирск, Россия. E-mail: bmc_87@mail.ru

Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Реферат. Исследованы ранние стадии соматического эмбриогенеза ели голубой (*Picea pungens* Engelmann). Установлены способность трансформации соматических клеток в эмбриональные структуры и особенность пролиферации соматических зародышей в зависимости от генотипа растения-донора и этапа онтогенеза эксплантов (зиготических зародышей). Также выявлено влияние минерального состава питательной среды, антиоксидантов (аскорбиновой кислоты и глутатиона) на процесс соматического эмбриогенеза ели голубой.

Summary. Early stages of somatic embryogenesis of *Picea pungens* Engelmann were studied. The ability of transformation of somatic cells into embryonic structures and the peculiarity of somatic embryo proliferation depending on the genotype of the donor plant and the stage of explant ontogenesis (zygotic embryos) were established. The influence of the mineral composition of nutrient medium, antioxidants (ascorbic acid and glutathione) on the process of somatic embryogenesis of *Picea pungens* was revealed.

Picea pungens Engelmann – ель голубая или колючая () представляет большой интерес как культура для городского озеленения, поскольку отличается высокими декоративными свойствами, а также нетребовательна к условиям произрастания. *Picea pungens* устойчива к воздушным загрязнениям, холоду и засухе.

При естественном воспроизводстве ели голубой возникает ряд сложностей. В фазу репродуктивной зрелости представители этого вида вступают довольно поздно. Взрослые деревья характеризуются неравномерностью урожая. При семенном размножении в большинстве случаев декоративные признаки материнского растения не передаются или передаются незначительно (Стам, 1984), а при вегетативном способе нередко передаются болезни от взрослых особей (Savella, 1965). Следовательно, традиционные методы не решают задач размножения элитных форм, в связи с этим необходимо прибегать к использованию биотехнологических подходов.

Соматический эмбриогенез (СЭ) представляет собой быстрый и крупномасштабный способ размножения генотипов хвойных (Gupta et al., 1991; Tautorus et al., 1991). Однако регенерация ели голубой через соматический эмбриогенез является по-прежнему актуальной.

Цель исследования заключалась в изучении особенностей инициации и пролиферации соматического эмбриогенеза *Picea pungens* в культуре *in vitro*.

Эксплантами служили изолированные зиготические зародыши, отобранные на этапе позднего эмбриогенеза и на стадии зрелого зародыша с трех генотипов деревьев-доноров. Материал собирали со свободноопыленных деревьев, произрастающих в искусственных насаждениях г. Новосибирска, с начала июля по начало сентября. Стерилизацию семян проводили 10 % раствором H₂O₂ в течение 10 мин., затем однократно промывали стерильной водой в течение 10 мин. Семена очищали от покровных чешуй в асептических условиях. Инициацию СЭ проводили на базовых средах ½ DCR (Gupta, 1985) и ½ LV (Litvay, 1985) с добавлением аскорбиновой кислоты (0–300 мг/л) и/или глутатиона (0–300 мг/л). В качестве регуляторов роста на этапе инициации СЭ использовали 2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д) – 2 мг/л и 6-бензоаминопурин (6-БАП) – 1 мг/л. Переход к пролиферации регулировали снижением уровня 6-БАП до 0,5 мг/л. На стадии инициации СЭ содержание сахарозы в среде состав-

ляло 30 г/л, на этапе пролиферации – 20 г/л. Культуры инкубировали в темноте, при 24 ± 2 °С. Цитологический контроль проводили методом давленных препаратов. Небольшие кусочки каллуса окрашивали водным раствором сафранина, добавляли каплю глицерина и накрывали покровным стеклом. Цитоэмбриологический анализ препаратов проводили с помощью световых микроскопов Carl Zeiss Axiolab A. и Axioskop-40 с цветными цифровыми камерами высокого разрешения AxioCam MRc-5 и программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений (Carl Zeiss, Германия) в Центре коллективного пользования Центрального Сибирского ботанического сада (ЦКП ЦСБС СО РАН). Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам, используя Microsoft Excel 2003.

Проанализирована способность к трансформации соматических клеток в эмбриональные структуры в зависимости от генотипа растения и этапа онтогенеза зиготических зародышей, выявлено влияние минерального состава питательной среды, аскорбиновой кислоты и глутатиона на процесс соматического эмбриогенеза ели колючей. Установлено, что стадия развития экспланта, а также генотип растения и состав питательной среды влияют на образование соматических зародышей.

Морфогенный ответ незрелых зиготических зародышей, инокулированных на питательные среды на этапе позднего эмбриогенеза (стадия инициации семядолей), проявлялся только на питательной среде $\frac{1}{2}$ LV и варьировал от 5 до 50 % в зависимости от генотипа дерева и содержания/отсутствия в питательной среде аскорбиновой кислоты и глутатиона. Однако цитоэмбриологический анализ не показал присутствие эмбриогенных структур в биомассе каллуса.

Инициация каллусогенеза наиболее эффективно происходила при введении в культуру *in vitro* незрелых зиготических зародышей со сформировавшимися семядолями. При использовании среды $\frac{1}{2}$ DCR инициация каллусогенеза была выше, чем при применении $\frac{1}{2}$ LV и колебалась в пределах 85–100 %, однако на среде $\frac{1}{2}$ LV доля эмбриогенных каллусов была выше, особенно при добавлении к среде аскорбиновой кислоты и достигала 28 %. Морфологические характеристики каллуса, образовавшегося на разных средах, различались. На среде $\frac{1}{2}$ DCR часто наблюдалось формирование плотного каллуса, который затем темнел и погибал. В связи с этим анализировали каллус, полученный только на питательной среде $\frac{1}{2}$ LV.

Цитоэмбриологический анализ первичного каллуса, полученного на питательной среде $\frac{1}{2}$ LV, при введении в культуру незрелых зиготических зародышей на этапе сформированных семядолей показал, что в каллусах всех исследованных генотипов наблюдались соматические зародыши на ранней и поздней глобулярной стадии. Пролиферация эмбрионально-суспензорной массы (ЭСМ) при культивировании каллуса, полученного из незрелых зиготических зародышей, происходила только у одного из трех исследованных генотипов. Морфологические, онтогенетические и количественные характеристики соматических зародышей различались в зависимости от состава среды инициации и пролиферации соматического эмбриогенеза. Культивирование каллусов на средах, не содержащих аскорбиновую кислоту, приводило к формированию в нем зародышей, находящихся на ранней глобулярной стадии развития соматических зародышей. Культивирование каллусов с аскорбиновой кислотой на этапе инициации и при ее отсутствии на этапе пролиферации приводило к образованию соматических зародышей на поздней глобулярной стадии, однако их количество было немногочисленным. Культивирование каллусов с аскорбиновой кислотой как на этапе инициации, так и на этапе пролиферации приводило к асинхронности развития зародышей, и в каллусной массе присутствовали соматические зародыши как на ранней, так и на поздней глобулярной стадии. Применение глутатиона приводило либо к замедлению онтогенетического развития соматических зародышей, либо к их деградации.

При введении в культуру зрелых зиготических зародышей морфогенный ответ был довольно высок и находился в пределах 70–100 %, а доля эмбриогенного каллуса составляла от 2 до 8 % в зависимости от состава питательной среды. При цитоэмбриологическом анализе иницирующегося каллуса, сформированного из зрелых зиготических зародышей, в нем наблюдалось наличие удлиненных асимметрично-делящихся клеток ЭСМ (рис. 1а). ЭСМ, сформированная из зрелых зиготических зародышей, была способна к пролиферации, и при цитологическом анализе наблюдали присутствие соматических зародышей на поздней глобулярной стадии (рис. 1б).

Таким образом, установлено, что стадия развития зиготических зародышей влияет на образование ЭСМ. Наиболее активная индукция ЭСМ *Picea pungens* происходила из незрелых зиготических зародышей, инокулированных на питательную среду $\frac{1}{2}$ LV, содержащую аскорбиновую кислоту, в кон-

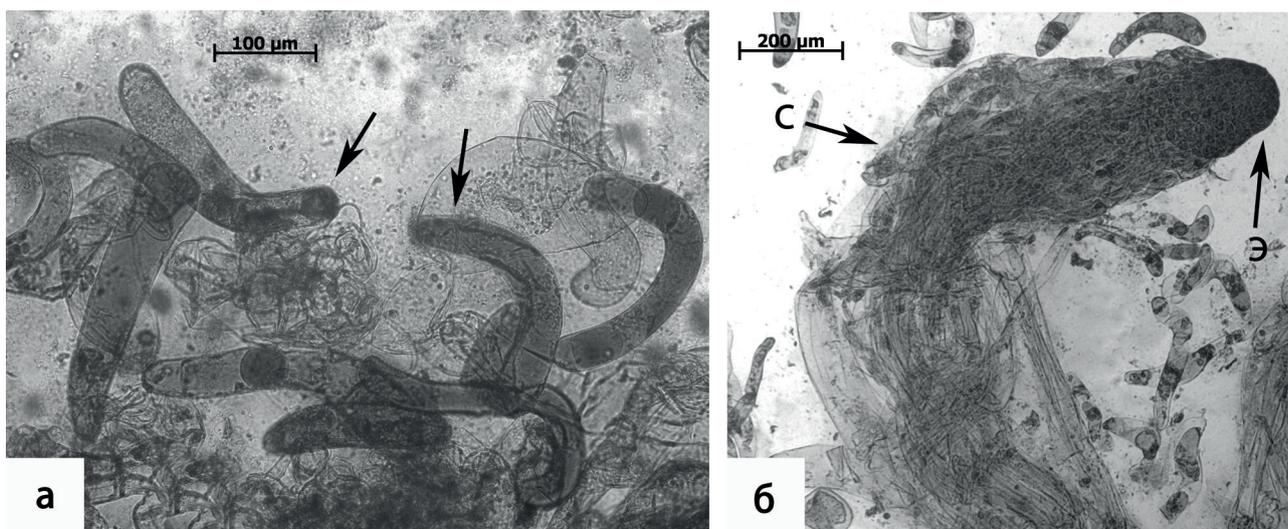


Рис.1. Индукция соматического эмбриогенеза *Picea pungens*: а – асимметричное деление клеток эмбрионально-суспензорной массы (масштаб: 100 мкм); б – соматические зародыши на глобулярной стадии: э – эмбриональная масса, с – суспензорная система (масштаб: 200 мкм).

це позднего эмбриогенеза на стадии сформированных семядолей. Инокуляция зрелых зиготических зародышей была менее эффективной. Аскорбиновая кислота и глутатион влияют на морфологию и развитие соматических зародышей. Внесение аскорбиновой кислоты стимулировало формирование ЭСМ при инициации СЭ и способствовало онтогенетическому развитию глобулярных зародышей на этапе пролиферации. Добавление глутатиона в среду увеличивало частоту образования ЭСМ на этапе инициации, но тормозило развитие соматических зародышей и даже приводило к их деградации на стадии пролиферации. Получена ЭСМ из зиготических зародышей ели колючей, способная пролиферировать и продуцировать соматические зародыши. ЭСМ ели колючей представлена двумя типами клеток: удлиненными эмбриональными трубками и изодиаметрическими эмбриональными инициалами. Влияние генотипа не было существенным при инициации соматического эмбриогенеза ели колючей, однако при переходе к пролиферации проявлялось значительно. Цитологический анализ первичного каллуса показал присутствие соматических зародышей во всех исследуемых генотипах. Состав питательных сред влиял на процесс каллусогенеза, индукцию и пролиферацию ЭСМ. Морфогенный ответ на среде $\frac{1}{2}$ DCR был выше, однако эмбриогенность каллуса была выше на среде $\frac{1}{2}$ LV.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 18-34-00434 мол_а «Регуляция путей регенерации хвойных в системе *in vitro* на примере представителей рода *Picea*» (2018–2019 гг).

ЛИТЕРАТУРА

- Cram W. H.** Needle color and vigor of inbred progenies of *Picea pungens* // HortScience, 1984. – Vol. 19. – P. 125–126.
- Gupta P. K., Durzan D. J.** Shoot multiplication from mature trees of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and sugar pine (*Pinus lambertiana*) // Plant Cell Repts, 1985. – Vol. 4. – P. 177–179.
- Gupta P. K., Timmis R., Pullman G.** et al. Development of an embryogenic system for automated propagation of forest trees / Scale-up and automation in plant propagation (ed. by Vasil I. K.), vol. 8. – SanDiego, CA: Academic Press, 1991. – P. 75–93.
- Litvay J. D., Verma D. C., Jonson M. A.** Influence of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) culture medium and its components on growth and somatic embryogenesis of wild carrot (*Daucus carota* L.) // Plant Cell Rep., 1985. – Vol. 4. – P. 325–328.
- Savella L.** Propagation of *Picea pungens glauca* cultivars // The International Plant Propagators' Society Proceedings, 1965. – Vol. 15. – P. 199–202.
- Tautorus T. E., Fowke L. C., Dunstan D.** 1. Somatic embryogenesis in conifers // Can. J. Bot., 1991. – Vol. 69. – P. 1873–1899.

УДК 581.48:582.681.26

Некоторые морфологические особенности строения семян видов рода *Viola* L.

Some morphological features of the seeds' structure of species genus *Viola* L.

Елисафенко Т. В.

Elisafenko T. V.

ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: tveli@ngs.ru

FSI Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. Представлена краткая характеристика семян видов рода *Viola* L. Для видов некоторых секций установлены определенные морфологические признаки семян. Выявлена изменчивость окраски хлорофилльного зародыша в зрелых семенах. Отмечено, что у большинства видов более интенсивно окрашен зародыш летнего сбора. Установлено для *Viola acuminata*, что хлорофилльный зародыш характерен для свежесобранных семян и сохраняется 6 лет при сухом хранении.

Summary. A short description of the seeds of the species of the genus *Viola* L. is presented. morphological features of seeds are established for species of some sections. Variability of embryo chlorophyll in mature seeds is determined. The embryos of summer harvest seeds were more intensively colored in most species. The green color of the embryos in *Viola acuminata* seeds were found in freshly harvested seeds and remained for 6 years with dry storage.

Семейство Violaceae широко распространено по земному шару и включает в себя до 23 родов, около 1100 видов (Ballard et al., 2014). Род *Viola* L. – это единственный род семейства, распространенный в умеренных широтах, представлен 550 видами (Ballard, 1999). Род разнообразен по биологическим особенностям, для большинства видов характерна клейстогамия и бутонная автогамия, что обеспечивает самоопыление и повышает вероятность оплодотворения. Характерной особенностью для большинства видов рода (кроме подрода *Chamaemelanium*) являются длительные цветение и диссеминация. Для таких видов семенное размножение – основной способ поддержания популяции. Поэтому изучение морфологии семян – важный аспект в исследовании биологии этих видов. Одной из особенностей для семян видов рода *Viola* отмечают хлорофилльный зародыш. Виды в зависимости от наличия хлорофилла в зародыше делятся на лейкоэмбриофиты – растения, ткани зародыша которых не содержат хлорофилл: Boraginaceae, Caprifoliaceae, Ranunculaceae, Saxifragaceae, и хлорэмбриофиты: Convolvulaceae, Cruciferae, Rhamnaceae, Tiliaceae (Яковлев, Жукова, 1973). Зародыш считается хлорофилльным независимо от того, к каким именно органам этот пигмент приурочен и сохраняется или исчезает при созревании семени. Это явление широко распространено и обнаружено у более чем 400 видов из 223 родов и 75 семейств из исследованных 261 семейства и более 1100 видов (Жукова, 1997; Смоликова, 2016). Обычно, это свойство характерно для семейства в целом, но у Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Scrophulariaceae встречаются виды как с зеленым, так и с белым зародышем (Яковлев, Жукова, 1973). Меньше всего хлорэмбриофитов обнаружено среди примитивных покрытосеменных и однодольных. Семена хлорэмбриофитов содержат фотохимически активные хлоропласты и обладают способностью к фотосинтезу, но механизм фотосинтеза в зародыше отличается от того, что протекает в листьях. Кроме этого по окончании развития зародыша фотосинтез заканчивается, и хлоропласты трансформируются в лейкопласты (Смоликова, Медведев, 2016). Семена, которые имеют зеленый зародыш, более самостоятельные, менее зависимы от материнского растения, но остаточный хлорофилл у зрелых семян резко снижает их устойчивость к стрессовым условиям (Jalink et al., 1998; Смоликова и др., 2011). Поэтому, до сих пор вопрос о продвинутости признака «наличие хлорофилла в зародыше» вообще и в зрелых семенах, в частности, является дискуссионным.

Цель данной работы – выявить морфологические особенности строения семян видов рода *Viola*.

Материалом изучения послужили семена, собранные с растений интродукционных популяций в коллекции «Редкие и исчезающие растения Сибири», в рамках которой ведутся исследования рода *Viola* с помощью филогенетического метода. Изучены семена 47 видов из 4 подродов.

Семена изученных видов имеют сходное строение (рис. 1). Они обратнойцевидной формы, разной степени удлинненности, что выражается в разном соотношении ширины семени к длине семени, которое варьирует от 0,5 до 0,8. Семена блестящие, у некоторых видов ослизняются при намокании (подрод *Melanium*). Цвет семенной кожуры разных оттенков коричневого: от орехового и кремового до темно-каштанового. На семенах сформирован присемянник типа ариллоида (ложный ариллус), относится к карункуле (находится у микропиле) и является элайсомой, т.е. образован структурой, которая служит для привлечения муравьев и, таким образом, способствует мирмекохории. У мирмекохорных видов ариллоид крупный, достигает размера семени (секция *Viola*). Кроме видов секции *Viola*, крупный присемянник выявлен у *V. macroceras* и *V. czemalensis* (секция *Violidum*). У типичных автомеханохоров (подрод *Melanium*) длина ариллоида не превышает 40 % длины семени. Семена от 1,11 мм длины (масса 1000 семян – 0,34 г) до 3 мм длины (масса 1000 семян – 5,20 г). Спермодерма (семенная кожура) у большинства видов мягкая. Наиболее плотная кожура у крупносемянных видов подрода *Chamaemelum* и подрода *Nomimum*: секция *Mirabiles*, *Viola* (кроме *V. taynensis*), *Arosulatae* (*V. elatior*) и *Violidum* (*V. czemalensis*, *V. dactyloides*, *V. dissecta*, *V. incisa*, *V. macroceras*). На поверхности спермодермы выделяется халазальная область (напротив микропиле) и отчетливо выражено рафе (семенной шов). Семя с обильным эндоспермом белого цвета, который у большинства видов – рыхлый. Эндосперм повторяет форму семени и составляет от 70 до 90 % длины семени. В области халазы на эндосперме имеется группа пигментированных клеток (гипостаза). Она присуща семязачаткам большинства цветковых растений и мультифункциональна (Батыгина, Шамров, 1994).

Зародыш крупный, прямой, от почти палочковидного до лопатовидного, дифференцированный в разной степени, белый или зеленый. Длина зародыша у большинства семян составляет более 80% от длины семени. Семядоли сидячие, граница между радикулой (зародышевый корешок) и семядолями не у всех видов четко выражена. Длина семядолей почти равна их ширине у всех видов и составляет половину длины зародыша. Нами установлено, что среди изученных видов в зрелых семенах встречаются как хлорофилльный, так и безхлорофилльный зародыш. Для исследователей представляют особый интерес таксоны, где есть вариации данного признака. На родовом уровне у всех видов должен быть зеленый зародыш. Среди изученных видов у большинства секций в зрелых семенах обнаружен хлорофилльный зародыш (25 видов), а у видов секций *Viola*, *Rosulantes*, *Violidum* – белый или светло-зеленый

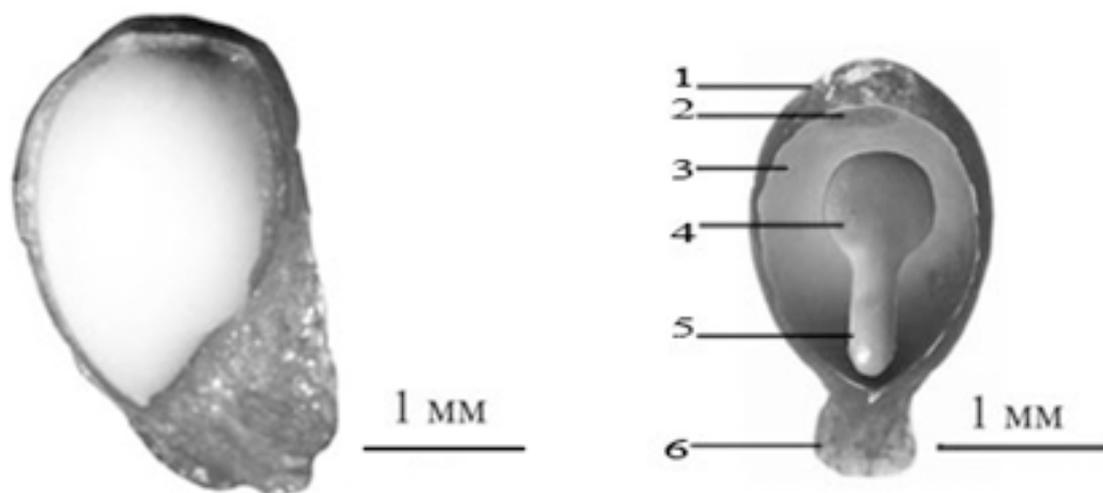


Рис. 1. Строение семени видов рода *Viola* L.

Условные обозначения: 1 – семенная кожура, 2 – гипостаза, 3 – эндосперм, 4 – семядоли, 5 – радикула (зародышевый корешок), 6 – ариллоид (присемянник).

зародыш (22 вида) (табл.). Кроме этого в секции *Viola* у большинства видов в зрелых семенах выявлен белый зародыш, у одного вида (*V. taynensis*) – зеленый. Слабоокрашенный зародыш может обесцвечиваться в воде. Возможно, что в этих секциях хлорофилльным является незрелый зародыш. В незрелых семенах *V. czemalensis* и *V. milanae* (секция *Violidum*) выявлен зеленый незначительно дифференцированный (палочковидный) зародыш, в зрелых – лопатовидный и белый. Так же более светлые семена *V. dissecta* оказались без эндосперма, а зародыш при этом был деформирован и зеленого цвета. Установлено, что форма, размеры и дифференцированность зародыша в зрелых семенах не связаны с его окраской. Так, зрелый палочковидный зародыш (подрод *Melanium*) – хлорофилльный, сглаженно лопатовидный зародыш видов секции *Rosulantes* большей частью не хлорофилльный, а лопатовидный зародыш видов секции *Plagiostigma* – хлорофилльный.

Таблица

Окраска зародыша в зрелых семенах видов рода *Viola* L.

Вид	Цвет зародыша	Вид	Цвет зародыша
<i>V. acuminata</i> Ledeb.	Сз	<i>V. jooi</i> Janka	Б
<i>V. alexandrowiana</i> (W.Becker) Juz.	Б	<i>V. kamschadalarum</i> W.Becker et Hulten	З
<i>V. altaica</i> Ker-Gawl.	З	<i>V. labradorica</i> Schrank	Б, Сз
<i>V. amurica</i> W.Becker	Сз	<i>V. macroceras</i> Bunge	Б, Сз
<i>V. arenaria</i> DC.	Б	<i>V. mandshurica</i> W.Becker	З
<i>V. arvensis</i> Murray	З	<i>V. mauritii</i> Teplouchow	Сз
<i>V. biflora</i> L.	З	<i>V. milanae</i> Vl. Nikit.	З
<i>V. canadensis</i> L.	Б, Сз	<i>V. mirabilis</i> L.	З
<i>V. canina</i> L.	Сз	<i>V. nemoralis</i> Kütz.	З
<i>V. collina</i> Bess.	Б	<i>V. odorata</i> L.	Б
<i>V. cornuta</i> L.	З	<i>V. palustris</i> L.	З
<i>V. czemalensis</i> Zuev	Б	<i>V. patrinii</i> DC. ex Ging.	Б
<i>V. cucullata</i> Aiton	Б, Сз	<i>V. prionanta</i> Bunge	З
<i>V. dactyloides</i> Schult.	Б, Сз	<i>V. sacchalinsensis</i> H.Boissieu	Б
<i>V. disjuncta</i> W.Becker	З	<i>V. selkirkii</i> Pursh ex Goldie	Б
<i>V. dissecta</i> Ledeb.	З	<i>V. stagnina</i> Kit. ex Schult.	Сз
<i>V. elatior</i> Fries	З	<i>V. subglabra</i> (Ledeb.) Baikov	З
<i>V. epipsiloides</i> A.et D. Löve	З	<i>V. taynensis</i> T.Elisafenko et Ovczinnikova	З
<i>V. gmeliniana</i> Schult.	Б	<i>V. trichosepala</i> (W.Becker) Juz.	Б
<i>V. hirta</i> L.	Б	<i>V. tricolor</i> L.	З
<i>V. incisa</i> Turcz.	Б, Сз	<i>V. variegata</i> Fisch. ex Link	Б
<i>V. ircutiana</i> Turcz.	Б	<i>V. verecunda</i> A.Gray	З
<i>V. irinae</i> N. Zolot.	Б, Сз	<i>V. uniflora</i> L.	З
<i>V. jenseensis</i> Zuev	Б,Сз		

Примечание: цвет зародыша Б – белый, З – зеленый, Сз – светло-зеленый

В 2013 г. проведен сравнительный анализ морфологии семян разного срока сбора – летнего (июль-август) и осеннего (30 сентября) для 10 видов 4 секций: *V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. elatior*, *V. incisa*, *V. irinae*, *V. milanae*, *V. mirabilis*, *V. arenaria*, *V. sacchalinsensis*, *V. variegata* (рис. 2). Хлорофилльный зародыш был обнаружен у 8 видов (кроме *V. milanae* и *V. variegata*). Отмечено, что более интенсивно окрашен зародыш летнего сбора у большинства видов.

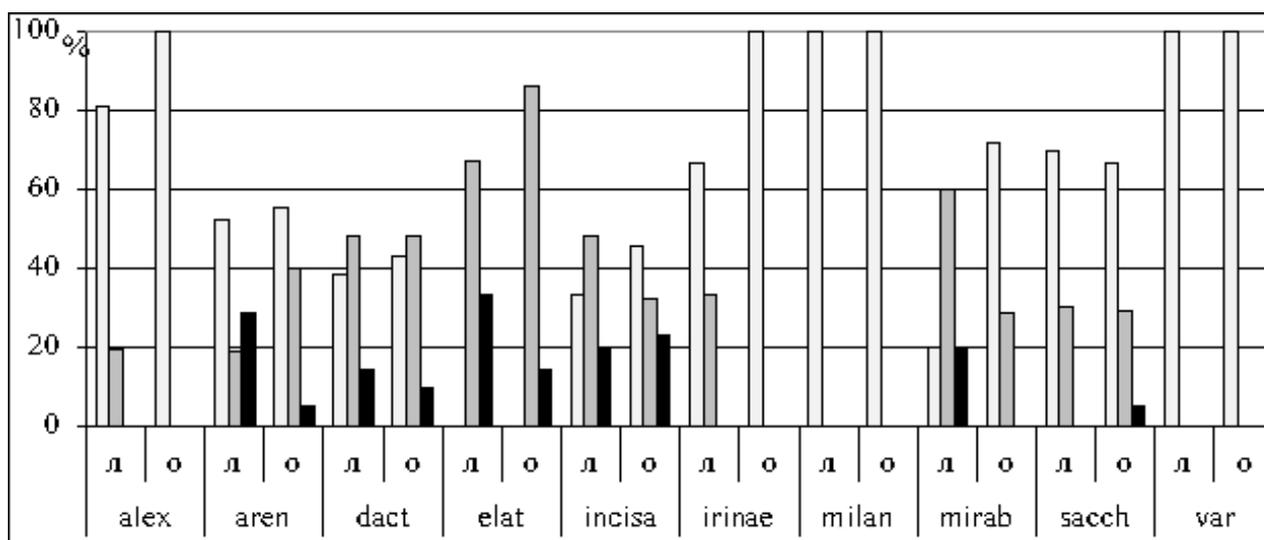


Рис. 2. Цвет зародыша у видов рода *Viola* L. у летних и осенних семян.

Примечание: л – семена летнего сбора; о – семена осеннего сбора, по оси абсцисс – виды, по оси ординат – процент семян из изученных; alex – *V. alexandrowiana*, aren – *V. arenaria*, dact – *V. dactyloides*, elat – *V. elatior*, milan – *V. milanae*, mirab – *V. mirabilis*, sacch – *V. sacchalinensis*, var – *V. variegata*;

□ – белый зародыш, ■ – светло-зеленый зародыш, ■ – зеленый зародыш.

Анализ морфологии семян *V. acuminata* различного срока хранения (от свежесобранных до 6 лет хранения) показал, что семена в течение 4 лет хранения незначительно отличаются по биометрическим показателям. Ранее было установлено, что биологическая долговечность семян этого вида при комнатных условиях составляет 4 года (Елисафенко, 2013). После 4 лет хранения достоверно отличались в основном показатели признаков зародыша и индекс зародыша (отношение длины зародыша к длине семени), значения уменьшаются со сроком хранения, а размеры семян не зависели от срока хранения. Нами отмечено, что доля хлорофилльных зародышей была самой большой у свежесобранных семян. После первого года хранения треть зародышей имеет светло-зеленый цвет, а большинство семян с белым зародышем. Однако окраска зародыша сохранялась во всех сборах (6 лет хранения), т.е. позже биологической долговечности. Г. Н. Смоликова и С. С. Медведев (2016) установили, что остаточный хлорофилл у зрелых семян может неблагоприятно влиять на качество семян при хранении (усиливает процессы окисления) и снижает качество семян. Возможно, этим объясняется деструкция эндосперма, которую мы отметили после 5 лет хранения.

Таким образом, несмотря на морфологическое внешнее сходство семян, установлена секционная приуроченность ряда морфологических признаков. Мирмекохоры (секция *Viola*) – большие светлые семена с крупным ариллоидом, в зрелых семенах – белый зародыш (кроме *V. taynensis*). У видов подрода *Melanium* семена мелкие, темные, у подрода *Chamaemelanium* – крупные и светлые, у всех небольшой ариллоид и зеленый зародыш. В самой многочисленной в видовом отношении секции *Violidium* (подрод *Nomimium*) встречаются разнообразные семена по окраске, размерам семени и ариллоиду, а также наличию зеленого зародыша в зрелых семенах. Установлено, что более интенсивно окрашены зародыши в семенах летнего сбора у большинства видов, а также незрелые и недифференцированные зародыши. Длительность хранения семян *V. acuminata* не оказывает значительного влияния на метрические признаки, несколько заметно снижение длины семядолей. Хлорофилльность зародыша у этого вида характерна для свежесобранных семян и сохраняется длительное время (года).

Благодарности. В статье использовались материалы биоресурсной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», USU-440534.

ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т. Б., Шамров И. И.** Гипостаза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.1. Генеративные органы цветка. – СПб.: Мир и Семья, 1994. – С. 168–169.
- Жукова Г. Я.** Хлорофиллоносность зародыша как признак для классификации цветковых растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.2. Семя. – СПб.: Мир и семья-95, 1997. – С. 461–470.
- Елисафенко Т. В.** Некоторые особенности биологии прорастания семян видов рода *Viola* L. при интродукции (г. Новосибирск) // Современная ботаника в России: Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». – Тольятти: Кассандра, 2013. – С. 132–134.
- Смоликова Г. Н., Медведев С. С.** Фотосинтез в семенах *хлорэмбриофитов* // Физиология растений, 2016. – Т. 63, № 1. – С. 3–16.
- Смолякова Г. Н., Ламан Н. А., Борискевич О. В.** Роль хлорофиллов и каротиноидов в устойчивости семян к абиотическим стрессорам // Физиология растений, 2011. – Т. 58. – С. 817–825.
- Яковлев М. С., Жукова Г. Я.** Покрытосеменные растения с зеленым и бесцветным зародышем. – Л.: Наука, 1973. – 103 с.
- Ballard H. E.** Shrinking the Violets: Phylogenetic relationships of infrageneric groups in *Viola* (Violaceae) based on internal transcribed spacer DNA sequences // Systematic Botany, 1999. – Vol. 23, No. 4. – P. 439–458.
- Ballard H. E., de Paula-Souza J., Wahlert G. A.** Violaceae // Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 11. The Flowering Plants. Eudicots. – Springer-Verlag Berlin-Heidelberg, 2014. – P. 303–322.
- Jalink H., van der Schoor R., Frandas A., van Pijlen J. G., Bino R. J.** Chlorophyll fluorescence of *Brassica oleracea* seeds as a non-destructive marker for seed maturity and seed performance // *Seed Sci. Res.*, 1998. – Vol. 8. – P. 437–443.

УДК 581.822

Строение нектарников у некоторых видов секции *Limniris* (Tausch) Mathew рода *Iris* L.

Structure of floral nectaries in some species of section *Limniris* (Tausch) Mathew of genus *Iris* L.

Журбенко П. М., Муравник Л. Е.

Zhurbenko P. M., Muravnik L. E.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: pj_28@mail.ru

Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

Реферат. Даны описания морфологического и анатомического строения, а также ультраструктуры клеток нектарников у 8 представителей секции *Limniris* рода *Iris*: *I. delavayi*, *I. setosa*, *I. laevigata*, *I. lactea*, *I. uniflora*, *I. brevicaulis*, *I. graminea*, *I. longipetala*. Найдены отличительные признаки для каждого вида.

Summary. The morphological and anatomical structure, as well as the ultrastructure of the cells of the nectaries are described for 8 representatives of the *Iris* section *Limniris*: *I. delavayi*, *I. setosa*, *I. laevigata*, *I. lactea*, *I. uniflora*, *I. brevicaulis*, *I. graminea*, *I. longipetala*. The distinctive features for each species were found.

Введение

Род *Iris* L. (*Iridaceae*) включает в себя более 260 видов, распространенных в умеренных регионах Северного полушария. Из них около 90 видов относятся к подроду *Limniris* (Tausch) Spach. Большинство видов подрода принадлежит секции *Limniris* (Tausch) Mathew, которая делится на 16 серий (Mathew, 1989). Согласно молекулярным исследованиям, данная секция является полифилетической благодаря филогенетическому положению серий *Spuria* (Diels) Lawrence и *Longipetalae* (Diels) Lawrence (Wilson, 2011; Crespo et al., 2015). В поисках новых признаков, которые позволили бы пролить свет на систематику рода, мы обратили внимание на строение нектарников. Ранее было показано, что локализация и анатомия нектарников рода *Iris* являются видоспецифичными (Daumann, 1935). Весомый вклад в углубление структурных исследований может внести электронная микроскопия.

Материалы и методы

В работе рассматриваются представители 8 серий секции *Limniris*. Материал был взят из коллекции иридация Ботанического института им. В. Л. Комарова. Цветки собирали в период активной фазы цветения. Элементы околоцветника фиксировали по стандартной методике для электронной микроскопии. Для анатомических исследований фиксированный материал дегидратировали в серии спиртов возрастающей концентрации и ацетоне, после чего заливали в эпоксидные смолы. Полутонкие срезы (2 мкм) окрашивали 0,05%-ным раствором толуидинового синего. Наблюдения осуществляли в световом микроскопе AxioCam MRc5 с программным обеспечением ZEN 2 (Carl Zeiss). Ультратонкие срезы (80 мкм) окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца и просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе Hitachi 600.

Результаты

Серия *Sibiricae* (Diels) Lawrence. *I. delavayi* Micheli. Клетки нектарника расположены на внутренней стороне трубки венчика на расстоянии 0,5 мм от ее основания. Они представляют собой слой, занимающий до 1/2 высоты и 1/5 толщины трубки.

Клетки эпидермального слоя имеют палисадную форму. Некоторые из них делятся периклиально, при этом верхняя из двух дочерних клеток оказывается приподнятой над соседними. Клетки нектароносной паренхимы сильно вакуолизированы, имеют изодиаметрическую форму и образуют 5–8 слоев. Клетки основной паренхимы составляют 15–20 слоев, при этом каждая клетка в несколько раз больше клеток нектарника. Проводящие пучки локализируются на уровне нижних слоев нектароносной паренхимы.

На ультратонких срезах видно, что оболочка эпидермальных клеток покрыта кутикулой, образующей множественные выросты. В связи с этим, внутренняя поверхность трубки венчика оказывается в значительной степени шероховатой. В цитоплазме эпидермальных клеток присутствует обильный агранулярный эндоплазматический ретикулум (АЭР), цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР), лейкопласты с раздутыми ламеллами и пластоглобулами, а также митохондрии. В нектароносной паренхиме АЭР образует густую сеть, аппарат Гольджи (АГ) отчленяет многочисленные пузырьки. В цитозоле имеются осмиофильные включения.

Серия *Tripetalae* (Diels) Lawrence. *I. setosa* Pall. ex Link. В раскрывшемся цветке нектар выделяется дискретными каплями на внутренней поверхности трубки околоцветника и не заполняет трубку целиком. Клетки нектарника расположены на всем протяжении внутренней части трубки на расстоянии 1,5 мм от ее основания и до места срастания долей венчика. Нектарник представляет собой крупное образование, вдающееся в полость трубки венчика вплоть до ее середины.

На поперечных срезах эпидерма нектарника представлена смыкающимися столбчатыми клетками, апикальная часть которых вытягивается, приподнимаясь над соседними клетками на 1/4 высоты. Некоторые клетки эпидермы делятся периклиально. Нектароносная паренхима в наиболее развитой части представлена 20–25 слоями, содержащими слабо вакуолизированные изодиаметрические клетки. Основная паренхима состоит из 16–20 слоев вакуолизированных клеток большего размера, чем клетки нектарника. Большое число проводящих пучков образует разветвленную сеть в нектароносной паренхиме. В клетках нектароносной и основной паренхимы хорошо заметны многочисленные пластиды. Структурной особенностью нектарников у растений этого вида является формирование разрывов, которые затрагивают не только эпидермальную ткань, но и нектароносную паренхиму. При этом содержимое клеток выбрасывается в полость трубки венчика.

На электронных фотографиях наружная стенка эпидермальных клеток покрыта кутикулой, образующей выросты. Под ней иногда формируется субкутикулярная полость. В местах разрывов эпидермы наблюдаются извержения содержимого клеток, в результате которых в секрете обнаруживаются остатки органелл и фрагменты мембран. В клетках эпидермы присутствуют ядра неправильной формы, рибосомы, собранные в полисомы, обильный АЭР, цистерны ГЭР, активный АГ, от диктиосом которого отделяются крупные секреторные пузырьки, и амилопласты, содержащие не только крахмальные зерна, но и многочисленные пластоглобулы. В клетках нектароносной паренхимы ядра имеют неправильную форму; основными органеллами цитоплазмы являются цистерны ГЭР, трубочки АЭР, амилопласты, митохондрии и пероксисомы.

Серия *Laevigatae* (Diels) Lawrence. *I. laevigata* Fisch. Внутренняя поверхность трубки венчика имеет холмистую поверхность с узкими щелеобразными углублениями. Как и у *I. setosa*, нектарник расположен на расстоянии 1,5 мм от основания трубки и до места срастания долей венчика, занимая до 2/5 ширины трубки. Клетки эпидермального слоя изодиаметрической формы, некоторые из них делятся периклиально. Клетки нектароносной паренхимы имеют высокую степень вакуолизации и представлены 18–23 слоями. Клетки основной паренхимы составляют 20–25 слоев, при этом каждая клетка в несколько раз больше клеток нектарника.

На ультратонких срезах в клетках нектароносной паренхимы присутствуют элементы ГЭР и АЭР, диктиосомы с секреторными пузырьками, две популяции пластид (лейкопласты и амилопласты), митохондрии, пероксисомы, липидные капли. Для лейкопластов характерно формирование чашевидных инвагинаций и наличие мелких пластоглобул.

Серия *Ensatae* (Diels) Lawrence. *I. lactea* Pall. В период цветения наблюдается активное выделение нектара, который после заполнения трубки венчика вытекает наружу в местах срастания долей

околоцветника. Нектарник расположен компактно на внутренней стороне трубки околоцветника, в ее базальной части, на расстоянии 0,2 мм от основания трубки венчика. На продольном срезе хорошо заметны размеры: высота 1–1,5 мм и выпячивание внутрь трубки до 1/3 ее ширины. Клетки эпидермы почти полностью смыкаются друг с другом. Они имеют изодиаметрическую форму и покрыты кутикулой, которая может отходить от поверхности стенки, образуя субкутикулярную полость, общую для нескольких соседних клеток. В период активной секреции слой эпидермы целиком отходит от подлежащих клеток паренхимы, образуя заметную щель. Клетки нектароносной паренхимы слабо вакуолизованы, составляют 11–15 слоев и не отличаются от клеток эпидермы по форме и размерам. Основная паренхима состоит из 30–35 слоев более крупных, сильно вакуолизованных клеток. Крупные проводящие пучки подходят к нектароносной ткани и разветвляются в ней.

Наружная стенка эпидермальных клеток местами образует протуберанцы. Кутикула извилистая, формирует складки. Нижняя стенка клеток эпидермы, обращенная в сторону нектароносной паренхимы, имеет темное уплотнение. Для цитоплазмы эпидермальных клеток характерен обильный АЭР, пронизывающий весь цитозоль. В клетках нектароносной паренхимы присутствуют ядра неправильной формы, лейкопласты с пластоглобулами и митохондрии.

Серия *Ruthenicae* (Diels) Lawrence. *I. uniflora* Pall. ex Link. Клетки эпидермального слоя чуть вытянуты в вертикальном направлении и смыкаются друг с другом на некотором удалении от верхней тангентальной стенки. Нектароносная паренхима представлена 7–11 слоями клеток средней степени вакуолизации. Основная паренхима представлена 12–16 слоями клеток, по размерам существенно больше, чем клетки нектарника. Проводящие пучки локализуются на уровне нижних слоев нектароносной паренхимы.

На ультратонких срезах видно, что эпидермальные клетки покрыты извилистым слоем кутикулы, которая в некоторых местах образует складки. На границе между клеточной стенкой и кутикулой, а также на границе между стенкой и плазмалеммой хорошо выявляется темный слой. Такое же уплотнение присутствует на антиклинальных стенках клеток эпидермы. Ядра клеток нектароносной паренхимы имеют достаточно развитую поверхность. Среди компонентов цитоплазмы заметны цистерны ГЭР, диктиосомы с мелкими пузырьками, лейкопласты с многочисленными пластоглобулами, митохондрии, липидные капли, а также довольно крупные пероксисомы.

Серия *Hexagonae* (Diels) Lawrence. *I. brevicaulis* Raf. Мощная нектароносная ткань располагается на всем протяжении трубки венчика, от основания трубки до места срастания долей околоцветника. Клетки эпидермального слоя имеют палисадную форму. Изодиаметрические клетки нектароносной паренхимы слабо вакуолизованы и образуют слой мощностью 17–24 клеток. В них хорошо заметны многочисленные пластиды. Клетки основной паренхимы образуют 19–25 слоев и на поперечном разрезе достигают размера, в несколько раз большего нектароносных клеток. В ткани нектарника наблюдается большое количество проводящих пучков.

На ультратонких срезах в клетках нектароносной паренхимы наблюдаются цистерны ГЭР, многочисленные амилопласты, митохондрии.

Серия *Spuriae*. *I. graminea* L. В период активного цветения нектар выделяется обильно и заполняет всю полость трубки околоцветника. Отдельные капли секрета появляются и на его наружной поверхности. Следует отметить, что нектар у растений этого вида привлекателен для муравьев, которых можно встретить практически на каждом распустившемся цветке.

Нектароносная ткань располагается дискретно вдоль внутренней поверхности трубки венчика. Ее локализацию можно обнаружить по формированию отдельных групп клеток, насчитывающих от 30 до 50 шт., заметно приподнятых над уровнем эпидермы.

На поперечном срезе трубки венчика клетки эпидермального слоя нектарника смыкаются друг с другом на некотором удалении от верхней тангентальной стенки, в отличие от плотно прилегающих клеток основной эпидермы, лежащих между вздутиями. В зоне вздутий эпидерма нектарника отходит от клеток нектароносной паренхимы, образуя полости. Нектароносная паренхима представлена 6–9

слоями изодиаметрических, вакуолизированных клеток. Клетки основной паренхимы состоят из 16–20 слоев. Они большего размера, чем нектароносная паренхима, и содержат хлоропласты. Проводящие пучки локализуются в основной паренхиме и не заходят в нектароносную ткань.

На электронных фотографиях видно, что клетки эпидермы покрыты оболочкой, снаружи имеющей уплотнение. В местах, где эпидерма приподнимается, отходя от клеток нектароносной паренхимы, нижняя стенка этих клеток, обращенная внутрь трубки венчика, также образует темный слой. На поверхности кутикулы присутствуют осмиофильные отложения. В цитоплазме клеток эпидермы имеются элементы АЭР, лежащие по периферии, диктиосомы с мелкими пузырьками, митохондрии и пероксисомы. Пластиды представлены лейкопластами округлой или овальной формы, иногда с чашевидными инвагинациями. В пластидной строме находятся пластоглобулы.

Серия *Longipetalae*. *I. longipetala* Herb. Нектарник расположен на внутренней стороне трубки венчика и начинается от основания пестика. Занимает до 2/3 высоты и 1/4 ширины трубки. Клетки эпидермального слоя плотно смыкаются друг с другом, некоторые сильно вакуолизированы. Они имеют выраженную кубическую форму, так же, как и следующий за ними ряд клеток. Нектароносный слой представлен 6–9 рядами сильно вакуолизированных клеток, имеющих округлую или овальную форму, с неровными контурами. Клетки основной паренхимы образованы 18–22 слоями, имеют округлую форму, на срезе во много раз превышают клетки нектарника. Проводящие пучки локализуются на уровне нижних слоев нектароносной паренхимы.

На ультратонких срезах заметна извилистая кутикула. Ядра клеток нектароносной паренхимы имеют очень развитую форму. Среди основных органелл цитоплазмы хорошо видны цистерны ГЭР, трубочки АЭР, диктиосомы, лейкопласты с пластоглобулами, митохондрии, крупные пероксисомы и липидные капли. В вакуолях присутствуют осмиофильные включения.

Обсуждение. Изученные нами виды имеют различия в локализации и анатомии нектарников. Различия касаются строения всех тканей. Клетки эпидермального слоя отличаются по форме, степени срастания друг с другом и степени подъема эпидермы над нектароносной паренхимой. К важным признакам нектароносной паренхимы относится число слоев клеток. Так, *I. setosa*, *I. laevigata*, *I. brevicaulis* и *I. lactea* имеют наиболее развитые нектарники. Наименьшее число слоев клеток нектарника наблюдается у *I. delavayi*, *I. uniflora* и *I. longipetala*. Средняя по размерам нектароносная паренхима присутствует у *I. graminea*. Межклетники присутствуют только у одного вида – *I. graminea*, тогда как у всех остальных видов клетки нектарника плотно примыкают друг к другу. Важным признаком является локализация проводящих пучков. У *I. laevigata*, *I. setosa*, *I. lactea* и *I. brevicaulis* в нектароносной паренхиме формируется разветвленная сеть пучков, у *I. delavayi*, *I. uniflora* и *I. longipetala* пучки локализуются на уровне нижних слоев нектарника, а у *I. graminea* они закладываются только в основной паренхиме. Различается и механизм секреции. Оказалось, что у *I. setosa*, в отличие от других видов, наблюдаются дискретные разрывы эпидермального слоя с высвобождением содержимого клеток наружу.

Исследованные растения имеют видоспецифические особенности ультраструктуры клеток нектарника. Так, наиболее развитую кутикулу, образующую выросты, имеют *I. delavayi* и *I. setosa*. У видов *I. lactea*, *I. uniflora* и *I. longipetala* кутикула образует складки. Ровная кутикула обнаружена у *I. graminea*. Хлоропласты с чашевидными инвагинациями присутствуют у *I. setosa*, *I. laevigata* и *I. graminea*. Важным признаком является наличие амилопластов, накапливающих крахмал. Данные пластиды были обнаружены у видов *I. delavayi*, *I. setosa*, *I. laevigata* и *I. brevicaulis*.

На основании полученных данных можно говорить о значительных различиях в строении нектарников у представителей секции *Limniris*. Особенности строения секреторной ткани являются важными морфологическими признаками, которые необходимо учитывать при изучении филогении и составлении системы рода.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госзадания по плановой теме «Коллекции живых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова (история, современное состояние, перспективы использования)», номер АААА–А18–118032890141 – 4.

ЛИТЕРАТУРА

Crespo M., Azorín M., V. Mavrodiiev E. Can a rainbow consist of a single colour? A new comprehensive generic arrangement of the '*Iris sensu latissimo*' clade (Iridaceae), congruent with morphology and molecular data // *Phytotaxa*, 2015. – Vol. 232. – P. 1–78.

Daumann E. Die systematische Bedeutung des Blütennektariums der Gattung *Iris* // *Beih. Bot. Centralbl.*, 1935. – Vol. 53B. – P. 525–625.

Mathew B. *The Iris*, ed. 2. – Timber Press, Portland, 1989. – 215 p.

Rudall P., Manning J., Goldblatt P. Evolution of aloral nectaries in Iridaceae // *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2003. – Vol. 90. – P. 613–631.

Wilson C. A. Subgeneric classification in *Iris* re-examined using chloroplast sequence data // *Taxon*, 2011. – Vol. 60. – P. 27–35.

УДК 581.41:582.52

Модульное строение степных злаков

Modular structure of steppe grasses

Кардашевская В. Е.

Kardashevskaya V. E.

Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова, г. Якутск, Россия. E-mail: kardashevskaya_v@inbox.ru

North-Eastern Federal University named after M. K. Ammosov, Yakutsk, Russia

Реферат. Представлен спектр модулей трех категорий (элементарного, универсального и основного), выделенный у степных злаков разных жизненных форм – плотнодерновинного ломкоколосника дернистого (*Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova) и рыхлодерновинного житняка гребенчатого (*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.).

Summary. The spectrum of modules of the three categories (elementary, universal and essential) revealed among steppe grasses of different life forms is presented – the firm-bunch *Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova and the loose-bunch *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.

Современные структурные исследования растений разных жизненных форм базируются на единых подходах: на концепции модульной организации (Савиных, 2007, 2013) и концепции поливариантности развития (Жукова, 1995; Жукова, Зубкова, 2016). Выяснение модульной организации растений, разнообразия типов модулей позволяет решить множество задач как практического, так и фундаментального характера в онтогенетических и популяционных исследованиях, повышает их глубину и многоаспектность.

Плотнодерновинный ломкоколосник дернистый (*Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova) и рыхлодерновинный житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.) – поликарпические злаки, приуроченные к степным областям Северной Евразии. В Якутии – это виды доминанты и эдификаторы реликтовых степных сообществ на склонах коренных берегов и надпойменных террасах крупных и средних рек. Отличаются устойчивостью к стрессовым факторам среды (зимо- и засухоустойчивостью, солевыносливостью) при высокой кормовой ценности и отавности. Ростовые процессы начинаются при температуре около 0 °С, что позволяет видам в условиях Якутии вегетировать с 1–5 мая до поздней осени. Изучение биоморфологии этих ценных в хозяйственном отношении видов злаков представляет большой практический интерес.

Объекты исследования образуют вегетативные розеточные внутривлагалищные ортотропные (апогеотропные) побеги, т. е. возобновление побегов интравагинальное. Генеративные побеги полурозеточные, образуются из розеточных, как правило, удлиняются верхние 3–4-й междоузлия розетки. В базальной части побега остается розеточный участок с сильно сближенными узлами. В отличие от плотнодерновинного *Psathyrostachys caespitosa* рыхлодерновинный *Agropyron cristatum* кроме розеточного побега формирует второй вид вегетативного побега – полурозеточный (удлиненный). Последний образуется из розеточного путем удлинения его верхних междоузлий и имеет неполный цикл развития.

Исследования проводили в долинах средней Лены и реки Амга в 2009–2016 гг. с применением сравнительно-морфологического метода. Использовали понятия, термины, классификацию побегов злаков по Т. И. Серебряковой (1971) и Е. И. Курченко (2010). Анализ биоморфологии особей проводили с выделением модулей разных рангов по Н. П. Савиных (2007).

В результате изучения морфологической структуры нами выделены все три категории структурно-биологических элементов тела изучаемых злаков – элементарные, универсальные и основные модули. Модуль первой категории – элементарный метамер, или элементарный модуль является биомор-

фологической единицей побега. В отличие от геммаксилярных растений элементарный метамер злаков представлен междоузлем, узлом, листом, узлом, листом на верхнем конце и почкой на нижнем конце междоузлия. Виды образуют только надземные побеги и листья только срединной формации, листья низовой формации (паракатафиллы и катафиллы) отсутствуют. Поэтому разнообразие элементарных модулей обусловлено только двумя морфологическими признаками: длиной междоузлия (выделяются два типа – короткое (Мк) и длинное (Мд)) и составом метамера (наличием или отсутствием почки и колоска). В зависимости от этих особенностей выявили всего 5 вариантов элементарных модулей (ЭМ) (рис. 1).

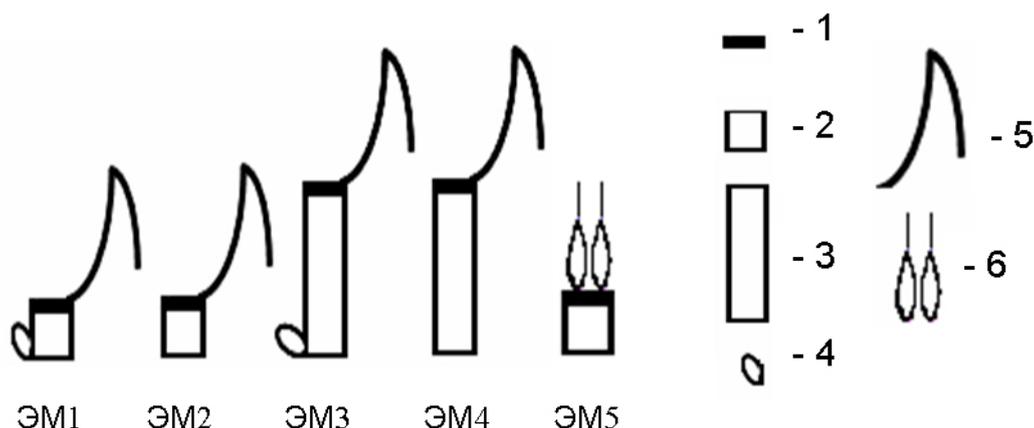


Рис. 1. Элементарные модули *Psathyrostachys caespitosa* и *Agropyron cristatum*: 1 – узел; 2 – короткое междоузлие; 3 – длинное междоузлие; 4 – почка; 5 – лист; 6 – колоски.

ЭМ 1 – включает узел (У), короткое междоузлие (Мк), лист срединной формации (Л) и почку (П). Структура или формула ЭМ 1 = У+Мк+Л+П. Этот тип модуля представлен в зоне возобновления (зоне кущения) вегетативных (розеточных, полурозеточных) и генеративных побегов. Почка ЭМ 1 трогается в рост, образуя боковые побеги разных порядков.

ЭМ 2 – включает узел, короткое междоузлие, лист, но почка отсутствует. Формула ЭМ 2 = У+Мк+Л. Этот тип модуля встречается у проростков и в верхних ярусах розеточных побегов перед уходом в зиму.

ЭМ 3 – состоит из узла, длинного междоузлия (Мд), листа и почки, формула ЭМ 3 = У+Мд+Л+П. Из ЭМ 3 состоят средние или только нижний фитомеры удлинённой части полурозеточных вегетативных побегов и нижние фитомеры зоны торможения генеративных побегов (рис. 1). Почка ЭМ 3 не трогается в рост.

ЭМ 4 в отличие от ЭМ 3 не имеет почки, формула ЭМ 4 = У+Мд+Л. Из ЭМ 4 состоят верхние фитомеры полурозеточных вегетативных побегов и зоны торможения генеративных побегов.

Вклад генеративной зоны представлен одним вариантом ЭМ. ЭМ 5 – элементарный модуль соцветия – зоны обогащения побега – состоит из узла, междоузлия и сидячих на узле колосков (Кол). Формула ЭМ 5 = У+Мк+Кол.

Таким образом, структурное разнообразие ЭМ степных злаков характеризуется небольшой морфологической поливариантностью, число вариантов ЭМ равно 5 (табл.).

Таблица

Число модулей разных категорий у степных злаков разных жизненных форм

Жизненная форма	Виды	Число вариантов модулей		
		ЭМ	УМ	ОМ
Плотнoderновинная	<i>Psathyrostachys caespitosa</i>	5	2	3
Рыхлoderновинная	<i>Agropyron cristatum</i>	5	3	4

Модуль второй категории – это универсальный модуль (УМ) – одноосный побег одного порядка ветвления, является видимым и основным структурным элементом, и единицей ритма роста в масштабе растения. УМ степных видов однотипны как по направлению роста (ортотропные, или апогеотропные), так и по способу возобновления (исключительно интравагинальные). Поэтому основными признаками выделения УМ были приняты: тип побегов по характеру междоузлий, особенности структуры ЭМ разных структурно-функциональных зон в составе УМ, цикличность развития побегов и наличие или отсутствие генеративных органов.

УМ 1 – розеточный вегетативный ортотропный (апогеотропный) интравагинальный побег. Побег с сильно сближенными узлами, листьями, в пазухе которых развивается почка, т. е. УМ 1 состоит из совокупности ЭМ 1, редко в верхних ярусах имеется ЭМ 2 (рис. 2). Формула УМ 1: ЭМ 1 или ЭМ 1+ЭМ 2. Согласно концепции структурно-функциональных зон побегов растений W. Troll (1964) УМ 1 представлен только зоной возобновления. Вся нижняя розеточная часть каждого УМ 1 является зоной кущения. УМ 1 выполняет важные функции: фотосинтезирующую и активно участвует в вегетативном возобновлении особи. Вместе с тем представляет собой начальный этап развития полурозеточного вегетативного и генеративного побегов. После перезимовки часть этих побегов формирует генеративные побеги, т. е. участвует в семенном размножении. Возобновление УМ 1 исключительно интравагинальное.

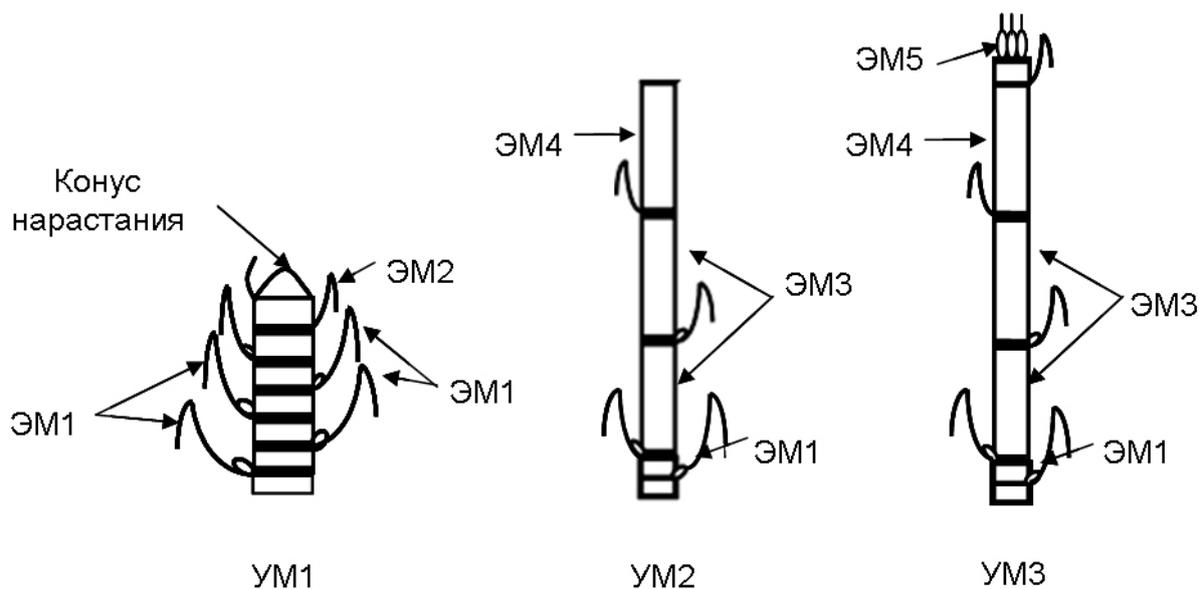


Рис. 2. Универсальные модули *Psathyrostachys caespitosa* и *Agropyron cristatum*.

УМ 2 – полурозеточный апогеотропный интравагинальный с неполным циклом развития побег. Нижний участок УМ 2, состоящий из ЭМ 1, является зоной возобновления. Также этот участок включает ЭМ 2. Средний участок, состоящий из ЭМ 3 и ЭМ 4, представляет зону торможения. Формула УМ 2=ЭМ 1+ЭМ 2+ЭМ 3+ЭМ 4. УМ 2 формирует только *Agropyron cristatum* (табл.).

УМ 3 – полурозеточный генеративный ортотропный (апогеотропный) побег. Зона возобновления УМ 3 также состоит из ЭМ 1 и ЭМ 2, средний участок, состоящий из ЭМ 3 и ЭМ 4, представляет зону торможения, верхний участок образован совокупностью ЭМ 5 и является зоной обогащения. Формула УМ 3: ЭМ 1+ЭМ 2+ЭМ 3+ЭМ 4+ЭМ 5.

Следующая категория в иерархической системе модульной организации многолетних злаков – основной модуль (ОМ) (побеговая система). Основной модуль – это пространственно-временная структура, формирующаяся на основе целого УМ или его части и закономерно повторяющаяся в строении зрелых генеративных особей, являются элементарной биоморфологической единицей особи. ОМ как модуль высшего ранга образуется сочетанием разных вариантов УМ. У степных видов выявили 4 варианта ОМ: ОМ 1 – побеговая система из совокупности розеточных УМ 1, ОМ 1=nУМ 1. ОМ 2 – побего-

вая система из розеточных и полурозеточных вегетативных побегов, формула $OM\ 2=UM\ 1+UM\ 2$. $OM\ 3$ состоит из вегетативных розеточных и генеративных побегов; $OM\ 3=UM\ 1+UM\ 3$. $OM\ 4$ – совокупность вегетативных розеточных, полурозеточных и генеративных побегов, формула $OM\ 4=UM\ 1+UM\ 2+UM\ 3$.

Результаты исследования демонстрируют структурные возможности побегов и побеговых систем плотнодерновинных и рыхлодерновинных злаков. Меньшее разнообразие модулей выявлено у злака плотнодерновинной жизненной формы (табл.). Особенности модульного строения изученных злаков используются нами как маркеры для выделения онтогенетических состояний. Например, установлено, что виргинильное состояние наступает у *Agropyron cristatum* с формированием первых полурозеточных вегетативных побегов – УМ 2. В процессе онтогенеза видов все дочерние УМ 1 (n+1) появляются при росте 4–5-го ЭМ 1 материнского УМ 1. У материнского УМ 1 к этому времени успевает сформироваться 3–4 собственных придаточных корня. Следовательно, универсальный модуль приступает к кущению, достигнув определенной автономности.

Учитывая хозяйственное и фитоценотическое значение степных злаков, исследования в данном направлении необходимы для моделирования и прогнозирования хода онтогенеза растений, при оценке и мониторинга жизненного состояния конкретных ценопопуляций и в целом реликтовых степных фитоценозов Центральной Якутии. Жизненное состояние, или виталитет особей ценопопуляций четко можно оценить по типам и числу модулей разных рангов.

ЛИТЕРАТУРА

- Жукова Л. А.** Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
- Жукова Л. А., Зубкова Е. В.** Демографический подход, принципы выделения онтогенетических состояний и жизненности, поливариантность развития растений // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология», 2016. – № 2. – С. 169–183.
- Курченко Е. И.** Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. – М.: Прометей, 2010. – 516 с.
- Савиных Н. П.** Модульная организация растений // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2007. – Т. 5. – С. 15–34.
- Савиных Н. П.** Модульная организация цветковых растений и ее последствия // Modern Phytomorphology, 2013. – № 3 – С. 139–145.
- Серебрякова Т. И.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 359 с.
- Troll W. Die Infloreszenzen. – Jena: Fischer Verlag, 1964. – Vol. 1. – 615 pp.

УДК 581.8+582.623.2:575.222.72(571.17)

Populus × sibirica проблемы и перспективы исследования

Populus × sibirica problems and research prospects

Климов А. В.¹, Прошкин Б. В.²

Klimov A. V.¹, Proshkin B. V.²

¹Новокузнецкий институт (филиал) Кемеровского государственного университета, г. Новокузнецк, Россия.
E-mail: populus0709@mail.ru

²Новосибирский государственный аграрный университет, г. Новосибирск, Россия. E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

¹Novokuznetsk branch of Kemerovo State University, Novokuznetsk, Russia

²Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

Реферат. В работе рассматривается возможное происхождение и морфология тополя сибирского. Анализ анатомо-топографической структуры черешков *P. × sibirica* подтверждает его гибридное возникновение в результате скрещивания видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*.

Summary. This paper considers the possible origin and morphology of Siberian poplars. An analysis of the anatomical and topographical structure of petioles of *P. × sibirica* confirms its hybrid appearance as a result of crossing the species of sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*.

Populus × sibirica G. V. Krylov et G. V. Grig. ex A. K. Skvortsov широко распространенный в озеленении и защитном лесоразведении в Сибири и за ее пределами культивар тополя, точное происхождение которого не известно (Костина и др., 2016; Прошкин, Климов, 2017а). Длительное время он отождествлялся с *P. balsamifera* L. (Бакулин, 1990; Бакулин и др., 2008). В. Т. Бакулин (1990), отмечал, что на территории Сибири он не однороден и представлен различными клонами неизвестного происхождения. Ряд авторов указывали на его гибридное происхождение в результате скрещивания видов секций *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill., опираясь при этом на морфологию вегетативных органов и плодов (Скворцов, 2007; Майоров и др., 2012). Однако до настоящего времени фактов, убедительно свидетельствующих о его гибридном происхождении, нет, как и нет полноценного описания его морфологии.

Цель настоящей работы – рассмотреть вопросы происхождения данного таксона и уточнить особенности его морфологических признаков и петиолярной анатомии.

Для уточнения исследованных признаков *P. × sibirica* с учетом возможной неоднородности гербарные материалы для его исследования были отобраны в нескольких регионах Сибири: Кемеровской области (г. Кемерово и Новокузнецк), Новосибирской области (г. Новосибирск и Бердск), Томской области (г. Томск) и Алтайском крае (г. Бийск). В каждом городе рандомизированно отбиралось по 30 репродуктивно зрелых особей, всего было обследовано 180 деревьев. Также были изучены фонды Гербария им. П. Н. Крылова (г. Томск). Исследования проводились с использованием сравнительно-морфологического метода.

Для выявления гибридной природы тополя сибирского исследовались особенности анатомо-топографической структуры черешков листьев. Поперечные срезы делали в верхней части черешка. Препараты окрашивали 2%-м водным раствором сафранина. Для исследований использовали микроскоп «Микромед-1» (Россия) при увеличении $\times 10$, $\times 20$. В качестве сравнительного материала были использованы черешки видов секции черных тополей: *P. nigra* L.; секции бальзамических тополей: *P. balsamifera* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. suaveolens* Fisch. и гибридов: природного *P. × jrtyschensis* Chang Y. Yang (*P. laurifolia* \times *P. nigra*) и селекции М. М. Вересина ЭС-38 (*P. deltoides* \times *P. balsamifera*). Достоверность полученных результатов достигалась изучением черешков 10 листьев с каждой модели.

Первое краткое описание тополя сибирского приводится Г. В. Крыловым в 1956 г. в работе «Использование быстрорастущих пород в полезащитном лесоразведении» (Альбенский и др., 1956). Автор отмечал, это аборигенный вид, который широко распространен на территории Сибири, в отличие от *P. balsamifera*, применение которого отмечено в Казахской ССР. В 1957 г. Г. В. Крылов описал его на русском языке как таксон в ранге вида, распространенный в культуре в городах Сибири и в природе по долинам рек в предгорьях Алтая и Саян. Последнее утверждение было, безусловно, ошибочным, в природных условиях региона *P. × sibirica* не встречается.

Вероятно, Г. В. Крылов не отличал его от естественного гибрида *P. × jrtyschensis*, который по некоторым морфологическим признакам схож с ним и действительно распространен в предгорьях Алтая и Саян в местах совместного произрастания родительских видов *P. laurifolia* и *P. nigra* (Прошкин, Климов, 2017б).

В 2007 г. А. К. Скворцов опубликовал на латыни протолог тополя сибирского, в качестве нотовида (гибрида): *Populus × sibirica* G. Krylov et Grigoriev ex Skvortsov, nothospecies nova (Скворцов, 2007; Гуреева и др., 2016). Он же впервые указал, что *P. × sibirica* – культивар гибридного происхождения, который возник спонтанно от скрещивания видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*. А. К. Скворцов (2007) отмечает, что гибридная природа *P. × sibirica* подтверждается следующими признаками: отсутствием розеточных побегов (брахибластов), неясно выраженным желобком сверху черешка, наличием недоразвитых плодов. Однако, как показали наши исследования, это описание основывается только на части гербарных материалов фонда Гербария им. П. Н. Крылова (ТК), где хранятся образцы тополя сибирского, определенные Г. В. Крыловым, и нуждается в уточнении.

В условиях юга Сибири отдельные особи *P. × sibirica* достигают высоты 35 м, что можно наблюдать в плотных насаждениях лесополос. Обычно в городах высота составляет 20–25 м при диаметре до 100 см у деревьев в возрасте 50–60 лет. Крона раскидистая, ветви толстые. Кора серая, продольно-трещиноватая у старых деревьев до середины кроны, выше и на стволах молодых деревьев гладкая, желтоватая.

Среди порослевых побегов преобладают ребристые в верхней и цилиндрические в нижней. Угловатые и цилиндрические в меньшем количестве присутствуют на тех же особях. Окраска их серовато-желтая.

У всех изученных образцов *P. × sibirica* хорошо выражены дискобласты (брахибласты) (Прошкин, Климов, 2017а). Расположение генеративных почек соответствует межсекционным гибридам, то есть они находятся не только на укороченных побегах (признак секции *Tacamahaca*), но и в основании удлиненных побегов кроны (признак секции *Aigeiros*). Форма удлиненных побегов кроны обычно цилиндрическая или угловатая. Характерный признак этого таксона – блестящая серо-оранжевая перидерма побегов кроны.

На укороченных побегах преобладают яйцевидные листовые пластинки, длиной около 8,7 см (от 5,8 до 11,6 см), шириной 5,6 см (3,8–7,2 см), с округлым, редко широко клиновидным основанием и заостренной, реже удлиненно остроконечной верхушкой. На порослевых побегах листья обычно широко яйцевидные, крупные, с округлым или сердцевидным основанием и острой верхушкой, сверху зеленые, снизу беловатые, часто с желто-оранжевыми пятнами смолы, по краю железисто-пыльчатые. Черешок длиной 4,4 см (2,8–6,8 см), сплюснутый в верхней части.

Важным признаком является наличие базальных железок в месте соединения пластинки с черешком 1–2, они выражены не на всех листьях, но встречаются на каждом дереве.

Плоды обычно двустворчатые, яйцевидные голые коробочки, крайне редко трехстворчатые. Плодоношение обильное.

Место происхождения тополя сибирского вряд ли удастся выяснить, но то что он был искусственно отобран, не вызывает сомнения, поскольку его признаки очень мало изменчивы.

Анализ строения черешков *P. × sibirica* подтвердил его гибридное происхождение, в результате скрещивания видов секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* (рис. 1–2). Как и для других межсекционных гибридов, для него характерна продолговато-яйцевидная форма поперечного сечения, усеченный, редко выемчатый контур адаксиальной стороны и высокоаркообразная, переходящая в линейную форма проводящей системы.

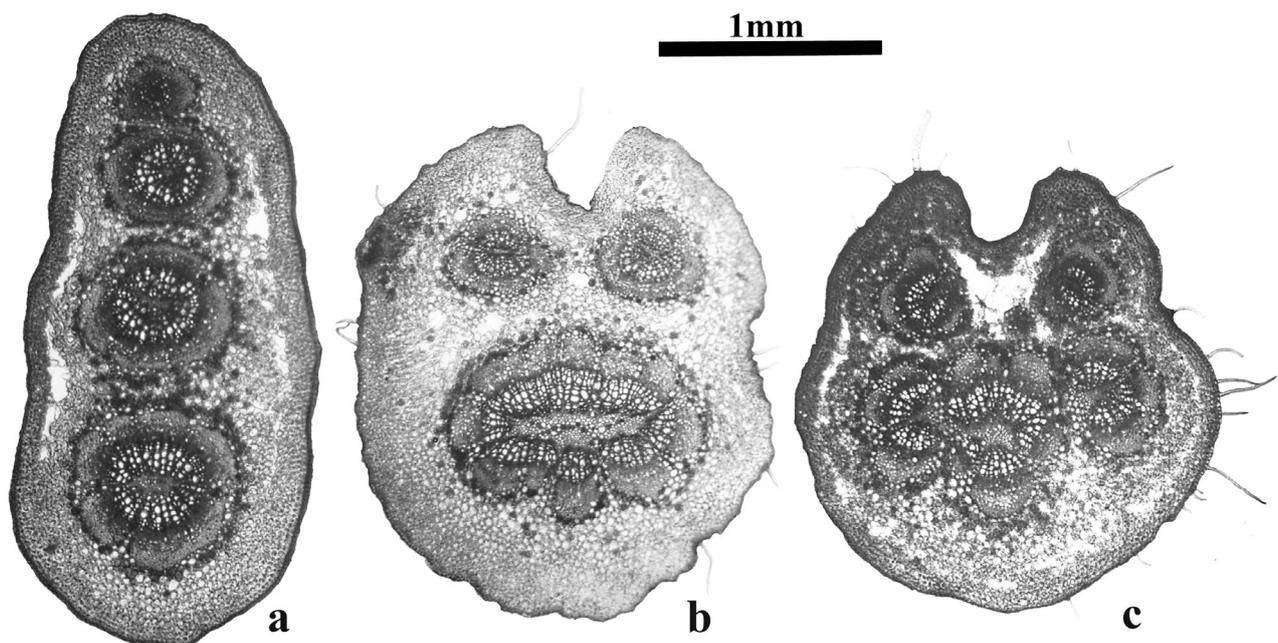


Рис 1. Поперечные срезы: а – *P. nigra*; б – *P. balsamifera*; с – *P. suaveolens*.

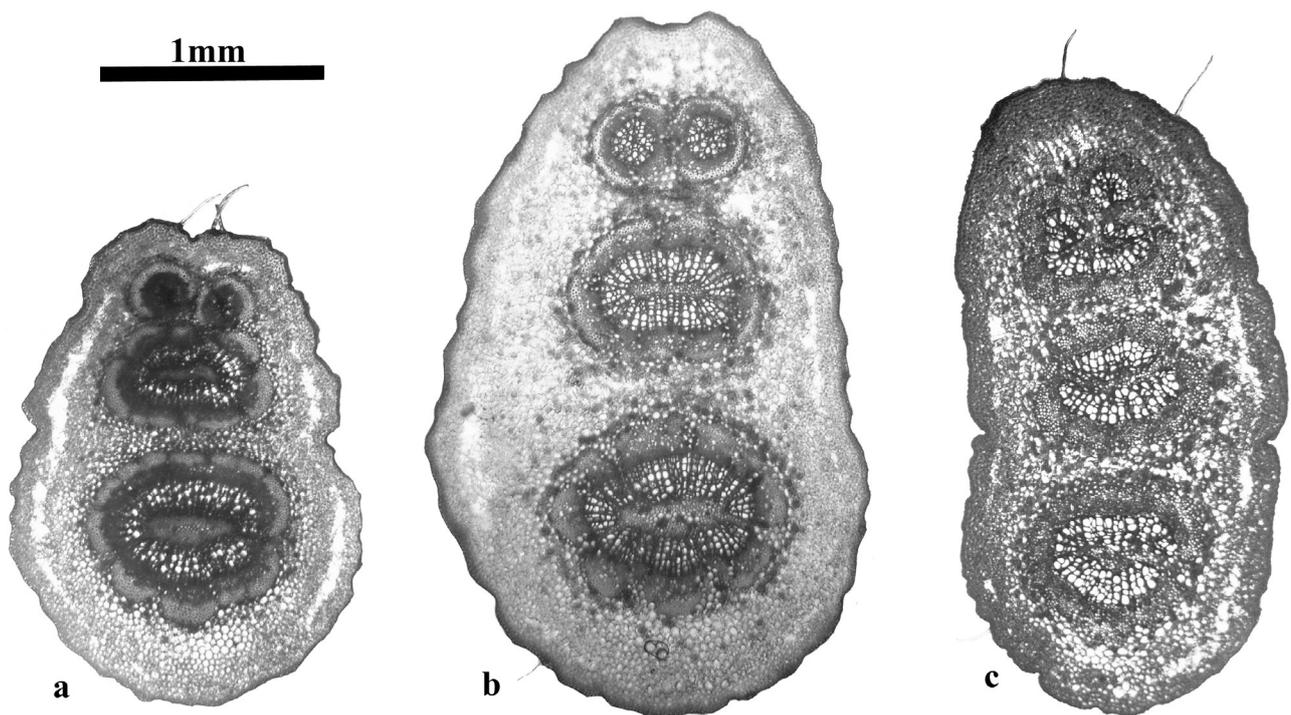


Рис 2. Поперечные срезы: а – *P. x jrtyschensis*; б – *P. x sibirica*; с – ЭС-38 (*P. deltoides* × *P. balsamifera*).

А. К. Скворцов (2007) указал, что *P. x sibirica* возник спонтанно от скрещивания *P. nigra* и *P. balsamifera*. Что абсолютно не объясняет наличие у него ребристости на порослевых побегах. Ю. А. Насимович приводит иную версию возникновения, он считает, что тополь сибирский – полигибрид, в образовании которого участвовали *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. suaveolens* (Майоров и др., 2012). Это снимает проблему наследования признака ребристости порослевых побегов, но факт наличия у *P. x sibirica* железок в месте соединения пластинки с черешком ставится в разряд *de novo*, поскольку ни для одного из указанных родительских видов они не характерны.

Мы согласны с мнением Ю. А. Насимовича, что данный гибрид возник с участием трех видов. Безусловно, в его образовании участвовал *P. nigra*, поскольку у *P. × sibirica* наблюдается резкое преобладание двустворчатых плодов и сплюснутый черешок. В качестве второго родителя, вероятно, использовался *P. laurifolia*, о чем свидетельствует ребристость порослевых побегов. Участие других бальзамических тополей с ребристыми порослевыми побегами (*P. simonii* Carriere, *P. szechuanica* C.K. Schneider in Sargent, *P. yunnanensis* Dode и *P. ciliata* Wallich ex Royle) следует исключить, так как они редки или отсутствуют в культуре на территории России.

О присутствии американских видов свидетельствует наличие железок в основании листовой пластинки, и наиболее вероятным родителем был *P. balsamifera*, поскольку участие *P. deltoides* дало бы значительную долю трехстворчатых плодов, широкосердцевидное основание пластинки и наличие полупрозрачной каймы по краю листовой пластинки. Последние признаки, например, хорошо просматриваются у ЭС–38 и *P. × petrovskoe*, в образовании которых участвовал тополь дельтовидный. Окончательную точку в вопросе происхождения *P. × sibirica* может поставить молекулярная генетика, что, как мы надеемся, и станет следующим этапом нашей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Альбенский А. В., Крылов Г. В., Логгинов Б. И., Щерлин И. Д. Использование быстрорастущих пород в защитном лесоразведении. – М., 1956. – С. 68–87.

Бакулин В. Т. Интродукция и селекция тополя в Сибири. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. – 174 с.

Бакулин В. Т. Использование тополя в озеленении промышленных городов Сибири: краткий анализ проблемы // Сиб. экол. журн., 2005. – Т. 12, № 4. – С. 563–571.

Гуреева И. И., Климов А. В., Балашова В. Ф. Лектотипификация названия *Populus × sibirica* G. V. Krylov ex A. K. Skvortsov // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета, 2016. – № 114. – С. 8–10. DOI:10.17223/20764103.114.2.

Костина М. В., Чиндяева Л. Н., Васильева Н. В. Гибридизация *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *Populus nigra* L. в Новосибирске // Социально-эколог. техн., 2016. – № 4. – С. 20–31.

Майоров С. Р., Бочкин В. Д., Насимович Ю. А., Щербаков А. В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. – С. 79–109.

Прошкин Б. В., Климов А. В. *Populus × jrtyschensis* Chang Y. в Алтае-Саянской горной стране // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета, 2017б. – № 115. – С. 28–35. DOI: 10.17223/20764103.115.5.

Прошкин Б. В., Климов А. В. Спонтанная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область) // *Turczaninowia*, 2017а. – Т. 20, вып. 4. – С. 206–218. DOI: 10.14258/turczaninowia.20.4.19.

Скворцов А. К. О сибирском «бальзамическом» тополе // Бюллетень Главного ботанического сада, 2007. – Вып. 193. – С. 41–45.

УДК 582.669.2:581.4:581.8

**Морфология и анатомия эндемика Кавказа
Eremogone lychnidea (M. Bieb.) Rupr.**

**Morphology and anatomy *Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr. –
the endemic of Caucasus**

Любезнова Н. В.

Lyubeznova N. V.

МГУ имени М. В. Ломоносова, Биологический факультет, г. Москва, Россия. E-mail: nvlubeznova@gmail.com

Lomonosov's Moscow State University, Biological Faculty, Moscow, Russia

Реферат. Изучено морфологическое и анатомическое строение эндемика высокогорий Кавказа *Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr. Проведено сравнение с морфологически близким видом *Minuartia circassica* (Albov) Woronow ex Grossh. Суровые условия жизни, характерные для альпийских лишайниковых пустошей, накладывают общие черты на морфологическое строение и онтогенез этих растений. В данном сообществе у этих видов наблюдается ксероморфное строение органов, больше характерное для аридных горных систем.

Summary. We have studied the morphological and anatomical structure of endemic alpine Caucasus *Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr. It was compared with the close species of *Minuartia circassica* (Albov) Woronow ex Grossh. Harsh living conditions typical of the Alpine lichen heaths imposes common features on the morphological structure and ontogeny of these plants. In this community, these species have a xeromorphic structure of organs, more characteristic of arid mountain systems.

Своеобразные климатические условия высокогорий – небольшой вегетационный сезон, резкие суточные колебания температур, постоянные заморозки и периодические снегопады, повышенная инсоляция и сильные ветра – приводят к появлению у растений ряда специфических признаков, помогающих переносить неблагоприятные условия. Экстремальные условия альпийского пояса накладывают свой отпечаток на морфологическое и анатомическое строение высокогорных видов растений. Между тем, о тех видах, которые произрастают в труднодоступных районах и имеют ограниченный ареал, известно очень мало.

Род *Eremogone* Fenzl составляют растения каменистых склонов в степях, тундрах и альпийских поясах горных систем. Одним из таких видов является эндемичный для Кавказа *Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr., который встречается на щебнистых пустошах в альпийском поясе (Шишкин, Кнорринг, 1936). Не смотря на то, что вид относительно обычен на малоснежных высокогорных лугах Кавказа, он никогда не был объектом морфологического и анатомического исследования. Наша работа является продолжением ряда исследований, посвященных изучению онтоморфогенеза и анатомического строения малоизученных видов высокогорий Северо-Западного Кавказа (Любезнова, 2015, 2016а, 2016б).

Наблюдения и сбор материала для морфолого-анатомического изучения нами были проведены в 2007–2008 годах на альпийских лишайниковых пустошах хребта Малая Хатипара, расположенного в Тебердинском государственном биосферном заповеднике (Карачаевский район Карачаево-Черкесской Республики), в альпийском поясе на высоте 2800 метров над уровнем моря. Альпийские лишайниковые пустоши занимают наветренные гребни и крутые склоны. В зимнее время, согласно преобладающей розе ветров, снежный покров с них сдувается, почвы подвергаются глубокому промораживанию (Состав и структура..., 1986). Длительность вегетационного сезона составляет 4,5–5,5 месяцев. В летнее время растения сообщества подвергаются иссушающему влиянию сильных ветров, а в солнечные дни поверхность почвы нагревается. Основными доминантами растительного покрова являются ку-

стистые лишайники, самый массовый вид – *Cetraria islandica* (L.) Ach. Из-за бедности почв растительный покров не сомкнут, среди жизненных форм преобладают гемикриптофиты (Состав и структура..., 1986). По нашим наблюдениям *E. lychnidea* является также травянистым гемикриптофитом.

Семена проращивали в чашках Петри после трехмесячной стратификации при температуре +2°C. Материал для анатомического анализа фиксировали в смеси этилового спирта, глицерина и воды (1:1:1). Морфологическую и анатомическую структуру растений изучали с помощью бинокулярной лупы МБС – 1 и микроскопа Биолам-70 и AxioPlan 2 imaging с программой Axiovision 15.0. Для выявления лигнина использовали реакцию флороглюцина с концентрированной соляной кислотой.

Семена овальной формы, сплюснуты по толщине, 1 мм дл. и 0,5 мм шир., с выемкой, из которой при прорастании выходит корень. Прорастание гипокотиллярное, семядоли располагаются на поверхности почвы. Семядоли имеют форму равнобедренного треугольника, мелкие, короткие, при разворачивании не удлиняются. Первые листья мелкие, более узкие и длинные, чем семядольные, располагаются перпендикулярно паре семядольных листьев. В зачаточной почке формируются сразу две пары листьев и, таким образом, в короткий срок формируется мелкая розетка. При переходе в имматурное и взрослое вегетативное возрастное состояние происходит увеличение длины листьев и их количества на годовом приросте. Листовая серия имматурных особей составляет 6 пар листьев в год, а у взрослых вегетативных возрастает до 12. Побег нарастает моноподиально, ветвление начинается в вегетативном возрастном состоянии, когда число пар листьев в годичном побеге становится от 12 и выше. Боковая почка закладывается в пазухе 6 или 7 листа побега текущего года, причем всегда только у одного листа из пары. Побег из почки прорастает силлептически в середине июля и обычно на нем разворачиваются 2–3 пары листьев в первый год.

При переходе в генеративное возрастное состояние моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Число листьев в год у апикальной меристемы возрастает до 14–20 пар, на годовом приросте формируется уже по 3 почки возобновления. При переходе апикальной меристемы в генеративное состояние, когда начинает формироваться ось соцветия, силлептически трогаются в рост 1–3 побега на приросте текущего года. Такие побеги всегда сформированы в пазухах разных пар листьев, начиная от 7 листа. На следующий год происходит цветение генеративного побега из апикальной меристемы, и продолжается развитие 2–3 боковых вегетативных побегов, у которых имеется по 2–3 пары сухих прошлогодних листьев в основании и по 6–10 пар зеленых текущего года. Прирост нынешнего года идет со слегка удлиненными междоузлиями в средней части годового прироста, примерно 1 мм на междоузлие и около 3 мм всего, что позволяет боковым побегам отодвинуться от главного. Иногда на прошлогоднем побеге пролептически трогаются в рост почка. Боковые побеги не ветвятся 2–3 года, пока их мощность не возрастет для того, чтобы сформировать новые генеративные побеги. Часть боковых побегов отмирает после 1–2 лет вегетации.

У генеративного побега в основании формируется розетка из 3 пар листьев, удлиненная часть состоит из 5, реже 4 пар листьев, считая прицветную пару. Очень редко розетка генеративного побега может формировать почку возобновления и побег из нее. Обычно попадают генеративные побеги без побегов возобновления, и полностью отмирают после цветения. Почки возобновления начинают рост в год образования или реже на следующий год. Длительно сохраняющихся почек возобновления на корневище не наблюдается. Соцветие цимозное – дихазий, высота в среднем $14,3 \pm 0,9$ см. Самый развитый цветок верхушечный, число цветков в среднем составляет $3,5 \pm 0,2$. Из двух пазушных цветков один в развитии опережает другой. У более развитого цветка в пазухах его двух прицветных листьев может быть еще по одному цветку, часто один из них недоразвит. Заложение и формирование оси соцветия происходит во второй половине вегетационного сезона предыдущего года, а формирование цветков – в текущем году, и, соответственно, цветение происходит поздно – в конце июля – в августе.

Корневище вторично утолщается и сохраняется долго живым. На третий – четвертый год жизни корневище занимает горизонтальное положение, и на нем образуются придаточные корни. Многолетние корни формируются обычно в узлах, где отходят боковые побеги, но не на каждом годичном приросте, а примерно на одном из 3 последовательных. Иногда возможно укоренение без ветвления. Число корней составляет от 2 до 6. Кроме крупных вторично утолщенных корней эпигеогенное корневище имеет мелкие сезонные однолетние корни, ветвящиеся до 3–4 порядка, на концах утолщенные, что

характерно для микоризы. Данные корни вторично не утолщаются и вскоре отмирают. Такие корни позволяют полнее использовать верхний наиболее плодородный слой почвы.

Ксилема первичного корня триархная. В результате вторичного утолщения в корне формируется сплошной цилиндр ксилемы (рис. В). Вторичная ксилема рассеянно-сосудного типа. Кроме сосудов вторичная ксилема содержит мелкие паренхимные клетки со слабо утолщенными оболочками. Волокна в древесине и во флоэме отсутствуют. Кора узкая, ксилема занимает большую часть объема корня. Элементы флоэмы корня и корневища тангентально удлинены (рис.: В). Перидерма светло-коричневого цвета, клетки прямоугольные на поперечном срезе, расположены ровными слоями. Ксилема корневища расположена также в виде сплошного цилиндра, прерываемого лакунами листовых следов и следов боковых побегов (рис. А). При вторичном утолщении лакуны листовых следов не исчезают. Сердцевина в очертании квадратная и состоит из крупных плотно расположенных клеток (рис. А). Флоэма на периферии защищена толстым слоем коричневой перидермы, клетки которой прямоугольные на поперечном срезе, расположены ровными слоями. При вторичном утолщении старая кора лопается и сходит целиком большими участками.

Розеточные листья до 4 см дл., жесткие, игловидные, немного изогнутые, трехгранные в поперечном сечении. В основании влагалище образует полупрозрачные «крылья», состоящие из двух слоев – верхнего и нижнего эпидермиса, которые имеют одревесневшие стенки. По краю расположены одноклеточные одревесневшие шипики (рис. С). Стеблевые листья до 1 см дл. и также имеют «крылья». Клетки эпидермиса прямоугольные, на абаксиальной стороне – с чуть извилистыми стенками без устьиц. На адаксиальной – число устьиц составляет в среднем 210 на 1 мм². Мезофилл изопалисадный: в 2 слоя на адаксиальной стороне из относительно коротких палисад. На абаксиальной – 1 слой столбчатого и 2–3 слоя губчатого мезофилла с мелкими межклетниками, что характерно для ксероморфных листьев (Меле, 1967). Под эпидермисом в мезофилле расположены звездчатые кристаллы оксалата кальция. В листе один крупный биколлатеральный пучок, имеющий с двух сторон склеренхимные обкладки (рис. С). В верхней половине листа, где он немного уплощается, пучок из округлой формы переходит в форму полумесяца. Выше «крыльев» по краю листа для придания жесткости проходит тяж склеренхимных волокон.

Стеблевая часть удлиненного цветonoсного побега на поперечном срезе округлая. Толстостенный эпидермис, напоминающий колленхиму, несет редкие трехклеточные волоски. Хлоренхимная первичная кора однослойная, флоэма так же тонкая, 1–2-слойная. Центральный цилиндр узкий, 8–9 клеток

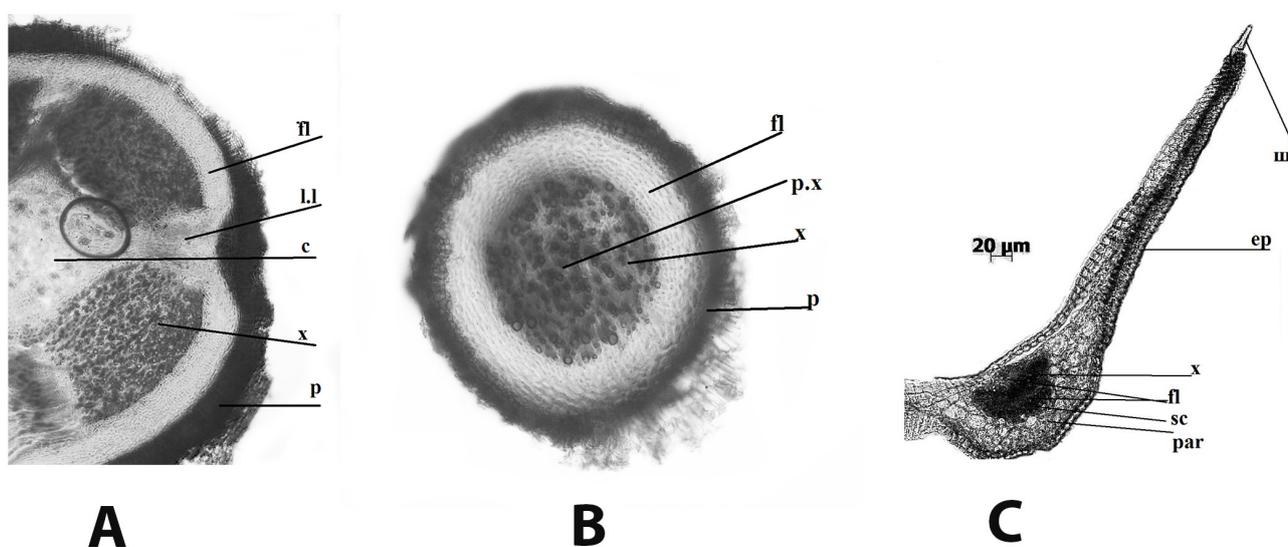


Рис. Анатомическое строение *Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr.

А – поперечный срез корневища; В – поперечный срез корня; С – поперечный срез листа; fl – флоэма, x – ксилема, par – паренхима, ep – эпидермис, с – сердцевина, sc – склеренхима, p – перидерма, l.l – листовый след, ш – шипик.

в толщину из сильно лигнифицированных сосудов с лестничной перфорацией. Широкая сердцевина в центре с большой рексализиженной полостью.

Все изученные высокогорные виды рода *Minuartia* L. имеют черты ксерофитного строения листьев (Любезнова, 2016а, 2016б), но наиболее сильно они выражены у *Minuartia circassica* (Albov) Woronow ex Grossh., также обитающей на альпийских лишайниковых пустошах Кавказа. У *E. lychnidea* и *M. circassica* есть ряд общих черт по сравнению с другими видами *Minuartia*, обитающими в альпийском поясе (Любезнова, 2016а, 2016б). Для них характерны: большая листовая серия в год у вегетативных и генеративных побегов растений, маленький годовой прирост корневища и отсутствие длительно сохраняющихся спящих почек на нем. В пазухе большинства листьев почки даже не дифференцируются, а там, где возникает почка, то она находится в пазухе только одного листа из пары. Само корневище, горизонтально лежащее в подстилке, длительно сохраняется живым и ежегодно утолщается. Также отсутствует механизм заглубления корневища, которое находится на поверхности почвы и прикрыто прошлогодним растительным опадом. Такое положение корневища позволяет ограничить доступ на занятую площадь другим видам с аналогичной жизненной формой. На альпийских лишайниковых пустошах растительный покров не сомкнут, и основная конкуренция между видами происходит в подземной сфере (Состав и структура..., 1986).

Анатомическое строение корня и корневища практически идентично за исключением лакун от листовых следов в ксилеме у *E. lychnidea*, что обусловлено более крупными листьями. Листовые следы, по мере образования вторичного утолщения, не смыкаются, как у видов рода *Minuartia*. Анатомическое строение листа также имеет ряд общих черт, говорящих о ксероморфном строении. В частности, тяжи склеренхимных волокон и одревесневшие шипики по краю листовой пластинки. Также для обоих видов характерны пучки с двойной склеренхимной обкладкой, утолщенный, местами одревесневший, эпидермис, мелкоклеточная столбчатая хлоренхима и маленькие межклеточные полости в губчатой хлоренхиме.

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы с регистрационным номером ААА-А-А16-116021660105-3.

ЛИТЕРАТУРА

Любезнова Н. В. Особенности морфологического строения генеративных особей *Androsace albana* Stev. // Фундаментальные и прикладные научные исследования. Сборник статей Международной научно-практической конференции, г. Уфа, 2015. – Т. 3. – С. 72–77.

Любезнова Н. В. Особенности морфологии и анатомического строения *Minuartia aizoides* (Boiss.) Bornm. и *Minuartia imbricata* (M. Bieb.) Woronow. // Новая наука: от идеи к результату, 2016а. – Т. 72, № 3–2. – С. 3–7.

Любезнова Н. В. Особенности морфологического и анатомического строения *Minuartia circassica* (Albov) Woronow ex Grossh. и *Minuartia oreina* (Mattf.) Schischkin, возникшие в разных сообществах альпийского пояса Северо-Западного Кавказа // Сб. науч. статей по материалам XV Междун. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 23–26 мая 2016 г.). – Барнаул, 2016б. – С. 221–225.

Меле Л. С. Анатомическое строение листьев некоторых луговых растений Восточного Памира // Растительность и растениеводческое освоение Памира. – Душанбе: Из-во «Дониш», 1967. – С. 214–242.

Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1986. – 88 с.

Шишкин Б. К., Кнорринг О. Э. Род *Arenaria* L. // Флора СССР. – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1936. – Т. 6. – С. 517–539.

УДК 581.8:581.33:634.23

Особенности репродукции мужских гамет у дикорастущих видов вишни (*Prunus L.*)

Peculiarities of male gametes reproduction in wild cherry species (*Prunus L.*)

Мочалова О. В.

Mochalova O. V.

Федеральный алтайский научный центр агробιοтехнологий, Барнаул, Россия. E-mail: mochalov.olga@yandex.ru

The Federal Altaic Scientific Centre of Agrobiotechnologies, Barnaul, Russia

Реферат. Интродукция растений любого вида в новые климатические условия может явиться причиной индукции нарушений в ходе формирования гамет. В статье рассмотрены особенности репродукции мужских гамет для четырех дикорастущих видов вишни (*Prunus fruticosa* Pall., *P. maackii* Rupr., *P. maximoviczii* Rupr., *P. pensylvanica* L.), интродуцированных в условия лесостепи Алтая (город Барнаул). Показано, что отмеченные аномалии в ходе микроспорогенеза, типы хромосомных ассоциаций и спорад, морфологические характеристики зрелой пыльцы больше зависят от индивидуальных особенностей конкретного генотипа, чем от видовой принадлежности растения и его числа хромосом. Все изученные виды рекомендуются для использования в селекции. Отборная форма вишни степной № 3 выделена в качестве генетического источника нередуцированных гамет.

Summary. The introduction of any plant species into new climatic conditions can cause induction of disturbances during of gametes formation. Features of male gametes reproduction for four wild cherry species (*Prunus fruticosa* Pall., *P. maackii* Rupr., *P. maximoviczii* Rupr., *P. pensylvanica* L.), introduced in the forest-steppe conditions of Altai (Barnaul), are considered. It is shown that the noted anomalies though the microsporogenesis course, types of chromosomal associations and ones of sporads, the morphophysiological characteristics of mature pollen depend more on the individual particularities of a single genotype than on the species plant belonging and its chromosome number. All studied species are recommended for use in breeding. The selective form No. 3 of steppe cherry is identified as an unreduced gametes genetic source.

Урал и Западная Сибирь не имеют аборигенных видов вишни (*Prunus L.*), за исключением вишни кустарниковой (*P. fruticosa* Pall.), произрастающей в березовых колках в степных биоценозах. Этот вид вишни отличается самой высокой зимостойкостью, но не устойчив к коккомикозу (Субботин, 2002). На Алтае для внесения в новые сорта вишни степной генов устойчивости к биотическим факторам среды планируется использовать пыльцу интродуцированных из других регионов видов вишни (Программа работ..., 2011). Известно, что интродукция растений в иные климатические условия обычно отрицательно влияет на протекание репродуктивных процессов при формировании гамет в пыльниках и зародышевых мешках (Поддубная-Арнольди, 1976). Для выявления возможности использования интродуцированных растений в селекции и прогнозирования результатов отдаленных скрещиваний важно иметь представление о количестве аномалий в ходе мейоза и о качестве пыльцы конкретных генотипов, планируемых в качестве родительских форм. Целью проведенной работы было выявить репродуктивные особенности микроспорогенеза и морфологические характеристики зрелой пыльцы у дикорастущих видов вишни, находящихся в алтайском генофонде, для определения возможности использования их в селекции.

В качестве материала для исследований взяты репродуктивные ткани четырех дикорастущих видов вишни (*P. fruticosa* Pall., *P. maackii* Rupr., *P. maximoviczii* Rupr., *P. pensylvanica* L.). Всего изучено 8 генотипов из генофонда Федерального алтайского научного центра агробιοтехнологий (ФАНЦА) (г. Барнаул). Мейоз в пыльниках и спорад микроспор исследовали после фиксации ацеталкоголем (1:3) и далее после окраски уксусным гематоксилином (Цитологические..., 1976). Фертильность (мор-

фологическая полноценность) зрелой пыльцы была определена после окраски ацетокармином. Жизнеспособность (физиологическая полноценность) пыльцевых зерен на третий день после выделения из пыльников изучена путем проращивания на искусственной питательной среде, содержащей 1 % агар-агара, 15 % сахарозы и 0,001 % борной кислоты (Паушева, 1988). Количество многопертурной пыльцы выявлено после окрашивания основным фуксином (Цитологическая ..., 1981). Исследования выполнены в 2003–2017 гг. с использованием микроскопа Jenaval (*Zeiss*) и цифровой камеры TC-500 (ЛОМО). При обработке результатов исследований использован пакет прикладных программ *Microsoft Office Excel 2007*.

У косточковых растений заложение спорогенных тканей в пыльниках происходит в октябре-ноябре года, который предшествует году цветения. Весной в апреле начало вегетации по времени совпадает с устойчивым переходом среднесуточной температуры за рубеж + 5 °С. Начало мейоза в пыльниках у большинства видов отмечено на стадии набухания цветочных почек, обозначаемой как «зеленый конус», когда покровные почечные чешуи еще закрыты. В состоянии ранней профазы мейоциты могут находиться довольно значительное время – до тех пор, пока дневная температура воздуха устойчиво (в течение не менее трех дней) не перейдет рубеж в +16°С. Отрезок времени от начала мейоза в пыльниках до его окончания составляет около трех дней. Спорогенные органы, клетки и хромосомы косточковых растений относят к числу мелкогабаритных. Длина репродуктивных органов на момент начала мейоза зависит от вида вишни. Для разных видов наиболее вариабельные показатели отмечены для признаков длины цветочной почки и длины бутона. В то же время размеры пыльников, соответствующие началу и окончанию процесса мейоза, отличаются не значительно. У всех изученных видов они составляют около 0,1–0,2 мм соответственно (табл. 1).

Таблица 1

Соответствие размеров и внешнего вида органов цветка началу и окончанию микроспорогенеза у дикорастущих видов вишни (*Prunus L.*)

Вид вишни	Цветочная почка		Бутон, мм		Пыльник, мм	
	размер, мм	внешний вид	начало мейоза	окончание мейоза	начало мейоза	окончание мейоза
<i>P. fruticosa</i>	45–65	«зеленый конус»	2,0–2,1	2,5	0,1	0,2–0,3
<i>P. maackii</i>	65–120	«зеленый конус»	2,0	2,2	0,1	0,2
<i>P. pensylvanica</i>	40–48	раскрытая	1,8–2,2	2,8	0,1	0,2–0,3
<i>P. maximoviczii</i>	72–105	«зеленый конус»	1,5–1,8	2,5	0,1	0,2

В цветках внизу соцветия мейоз начинается раньше по времени, чем в верхних бутонах. Обычно, если в нижних цветках обнаружена стадия тетрад микроспор, то в верхних – начало профазы. Мейоциты на стадии профазы функционируют в целом синхронно, но затем, особенно во втором делении, встречаются как тетрады микроспор, так и мейоциты на стадии профазы. Мейоз в пыльниках проходит по симультанному типу. Тапетум в пыльниках растворяется в период формирования спорад и молодой одноядерной пыльцы (Мочалова, Матюнин, 2002).

Общепризнано, что автополиплоидия (самоудвоение конкретного видового генома) в филогенезе видов вишни в большей степени нарушает течение мейоза, чем аллополиплоидия (самоудвоение гибридного генома, полученного от скрещивания разных видов) за счет формирования поливалентных ассоциаций хромосом. Смещение оптимального соотношения генно-ядерного содержимого и клеточного объема у тетраплоидных видов обычно является цитологическим механизмом, запускающим аномалии в ходе мейоза (Эллиот, 1961; Поддубная-Арнольди, 1976). Нормальное течение мейоза у растений в значительной степени зависит от индивидуальных особенностей конкретного генотипа, включая его плоидность, но также и от погодных условий в период формирования и деления спорогенной ткани. У исследованных диплоидных (2n=16) и тетраплоидных (2n=32) видов вишни мейоз в пыльниках протекает в большинстве мейоцитов правильно, без аномалий. В зависимости от вида среднее количество мейоцитов с нарушениями варьировало от 14,2 до 29,0 % от общего числа делящихся клеток (табл.2).

Таблица 2

Цитологические характеристики микроспорогенеза (%) у дикорастущих видов вишни

Вид, генотип	Количество аномалий		Хромосом в четнократных ассоциациях	Эуплоидных пластинок в метафазе II	Правильных тетрад микроспор	Диад + триад микроспор
	всего	из них с цитомиксисом				
<i>P. fruticosa</i> № 1	18,0 ± 0,8	5,6 ± 0,5	98,8	80,2	89,5	0,3
<i>P. fruticosa</i> № 2	22,6 ± 0,8	10,4 ± 0,6	92,1	60,0	89,8	0,2
<i>P. fruticosa</i> № 3	27,1 ± 1,1	17,8 ± 1,0	–	74,6	89,4	5,9
<i>P. maackii</i>	18,7 ± 0,8	5,1 ± 0,5	96,2	64,8	90,9	0,1
<i>P. pensylvanica</i> № 1	29,0 ± 0,9	27,1 ± 0,8	97,5	94,7	85,0	0,7
<i>P. pensylvanica</i> № 2	14,2 ± 0,8	11,0 ± 0,7	99,1	89,0	96,1	0,2
<i>P. pensylvanica</i> № 3	23,7 ± 1,1	20,0 ± 1,0	97,4	87,8	91,1	1,8
<i>P. maximoviczii</i>	23,7 ± 0,9	21,8 ± 1,0	99,5	84,9	95,7	0,2

Примечание: (–) – данных не получено

Среди встреченных типов нарушений в мейозе выявлены цитомиксис и аномалии универсального характера. Их соотношение всегда индивидуально для каждого генотипа. Индивидуальны также показатели соотношения между собой количества хромосом, участвующих в образовании четнократных хромосомных ассоциаций, эуплоидных хромосомных пластинок в метафазе второго деления, морфологически-правильных тетрад, триад и диад микроспор (табл. 2).

Цитомиксис представляет собой еще недостаточно изученный процесс хаотичного перемещения хроматидного материала по цитомиктическим каналам между мейоцитами, начиная со стадии профазы. Он может привести к полной дестабилизации процесса деления, к дегенерации и уничтожению больших площадей спорогенных клеток. У изученных видов вишни число клеток с цитомиксисом составило 27,3–93,4 % от общего числа клеток с нарушениями мейоза. В большей степени цитомиксис был выражен у вишни пенсильванской (77,5–93,4 %), а также и у вишни Максимовича (92,0 %), в меньшей степени – у вишни степной (31,1–65,7 % клеток). У вишни Маака отмечен самый низкий процент (27,3 %) мейоцитов с цитомиксисом (табл. 2).

Нарушения универсального типа (6,6–72,7 % от общего числа клеток с аномалиями) представлены «отставаниями» и «забеганиями» хромосом, «выбросами» хромосом за пределы клеточного веретена в цитоплазму, хромосомными и хроматидными «мостами», численно неравным расхождением хромосом к полюсам. Их появление зависит от правильного функционирования веретена деления. Кроме того, они имеют причиной формирование разных типов хромосомных ассоциаций в конце профазы первого деления. Известно, что, чем больше хромосом находится в четнократных ассоциациях (бивалентах, тетравалентах) и меньше в нечетнократных (тривалентах, унивалентах), тем правильнее проходит мейоз, и тем более сбалансированным получается хромосомный состав гамет (Эллиот, 1961). У исследованных тетраплоидных видов вишни конъюгация хромосом проходила с образованием тетра-, три-, би- и унивалентов (табл. 3). У вишни степной, имеющей предположительное аллополиплоидное происхождение, формирование примерно одного тетравалента на клетку свидетельствует об участии в образовании исходного предка этого вида нередуцированной гаметы, или же один из родителей у него был тетраплоидом. У тетраплоидной вишни Маака в среднем на клетку приходится 5 тетравалентов (20 хромосом), что является очень высоким показателем и свидетельствует в пользу гипотезы об автополиплоидном происхождении этого вида. В отдельных мейоцитах у этого вида число тетравалентов часто достигало 8 шт. на клетку. У диплоидных генотипов вишни пенсильванской (№ 2 и № 3) отмечено редкое образование одного тетравалента на клетку (3–4 % делений от общего числа материнских клеток пыльцы).

У изученных видов вишни выявлено большое количество внешне правильно сформированных тетрад микроспор, которое колебалось от 85,0 до 96,1 % (вишня пенсильванская). Для генотипов виш-

Таблица 3

Количество хромосомных ассоциаций разного типа у дикорастущих видов вишни (шт./ клетку)

Вид, генотип	2n	Типы хромосомных ассоциаций			
		тетраваленты	триваленты	биваленты	униваленты
<i>P. fruticosa</i> № 1	32	0,94	0	13,93	0,38
<i>P. fruticosa</i> № 2	32	1,0	0,09	12,73	2,27
<i>P. maackii</i>	32	5,07	0	5,25	1,22
<i>P. pensylvanica</i> № 1	16	0	0	7,80	0,40
<i>P. pensylvanica</i> № 2	16	0,03	0	7,87	0,14
<i>P. pensylvanica</i> № 3	16	0,04	0	7,71	0,42
<i>P. maximoviczii</i>	16	0	0	7,96	0,08

ни степной их найдено 89,4–89,8 %. У одного из генотипов вишни степной (ВС № 3) в среднем формируется 5,9 % диад и триад микроспор. Учитывая, что ядра диад и одна из ядер триады не сопровождаются редукцией числа хромосом, это генотип был выделен в качестве генетического источника нередуцированных мужских гамет.

По качеству пыльцы все изученные генотипы вишни оказались пригодны в качестве опылителей. Средняя фертильность пыльцы у них находилась на уровне 70,6–82,6 %, жизнеспособность составила 17,8–41,0 %. Самые высокие показатели качества пыльцы были у вишни Максимовича. Для остальных видов характерна вариабельность данных показателей в зависимости от генотипа. Особенно это характерно для генотипов вишни пенсильванской (табл. 4). В среднем не более 7,5 % аномалий в формировании пыльцы связано с многоапертурными (четырёх-шестипоровыми) пыльцевыми зёрнами. В норме они трёх-апертурные. Такие пыльцевые зёрна обычно содержат увеличенный (эуплоидный или анеуплоидный) набор хромосом. Исключение составил один генотип вишни пенсильванской (№ 2), который в 2011 г. выдал до 54,3 % многоапертурной пыльцы. Причина этого явления непонятна и, возможно, связана с цитомиксисом.

Таблица 4

Морфофизиологические характеристики пыльцевых зёрен (%)
у дикорастущих видов вишни, 2003–2017 гг.

Вид	2n	Фертильность		Жизнеспособность		Многоапертурной пыльцы	
		среднее	min. – max.	среднее	min. – max.	среднее	min. – max.
<i>P. fruticosa</i>	32	70,6 ± 0,6	45,0–94,3	27,4 ± 0,6	3,9–43,4	0,8 ± 0,2	0,1–0,2
<i>P. maackii</i>	32	74,5 ± 0,6	60,0–89,0	17,8 ± 0,6	5,7–26,4	3,7 ± 0,4	0,2–7,5
<i>P. pensylvanica</i>	16	76,1 ± 0,5	24,9–97,6	22,9 ± 0,5	3,3–47,9	9,3 ± 0,5	0–54,3
<i>P. maximoviczii</i>	16	82,6 ± 1,0	64,5–97,6	41,0 ± 1,3	31,7–59,9	0,3 ± 0,1	0,2–0,4

Таким образом, в результате проведенных исследований выяснено, что у четырех индуцированных в условия лесостепи Алтая видов вишни выявленные аномалии в ходе микроспорогенеза и морфофизиологические характеристики зрелой пыльцы в большей степени зависят от индивидуальных особенностей генотипа и в меньшей степени – от видовой принадлежности растения и его числа хромосом. Все изученные виды вишни рекомендуются для использования в селекции. Отборная форма вишни ВС № 3 выделена в качестве генетического источника тетраплоидных гамет.

ЛИТЕРАТУРА

- Мочалова О. В., Матюнин М. Н. Цитоэмбриология и селекция отдаленных гибридов и полиплоидов косточковых растений на Алтае. – Новосибирск: РАСХН, Сиб. Отд-ние, 2002. – 232 с.
Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. – М: Наука, 1976. – 507 с.

Программа работ селекцентра Научно-исследовательского института садоводства Сибири имени М. А. Лисавенко до 2030 г.: Выпуск 3 / Россельхозакадемия. ГНУ НИИСС Россельхозакадемии. – Новосибирск, 2011. – С 113–131.

Субботин Г. И. Вишня в Южной Сибири. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2002. – 145 с.

Цитологическая и цитоэмбриологическая техника (для исследования культурных растений) / Методические указания. – Л.: ВИР, 1981. – С. 63.

Цитологические исследования плодовых и ягодных культур // Методические рекомендации. / Под ред. Г. А. Курсакова. – Мичуринск: ЦГЛ, 1976. – 104 с.

Эллиот Ф. Селекция растений и цитогенетика / под ред. А. Р. Жербака. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1961. – 447 с.

УДК 581.143.6:582.475

Влияние тидиазурона на морфогенез *Picea pungens* в культуре *in vitro*

Effect of thidiazuron on morphogenesis of *Picea pungens* *in vitro*

Несмелова Л. С., Железниченко Т. В., Воронкова М. С., Мурасева Д. С.

Nesmelova L. A., Zheleznichenko T. V., Voronkova M. S., Muraseva D. S.

ФГБУН «Центральный сибирский ботанический сад СО РАН», г. Новосибирск, Россия
E-mail: liliya-akitova2013@yandex.ru; bmc_87@mail.ru; zhelez05@mail.ru; dinarakulkhanova@yandex.ru

Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Реферат. Выявлены особенности морфогенеза ели голубой (*Picea pungens* Engelm.) в культуре *in vitro* под действием тидиазурона. Установлено, что при культивировании зрелых зиготических зародышей на свету с тидиазуроном протекают процессы непрямо́й регенерации, т.е. через стадию каллусообразования. При этом прослеживается асинхронность развития структур и полиморфизм типов органогенеза: формируются адвентивные почки на разных стадиях развития, микропобеги, а также отдельные хвоинки.

Summary. Peculiarities of blue spruce (*Picea pungens* Engelm.) morphogenesis *in vitro* under the influence of thidiazuron were revealed. It has been established that during the cultivation of mature zygotic embryos in the light with thidiazuron, processes of indirect regeneration take place, i.e. through the stage of callus formation. In this case, asynchronous development of structures and polymorphism of organogenesis types are observed: adventitious buds at different stages of development, microshoots, and also individual needles are formed.

Тидиазурон (ТДЗ) (N-фенил-N'-1,2,3-тиадиазол-5-ил-мочевина) является гербицидом, который разработали как дефолиант хлопка. В настоящее время обнаружено, что ТДЗ обладает мощной цитокин-подобной активностью, хотя и не является производным аденина как природные цитокинины. Уникальное свойство ТДЗ заключается в способности проявлять одновременно и цитокининовую, и ауксиновую активность (Murthy et al., 1998). В связи с этим он стал эффективным регулятором морфогенеза в культуре *in vitro* для многих видов растений. Применение ТДЗ вызывает разнообразные морфогенетические реакции, начиная от каллусообразования и заканчивая формированием соматических эмбриоидов. Несмотря на то, что точный механизм действия этого регулятора роста еще не установлен, количество публикаций с его использованием растет в геометрической прогрессии (Guo et al., 2011). Однако работ по воспроизводству хвойных под действием этого регулятора роста в настоящее время немного. Одним из интересных представителей хвойных растений является североамериканский вид *Picea pungens* Engelm. – ель голубая или колючая. Несмотря на свое происхождение, ель голубая широко применяется в ландшафтном дизайне городов России. Использование импортного посадочного материала для озеленения городских территорий является дорогостоящим. Размножение ели колючей может осуществляться либо генеративным, либо вегетативным способом. При семенном размножении декоративные признаки материнского растения часто не передаются потомству. Вегетативное размножение также имеет определенные сложности, поскольку регенерация корней у одревесневших черенков затруднена (Steele et al., 1989). Наиболее распространенным способом размножения *Picea pungens* являются прививки. Однако эффективность такого способа размножения составляет 50–60 % (Kirdar et al., 2009). В связи с этим требуется применение современных биотехнологических подходов для разработки эффективных методов размножения этого декоративного растения. Метод культуры тканей представляет альтернативу традиционным способам размножения растений, в том числе и декоративных древесных растений. В настоящее время с помощью культуры *in vitro* достигнута успешная регенерация 50 видов хвойных (Thorpe et al., 1990). Тем не менее, работы по воспроизводству ели колючей в культуре *in vitro* единичны (Afele et al., 1992; Afele, Saxena, 1995).

Цель исследования заключалась в изучении особенностей морфогенеза *Picea pungens* в культуре *in vitro* под действием тидиазурона.

Эксплантами для введения в культуру служили зрелые зиготические зародыши, выделенные из семян. Семена собирали со свободно-опыленных деревьев, произрастающих в искусственных насаждениях г. Новосибирска (Академгородок). Материал стерилизовали 10 % H_2O_2 (10 мин.), затем промывали стерильной водой (10 мин.). Культивирование проводили на питательной среде $\frac{1}{2}$ LV (Litvay, 1985) при 23 °С и 16-часовом фотопериоде. В качестве регуляторов роста использовали ТДЗ в концентрации 0,5 μ М/л и 1 μ М/л. Длительность первого пассажа подбирали экспериментально (25–45 суток). Материал для морфо-гистологического анализа фиксировали в FAA – этанол : формалин : ледяная уксусная кислота (100 : 7 : 7), начиная с 4 суток культивирования и далее отбирали образцы с периодичностью 4–5 суток. Промывку и дальнейшее хранение осуществляли в 70 % этаноле. Далее фиксированный материал подготавливали для заливки в Paraplast (Sigma, США), проводя через этанол, смесь этанола и хлороформа, хлороформ. Изучение процессов морфогенеза проводили на базе Центра коллективного пользования Центрального сибирского ботанического сада (ЦКП ЦСБС) СО РАН на постоянных препаратах (Паушева, 1988). Тонкие срезы (7–9 μ км) получали на ротационном микротоме (Microm, Германия), затем их помещали на предметные стекла и окрашивали гематоксилином по Эрлиху с подкраской алциановым синим. Гистологический анализ проводили с помощью светового микроскопа Аxioskop-40 (Carl Zeiss, Германия) с программным управлением, оборудованным цифровой камерой. Полученные при культивировании *in vitro* морфогенные структуры и динамику их развития анализировали с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V 12. Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам, используя Microsoft Excel 2003. Все эксперименты проводили минимум в трехкратной повторности.

Изучен морфогенез *Picea pungens* из зрелых зиготических зародышей с концентрацией ТДЗ 0,5 μ М/л и 1 μ М/л в питательной среде $\frac{1}{2}$ LV. При обеих концентрациях регулятора роста в питательной среде происходили процессы регенерации в тканях первичных эксплантов. Морфогенный ответ был высоким и составлял 96–98 %. На четвертые сутки культивирования отмечено небольшое увеличение зиготических зародышей в объеме и появление рыхлого каллуса в области гипокотыля. К десятым суткам культивирования происходило разрастание семядолей и формирование из них плотного зеленоватого каллуса, что может свидетельствовать о начале ассимиляционной активности, а в области гипокотыля развивался белый рыхлый каллус.

К 28-м суткам культивирования каллус, сформировавшийся из семядолей, приобретал ярко-зеленое окрашивание, а на его поверхности было отмечено образование многочисленных меристемои-

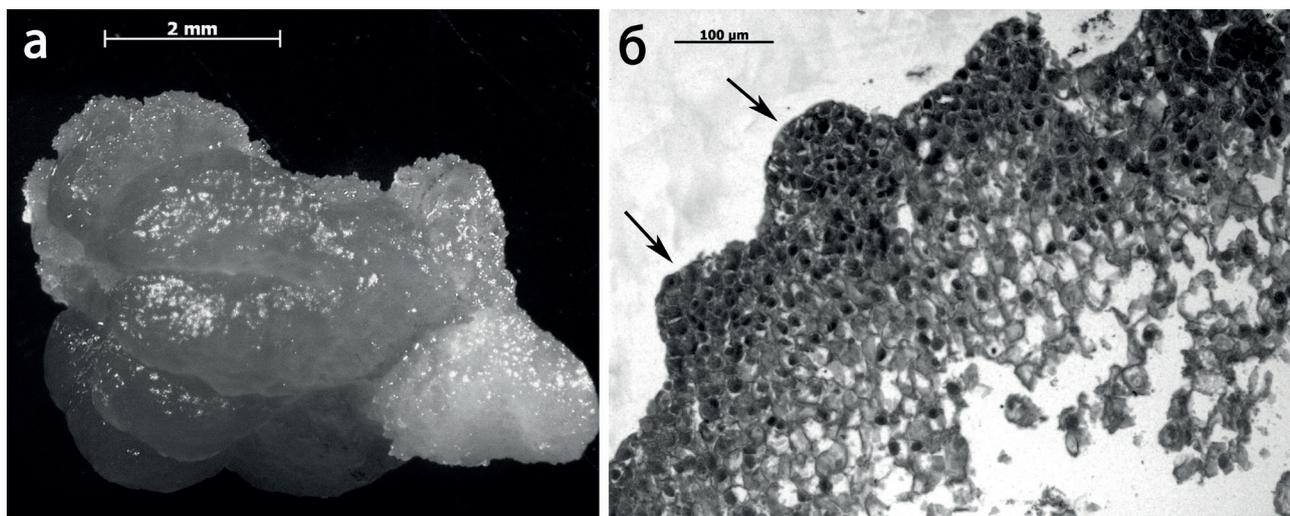


Рис. 1. Регенерация ели колючей на питательной среде $\frac{1}{2}$ LV, содержащей тидиазурон (0,5 μ М), на 30-е сутки культивирования: а – сформировавшейся каллус, масштаб: 2 мм; б – поперечный срез каллуса, стрелками обозначены меристемойды, масштаб: 100 μ м.

дов (рис. 1а). Гистологический анализ показал, что каллус, образовавшийся на поверхности семядолей, внутри имел рыхлую структуру, в его поверхностных слоях формировались многочисленные меристематические центры (рис. 1б), а также глобулярные структуры. Объем клеточной массы увеличивался за счет переклиальных делений, которые приводили к образованию десяти слоев клеток.

Установлено, что концентрация ТДЗ в питательной среде и длительность инкубации влияли на процессы органогенеза в каллусной ткани. При более высокой концентрации ТДЗ ($1\ \mu\text{M}$) – каллус имел розоватое окрашивание, а при пересадке его на безгормональные питательные среды наблюдали некроз тканей. Показано, что наилучший период для культивирования эксплантов составлял 25–30 суток. Более длительное пассирование приводило к формированию неморфогенного каллуса.

После культивирования полученных каллусов на безгормональных питательных средах в течение пассажа (25–30 суток) отмечена асинхронность процессов органогенеза. Наблюдалось формирование как адвентивных почек на разных стадиях развития, так и микропобегов, а также отдельных хвоинок. При последующем культивировании в течение двух пассажей на безгормональной питательной среде наблюдали удлинение микропобегов. Количество микропобегов на экплант составляло в среднем 44 ± 7 , длина – 7–12 мм (рис. 2).

Таким образом, установлено, что при культивировании зрелых зиготических зародышей на свету с тидиазуром отмечен непрямой тип морфогенеза, т.е. через стадию каллусообразования. При этом прослеживается асинхронность развития структур и полиморфизм (т.е. наблюдаются разные типы органогенеза). Оптимальной концентрацией тидиазура в питательной среде для формирования адвентивных почек является $0,5\ \mu\text{M/l}$ при длительности пассажа 25–30 суток. Полученные результаты послужат основой для разработки эффективных систем клонального размножения *Picea pungens*.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 18-34-00434 мол_а «Регуляция путей регенерации хвойных в системе *in vitro* на примере представителей рода *Picea*».

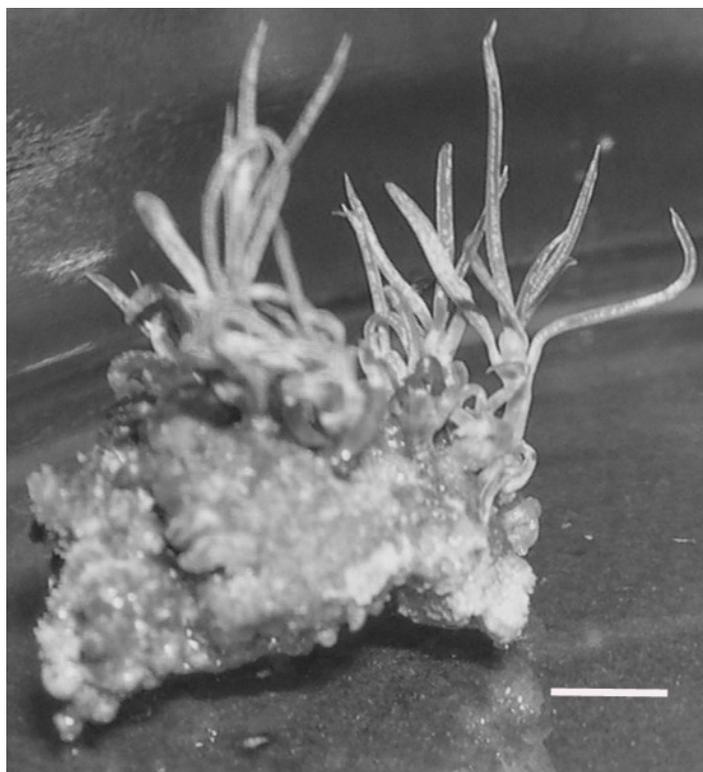


Рис. 2. Развитие и удлинение микропобегов после трех пассажей на безгормональной питательной среде $\frac{1}{2}$ LV из каллусов, полученных на среде с тидиазуром ($0,5\ \mu\text{M/l}$). Масштаб: 1 см.

ЛИТЕРАТУРА

- Паушева З. П.** Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
- Afele J. C., Saxena P. K.** Somatic embryogenesis in blue spruce (*Picea pungens* Engelmann) // Somatic embryogenesis in woody plants forestry sciences / Eds. S. M. Jain, P. K. Gupta, R. J. Newton: Springer Science+Business Media Dordrecht, 1995. – Vol. 44–46. – P. 99–109.
- Afele J. C., Senaratha T., Saxena P.** Somatic embryogenesis and plant regeneration from zygotic embryo culture *Picea pungens* // Plant Cell Reports, 1992. – Vol.11. – P. 299–303.
- Guo B., Abbasi B. H., Zeb A., Xu L. L., Wei Y. H.** Thidiazuron: a multidimensional plant growth regulator // African journal of biotechnology, 2011. – Vol. 10 (45). – P. 8984–9000.
- Kirdare E., Ertekin M., Gökyer E., Çorbacı Ö. L.** Mavi ladinin (*Picea pungens* Engelm.) aşısı ile üretimi üzerine araştırmalar // Kastamonu Üni., Orman fakültesi Dergisi, 2009. – Vol. 9(1). – P. 35–41.
- Litvay J. D., Verma D. C., Jonson M. A.** Influence of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) culture medium and its components on growth and somatic embryogenesis of wild carrot (*Daucus carota* L.) // Plant Cell Rep., 1985. – Vol. 4. – P. 325–328.
- Murthy B. N. S., Murch S.J., Saxena P. K.** Thidiazuron: A potent regulator of *in vitro* plant morphogenesis // In vitro cell dev. biol. plant, 1998. – Vol. 34. – P. 267–275.
- Steele M. J., Yeoman M.M., Coutts M. P.** Developmental changes in Sitka spruce as indices of physiological age // New Phytologist, 1989. – Vol.8. – P. 114–121.
- Thorpe T. A.; Harry I. S., Kumar P. P.** Application of micropropagation to forestry. // Micropropagation: technology and application. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1990. – P. 311–336.

УДК 581.143.6: 582.475.4

Особенности развития соматических зародышей у сибирских сосен на стадии синхронизации и созревания

Peculiarities of the somatic embryos development of Siberian pines at the stage of synchronization and maturation

Носкова М. А.^{1,2}, Носкова Н. Е.², Акиненко М. А.^{1,2}

Noskova M. A.^{1,2}, Noskova N. E.², Akinenko M. A.^{1,2}

¹ Сибирский федеральный университет, Институт фундаментальной биологии и биотехнологии, г. Красноярск, Россия. E-mail: masha_nosk@mail.ru, aksn2008@gmail.com

² Лаборатория биотехнологии с/х и лесных культур, Красноярский государственный аграрный университет, г. Красноярск, Россия. E-mail: noscova62@mail.ru

¹ Siberian Federal University, School of Fundamental Biology and Biotechnology, Krasnoyarsk, Russia

² Laboratory of biotechnology of crop and forest species, Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, Russia

Реферат. В данной работе рассматриваются особенности развития соматических зародышей сосны обыкновенной, сосны сибирской и кедрового стланика на стадии синхронизации и созревания. Исследованы изменения морфолого-анатомических характеристик эмбриогенных масс данных видов в присутствии абсцизовой и/или гиббереллиновой кислоты и без регуляторов роста на твердых средах и в жидких системах (в суспензии или с использованием впитывающих материалов). Определены оптимальные условия синхронизации и созревания эмбриогенных масс, а также установлены факторы, негативно влияющие на созревание соматических зародышей.

Summary. In this work, the development features of *Pinus sylvestris*, *P. sibirica* and *P. pumila* somatic embryos at the synchronization and maturation stage were considered. Changes in the morphologic anatomical characteristics of the embryogenic masses of these species in the presence of abscisic and/or gibberellic acid and without growth regulators on solid media or in liquid systems (in suspension or using absorbent materials) have been studied. Optimal conditions for synchronization and maturation of embryogenic masses and factors that negatively affected the maturation of somatic embryos were determined.

Pinus sylvestris L., *P. sibirica* Du Tour, *P. pumila* (Pall.) Regel – образователи лесов Сибири и Дальнего Востока, эдификаторы растительного покрова. Они имеют огромное биосферное значение, являются хозяйственно значимыми и экономически важными видами.

В последнее время наблюдается большой интерес к использованию биотехнологических методов размножения данных видов, в частности, путем соматического эмбриогенеза. Соматический эмбриогенез – это получение *de novo* структур, подобных зиготическим зародышам, из организованных тканей либо из каллусов. Соматический эмбриогенез представляет собой уникальную модельную систему для исследования различных физиологических процессов, факторов, влияющих на морфогенез и развитие зародыша. С помощью соматического эмбриогенеза можно изучать развитие морфогенетических программ (индукция, пролиферация, детерминация, дедифференциация и дифференциация), проводить молекулярные исследования (Митрофанова, 2009; Барсукова, 2011).

Соматический эмбриогенез у хвойных проходит в несколько стадий (Klimaszewska, Cyr, 2002; Gupta et al., 2011):

- инициация – образование из эксплантов на питательных средах в присутствии регуляторов роста растений эмбриогенных культур, состоящих из проэмбриональных структур (РЕМ I – РЕМ III), а также ранних соматических зародышей;
- пролиферация – сохранение непрерывного роста и размножения эмбриогенных масс со становлением стабильных эмбриогенных линий;

- созревание – развитие незрелых соматических зародышей в процессе дифференциации с формированием семядолей, гипокотыля, точек роста побега и корня;
- прорастание соматических зародышей;
- ранний посткультуральный рост – адаптация в условиях теплицы.

В процессе соматического эмбриогенеза пролиферирующие эмбриогенные массы перед помещением на среды для созревания подвергают синхронизации – предобработке, в ходе которой пролиферация масс прекращается и из проэмбриогенных структур развиваются глобулы соматических зародышей (СЗ) с хорошо развитыми суспензорами, способные к дифференциации в семядольные зародыши (Lelu-Walter et al., 2008; Carneros et al., 2009; Gupta et al., 2011).

Целью данной работы было исследовать особенности развития соматических зародышей у сибирских сосен на стадии синхронизации и созревания.

В качестве объекта исследования использовали эмбриогенные массы стабильно пролиферирующих линий *P. sylvestris* СОАЛСП41.2014, *P. pumila* КСТНЧ24.2011 и *P. sibirica* ССК5.2012, полученные в ЛБ СХиЛК Красноярского ГАУ.

Предобработку (синхронизацию) эмбриогенных масс проводили на стандартных средах (1/2LV (Litvay et al., 1985) с добавлением активированного угля (250 мг/л) и гелрита (1,6 г/л) в присутствии абсцизовой (АБК, 10 мг/л) и/или гиббереллиновой кислоты (ГК, 10 мг/л) и без регуляторов роста на твердых средах и в жидких системах – в виде суспензии или с использованием ватных дисков в качестве впитывающих материалов (табл.). Каждый вариант опыта был выполнен в пяти повторностях.

Таблица

Варианты эксперимента

Система \ Регулятор Роста	Без регуляторов роста, БГ	Абсцизовая кислота, А	Абсцизовая и гибберелловая кислота, АГ
Т – твердая среда	ТБГ	ТА	ТАГ
Ж – жидкая среда, суспензия,	ЖБГ	ЖА	ЖАГ
В – жидкая среда, ватные диски,	ВБГ	ВА	ВАГ

Эксперимент проводили в темноте при температуре $22 \pm 2^\circ\text{C}$. Варианты на твердой среде и в жидких системах на ватных дисках помещали в условия термостата, в суспензиях – культивировали на шейкере. Экспозиция на средах без регуляторов роста составила 1 неделю, на средах с добавлением АБК и ГК – 2 недели (Lelu-Walter et al., 2008; Carneros et al., 2009; Gupta et al., 2011).

После предобработки эмбриогенные массы (200–300 мг) суспендировали в 4–5 мл жидкой среды без органических составляющих и регуляторов роста, фильтровали на стерильную мембрану, удаляя раствор из эмбриональной массы с помощью вакуумного насоса, и помещали на твердую среду для созревания в присутствии АБК (20 мг/л) и активированного угля (1 г/л). Часть кластеров переносили на среду для созревания в неизменном виде, не подвергая суспендированию. Созревание СЗ проводили на твердой среде (1/2 LV) в присутствии АБК (20 мг/л) и активированного угля (1 г/л) (Lelu-Walter et al., 2008; Carneros et al., 2009). Культуры выдерживали в темноте в условиях термостата при температуре $22 \pm 2^\circ\text{C}$. Экспозиция эмбриогенных масс на среде для созревания составила 3–6 мес.

В ходе исследования отслеживали внешнее состояние эмбриогенных масс, зрелость и аномалии эмбриогенных структур, количество проэмбриогенных структур (РЕМ III) и головок соматических зародышей и их соотношение, наличие и длину суспензоров – на микропрепаратах. Морфолого-анатомические характеристики эмбриогенных масс определяли с помощью микроскопирования и фиксировали с помощью цифровой фотокамеры Canon PowerShot A640 PC1200. Статистический анализ проводился согласно принятым методам, на базе ПК с использованием стандартного пакета анализа Microsoft Excel 2007.

Исследования показали, что у кедрового стланика еще до эксперимента эмбриогенные массы состояли из хорошо развитых глобул СЗ – прозрачных с длинными суспензорами и крупными голов-

ками. В ходе синхронизации в жидких системах головки СЗ у стланика становились еще крупнее, а суспензоры, наоборот, короткими и рыхлыми. На твердых средах СЗ достигали наибольших размеров и были представлены мощными суспензорами и крупными непрозрачными глобулами, готовыми к дифференциации. АБК и ГК не оказали сколько-нибудь заметного влияния на развитие СЗ. Наиболее эффективные условия предобработки эмбрионной ткани оказались в варианте без регуляторов роста, где формировались самые большие СЗ, которые при приготовлении микропрепаратов сильно раздавливались.

У сосны обыкновенной и сосны сибирской в эксперименте по синхронизации морфолого-анатомические характеристики эмбрионных масс в разных вариантах опыта были схожи и проявляли одинаковые тенденции в развитии. Так, в жидких системах у обоих видов эмбрионные массы характеризовались большим количеством РЕМ III, по сравнению с регенерирующими на них головками СЗ. Суспензоры не развивались или были короткими. Исключение составила сосна обыкновенная в варианте ВА, где единично, но формировались и более длинные суспензоры. На твердой среде эмбрионные массы состояли также, главным образом, из РЕМ III, на которых регенерировали меристематические массивы и глобулы СЗ. Гормональный фон в разных вариантах опыта не оказывал заметного влияния на качественные характеристики эмбрионных структур. Наиболее хорошо развитые длинные суспензоры были отмечены в варианте без регуляторов роста, в особенности в эмбрионных массах сосны обыкновенной.

Соотношение эмбрионных структур в разных вариантах опыта по синхронизации проводили на примере сосны обыкновенной. Во всех вариантах эксперимента эмбрионные массы продолжали активно пролиферировать и за время экспозиции увеличили свой объем в 2–3 раза. Количество СЗ в массах в разных вариантах увеличилось до 25,9–83,3 %, однако доля структур РЕМ оставалась значительной (рис.). Наиболее эффективные условия предобработки эмбрионной ткани оказались в варианте опыта на твердой среде без добавления регуляторов роста, когда формировалось наибольшее количество хорошо развитых глобулярных СЗ с длинными суспензорами. Следует отметить, что на твердой среде во всех случаях количество глобулярных СЗ было выше, чем в жидких системах. В жидких системах, независимо от наличия или отсутствия впитывающего материала, количество СЗ и РЕМ оказалось примерно одинаковым, за исключением вариантов без регуляторов роста, где на ватном диске образовалось глобул СЗ вдвое больше, чем в суспензии. Использование АБК в составе среды в жидких системах стимулировало образование глобул СЗ, количество которых статистически незначимо отличалось от количества таковых в варианте с использованием твердой среды (ТА). Использование АБК и ГК одновременно оказало слабое влияние на развитие глобулярных СЗ из РЕМ.

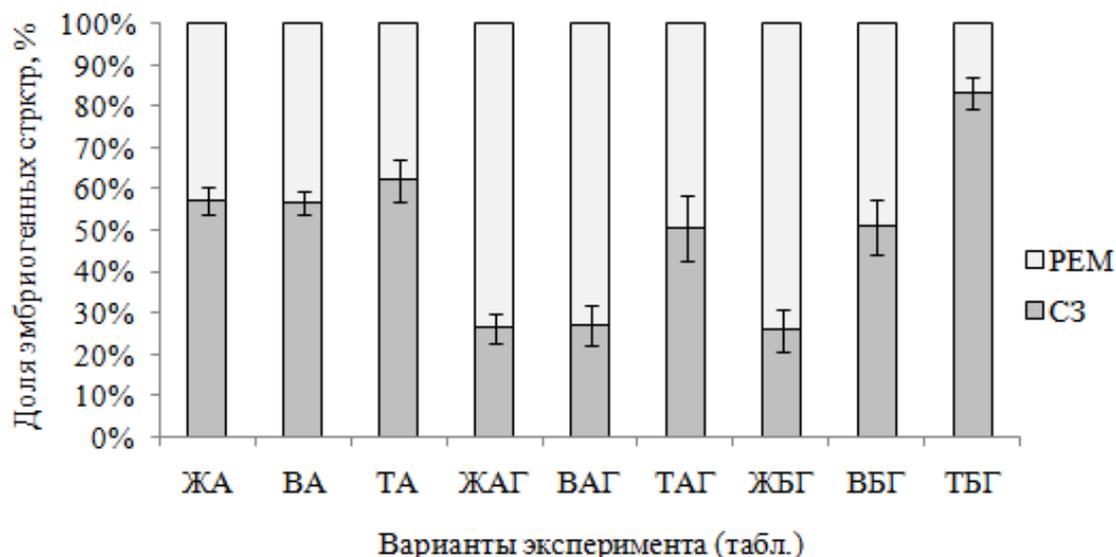


Рис. Соотношение эмбрионных структур в вариантах предобработки: РЕМ – структуры проэмбриональной массы; СЗ – глобулы соматических зародышей.

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что «система среды» (твердая, суспензия, жидкая с использованием ватного диска в качестве впитывающего материала), а также наличие или отсутствие в составе среды регуляторов роста представляют собой факторы, оказывающие достоверно значимое влияние на образование глобул СЗ (сила влияния факторов 17,8 и 12,9 соответственно). Однако при одновременном взаимодействии этих факторов сила влияния заметно снижается (10,0).

В ходе эксперимента по созреванию исследования показали, что обводнение культур из-за недостаточного удаления влаги из эмбриогенных масс при трансплантации на среды для созревания препятствовало дифференциации и созреванию СЗ.

В хорошо «подсушенных» эмбриогенных массах в варианте опыта после предобработки на твердой среде без добавления регуляторов роста через 3–5 месяцев происходило формирование семядольных СЗ у кедрового стланика – в массовом количестве, у сосны обыкновенной – единично. У сосны сибирской зародыши не созревали, а эмбриогенные массы продолжали пролиферировать.

Научной практике известны виды хвойных, «проблемные» для получения соматического эмбриогенеза (*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, *Pinus sylvestris* и др.), у которых часто эмбриогенные линии не способны дифференцировать нормальные зрелые СЗ. Недавними исследованиями было установлено, что преобразование проэмбриогенных структур в соматические зародыши связано с особенностями содержания эндогенных гормонов и полиаминов (Farias-Soares et al., 2014) и что в проблемных клеточных линиях устанавливается непрерывный цикл дегенерации ранних СЗ и дифференциация новых (Abrahamsson et al., 2017).

Таким образом, были изучены особенности развития соматических зародышей у сибирских видов рода *Pinus* на стадии синхронизации и созревания. Было выявлено, что наибольшее количество хорошо развитых глобулярных соматических зародышей с длинными суспензорами формировались при синхронизации на твердой среде без добавления регуляторов роста. Максимально возможное обезвоживание эмбриогенной массы при трансплантации на среды для созревания является необходимым условием для созревания соматических зародышей. Установлены факторы, негативно влияющие на созревание СЗ: обводнение культур, продолжающаяся пролиферация эмбриогенных масс. Было выявлено, что получение дифференциации и созревания СЗ у сосны обыкновенной и сосны сибирской затруднено и требует дополнительных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсукова А. В.** Регуляция соматического эмбриогенеза у видов лиственницы в культуре *in vitro* : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Красноярск, 2011. – 19 с.
- Митрофанова И. В.** Соматический эмбриогенез как система *in vitro* размножения культурных растений // Физиология и биохимия культ. растений, 2009. – Т. 41, № 6. – С. 496–508.
- Abrahamsson M., Valladares S., Merino I., Larsson E., von Arnold S.** Degeneration pattern in somatic embryos of *Pinus sylvestris* L. // In Vitro Cell. Dev. Biol. – Plant, 2017. – Vol. 53, № 2. – P. 86–96.
- Carneros E., Celestino C., Klimaszewska K., Park Y.-S., Toribio M., Bonga J. M.** Plant regeneration in Stone pine (*Pinus pinea* L.) by somatic embryogenesis // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2009. – Vol. 98, № 2. – P. 165–178.
- Farias-Soares F. L., Steiner N., Schmidt E. C., Pereira M. L. T., Rogge-Renner G. D., Bouzon Z. L., Floh E. I. S., Guerra M. P.** The transition of proembryogenic masses to somatic embryos in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze is related to the endogenous contents of IAA, ABA and polyamines / Acta Physiol Plant, 2014. – Vol. 36, № 7. – P 1853–1865.
- Gupta P. K., Holmstrom D., Larson B.** Methods for producing a synchronized population of conifer somatic embryos // Patent US 7888099 B2, grant. – № US 10/636,081; 06.08.2003; 15.02.2011. – 9 p.
- Klimaszewska K., Cyr D. R.** Conifer somatic embryogenesis: I. Development // Dendrobiology, 2002. – Vol. 48. – P. 31–39.
- Lelu-Walter M.-A., Bernier-Cardou M., Klimaszewska K.** Clonal plant production from self- and cross-pollinated seed families of *Pinus sylvestris* (L.) through somatic embryogenesis // Plant Cell Tissue and Organ Cultures, 2008. – Vol. 92, № 1. – P. 31–45.
- Litvay J. D., Verma D. C., Johnson M. A.** Influence of a loblolly pine (*Pinus taeda* L.) culture medium and its components on growth and somatic embryogenesis of the wild carrot (*Daucus carota* L.) // Plant Cell Rep, 1985. – Vol. 4, № 6. – P. 325–328.

УДК 581.522.4:577.95:574.3

Биоморфологические особенности редкого вида *Hepatica falconeri* (Thoms.) Steward в природных популяциях

Biomorphological features of a rare species *Hepatica falconeri* (Thoms.) Steward in natural populations

Отрадных И. Г., Съедина И. А.

Otradnykh I. G., Syedina I. A.

РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК, г. Алматы, Республика Казахстан.
E-mail Phyto_bot15@mail.ru

Institute of botany and phytointroduction, Almaty, Kazakhstan Republic

Реферат. Приведены данные морфологических особенностей разных возрастных состояний редкого вида *Hepatica falconeri* в природных популяциях, дается описание растительных сообществ, в которых они произрастают.

Summary. Data on the morphological features of different age states of a rare species *Hepatica falconeri* in natural populations are given and descriptions of the plant communities in which they grow are presented.

Род Печёночница – *Hepatica* Mill. (сем. Ranunculaceae) относится к неморальному комплексу, возникшему и сформировавшемуся в составе третичной флоры тургайских листопадных лесов (Карпионова, 1977). Род делится на два ряда: *Triloba* Ulbr. и *Angulosa* Ulbr. (Юзепчук, 1937), включающие в сумме 7 видов и 10 разновидностей, распространенных в лесах умеренного пояса Северного полушария. *Hepatica falconeri* (Thomson) Yuz. входит в состав ряда *Angulosa* Ulbr., который включает растения с трех-пяти-лопастными листьями.

Hepatica falconeri (Thoms.) Steward (*Anemone falconeri* Thoms.) – очень редкий вид, внесен в (Самойлова, Нелина, 2014). Произрастает в горном лесном поясе Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Западного Китая, Индии (Флора Казахстана, 1961).

Целью исследований являлось описание возрастных состояний растений очень редкого вида *Hepatica falconeri* (Thoms.) Steward в двух микропопуляциях из ущелья Талды хребта Кунгей Алатау на территории Национального природного парка «Кульсайские озера». Основным методом исследования был маршрутно-рекогносцировочный. Координаты и площадь популяции определяли с помощью навигатора Garmin eTrex'30. Возрастной спектр популяции составлялся по качественным и количественным характеристикам растений согласно классификации Т. А. Работнова (1950, 1978) с дополнениями и уточнениями О. В. Смирновой (1968). В популяции рендомизированным способом закладывались 10 метровых учетных площадок, на которых собирался материал для морфологического описания особей разных возрастных групп и статистического анализа. На каждой учетной площадке проводился отбор особей разных возрастных групп: проростки (Р), ювенильные (J), имматурные (Im), виргинильные (V) и генеративные (G) с дальнейшим их подсчетом и биоморфологическим описанием.

Hepatica falconeri – розеточное многолетнее травянистое растение с незимующими листьями (рис. 1). Корневище короткое черновато-бурое, не утолщенное, клубневидно-волоконное, с продолговатыми пленчатыми чешуями на верхушке. Листья мягкие, незимующие, собраны в прикорневую розетку, на более-менее длинных черешках, трёхлопастные, неравномерно-зубчатые, покрытые волосками. На внешней стороне листа имеются серебристые пятна. Стебли неразветвленные, в виде стрелки, выходящие из пазух прикорневых листьев или обычно чешуевидных нижних листьев. Цветочные почки закладываются с осени. Листочки покрывала большей частью в числе трёх, приближенные к цветку



Рис. 1. Цветущее растение *Hepatica falconeri*.

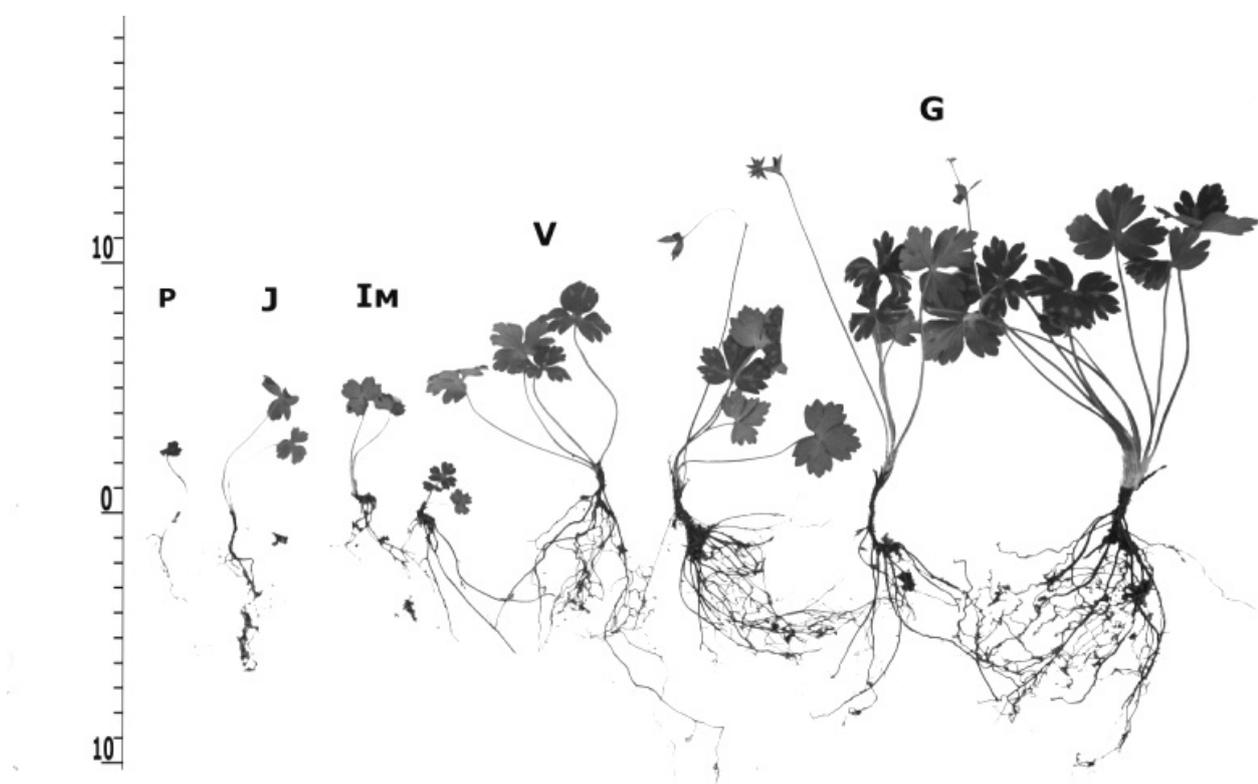


Рис. 2. Растения *Hepatica falconeri* разных возрастных состояний.

и сильно редуцированные, имеющие обычно вид чашелистиков. Цветки всегда одиночные, 1–1,5 см в диаметре, с 6 узкими белыми листочками околоцветника. Тычинки многочисленные, спирально расположенные; пестики с коротким прямым столбиком. Цветёт в мае-июне. После цветения цветоножки удлиняются, и цветки пригибаются к земле. Размножение семенное.

Приводим морфологическое описание возрастных состояний *Hepatica falconeri* (рис. 2). Прорастание семян приходится на конец марта – начало апреля и совпадает со сходом снежного покрова, но всходы нами не зафиксированы из-за труднодоступности места произрастания вида в этот период. Проросток через 2 месяца после прорастания имеет две семядоли и один настоящий лист диаметром 0,5 см, с неясно выраженными лопастями. Корневая система представлена одним центральным корнем, длина которого составляет 43 мм и несколькими боковыми всасывающими корешками.

Ювенильное растение имеет 1–2 настоящих листа с уменьшенной листовой пластинкой 0,8 см длиной и до 1 см шириной. Корневая система состоит из центрального главного корня до 3 см длиной и 4–5 боковых корней второго порядка до 4 см длиной.

Имматурное растение имеет сформировавшееся корневище 0,5 см длиной с системой придаточных корней (3–5 шт.) до 5,5 см длиной. Надземная часть растений представлена 2 листьями: шириной 2–2,2 см и длиной 1–1,5 см, черешок до 7 см длиной.

Виргинильное растение имеет 3–4 листа, по размерам сходное со взрослыми генеративными особями (2,3–2,5). На наружной стороне листа появляются пятна серебристо-зеленого цвета, характерные для взрослых растений. Корневище 1,2–1,5 см длиной. Количество придаточных корней на корневище доходит до 8–11 штук.

Взрослое генеративное растение несет до 4–5 листьев и 1 цветоносный стебель 11–15 см длиной, превышающий листья. Листья на длинных черешках 8–10 см длиной. Длина листовой пластинки до 2,5 см длиной и 4 см шириной. Длина корневища составляет 2,5–3 см. Корневище несет множество (до 13) длинных придаточных корней, достигающих 18 см длиной с боковыми корнями I и II-го порядка.

Таким образом, в процессе развития идет рост корневой системы путем нарастания корневища и увеличения количества придаточных корней, а также нарастание розетки листьев за счет увеличения количества листьев и их размеров. Печеночница Фальконери предпочитает селиться небольшими группами в трещинах отвесных стенок и лентами под нависающими карнизами крупных обломков гранитных пород в узких прохладных ущельях вблизи горных рек. Популяция печеночницы Фальконери найдена нами в ущелье Талды хребта Кунгей Алатау на территории Национального природного парка «Кульсайские озера» и состоит из двух микропопуляций, которые входят в состав елово-кустарниково-разнотравной ассоциации со мхом (род *Polytrichum* Hedw.). Эти микропопуляции разделены между собой руслом реки Талды.

Первая микропопуляция площадью 61 м² обнаружена на каменистом склоне с уклоном 70° и выходом крупных конгломератов гранитных пород, на высоте 1692 м н.у.м. на макросклоне северо-восточной экспозиции (N43°00'93,8", E078°15'491"). Каменистость составляет 50%. Напочвенный покров разрежен, проективное покрытие составляет 40%. Верхний ярус популяции составляет *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey, второй – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt., *Rosa alberti* Regel, *Ribes meyeri* Maxim., *Lonicera stenantha* Pojark., третий – травянистые виды.

Состав сообщества: *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey., *Spiraea lasiocarpa* Kar. et Kir, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt., *Atragene sibirica* L., *Rosa alberti* Regel, *Ribes meyeri* Maxim., *Lonicera stenantha* Pojark., *Hepatica falconeri* (Thoms.) Steward, *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Sedum ewersii* Ledeb., *Sedum hybridum* L., *Lathyrus pisiformis* L., *Vicia sepium* (L.) Moench, *Erysimum hieracifolium* L., *Agrostis gigantea* Roth., *Androsace septentrionalis* L., *Campanula glomerata* L., *Kaufmannia semenovii* (Herd.) Regel, *Iris loczyi* Kanitz, *Fragaria vesca* L., *Chelidonium majus* L., *Impatiens* sp., *Dactylis glomerata* L., *Taraxacum* sp., *Myosotis micrantha* Pall. ex Lehm, *Geranium rectum* Trautv., *Geranium collinum* Stephan ex Willd., *Galium boreale* L., *Stellaria soongorica* Roshev. Сенильных особей нами не обнаружено. Общее состояние фитоценоза нормальное. Возрастной состав нормальный неполночленный, с преобладанием генеративных особей. Возрастной состав на 1 м²: генеративных – 13,6; разновозрастных вегетативных (виргинильные, имматурные, ювенильные) – 5,6; особей; проростки – 5,3.

Вторая микропопуляция площадью 32 м² расположена на разрушенной скальной гряде западного макросклона (N43°00'88", E078°15'533"). Каменистость составляет 70%. Проективное покрытие – 40%. Скальный массив с запада окружен древостоем из *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey., *Betula tianschanica* Rupr. В состав травянистого сообщества входят следующие виды: *Atragene sibirica* L., *Kaufmannia semenovii* (Herd.) Regel, *Fragaria vesca* L., *Hepatica falconeri* (Thoms.) Steward, *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Geranium rectum* Trautv., *Paropyrum anemonoides* (Kar. et Kir.) Ulbr., *Asplenium trichomanes* L., *Polypodium vulgare* L., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Sedum ewersii* Ledeb., *Sedum hybridum* L., *Carex* sp., *Allium tianschanicum* Rupr., *Saxifraga sibirica* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Stellaria soongorica* Roshev., *Impatiens* sp. На этом участке всего насчитывается 30 генеративных и 24 – разновозрастных вегетативных особи, проростков и сенильных растений не обнаружено. Популяция стабильная, развивающаяся.

ЛИТЕРАТУРА

- Гамаюнова А. П.** Род 321. Печёночница – *Hepatica* // Флора Казахстана : в 9 тт. / гл. ред. Н. В. Павлов. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. – Т. 4. – С. 66–68.
- Карписонова Р. А.** Итоги интродукции видов рода *Hepatica* // Интродукция и приемы культуры цветочно-декоративных растений / акад. Н. В. Цицин. – М.: Наука, 1977.
- Котухов Ю. А., Данилова А. Н., Ануфриева О. А.** Современное состояние популяций редких и исчезающих растений Восточного Казахстана. – Алматы, 2009. – Книга 2. – 140с.
- Работнов Т. А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. Ин-та АН СССР. Геоботаника. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1950. – Сер. 3. – Вып. 6. – С. 7–204.
- Работнов Т. А.** Структура и методика изучения ценотипических популяций многолетних травянистых растений // Экология, 1978. – № 2. – С. 5–13.
- Самойлова В. А., Нелина Н. В.** *Hepatica falconeri* (Thoms.) Steward. – Печеночница Фальконери // Красная книга Казахстана. Растения. – Астана, 2014. Т.2, Часть 1. – С. 44.
- Смирнова О. В.** Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М.: Наука, 1968. – С. 155–183.
- Юзепчук С. В.** Род Печёночница – *Hepatica* // Флора СССР: в 30 т. / гл. ред. В. Л. Комаров. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Т. 7– С. 282–285.

УДК 574.24:581.52

Генетическое разнообразие, морфология и экология *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah. (Цианопроکاریота) от тундровых до степных экосистем
Genetic diversity, morphology and ecology of *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah. (Cyanoprokaryota) from tundra to steppe ecosystems

Патова Е. Н.¹, Сивков М. Д.¹, Новаковская И. В.¹, Егорова И. Н.²,
Давыдов Д. А.³, Романов Р. Е.⁴, Харпухаева Т. М.⁵

Patova E. N.¹, Sivkov M. D.¹, Novakovskaya I. V.¹, Egorova I. N.²,
Davydov D. A.³, Romanov R. E.⁴, Kharpuhaeva T. M.⁵

¹ ФГБУН «Институт биологии Коми НЦ УрО РАН», г. Сыктывкар, Россия. E-mail: patova@ib.komisc.ru
Institute of Biology, Komi Science Centre RAS, Syktyvkar, Russia

² Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск, Россия. E-mail: egorova@sifibr.irk.ru

³ Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН, г. Апатиты, Россия. E-mail: d_disa@mail.ru

⁴ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: romanov_r_e@ngs.ru

⁵ ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия. E-mail: takhar@mail.ru

¹ Institute of Biology, Komi Science Centre RAS, Syktyvkar, Russia

² Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russia

³ Polar-alpine botanical garden-institute of the Kola SC RAS, Apatity, Russia

⁴ Central Siberian Botanical Garden, SB, RAS, Novosibirsk, Russia

⁵ Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude, Russia

Реферат. В работе приведены результаты изучения морфологических свойств, экологии, функциональных показателей и генетического разнообразия популяций широко распространенного вида цианопроکاریоты *Nostoc commune*, обитающих на широтном градиенте от тундровых и альпийских регионов до степных сообществ Евразии.

Summary. The results of studying the morphological properties, ecology, functional indices and genetic diversity of populations of the widespread species *Nostoc commune* growing on a latitudinal gradient from the tundra and alpine regions to the steppe communities of Eurasia are presented.

Цианопроکاریота/цианобактерия *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah. – один из наиболее широко распространенных в наземных экосистемах видов. Данный вид образует макроскопические талломы, входит в комплекс доминантов растительных сообществ от тундровых до пустынных районов. *N. commune* благодаря способности к фиксации молекулярного азота играет особую роль в структурно-функциональной организации наземных экосистем арктических, аридных и горных регионов. Данный вид является космополитным и имеет широкую экологическую амплитуду – способен обитать как в водных, так и в наземных условиях, при разных температурах и условиях увлажнения. Вид используется в качестве модельного объекта многими исследователями (Novis, Smissen, 2006; Řeháková et al., 2007; Arima et al., 2012). Представители гетероцитных цианопроکاریот рода *Nostoc* Vauch. ex Born. et Flah. (носток) имеют сходные, трудно различимые морфологические признаки. Собранный в природе материал и культуральные штаммы ностоков можно определить до вида только по морфологическим характеристикам зрелых колоний, что не всегда представляется возможным. В связи с этим точная идентификация в природном материале и в культурах вызывает трудности и требует дальнейшего исследования данного рода не только с морфологических и физиологических позиций, но и привлечения современных молекулярно-генетических методов. Изучение генетической дифференциации

популяций видов данного рода, изучение полиморфизма географически удаленных популяций, произрастающих в горных и равнинных местообитаниях различных природно-климатических зон, позволит подойти ближе к пониманию генетической изменчивости видов рода носток и других видов цианопрокариот на широтном градиенте.

Цель работы – изучение морфологических свойств, экологии, функциональных показателей и генетического разнообразия популяций *Nostoc commune*, произрастающих на широтном градиенте от тундровых и альпийских регионов до степных сообществ Евразии.

Пробы были собраны авторами публикации в течение 2012–2016 гг. в разных регионах России от тундровых до степных сообществ (таблица). Морфологические показатели были изучены для макроколоний, собранных в природных условиях. Измеряли размеры клеток и гетероцит. Средние размеры определяли по 100 измерениям по 60–70 срезам колонии. Для талломов из разных районов в лаборатории (при одинаковых условиях освещения, температуры и влажности талломов) выполнены сравнительные измерения фотосинтеза на инфракрасном газоанализаторе NDIR-7000 (SAXON Junkalor, Германия) и азотфиксации. Исследование азотфиксации выполнено методом ацетиленовой редукции (Stewart et al., 1968). Измерения этилена проведены на газовом хроматографе (Цвет-800, Россия). Для калибровки газоанализатора и газового хроматографа использовали поверочно-газовые смеси производства Linde Gas (АО «Линде Газ Рус», Россия). В сравнительной оценке качественного состояния талломов в качестве индикатора использовали хлорофильный индекс ChlNDI, рассчитанный на основе измерения отражательных спектров (измерены на спектро радиометре FitldSpec HH 375-1075, США). Для оценки генетического разнообразия использован фрагмент последовательности гена 16S. Тотальная ДНК выделена с помощью набора «FastDNA Spin Kit» (QBioGene, Canada). Выделенную ДНК хранили при температуре –20 °С. Для амплификации фрагмента последовательности гена 16S использова-

Таблица

Функциональные характеристики макроколоний *Nostoc commune* из разных регионов Евразии

Номер пробы	Район сборов	Сообщество	Год сбора	NA	St. Dev.	ChlNDI	St. Dev.	Φ	St. Dev.
12	Полярный Урал	кустарничковая тундра	2013	134	9	0,316	0,019	1,89	0,10
13	Полярный Урал	пятнистая тундра	2013	81	0,34	0,185	0,005	1,28	0,04
3	Большеземельская тундра	ивняково-ерниковая тундра	2012	71	36	0,214	0,020	1,83	0,17
19	Мурманская обл.	луговое сообщество	2015	103	18	–	–	2,74	0,17
14	Приполярный Урал	горная тундра	2015	163	7	0,363	0,005	3,26	0,39
21	Приполярный Урал	горная тундра	2012	183	28	0,402	0,013	3,76	0,54
1	Забайкальский край	степь	2016	270	34	0,278	0,013	3,12	0,55
6	Сев. Кавказ, Новороссийск	горно-лесной пояс	2015	205	13	0,469	0,039	5,17	0,32
2	Курганская обл.	степь	2016	215	7	0,350	–	4,28	0,34
20	Курганская обл.	степь	2016	137	35	0,352	0,015	2,81	0,86
16	Республика Бурятия	степь	2014	304	45	0,353	0,004	4,52	0,54
15	Республика Хакасия	степь	2014	465	114	0,302	0,040	8,59	0,66
9	Сев. Тянь-Шань, Казахстан	горный луг	2016	334	31	0,359	0,010	6,96	1,09
10	Монголия	степь	2014	139	7	0,210	0,014	2,09	0,40
7	Приморский край	морская терраса	2016	155	25	0,331	0,045	5,40	0,29
17	Иркутская обл. (о.Ольхон)	луговое сообщество	2013	140	6	0,223	0,011	2,78	0,40

Примечание: NA – нитрогеназная активность, мкг C₂H₄ г⁻¹ч⁻¹; St. Dev. – стандартное отклонение для показателя; ChlNDI – хлорофильный индекс; Φ – фотосинтез, мг CO₂ г⁻¹ч⁻¹;

ны праймеры CYA781R и CYA106L. Выравнивание последовательностей и последующий анализ проводили при помощи программы MEGA 6.0. Для построения филогенетических деревьев был использован метод объединения ближайших соседей (NJ). Ваучерные образцы депонированы в коллекцию водорослей гербария SYKO.

Проведенные исследования показали, что изученные популяции ностока на широтном градиенте имеют некоторые отличия по исследованным параметрам.

Морфологический анализ выявил статистически значимые различия размеров клеток для популяций из тундровых и горных областей, как между собой, так и с популяциями из степных районов (Tukey test, $p < 0,05$). Размеры клеток у южных популяций ностоков крупнее. Для гетероцит такая закономерность не отмечена (рис. 1). Различия размеров клеток из южных областей между собой оказались статистически не значимы (Tukey test, $p = 0,821$). Размеры клеток исследованных популяций ранжируются (за исключением ностоков из самых северных районов) в ряду широтной зональности Тянь-Шань >

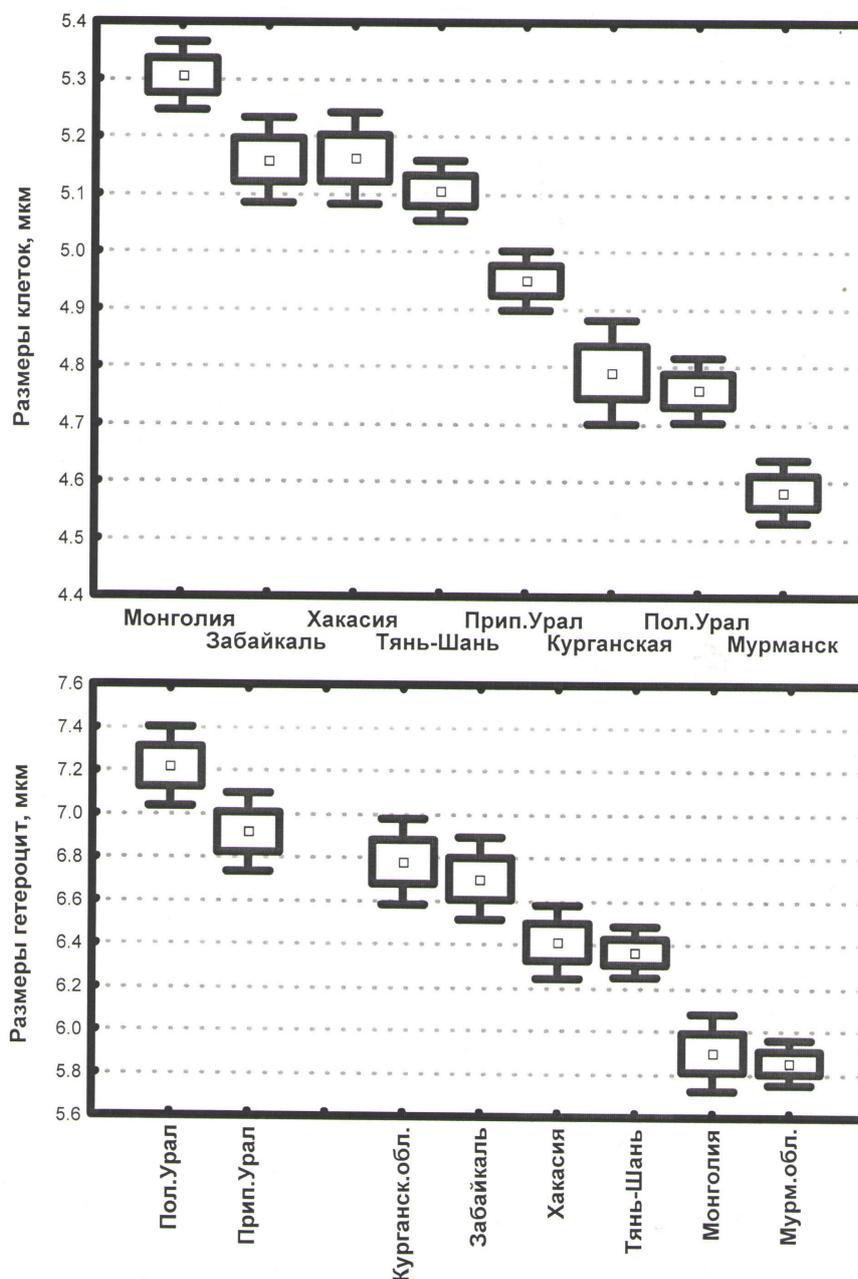


Рис. 1. Средние размеры (со стандартной ошибкой) клеток и гетероцит *Nostoc commune* в исследованных районах.

Хакасия > Приполярный Урал > Мурманская область > Полярный Урал. Анализ экологических условий в местах сбора колоний показал, что в условиях более сильного увлажнения наблюдаются более крупные размеры клеток и гетероцит.

Функциональные характеристики колоний также имеют различия на широтном градиенте. Результаты измерений нитрогеназной активности показали максимальные ее скорости (270–465 мкг C_2H_4 г⁻¹ч⁻¹) для ностоков из степных районов (таблица). Этим же пробам соответствовали более высокие значения скорости фотосинтеза (максимально 8,59 мг CO_2 г⁻¹ч⁻¹). Нитрогеназная активность ностоков из северных регионов была существенно ниже, в пределах 134–187 мкг C_2H_4 г⁻¹ч⁻¹. Фотосинтез ностоков из северных регионов также имел более низкие значения 1,89–5,40 мг C_2H_4 г⁻¹ч⁻¹. Заметных различий для исследованных популяций по хлорофильному индексу, измеренному для макроколоний, не выявлено, он варьировал в пределах 0,210–0,469.

Для выявления полиморфизма популяций ностока проведены исследования с использованием широко применяемой при изучении цианобактерий и других прокариотных организмов последовательности гена 16S рРНК (рис. 2). Изученные образцы из разных регионов обнаруживают высокое сходство исследуемого генетического материала. При этом на филогенетическом древе можно выделить отдельные клады, объединяющие ностоки из северных и южных регионов. В общую кладу входят образцы разных популяций *N. commune*, собранных в тундровых и горных районах европейского Севера, к ним примыкают популяции из северных регионов азиатского сектора. В общую кладу с хорошей поддержкой объединились популяции более южных горных и степных регионов. Отдельную кладу сформировали две популяции ностока, собранные в горных районах с морским климатом (Приморский край и Северный Кавказ, в районе Новороссийска). Генетически наиболее удаленной от остальных штаммов оказалась популяция *N. commune*, собранная на острове Ольхон (Иркутская обл.).

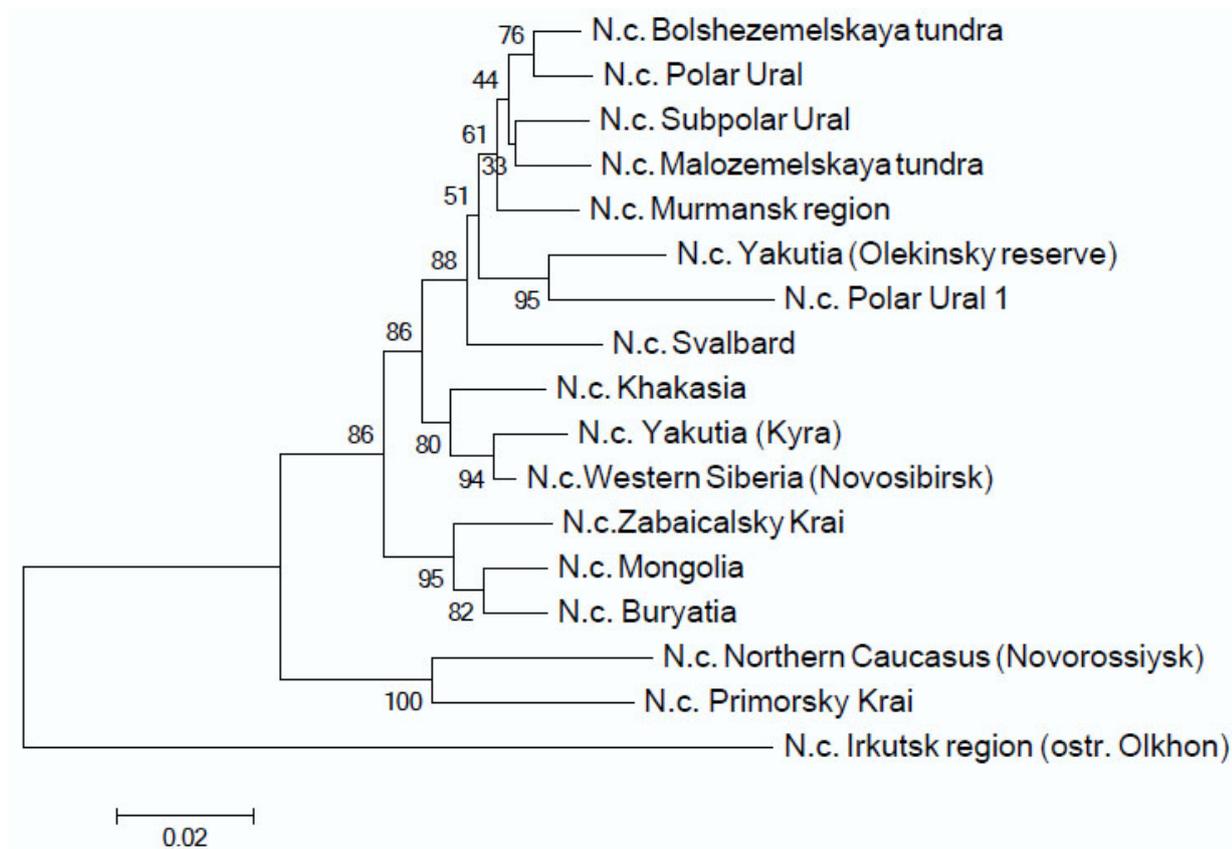


Рис. 2. Филогенетическое древо, построенное на основе последовательности гена 16 S рРНК для исследованных популяций *Nostoc commune*. Использован метод объединения ближайших соседей (NJ).

Проведенные исследования указывают на существование морфологических и функциональных различий у исследованных популяций *N. commune*, обитающих в разных географических зонах, что подтверждается и данными анализа генетического разнообразия популяций.

Благодарности. Результаты получены при поддержке грантов РФФИ № 18-04-00643 и 18-04-00171.

ЛИТЕРАТУРА

Arima H., Horiguchi N., Takaichi S., Kofuji R., Ishida K-I., Wada K., Sakamoto T. Molecular genetic and chemotaxonomic characterization of the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* and its neighboring species // FEMS Microbiol. Ecol., 2012. – Vol. 79. – P. 34–45.

Novis P. M., Smissen R. D. Two genetic and ecological groups of *Nostoc commune* in Victoria Land, Antarctica, revealed by AFLP analysis // Antarctic Science, 2006. – Vol. 18, No. 4. – P. 573–581.

Řeháková K., Johansen J. R., Casamatta D. A., Xuesong L., Vincent J. Morphological and molecular characterization of selected desert soil cyanobacteria: three species new to science including *Mojavia pulchra* gen. et sp. nov. // Phycologia, 2007. – Vol. 46. – P. 481–502.

Stewart W. D. P., Fitzgerald G. P., Burris R. H. Acetylene reduction by nitrogen fixing bluegreen algae // Arch. Microbiol., 1968. – Vol. 62, No. 4. – P. 336–348.

УДК 575.1:631.52:624.23

Пути регенерации растений вишни степной (*Prunus fruticosa* Pall) в условиях *in vitro*

The ways of *in vitro* regeneration of cherry (*Prunus fruticosa* Pall)

Плаксина Т. В.¹, Солохина А. А.², Артамонова О. Н.², Бородулина И. Д.²

Plaksina T. V.¹, Solohina A. A.², Artamonova O. N.², Borodulina I. D.²

¹ Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий, г. Барнаул, Россия. E-mail: tplaksina@mail.ru

² Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: borodulina.irina@gmail

¹ Federal Altai Scientific Centre of Agro-BioTechnologies, Barnaul, Russia

² Altai State University, Barnaul, Russia

Реферат. Исследованы особенности морфогенеза листовых эксплантов вишни степной сорта ‘Памяти Левандовского’ и перспективных гибридов 3-11-20; 972-7-16 в условиях *in vitro*. Изучено влияние регуляторов роста ИМК, ИУК, НУК, БАП, ТДЗ на индукцию геммогенеза и каллусогенеза.

Summary. The features of leaves explants morphogenesis of cherry variety ‘Pamyati Lewandowskogo’ as well as hybrids 3-11-20; 972-7-16 *in vitro* have been investigated. Influence of growth regulators: IBA, IAA, NAA, BAP, and TDZ on the induction of gemogenesis and callusogenesis have been studied.

Биотехнологические приемы, основанные на культивировании органов и тканей многолетних растений в условиях *in vitro*, позволяют решить проблему массового тиражирования ценных видов, форм и сортов для пополнения генофонда, создания медленно растущих коллекций в условиях *in vitro*. В настоящее время активно развиваются такие направления как генная инженерия, клеточная и тканевая селекция, соматическая гибридизация. Перечисленные направления могут успешно реализоваться только при наличии надежных способов регенерации растений из тех или иных типов эксплантов (листовые диски, корни, каллусные ткани, пыльники и так далее). Основу морфогенеза, как процесса образования определенных структур, составляют процессы размножения, роста и дифференцировки клеток. По мнению S. M. Woo с соавторами (2008), культура изолированных листовых эксплантов – перспективная система не только для массового размножения, но и для изучения фундаментальных основ морфогенеза в условиях *in vitro*, так как отсутствие апикальных меристем у листа дает возможности индуцировать широкий спектр морфогенных ответов клетками экспланта. Для многих плодовых, ягодных и декоративных растений морфогенез в культуре тканей остается открытым вопросом. Это во многом обусловлено видовой и сортовой специфичностью растений, требующих индивидуальной оптимизации условий культивирования и необходимостью изучения факторов, влияющих на морфогенез в изолированных тканях, а также поиском путей повышения результативности.

Цель исследования – оценка регенерационной способности листовых эксплантов вишни степной в культуре *in vitro*.

Материалы и методы

В настоящее время в лаборатории биотехнологии и цитологии Федерального Алтайского научного центра агробиотехнологий (ФАНЦА) продолжаются исследования по изучению основных факторов, влияющих на процессы морфогенеза изолированных соматических тканей перспективных гибридов и сортов вишни степной.

В работе использованы перспективные гибриды вишни 3-11-20, 972-7-16 и сорт ‘Памяти Левандовского’ селекции ФГБНУ «НИИСС» им. М. А. Лисавенко. В качестве первичных эксплантов ис-

пользованы молодые листья растений, культивируемых *in vitro*. Культивирование эксплантов *in vitro* проводили по общепринятым методикам (Методические рекомендации, 1996; Бутенко, 1999) на средах с минеральным составом по прописям Мурасиге и Скуга (MS) (Murashige, Skoog, 1962). Для изучения действия регуляторов роста (РР) на процесс морфогенеза использовали вещества из группы ауксинов: β -индолил-3-масляную кислоту (ИМК), α -нафтилуксусную кислоту (НУК), 2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д), индолилуксусную кислоту (ИУК), и вещества с цитокининовой активностью: 6-бензиламинопурин (6-БАП) и тидиазурон (ТДЗ). РР вносили в среды для регенерации в концентрациях от 0,5 до 16,7 мкМ/л. Всего было протестировано 19 вариантов питательных сред.

Процессы регенерации проходили в условиях фотопериода 16/8 часов свет/темнота при 24 ± 1 °С и интенсивности освещения 2000–3000 люкс и в условиях темноты. Регенерационную способность культивируемых тканей и органов оценивали по количеству эксплантов, регенерировавших морфогенные структуры (почки, корни, листья, побеги) или пролиферирующие только каллусную массу. При анализе каллусов учитывали такие морфологические признаки как цвет и консистенцию. Математическая обработка результатов исследований проведена с помощью компьютерной программы *Microsoft Office Excel* (2007).

Результаты исследований и обсуждение

Индукцию и регулирование морфогенеза у изолированных тканей осуществляют введением в питательные среды РР из групп цитокининов и ауксинов. В наших исследованиях в процессе культивирования изолированных листьев на искусственных питательных средах с относительно невысокой концентрацией цитокинина БАП (4,43 мкМ) в сочетании с ауксинами ИМК или НУК в концентрации 0,5–0,7 мкМ на листовых пластинках наблюдали прямой органогенез в основании листа в виде меристематических конусов, почек, листьев и побегов. Подобную реакцию имели 20–80 % эксплантов в зависимости от генотипа (рис. 1, 2, 3).

При увеличении концентрации ауксинов в 10 раз в сочетании с БАП 4,43 мкМ образовали каллус в основании листа и по краю листовой пластинки от 13 до 83 % эксплантов всех генотипов. У 27 % эксплантов незначительный рост каллуса сопровождался органогенезом в виде микропобегов от 1 до 8 шт./эксплант (рис. 1, 2, 3). При последующем субкультивировании таких эксплантов на среде с вдвое уменьшенным содержанием РР развивались полноценные побеги.

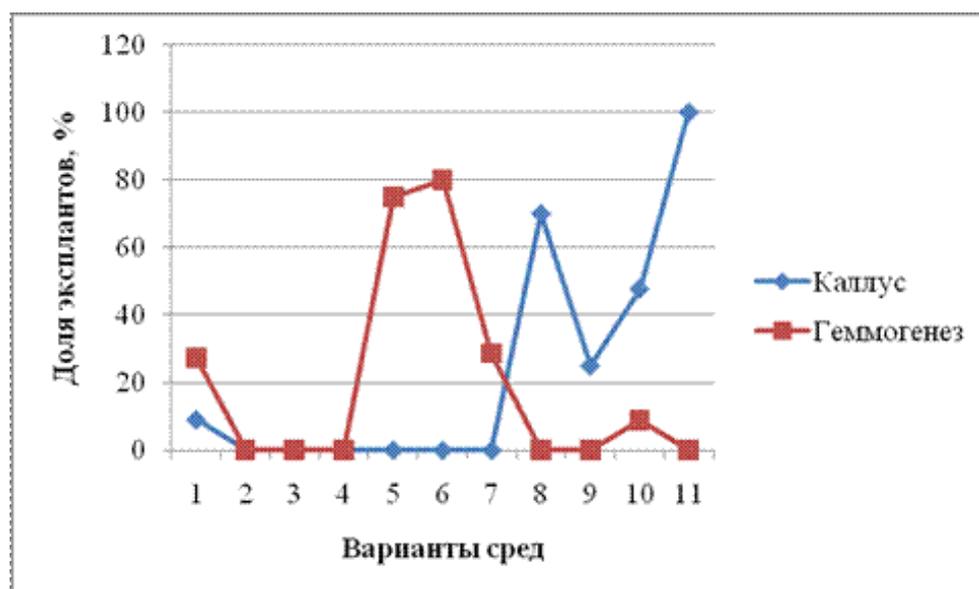


Рис. 1. Реакция листовых эксплантов гибрида 972-7-16 на гормональный состав питательных сред.
Примечание: 1–4,43 БАП+5,0 ИМК; 2–4,43 БАП+0,63 ИМК; 3–4,43 БАП+0,5 ИМК; 4–4,43 БАП+5,7 ИУК; 5–4,43 БАП+0,6 ИУК; 6–4,43 БАП+5,6 НУК; 7– 4,43 БАП+0,7 НУК; 8– 4,55 ТДЗ+5,0 ИМК; 9–4,55 ТДЗ+0,63 ИМК; 10–4,55 ТДЗ+0,5 ИМК; 11–9,09 ТДЗ+10,0 ИМК.

Дальнейшее увеличение концентрации БАП и ИМК/НУК в 2–3 раза стимулировало рост каллусной массы, начиная с основания листа и распространяясь по всей листовой пластинке в 10–90 % случаях (рис. 3, 4). Структура каллуса была неоднородной, с плотными и рыхлыми участками. Цвет каллуса варьировал от светло-зелёного до коричневого. Использование в качестве ауксина НУК усиливало рост каллуса. У большинства эксплантов органогенез не наблюдался. Лишь отдельные экспланты сорта ‘Памяти Левандовского’ (10 %) на этих средах имели геммогенез в виде листьев и микропобегов.

В последнее время в качестве эффективного индуктора морфогенеза используют ТДЗ (Зайцева, 2015; Пищева, 2016). В наших экспериментах включение ТДЗ в концентрации 4,55 мкМ в сочетании с ИМК 0,6 мкМ приводило к росту каллуса на листовой пластинке почти у 1/2 эксплантов (29–57 %). Увеличение концентрации ИМК в 10 раз при том же уровне ТДЗ усиливало рост каллуса до 76 %. Увеличение концентрации ТДЗ до 9,0 мкМ, ИМК до 10 мкМ вызвало рост каллуса у 100 % эксплантов гибридов 3-11-20, 972-7-16 и 36 % эксплантов сорта Памяти Левандовского. Он начинался от основания листа, распространяясь по центральной жилке и к концу 30 дня культивирования покрывал весь лист со всех сторон. Структура формировавшегося каллуса была плотной, бугристой, но встречались участки с рыхлыми клетками. Его цвет был от белого до светло-зелёного. Геммогенез наблюдался только у 18 % эксплантов сорта ‘Памяти Левандовского’.

Эмпирический поиск необходимого баланса ауксина и цитокинина представляет собой один из ключевых моментов при разработке методики индукции морфогенеза. Исследования, проведённые С. А. Муратовой с соавторами (2011) выявили, что для индукции морфогенеза из листовых эксплантов растений рода *Rubus* необходимо 2,0–5,0 мг/л цитокинина и один из ауксинов в концентрации 0,5–1,0 мг/л.

В наших исследованиях увеличение концентрации БАП в 2–3 раза (8,86/13,29 мкМ) по сравнению с первоначально используемой (4,43 мкМ) совместно с ауксином ИМК в концентрации 10 или 15 мкМ (либо НУК 11,1 или 16,7 мкМ) способствовало значительному росту каллусной массы. Эффективным индуктором оказалась НУК: на средах с данным ауксином от 80 до 92 % эксплантов имели рыхлый, оводнённый каллус светло-зелёного цвета. На втором месте по эффективности – ИМК: индукция

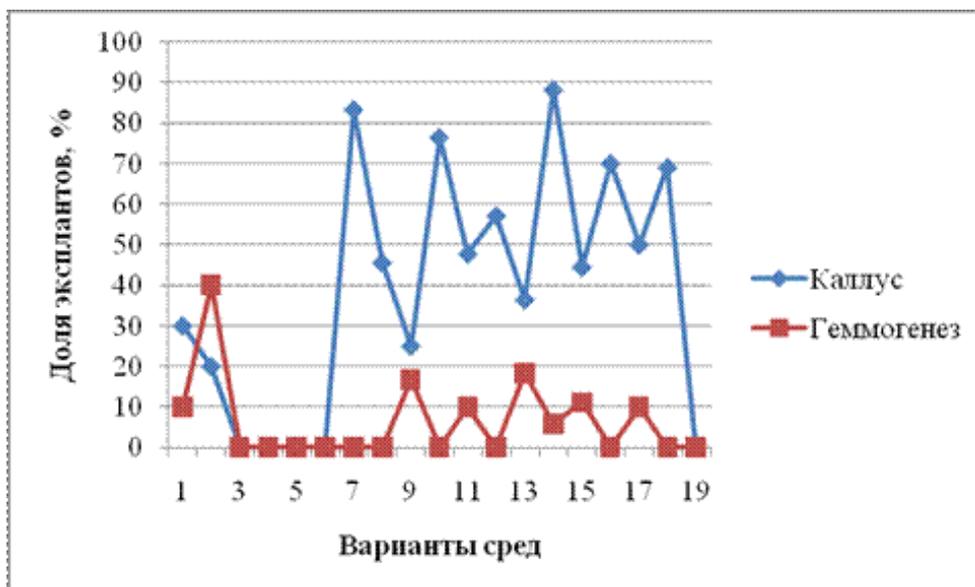


Рис. 2. Реакция листовых эксплантов сорта Памяти Левандовского на гормональный состав питательных сред. Примечание: 1–4,43 БАП+5,0 ИМК; 2–4,43 БАП+0,63 ИМК; 3–4,43 БАП+0,5 ИМК; 4–4,43 БАП+5,7 ИУК; 5–4,43 БАП+0,7 ИУК; 6–4,43 БАП+0,6 ИУК; 7–4,43 БАП+5,6 НУК; 8–4,43 БАП+0,7 НУК; 9–4,43 БАП+0,6 НУК; 10–4,55 ТДЗ+5,0 ИМК; 11–4,55 ТДЗ+0,63 ИМК; 12–4,55 ТДЗ+0,5 ИМК; 13–9,09 ТДЗ+10,0 ИМК; 14–13,65 ТДЗ+10,0 ИМК; 15–8,86 БАП+11,1 НУК; 16–13,29 БАП+16,7 НУК; 17–8,86 БАП+10,0 ИМК; 18–13,24 БАП+15,0 ИМК; 19–8,86 БАП+0,2 ИМК.

каллуса наблюдалась у 50–100 % эксплантов (рис. 2, 3). Каллус характеризовался гетерогенной структурой и был от светло-зелёного до коричневого цвета. В вариантах с высоким содержанием БАП и ауксинами (рис. 2) геммогенез имели только экспланты сорта Памяти Левандовского (10–11 %). Таким образом, использование вышеуказанных концентраций РР способствовало получению большого количества каллусной массы для дальнейших исследований.

Повышение эффективности селекционной работы отчасти обусловлено использованием метода каллусогенеза (повышается частота соматональной изменчивости) с последующей регенерацией из него растений. Для стимуляции каллусо- и органогенеза часто применяют ауксин 2,4-Д. В его присутствии каллус нарастает постепенно, не темнеет в течение 4–6 месяцев и может долго сохранять регенерационную способность. Однако у растений, полученных с использованием 2,4-Д, наблюдается повышенный процент форм, несущих соматональные изменения (Муратова и др., 2011). В нашем эксперименте, при внесении в питательную среду 2,4-Д, через две недели культивирования в темноте, на листовых пластинках образовался каллус светло-желтого цвета, состоящий из мелких клеток, плотной консистенции.

Дальнейшее культивирование эксплантов в условиях фотопериода (2 недели) способствовало увеличению каллусной массы, при этом цвет каллуса не изменялся, лишь у отдельных эксплантов появились светло-коричневые участки с антоциановыми пигментами. При последующем субкультивировании этот каллус погиб. Поэтому мы считаем, что на вышеуказанной среде был получен неморфогенный каллус. Наши предположения согласуются с экспериментами Н. А. Вечерниной (2004), которая отмечает, что каллусы с меристематическими очагами, полученные от листовых эксплантов примулы, при помещении в условия фотопериода возобновляли синтез хлорофилла и зеленели.

Морфогенный каллус обычно имеет плотную консистенцию, бугристую поверхность, а его цвет варьирует от молочно-белого до желтого. У одного и того же генотипа могут встречаться как морфогенные, так и неморфогенные каллусы (Савельев и др., 2009). В нашем случае цвет каллуса, в зависимости от концентрации РР, варьировал от молочно-белого/светло-зеленого до бурого. По консистенции каллус был плотным и среднеплотным. Известно, что прозрачный, рыхлый, оводненный каллус, как правило, не регенерирует микрорастения (Тимофеева, Румянцева, 2012).

Таким образом, проведенные экспериментальные исследования показали, что листовые экспланты вишни степной (*Prunus fruticosa* Pall) способны к прямому органогенезу и к каллусогенезу в

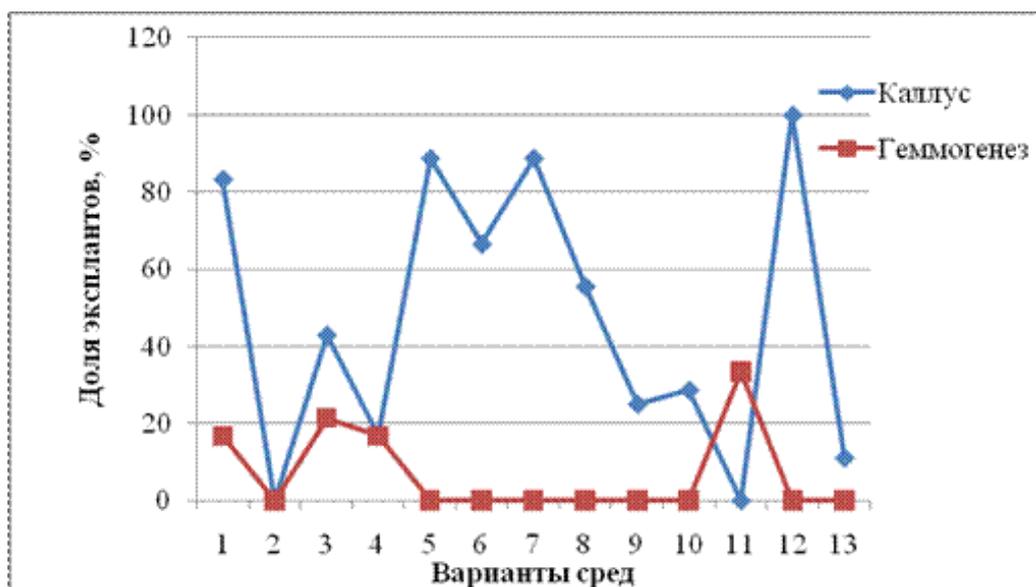


Рис. 3. Реакция листовых эксплантов гибрида 3-11-20 на гормональный состав питательных сред.
Примечание: 1–4,43 БАП+5,0 ИМК; 2–4,43 БАП+0,63 ИМК; 3–4,43 БАП+0,5 ИМК; 4–4,43 БАП+5,7 ИУК; 5–8,86 БАП+11,1 НУК; 6–8,86 БАП+10,0 ИМК; 7–13,24 БАП+16,7 НУК; 8–13,24 БАП+15,0 ИМК; 9–4,55 ТДЗ+5,0 ИМК; 10–4,55 ТДЗ+0,63 ИМК; 11–4,55 ТДЗ+0,5 ИМК; 12–9,09 ТДЗ+10,0 ИМК; 13–13,24 БАП+15,0 ИМК.

культуре *in vitro*. Для стимуляции органогенеза прямым путем достаточно использовать относительно невысокие концентрации цитокинина БАП 4,43 мкМ совместно с ИМК 0,63 мкМ для эксплантов сорта Памяти Левандовского; для гибрида 972-7-16 – такую же концентрацию БАП, но с повышенной концентрацией НУК (5,6 мкМ); для гибрида 3-11-20 в качестве цитокинина предпочтительно использовать ТДЗ 4,55 мкМ совместно с ИМК 0,5 мкМ. Эффективными индукторами каллусогенеза стали высокие концентрации РР и их совместное использование (БАП + НУК/ИМК или ТДЗ + НУК/ИМК). Из исследованных генотипов листовые экспланты гибрида 972-7-16 отличались высокой способностью к гемогенезу. На втором месте по этому признаку были экспланты сорта ‘Памяти Левандовского’.

ЛИТЕРАТУРА

Бутенко Р. Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнология на их основе. – М.: ФБК-ПРЕСС, 1999. – 160 с.

Вечернина Н. А. Методы биотехнологии в селекции, размножении и сохранении генофонда растений. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2004. – 205 с.

Методические рекомендации. Индукция морфогенеза и тканевая селекция плодовых и ягодных культур. – Мичуринск, 1996. – 74 с.

Муратова С. А., Соловых Н. В., Терехова В. И. Индукция морфогенеза из изолированных соматических тканей растений. – Мичуринск: Изд-во Мичуринского госагроуниверситета, 2011. – 107 с.

Зайцева Ю. Г. Особенности морфогенеза и размножения *in vitro* некоторых представителей рода *Rhododendron* L.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2015. – 17 с.

Пищева Г. Н. Регенерационные особенности первичных эксплантов *Phlox paniculata* L. в культуре *in vitro* // Достижения науки и техники АПК, 2016. – Т.30, № 9. – С. 40–43.

Савельев Н. И., Олейникова О. Я. Использование метода андрогенеза *in vitro* в работе с плодовыми ягодными культурами. – Мичуринск-наукоград: Всеросс. научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений имени И. В. Мичурина, 2009. – 49 с.

Тимофеева О. А., Румянцева Н. И. Культура клеток и тканей растений. – Казань: Изд-во Казанского федерального ун-та, 2012. – 91 с.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // *Physiol. Plant.*, 1962. – V.15, № 13. – P. 473–497.

Woo S. M., Wetzstein H. Y. Morphological and histological evaluations of *in vitro* regeneration in *Elliottia racemosa* leaf explants induced on media with thidiazuron // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 2008. – Vol. 133. – P. 167–172.

УДК 581.92:582.675.1

Род *Pulsatilla* Mill. в Гербарии им. Л. М. Черепнина

Genus *Pulsatilla* Mill. in the herbarium KRAS

Постников Ю. А.

Postnikov Y. A.

Сибирский федеральный университет, Институт фундаментальной биологии и биотехнологии, г. Красноярск, Россия.
E-mail: alfanagval@gmail.com

Siberian Federal University, Institute of Fundamental Biology and Biotechnology, Krasnoyarsk, Russia

Реферат. Представлены первичные данные о роде прострел (*Pulsatilla* Mill.) в Гербарии KRAS. Высказано тактическое соображение об оцифровке гербариев.

Summary. Primary data on the genus *Pulsatilla* Mill. in Herbarium KRAS are presented. The tactical consideration of the digitization of herbarium samples has been made.

Цель данной статьи – кратко рассказать о роде прострел (*Pulsatilla* Mill.), представленном в Гербарии им. Л. М. Черепнина Красноярского государственного педагогического университета им. В. П. Астафьева (КГПУ). Гербарий основан в 1938 г. Леонидом Михайловичем Черепниным, зарегистрирован в Index Herbariorum в 1977 г. и имеет акроним KRAS. Более подробную информацию можно получить на сайте КГПУ (<http://www.kspu.ru/division/herba/>, <http://herba.kspu.ru/>). Данные о гербарии на сайте БИН РАН – IndexHerbariorumRossicum (<http://www.binran.ru/resources/current/herbaria/herbariums/49-detail.html>). К настоящему времени коллекция составляет около 140 тыс. образцов и продолжает пополняться.

Ниже привожу замечания по материалам рода *Pulsatilla* Mill. в Гербарии KRAS.

1. На февраль 2017 г. в Гербарии KRAS имеется 220 листов пяти видов и одного гибрида прострелов, а также дублиеты (табл. 1). Коллекция охватывает диапазон времени с 1938 по 2006 гг. Кроме того, имеются прострелы в еще не обработанных сборах, в т. ч. 2016 г. (*P. patens* (L.) Mill.).

2. В коллекции преобладают образцы *P. flavescens* (Zucc.) Juz. Это связано с тем, что данный вид представлен наиболее широко в местах исследования. География гербарных сборов охватывает юг Красноярского края, территории Республик Хакасии и Тывы.

Таблица 1

Виды рода *Pulsatilla* Mill. в Гербарии KRAS

Видовое название	Количество листов
<i>Pulsatilla flavescens</i> (Zucc.) Juz.	111
<i>Pulsatilla multifida</i> (Pritz.) Juz.	19
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	7
<i>Pulsatilla tenuiloba</i> (Turcz.) Juz.	3
<i>Pulsatilla turczaninovi</i> Krylov&Serg.	67
<i>Pulsatilla turczaninovi</i> x <i>P. flavescens</i> (гибрид)	5
Дублиеты	8
Итого	220

3. Вид *P. flavescens* (Zucc.) Juz. теперь следует именовать *P. orientali-sibirica* Stepanov – прострел восточно-сибирский (Степанов, 2014). Любопытно то, что данный вид образует в Средней Сибири монопопуляции только с желтыми цветками. Растения с фиолетовыми, или бело-фиолетовыми цветками

также встречаются, но отдельно. Эти фиолетовые формы относят к виду *P. multifida*, либо *P. patens*. Смешанные популяции автором статьи не были обнаружены. Согласно Гордягину А. Я. (1920), желтые, белые и фиолетовые цветки именно перемешаны в окрест. г. Казани. Во всяком случае автор не отмечает раздельности произрастания растений с разной окраской. Л. М. Черепнин (1961, с. 163) пишет, что для желтеющего характерна серно-желтая окраска. И это тоже несколько удивительно: в окрестностях Красноярска в настоящее время ярко-желтые цветки не попадаются вовсе, либо крайне редко. Чаще окраска бледно-желтая, светло-желтая. В фондах Гербария KRAS таких ярких, лимонно-желтых цветков немало. Возможным объяснением этого факта может стать изменение климата, вызванное строительством Красноярской ГЭС. Первый блок плотины был запущен в 1967 г.

4. Наличие видов *P. patens*, *P. flavescens* и *P. multifida* отражает две точки зрения на эти виды. Либо это разные виды – прострелы восточно-сибирский (желтеющий) и многонадрезанный, либо один вид – прострел поникший. Фактически иллюстрация к политипической и монотипической концепциям вида.

5. Как правило, в подавляющем большинстве случаев прострел восточно-сибирский имеет 6 листочков околоцветника (окрест. г. Красноярска), и лишь иногда, очень редко, больше, и ни разу автором статьи не отмечено 5 или меньше. Два экземпляра из коллекции имеют не 6, а 7 лепестков: «Окрест. г. Красноярска, лев. берег р. Енисей в районе Собакиной речки, юго-западный щебнистый склон в зарослях акации. 07.V.1957. Собрано и определено: Л. Панкратова. № 11892»; и один экземпляр – 8 лепестков, «Окрест. г. Красноярска, Гремячинская сопка, южный склон. 20.V.1957. Собрано: студенты Колпакова, Бич. Определено: Л. М. Черепнин. № 15449». Во «Флоре южной части Красноярского края, (Черепнин, 1961, с. 167), на рисунке № 68, от одного корня отходят 2 побега, один с 6, второй с 7 листочками. Изменчивость прострелов по такому признаку, как количество листочков околоцветника детально, на нескольких тыс. образцов исследована в районе г. Казани (Гордягин, 1920). Согласно этой работе, «нормой» можно считать 6 лепестков, отклонения редки, но случаются регулярно. Образцы данного вида в гербарии KRAS дополняют и согласуются с исследованиями А. Я. Гордягина по этому признаку.

6. Имеется один экземпляр *P. flavescens* вторично-цветущий «Красноярский край, Емельяновский р-н, с. Емельяново, лог Калат, после скашивания. 09.VIII.1951. Собрано и определено: Кашина. № 7052». О том, что прострелы иногда зацветают вторично, нередки упоминания (например, Черепнин, 1961, с. 168; Никитина и др., 1978). Характерно, что у образца цветonos очень короткий, размеры цветка небольшие.

7. Весьма любопытны гибриды *P. turczaninovi* × *P. flavescens*, описанные в статье «О гибриде прострела желтеющего и прострела Турчанинова» (Черепнин, 1953). Недавно они выделены в качестве самостоятельного вида (Степанов, 2014). Прострелы легко гибридизируют (Юзепчук, 1937; Пунина, Гриф, 1984; Цвелёв, 2001). Следует ли гибриды выделять в самостоятельный вид, это вопрос дискуссионный.

8. Окраска листочков околоцветника прострелов *P. turczaninovi*, представленных в гербарии, фиолетовая. Образец «Окрест. г. Красноярска, лев. берег Енисея, по дороге к дому отдыха, южный каменистый склон. 24.IV.1939. Собрал и определил Л. М. Черепнин. № 150», имеет розовую окраску. Л. М. Черепнин (1961) пишет, что у этого прострела окраска листочков околоцветника сине-фиолетовая, иногда попадает розовая.

9. Весной 2016 г. в окрест. пос. Дивный, (150 км от Красноярска на юго-запад) на остепненном прибрежном лугу обнаружена большая (~500 м × 50 м) ценопопуляция *P. turczaninovi*. Луг используется в качестве пастбища для деревенского стада: коровы, лошади, овцы. Совершенно отчетливо в этой ценопопуляции просматривались 3 основных цвета листочков околоцветника: фиолетовый разных оттенков – преобладающий, синий – значительно реже, розовый (красноватый) – очень редкий. Эти различия – пример полиморфизма. Давно известно, что эти цвета определяются пигментами флавоноидной природы – антоцианами (Гордягин, 1920). Возможно, у прострелов фиолетовых, синих и розовых имеются разные антоциановые комплексы, аналогично случаю с различными сортами зустомы (Шоева, 2013).

10. Образец *P. flavescens* «Красноярский край, Рыбинский р-н, с. Спасовка, сосновый бор-зеленомошник, 56°11' с. ш. 95°22' в. д. 23.VI.1988. Собрали: Е. Антипова, Т. Болсуновская. Определено: Е.

Антипова. № 38228», имеет размер цветоноса 63 см, и образец того же вида «Красноярский край, Рыбинский р-н, с.Татьяновка, остепненный вейниковый луг, 55°46' с. ш. 94°54' в. д. 02.VII.1987. Собрали: Е. М. Антипова, студенты. № 37308», – 65 см. То есть очень большие. Во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1937) и во «Флоре Сибири» наибольшая высота для *P. patens* и близких видов указана 45 см. V. Kricsfalussy (2015) указывает максимальную высоту 60 см.

11. Имеется достаточное количество образцов *P. flavescens*, у которых внешняя сторона листочков околоцветника «загрязнена» фиолетовым цветом. В сборах 60-летней давности эта «загрязненность» также присутствует. Как понимать эту «загрязненность»? Каждый ли год она появляется? Или это реакция на холодную весну с заморозками? Существенно, на мой взгляд, что эта загрязненность есть не у всех образцов. У большей части, но не у всех. Загрязненность является, несомненно, морфологическим признаком и, несомненно, переменчивым.

В настоящее время, когда цифровые технологии захватывают мир, не остались в стороне и гербарии (Ботанические коллекции ..., 2015). В оцифровке можно выделить 2 аспекта.

1. Оцифровка собственно растения, т.е. нужно выложить фотографию (или скан) гербарного листа; результат – фотография.

2. Оцифровка данных, сопутствующих экземпляру, т.е. дата, место сбора, коллектор, вид, кто определил и т.д. – результат: простая таблица первичных данных.

Очевидно, что выполнение пункта 1 значительно более затратный процесс, чем выполнение пункта 2. Полагаю, второй пункт вполне по силам каждому гербарию. Для такой работы можно привлечь студентов – эта практическая работа с гербарием может войти в их курсовые работы, практические работы, дипломы и т. д. Или даже можно привлечь школьников в такой форме работы, как кружок (факультатив, спецкурс) по биологии. Пример такой таблицы (табл. 2).

Таблица 2

Первичная систематизация гербарных данных

Дата сбора	Видовое название	Инвентарный номер	Местонахождение	Фитоценоз	Коллектор	Кто определил
26.04.1939	<i>Pulsatilla flavescens</i> (Zucc.) Juz.	109	Красноярск, лев. берег р. Енисей по направлению к биостанции		Копылова	Л. М. Черепнин
04.06.1955	<i>Pulsatilla multifida</i> (Pritz.) Juz.	9 235	Красн.край Партизанский р-н, окрест. п. Мина	редкий лес у основания каменистого склона	И. М. Красноборов	И. М. Красноборов
16.08.2004	<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	52 281	Эвенкийский АО, Собинское НГКМ, прав. берег р. Катанги	каменистая россыпь возле ручья	Н. В. Хозяинова	И. И. Гончарова

Такие таблицы, аналогичные таблицам 1 и 2, выполненные в формате *.xls, выложенные на сайте гербария, уверен, окажутся достаточно востребованными среди специалистов. Конечно, более информативной является база данных, включающая в себя первичные данные и изображения. Такая работа ведется, к примеру, в Гербарии МГУ (MW).

Благодарности. Автор выражает благодарность за содействие заведующему лабораторией Гербарий КГПУ им. В. П. Астафьева Ф. С. Юзеповичу, д. б. н. Н. Н. Тупицыной, д. б. н. Е. М. Антиповой, к. б. н. В. В. Шейко, д. б. н. Н. А. Гаевскому, д. б. н. Н. В. Степанову.

ЛИТЕРАТУРА

Ботанические коллекции – национальное достояние России: сб. науч. ст. Всеросс. науч. конф., посвящ. 120-летию Гербария им. И. И. Спрыгина и 100-летию Русского ботанического общества (г. Пенза, 17–19 февраля 2015 г.) / под ред. Л. А. Новиковой. – Пенза: Изд-во ПГУ, 2015. – 408 с.

Гордягин А. Я. Наблюдения над изменчивостью *Anemone patens* L. // Труды общества естествоиспытателей при Казанском университете, 1920. – Т. 49, Вып. 5. – С. 1–88.

Никитина С. В., Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Прострел раскрытый // Биологическая флора Моск. области. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – Вып. 4. – С. 79–85.

Пунина Е. О., Гриф В. Г. Кариосистематическое исследование видов и естественных гибридов рода *Pulsatilla* (Ranunculaceae) в Ленинградской области // Бот. журн., 1984. – Т. 69, № 12. – С. 1673–1678.

Степанов Н. В. Заметки о некоторых видах *Pulsatilla* L. (Ranunculaceae) из приенисейских Саян // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова ТГУ. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2014. – № 109. – С. 6–19.

Цвелёв Н. Н. *Anemoneae* DC. // Флора Восточной Европы. – М.; СПб.: Мир и семья, 2001. – Т. 10. – С. 77–95.

Черепнин Л. М. О гибриде прострела желтеющего и прострела Турчанинова // Ученые записки Красноярского государственного педагогического института, 1953. – Т. 2. – С. 110–111.

Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края: В 6 т. – Красноярск: Красноярское книжное изд-во, 1961. – Вып. 3. – 252 с.

Шоева О. Ю. Антоцианы: секреты цвета // Химия и жизнь, 2013. – № 1. – С. 13–17.

Юзепчук С. В. Род прострел – *Pulsatilla* Adans. // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Т. 7. – С. 285–307.

Kricsfalusy V. V. Taxonomy and phylogeny of *Anemone patens* L. *sensu lato* (Ranunculaceae): A critical review // Thaiszia – J. Bot., Košice, 2015. – Vol. 25, № 2. – P. 153–164.

УДК 576.316.353.7:582.361/.99(282.257.53)

О кариологическом изучении сосудистых растений Верхнего Амура (Забайкальский край, Амурская область)

To the karyological investigation of vascular plants in the Upper Amur (Zabaikalskij Krai, Amur oblast)

Пробатова Н. С.¹, Казановский С. Г.²

Probatova N. S.¹, Kazanovsky S. G.²

¹ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия.
E-mail:probatova@ibss.dvo.ru

² Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск, Россия. E-mail:skazanovsky@mail.ru

¹ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS, Vladivostok, Russia

² Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russia

Реферат. На территории российской части бассейна Верхнего Амура (Забайкальский край, Амурская область) хромосомные числа известны для 657 видов сосудистых растений из 324 родов и 91 семейства. В отношении чисел хромосом наибольшее число видов на этой территории было исследовано в сем. Poaceae – 114 видов из 44 родов, Asteraceae – 92 вида из 47 родов, Fabaceae – 48 видов из 17 родов, Ranunculaceae – 43 вида из 17 родов, Rosaceae – 42 вида из 15 родов, Cyperaceae – 19 видов из 6 родов, Chenopodiaceae – 18 видов из 11 родов, в Lamiaceae и Caryophyllaceae исследовано по 16 видов из 12 родов. Наибольшее количество видов исследовано в крупных родах – *Artemisia* (25 видов) и *Potentilla* (21 вид).

Summary. Chromosome numbers of 657 species of vascular plants from 324 genera and 91 families on the Russian territory of the Upper Amur basin (Zabaikal'skii Krai, Amurskaya Oblast') are known. The most investigated on chromosome numbers families are Poaceae – 114 species from 44 genera, Asteraceae – 92 species from 47 genera, Fabaceae – 48 species from 17 genera, Ranunculaceae – 43 species from 17 genera, Rosaceae – 42 species from 15 genera, Cyperaceae – 19 species from 6 genera, Chenopodiaceae – 18 species from 11 genera; in Lamiaceae and Caryophyllaceae 16 species from 12 genera are studied. The largest number of species was studied in large genera – *Artemisia* (25 species) and *Potentilla* (21 species).

Важность и информативность данных по кариологии (числа хромосом) для изучения флоры сосудистых растений любой территории неоспоримы. Восточная Сибирь и российский Дальний Восток (РДВ) относятся к относительно неплохо изученным в этом отношении регионам, однако все еще недостаточно изученным. В последнее время был предпринят ряд попыток обобщения имеющихся данных: по Сахалину и Курильским островам (Пробатова и др., 2007), Приморскому краю (Пробатова, 2014), Байкальской Сибири (Чепинога, 2014). Авторы этого доклада имеют целью обобщение и анализ накопленных к настоящему времени данных по числам хромосом из российской части бассейна р. Амур.

Российский сектор бассейна Амура может быть разделён на две неравные части – сибирскую (точнее – забайкальскую), к которой относятся участки бассейнов рек Шилка и Аргунь, и дальневосточную, в пределах которой расположена, по существу, вся долина Амура – левобережье Верхнего и Среднего Амура и весь Нижний Амур, с бассейнами его притоков.

Из всего бассейна Амура мы сосредоточимся здесь на Верхнем Амуре (ВА), куда включаем соответствующие части Забайкальского края (ЗК) и Амурской области (АО). Около 2/3 территории Забайкальского края и примерно столько же Амурской области относятся к бассейну Амура. С этой целью нами были составлены сводные списки сосудистых растений российской части бассейна Амура и отдельно – ВА (ЗК + АО), с исследованными на местном материале числами хромосом.

По предварительным данным, из российской части бассейна Амура хромосомные числа (ХЧ) ныне исследованы у 982 видов из 436 родов и 110 семейств. По С. Д. Шлотгауэр (2010), в российской части бассейна Амура обитает свыше 4500 видов сосудистых растений, что составляет 36 % всей флоры России. Следовательно, в настоящее время хромосомные числа изучены лишь у около 22 % видов из российского сектора бассейна Амура.

Первые (разрозненные) сведения о ХЧ сосудистых растений из АО появились в начале 1970-х гг. (Гурзенков, Горовой, 1971; Гурзенков, 1973), а ныне данные по ВА содержатся в более чем 50 публикациях разных авторов, и привести их в полном объеме здесь не представляется возможным. На территории ЗК из бассейна Амура ХЧ были определены у 348 видов из 182 родов и 60 семейств (Чепинога, 2014; Probatova et al., 2016 и наши данные).

Всего из ВА известны ХЧ для 657 видов из 324 родов и 91 семейства, как это следует из многочисленных публикаций по АО и ЗК (например, Пробатова, Соколовская, 1981; Кожевников и др., 1986; Пробатова и др., 2005; Пробатова и др., 2006; Пробатова и др., 2006; Шатохина, 2006, 2007, 2008; Кривенко и др., 2012; Пробатова и др., 2012; Шатохина, Котенко, 2012; Пробатова и др., 2013; Шатохина, Болотова, 2013; Цвелёв, Пробатова, 2014; Чепинога, 2014; Probatova et al., 2012; Probatova et al., 2014; Пробатова, 2015; Probatova et al., 2016; Probatova et al., 2017 и др.). По степени изученности ХЧ флора ВА более чем на 100 видов превышает флору Сахалина и Курильских островов, вместе взятых (Пробатова и др., 2007; Probatova et al., 2017). Однако она вдвое ниже, чем изученность флоры Приморского края (Пробатова, 2014; Probatova et al., 2014; Probatova et al., 2017 и наши новые данные).

В отношении чисел хромосом наибольшее число видов из ВА было исследовано в сем. Роасеae – 114 видов из 44 родов, и Asteraceae – 92 вида из 47 родов; в Fabaceae ХЧ исследованы у 48 видов из 17 родов, у Ranunculaceae – 43 вида из 17 родов; в Rosaceae – 42 вида из 15 родов, Сурегасеae – 19 видов из 6 родов, Chenopodiaceae – 18 видов из 11 родов, у Lamiaceae и Caryophyllaceae исследовано по 16 видов из 12 родов. Наибольшее количество видов из ВА исследовано в крупных родах – *Artemisia* (25 видов) и *Potentilla* (21 вид).

Переменная плоидность на ВА выявлена во многих случаях, причём как у индигенных видов, так и у адвентивных: *Acalypha australis* L. ($2n = 20, 40$), *Acorus calamus* L. ($2n = 24, 36$), *Asparagus davuricus* Fisch. ex Link ($2n = 20, 40$), *Bromopsis flexuosa* (Drobow) Tzvelev ($2n = 28, 56$), *Calamagrostis brachytricha* Steud. ($2n = 42, 49, 56$), *Iris uniflora* Pall. ex Link ($2n = 32, 42, 48$), *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom. ($2n = 28, 42$), *P. sergievskajae* Prob. ($2n = 42, 56$), *P. skvortzovii* Prob. ($2n = 28, 42$), *P. transbaicalica* Roshev. ($2n = 28, 42$), *P. urssulensis* Trin. ($2n = 28, 42$), *Portulaca oleracea* L. ($2n = 18, 36$), *Potentilla semiglabra* Juz. ($2n = 28, 56$), *Primula fistulosa* Turkevicz ($2n = 18, 36$), *Ranunculus radicans* C.A.Mey. ($2n = 16, 30, 32$), *Rorippa barbareaifolia* (A.DC.) Kitag. ($2n = 16, 32$), *Scutellaria baicalensis* Georgi ($2n = 16, 32$), *Setaria pumila* Roem. et Schult. ($2n = 18, 36$), *Thacla natans* (Pall.) Deyl et Soják ($2n = 16, 32$), *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch.Bip. ($2n = 18, 36$), *Vicia unijuga* A.Braun ($2n = 12, 24$), также у *Allium*, *Artemisia* и ожидается еще у целого ряда видов. Неполиплоидные цитотипы выявлены в ВА у *Iris tenuifolia* Pall. ($2n = 16, 28$), *Pardanthopsis dichotoma* (Pall.) L.W.Lenz ($2n = 28, 32$), *Vincetoxicum sibiricum* Decne. ($2n = 18, 22, 24$).

Особо важные результаты по ВА относятся к видам, не исследованным ранее, недавно описанным, редким, не изученным в Восточной Сибири и на РДВ или малоизученным, видам на границе ареала: *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Aldrovanda vesiculosa* L., *Bothriospermum tenellum* Fisch. et C.A.Mey., *Calamagrostis submonticola* Prob., *C. zejensis* Prob., *Caldesia reniformis* (D.Don) Makino, *Cleistogenes kazanovskiyi* Tzvelev et Prob., *Dysophylla yatabeana* Makino, *Elymus zejensis* Prob., *Hemarthria sibirica* (Gand.) Ohwi, *Puccinellia candida* Enustsch. et Gnutikov, *Saxifraga selemdzhensis* Gorovoj et Vorosch., *S. korshinskyi* Kom., *Taraxacum lineare* Vorosch. et Schaga. Эти виды в кариологическом отношении были исследованы на РДВ только в бассейне ВА.

Территория ВА «исчерчена» границами ареалов для многих видов растений. На ВА проходят границы ареалов у *Neomolinia fauriei* Honda, *Achnatherum sibiricum*, *A. pekinense* (Hance) Ohwi, *Clintonia udensis* Trautv. et C.A.Mey. и резко различающихся по ХЧ цитотипов *Ranunculus sceleratus* L. – евросибирского ($2n = 32, 64$) и дальневосточного ($2n = 56$). Установлено, что из всех ХЧ, приводившихся для *Vicia cracca* L. ($2n = 12, 14, 24$), в действительности к этому виду относится только $2n = 14$ (в других ре-

гионах встречается и тетраплоидная раса вида с $2n = 28$), но $2n = 12$ и 24 принадлежат к близкому виду *V. tenuifolia* Roth, заносному на РДВ, в отличие от индигенного *V. cracca* (Probatova et al., 2017). Восточноазиатский вид *Chelidonium asiaticum* (Hara) Krahulc. в ЗК становится редким, по мере угасания влияния Тихоокеанского муссона (Cherpinoga et al., 2012; Селедец, Пробатова, 2018).

В бассейне ВА (из АО) нами было получено новое подтверждение, что преимущественно амуро-корейский вид *Clintonia udensis* в континентальной части РДВ (Приморский край, Хабаровский край) является диплоидом ($2n = 14$), в то время как на островах (Сахалин и Япония) это тетраплоид ($2n = 28$), так что континентальная часть его ареала более древняя, чем островная.

Необходимо отметить, что большинство исследованных видов лишь однократно изучались в кариологическом отношении с территории ВА (из ЗК или из АО), что ограничивает представления о полиморфизме, которые в дальнейшем могут быть существенно пересмотрены в плане константности их ХЧ. Например, мы установили, что у *Saussurea amurensis* Turcz. ex DC., *Agrostis trinii* Turcz., *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl имеет место переменная плоидность в других частях их ареалов на РДВ (Пробатова, 2014), что пока не выявлено на ВА.

Принимая во внимание относительно невысокий уровень изученности ВА, необходимо усилить внимание к исследованию ХЧ у видов флоры ВА, сосредоточив его, в первую очередь, на еще не исследованных и малоисследованных, эндемичных, редких, кариологически полиморфных и критических видах, видах в «классических местонахождениях» и видах на границе ареала.

ЛИТЕРАТУРА

- Гурзенков Н. Н. Исследование хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока // Комаровские чтения. – Владивосток, 1973. – Вып. 20. – С. 47–62.
- Гурзенков Н. Н., Горовой П. Г. Числа хромосом видов Umbelliferae Дальнего Востока // Бот. журн., 1971. – Т. 56, № 12. – С. 1805–1815.
- Кожевников А. Е., Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Эколого-географическая характеристика и числа хромосом некоторых осоковых (Сурегасеae) советского Дальнего Востока // Изв. Сиб. отд.-ния АН СССР. Сер. биол. наук, 1986. – № 13, вып. 2. – С. 57–62.
- Кривенко Д. А., Казановский С. Г., Степанцова Н. В., Верхозина А. В., Алексеенко А. Л. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений Байкальской Сибири // Turczaninowia, 2012. – Т. 15, вып. 1. – С. 98–107.
- Пробатова Н. С. Хромосомные числа сосудистых растений Приморского края (Дальний Восток России). – Владивосток: Дальнаука, 2014. – 343 с.
- Пробатова Н. С. Новые таксоны злаков (Роасеae) с Дальнего Востока России и из Байкальской Сибири // Нов. сист. высш. раст., 2015. – Т. 46. С. 29–43.
- Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – 392 с.
- Пробатова Н. С., Казановский С. Г., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г., Селедец В. П. Числа хромосом сосудистых растений из разных регионов России // Бот. журн., 2013. – Т. 98, № 2. – С. 255–268.
- Пробатова Н. С., Кожевникова З. В., Кожевников А. Е., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений из бассейна Амура и из Приморья (российский Дальний Восток) // Бот. журн., 2012. – Т. 97, № 1. – С. 111–125.
- Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Баркалов В. Ю., Нестерова И. А., Кудрин С. Г., Чубарь Е. А. Числа хромосом сосудистых растений из заповедников Приморского края и Приамурья // Бот. журн., 2006. – Т. 91, № 7. – С. 1117–1134.
- Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шатохина А. В., Баркалов В. Ю., Крюкова М. В., Цыренова Д. Ю. Числа хромосом для видов флоры Приморского края и Приамурья // Бот. журн., 2006. – Т. 91, № 5. – С. 785–804.
- Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Хромосомные числа некоторых видов водной и прибрежной флоры Приамурья в связи с особенностями её формирования // Бот. журн., 1981. – Т. 66, № 11. – С. 1584–1594.
- Пробатова Н. С., Шатохина А. В., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых двудольных флоры Амурской области // Бот. журн., 2005. – Т. 90, № 5. – С. 779–792.
- Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологическая дифференциация видов чистотела (*Chelidonium*, Papaveraceae) // Ученые записки ЗабГУ. Сер. Биол. науки, 2018. – Т. 13, № 1. – С. 41–49.
- Цвелёв Н. Н., Пробатова Н. С. Новые виды рода *Cleistogenes* Keng (Роасеae) из Восточной Сибири и Дальнего Востока России // Нов. сист. высш. раст., 2014. – Вып. 45. – С. 9–13.

Чепинога В. В. Хромосомные числа растений флоры Байкальской Сибири. – Новосибирск: Наука, 2014. – 419 с.

Шатохина А. В. Числа хромосом некоторых представителей флоры Амурской области // Бот. журн., 2006. – Т. 91. № 3. – С. 487–509.

Шатохина А. В. Числа хромосом некоторых редких для Амурской области видов сосудистых растений // Бот. журн., 2007. – Т. 92, № 7. – С. 1082–1086.

Шатохина А. В. Числа хромосом сосудистых растений из Амурской области // Бот. журн., 2008. – Т. 93. № 8. – С. 1296–1303.

Шатохина А. В., Болотова Я. В. Числа хромосом некоторых видов гидрофильной флоры Амурской области // Бот. журн., 2013. – Т. 98. № 4. – С. 533–541.

Шатохина А. В., Котенко О. В. Числа хромосом некоторых видов растений из Амурской области и Приморского края (российский Дальний Восток) // Бот. журн., 2012. – Т. 97, № 9. – С. 1241–1248.

Шлотгауэр С. Д. Трансформация биоразнообразия растительного покрова в бассейне Амура // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной памяти Л.В. Бардунова (1932–2008 гг.). – Иркутск: Изд-во Ин-та географии им. В.В. Соцовой СО РАН, 2010. – С. 551–553.

Chepinoga V. V., Gnutikov A. A., Lubogoschinsky P. I. Chromosome numbers of some vascular plant species from the South Baikal Siberia // Botanica Pacifica, 2012. – Vol. 1. – P. 127–132.

Probatova N. S., Kazanovsky S. G., Barkalov V. Yu., Nechaev V. A. IAPT/IOPB chromosome data 22 / K. Marhold, I. Breitweiser (eds.) // Taxon, 2016. – Vol. 65, No. 5. – P. 1203–1204; E. 13–15.

Probatova N. S., Kazanovsky S. G., Krivenko D. A., Chernyagina O. A. IAPT/IOPB chromosome data 23 / K. Marhold, I. Breitweiser (eds.) // Taxon, 2017. – Vol. 66, No. 6. – P. 1494–1495; E. 24–26.

Probatova N. S., Kazanovsky S. G., Rudyka E. G. IAPT/IOPB chromosome data 17 / K. Marhold, I. Breitweiser (eds.) // Taxon, 2014. – Vol. 63, No. 5. – P. 1153–1154; E. 23–24.

Probatova N. S., Kazanovsky S. G., Shatokhina A. V., Rudyka E. G., Verkhovina A. V., Krivenko D. A. IAPT/IOPB chromosome data 14 / K. Marhold, I. Breitwieser (eds.) // Taxon, 2012. – Vol. 61, No. 6. – P. 1336–1345; E. 1–32.

Probatova N. S., Krivenko D. A., Barkalov V. Yu. Further chromosome studies on the flora of Sakhalin and the Kurils, with additions from adjacent regions of the Russian Far East // Botanica Pacifica, 2017. – Vol. 6, No. 2. – P. 69–75.

Probatova N. S., Krivenko D. A., Ebel A. L. IAPT/IOPB chromosome data 22 / K. Marhold, I. Breitweiser (eds.) // Taxon, 2016. – Vol. 65, No. 5. – P. 1204–1205; E. 15–17.

Probatova N. S., Rudyka E. G., Seledets V. P., Motorykina T. N. Chromosome numbers in vascular plants from the Russian Far East: Amurskaya Oblast', Khabarovskii Krai, Primorskii Krai // Botanica Pacifica, 2014. – Vol. 3, No. 2. – P. 129–134.

УДК 581.8+582.623.2:575.222.72(571.17)

**Применение петиолярной анатомии для идентификации *Populus nigra*,
P. laurifolia и *P. × jrtyschensis* в зоне естественной гибридизации**

**The use of petyolar anatomy for identification of *Populus nigra*, *P. laurifolia*
and *P. × jrtyschensis* in the zone of natural hybridization**

Прошкин Б. В.¹, Климов А. В.²

Proshkin B. V.¹, Klimov A. V.²

¹Новосибирский государственный аграрный университет, г. Новосибирск, Россия.
E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

²Новокузнецкий институт (филиал) Кемеровского государственного университета, г. Новокузнецк, Россия. E-mail:
populus0709@mail.ru

¹Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

²Novokuznetsk branch of Kemerovo State University, Novokuznetsk, Russia

Реферат. В работе рассматриваются особенности петиолярной анатомии *Populus nigra*, *P. laurifolia*, и *P. × jrtyschensis* в зоне естественной гибридизации на юге Западной Сибири. Установлено отсутствие вариаций в анатомо-топографической структуре черешков как в пределах одной особи, так и популяции и групп популяций из разных частей ареала таксонов. Выявлено, что анатомическое строение черешков у исследованных видов является надежным качественным признаком важным для их идентификации.

Summary. Peculiarities of the petiolar anatomy of *Populus nigra*, *P. laurifolia*, and *P. × jrtyschensis* in the zone of natural hybridization in the south of Western Siberia are considered. It was established that there is no variation in the anatomical and topographic structure of the petioles both within the limits of one individual and the population and groups of populations from different parts of the range of taxon. It was revealed that the anatomical structure of the petioles in the examined species is a reliable qualitative feature important for their identification.

Естественная межвидовая гибридизация характерна для рода *Populus* L. хотя, как правило, ограничивается представителями одной секции. Между таксонами разных секций она редко бывает успешной. Исключение составляют виды секции *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill., которые хорошо скрещиваются, несмотря на наличие механизмов репродуктивной изоляции (Прошкин, Климов, 2017б).

Природная гибридизация наблюдается в зонах контакта ареалов. При скрещивании видов одной секции она способствует интрогрессии отдельных генов (Suarez-Gonzalez et al., 2017), хотя и не оказывает значительного влияния на генетическое разнообразие родительских видов в целом (Meirmans et al., 2017). Генетический состав гибридных зон между представителями разных секций определяется жестким действием естественного отбора, приводящего к блокировке интрогрессии и сохранению видовой специфичности родительских таксонов (Прошкин, Климов, 2017а, б).

В настоящее время значительное распространение получила и антропогенная гибридизация, протекающая между культурными и аборигенными видами, при этом процесс интрогрессии отличается от природных условий. Широкое применение в культуре адвентивных видов и многочисленных культиваров гибридного происхождения приводит к их контакту с популяциями аборигенных видов, обеспечивая тем самым возможности генетической инвазии в природные генофонды (Прошкин, Климов, 2017в). Высокая инвазионная активность гибридов может способствовать их внедрению в коренные и не только пойменные растительные сообщества (Костина и др., 2016). Все это требует разработки надежных методов идентификации гибридных растений для организации мониторинга генетических инвазий. Безусловно, самым перспективным является использование молекулярных маркеров, но оно

ограничено высокой стоимостью. Более того, их применение продуктивно при комплексном анализе с привлечением методов фенетики (Удалов, Беньковская, 2011). На начальном этапе исследования популяции такие методы позволяют не только получить исходные данные, но и наметить дальнейшие пути ее изучения.

При этом существующие природные зоны естественной гибридизации видами секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*, в которых хорошо известны родительские виды, могут служить своего рода лабораторией для отработки методов надежной идентификации гибридных растений.

На юге Западной Сибири основными леособразователями пойменных лесов являются *Populus nigra* L. (секция *Aigeiros* Lunell) и *P. laurifolia* Ledeb. (секция *Tacamahaca* Mill.). В местах их совместного произрастания происходит естественная гибридизация с образованием гибридного таксона *Populus* × *jrtyschensis* Chang Y. Yang (Прошкин, Климов, 2017а, в).

Немногочисленные анатомические исследования представителей семейства Salicaceae Mirb. показали перспективность их применения при решении сложных таксономических проблем (Kalouti et al., 2015; Cortan et al., 2017). В частности, петиолярная анатомия имеет большое значение для диагностики растений и решения спорных вопросов систематики. Анатомо-топографическая организация – стойкий признак, не зависящий от экологических условий, гетерофилии, ярусности, возраста и формы листьев (Шабес и др., 2007).

Целью настоящего исследования являлось изучение анатомического строения черешков *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P.* × *jrtyschensis* для оценки возможностей их применения в идентификации таксонов.

Материалы для исследования были собраны авторами в 2016–2017 гг. в популяциях исследуемых видов в бассейнах рек Томи, Бии и Катунь (табл. 1). На каждом полевым участке с трех особей использовали по три листа для морфо-анатомических исследований черешка. Листья отбирались со средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев (Прошкин, Климов, 2017г). Высушенные черешки отделяли от пластинки и фиксировали в смеси спирта этилового 96%-го, глицерина и воды в соотношении 1 : 1 : 1. Материал настаивали в течение трех-четырех суток.

Таблица 1

Исследованные популяции *Populus*

Места сбора	Координаты	Количество деревьев/черешков		
		<i>P. nigra</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P.</i> × <i>jrtyschensis</i>
Река Томь				
Майзас	53°37'24"N, 88°12'48"E	3/9	3/9	3/9
Карлык	53°49'21"N, 87°28'03"E	3/9	–	3/9
Славино	54°02'05"N, 87°22'55"E	3/9	–	–
Новокузнецк	53°49'04"N, 87°07'23"E	–	–	3/9
Верхняя Терсь	54°13'00"N, 87°39'48"E	–	3/9	3/9
Река Бия				
Бия 1	52°36'32"N, 86°28'33"E	3/9	3/9	–
Артыбаш	51°47'38"N, 87°13'35"E	–	3/9	–
Куют	52°30'66"N, 86°39'66"E	–	–	3/9
Река Катунь				
Иконникова	52°25'57"N, 85°05'83"E	3/9	3/9	3/9
Усть-Катунь	52°27'02"N, 85°09'54"E	3/9	3/9	–
Итого:		18/54	18/54	18/54

Подготовку микропрепаратов выполняли согласно принятым в ботанической микротехнике методам (Барыкина и др., 2004). Поперечные срезы делали в верхней части черешка (у основания листовой пластинки), поскольку именно ее характеристика используется в ключах определителей как важный признак для идентификации *P. nigra* и *P. laurifolia*. Полученные срезы окрашивали 2%-м водным раствором сафранина. Для выявления анатомических особенностей использовали микроскоп «Микромед-1» (Россия) при увеличении × 10, × 20.

Проведенные исследования черешков *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* показали, что все исследованные особи в рамках таксонов имели одинаковое анатомическое строение вне зависимости от их географического происхождения, популяционной, индивидуальной принадлежности и листовой пластинки. Анатомио-топографическое строение черешков позволяет надежно идентифицировать изученные виды по ряду диагностических признаков (табл. 2).

Таблица 2

Диагностические признаки черешков листьев *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis*

Признаки	Особенности проявления признаков		
	<i>P. nigra</i>	<i>P. × jrtyschensis</i>	<i>P. laurifolia</i>
Форма поперечного сечения черешка в верхней части	продолговато-яйцевидная	продолговато-яйцевидная	округлая
Контур адаксиальной стороны	округлый	усеченный, редко выемчатый	сердцевидный
Форма проводящей системы	линейная	высокоаркообразная переходящая в линейную	высокоаркообразная

Черешки *P. nigra* и *P. laurifolia* хорошо различаются по форме поперечного сечения и особенно по контуру адаксиальной стороны (рис.). У *P. nigra* верхняя сторона всегда округлая, у *P. laurifolia* сердцевидная вследствие хорошо выраженного желобка. Проводящая система *P. nigra* линейная, у *P. laurifolia* высокоаркообразная, образованная отличными по форме кольцами закрытых коллатеральных проводящих пучков.

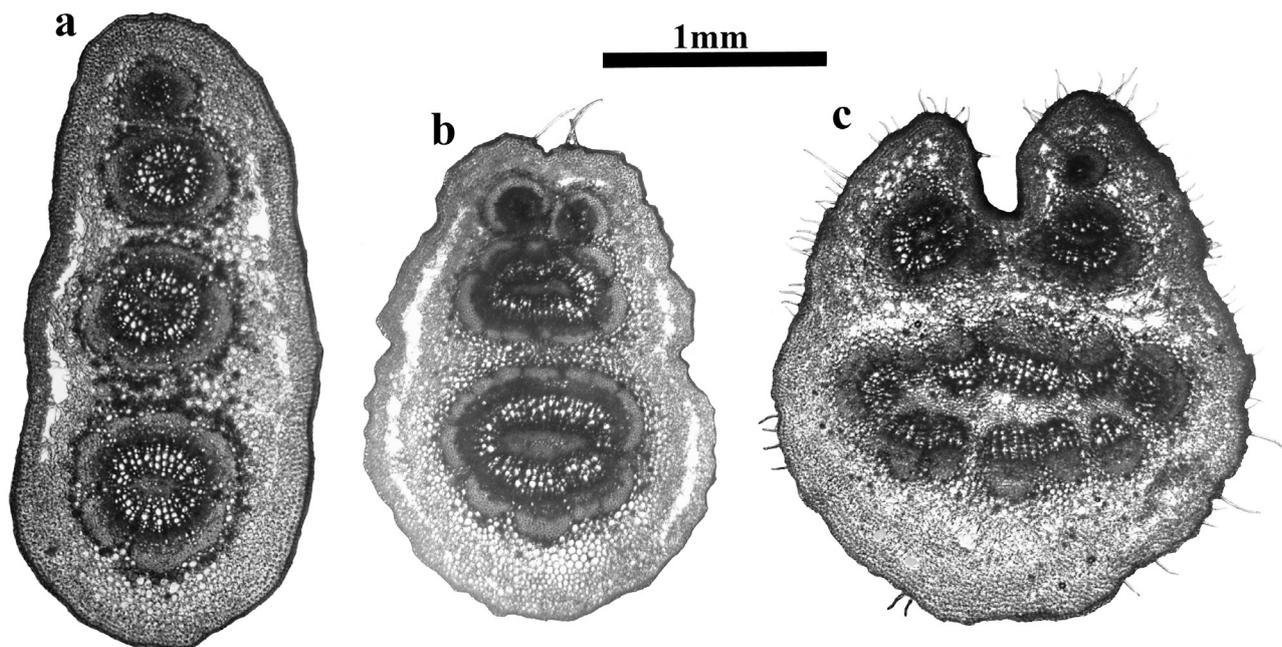


Рис. Поперечное сечение черешка: а – *Populus nigra*; б – *P. × jrtyschensis*; в – *P. laurifolia*.

По форме поперечного сечения *P. × jrtyschensis* близок к *P. nigra*, что связано с уплощенностью его черешка в верхней части. Также у него наблюдаются щелевидные межклетники на адаксиальной и боковых сторонах.

Характерной особенностью является усеченный или выемчатый контур адаксиальной стороны черешка, что отражает степень выраженности желобка на верхней стороне черешка. Наличие или отсутствие желобка ряд авторов рассматривают как один из основных признаков, по которому различаются виды секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* (Паутов, 2002). Многие авторы отмечают, что в верхней части черешка у гибридов он выражен слабо (Майоров и др., 2012; Костина и др., 2016; Молганова, Овеснов, 2016), что подтверждают наши исследования, у *P. × jrtyschensis* в верхней части черешка на адаксиальной стороне наблюдается только выемка.

Форма проводящей системы *P. × jrtyschensis*, пожалуй, наиболее наглядный качественный признак для его идентификации. Проводящая система представлена кольцами закрытых коллатеральных пучков, расположенных высокоаркообразно в верхней части среза и линейно в нижней. На абаксиальной стороне и в центре располагаются крупные эллиптические кольца, на адаксиальной 2–4 округлых кольца из 3–6 коллатеральных пучков.

ЛИТЕРАТУРА

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во МГУ, 2004 – 312 с.

Костина М. В., Чиндяева Л. Н., Васильева Н. В. Гибридизация *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *Populus nigra* L. в Новосибирске // Социально-эколог. техн., 2016. – № 4. – С. 20–31.

Майоров С. Р., Бочкин В. Д., Насимович Ю. А., Щербаков А. В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. – С. 79–109.

Молганова Н. А., Овеснов С. А. Виды рода тополь (*Populus* L., Salicaceae) в г. Перми // Вестник Пермского университета, 2016. – Вып. 1. – С. 12–21.

Паутов А. А. Структура листа в эволюции тополей. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, Труды С.-Петербург. об-ва естествоиспытателей, 2002. – Т. 78, сер. 3. – 164 с.

Прошкин Б. В., Климов А. В. Возникновение, структура и динамика популяций *Populus × jrtyschensis* Chang Y. Yang в зоне естественной гибридизации // Вестник НГАУ, 2017а. – № 4. – С. 23–31.

Прошкин Б. В., Климов А. В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал, 2017б. – № 4. – С. 38–51. DOI: 10.15372/SJFS20170404.

Прошкин Б. В., Климов А. В. Спонтанная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область) // *Turczaninowia*, 2017в. – Т. 20, № 4. – С. 206–218. DOI: 10.14258/turczaninowia.20.4.19.

Прошкин Б. В., Климов А. В. *Populus × jrtyschensis* Chang Y. в Алтае-Саянской горной стране // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета, 2017г. – № 115. – С. 28–35. DOI: 10.17223/20764103.115.5.

Удалов М. Б., Беньковская Г. В. Популяционная генетика колорадского жука: от генотипа до фенотипа // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2011. – Т. 15, № 1. – С. 156–172.

Шабес Л. К., Клейменова Л. М., Бредихина Н. Р. Летняя полевая практика по морфологии растений. – СПб.: Изд-во РГПУ им А. И. Герцена, 2007. – 172 с.

Čortan D., Vilotić D., Šijačić-Nikolić M., Miljković D. Leaf stomatal traits variation within and among black poplar native populations in Serbia // BOSQUE, 2017. – Vol. 38, № 2. – P. 337–345. DOI: 10.4067/S0717-92002017000200011.

Kalouti S., Keshavarzi M., Nazem Bokae Z., Saifali M. Leaf Anatomical study of *Populus* L. (*Populus nigra*, *P. alba*, *P. euphratica* & *P. caspica*) (Salicaceae) in Iran // Scientia Agriculturae, 2015. – Vol. 11, № 3. – P. 124–131. DOI: 10.15192/PSCP.SA.2015.11.3.124131.

Meirmans P. G., Godbout J., Lamothe M., Thompson S. L., Isabel N. History rather than hybridization determines population structure and adaptation in *Populus balsamifera* // Journal of Evolutionary Biology, 2017. – Vol. 30, № 11. – P. 2044–2058.

Suarez-Gonzalez A., Hefer Ch. A., Lexer Ch., Douglas C. J., Cronk Q. C. B. Introgression from *Populus balsamifera* underlies adaptively significant variation and range boundaries in *P. trichocarpa* // New Phytologist, 2017. – С. 1–12.

УДК 582.394

Морфологическое разнообразие орляка в Западной Сибири

Morphological diversity of bracken in Western Siberia

Романова С. Б.¹, Гуреева И. И.²

Romanova S. B.¹, Gureeva I. I.²

¹ Сибирский ботанический сад Томского государственного университета, г. Томск, Россия. E-mail: sb.romanova@yandex.ru

² Томский государственный университет, г. Томск, Россия. E-mail: gureyeva@yandex.ru

¹ Siberian Botanical Garden of Tomsk State University, Tomsk, Russia

² Tomsk State University, Tomsk, Russia

Реферат. Представлено исследование морфометрических показателей вай папоротника *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. subsp. *sibiricum* Gureeva et C. N. Page в популяциях, произрастающих в равнинных (Томская область) и горных (Кемеровская область, Алтайский край, Республика Алтай) районах Западной Сибири. Установлено, что наиболее стабильными внутри популяции являются число пар перьев и перышек, длина черешка и пластинки вайи. Число пар перьев не всегда связано с длиной пластинки вайи, так же как число пар перышек на базальном перье не связано с длиной пера. Наиболее вариабельной оказалась длина конечной доли базального пера и базального базископического перышка на базальном перье. Между популяциями *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*, обитающими в разных экологических условиях, наблюдаются отличия по размерам вай, в то время как форма пластинки вайи, форма и признаки базального пера остаются более постоянными.

Summary. The study of morphometrical characteristics of fronds of the fern *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. subsp. *sibiricum* Gureeva et C. N. Page in the populations growing in the plain (Tomsk Region) and mountain (Kemerovo Region, Altai Territory and Republic of Altai) territories of Western Siberia is presented. It was established, that number of pinna pairs and pinnule pairs on the basal pinna, frond lamina and stipe length are the most stable within the population. The number of pinna pairs does not correlate with the length of frond, as well as the number of pinnule pairs on basal pinna does not correlate with its length. The length of ultimate segment of the basal pinna and basal basisopic pinnule on the basal pinna is the most variable feature. There are differences in frond size between populations of *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* inhabiting different cenoses, while the shape of fronds and the shape and features of the basal pinna remain more constant.

Pteridium Gled. ex Scop. (орляк) – широко распространенный род папоротников, который долгое время считался представленным одним семикосмополитным видом *P. aquilinum* (L.) Kuhn. Согласно обработке, представленной R. Tryon (1941), этот единственный вид имеет сложную структуру и состоит из подвидов и разновидностей, распространенных в разных районах Земного шара. До сих пор не существует единого мнения по поводу систематической принадлежности рода (сем. Nypolepidaceae или сем. Dennstaedtiaceae), его объема и объема входящих в него видов. На данный момент в базу «The Plant List» (<http://www.theplantlist.org>) включено 11 принятых названий видового ранга, относящихся к роду *Pteridium*, ряд подвидов и разновидностей.

В последние десятилетия появился ряд работ, посвященных молекулярным исследованиям представителей рода. Согласно этим исследованиям, основывающимся на секвенировании двух маркеров хлоропластной ДНК (*trnS GGA – rpS4* спейсер+ген и *rpL16* интрон), в пределах *Pteridium* различают две основные клады – преимущественно лавразийско-африканскую, которая включает все таксоны, относящиеся в настоящее время к *P. aquilinum* (L.) Kuhn, и преимущественно австралийско-южноамериканскую, в которую входят *P. esculentum* (G. Forst.) Cockayne и *P. arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Der et al., 2009). Названные виды включают подвиды, набор которых различается у разных авторов (Page, 1976, 1995; Thomson, 2004, 2012 и др.).

В работах И. И. Гуреевой с соавторами (Гуреева, Пейдж, 2005, 2008; Gureyeva, Page, 2008; Гуреева, 2011; Гуреева и др., 2015) рассматривается точка зрения о том, что на территории Северной Евразии обитает, по крайней мере, 2 вида орляка хорошо различающиеся морфологически – *P. aquilinum* и *P. pinetorum* С. N. Page et R. R. Mill. Значительно изменились и представления об орляке, обитающем в Сибири: постепенно утвердилась точка зрения о том, что на территории Сибири распространен описанный С. N. Page и R. R. Mill (1995) из Шотландии *P. pinetorum*, в пределах которого выделены 2 сибирских подвида: *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* Gureeva et C.N. Page из Западной Сибири (Гуреева, Пейдж, 2005) и *P. pinetorum* subsp. *sajanense* Stepanov из Западного Саяна (Степанов, 2012).

Исследования, проведенные в горных районах Средней Сибири, где орляк встречается в широком диапазоне экологических и фитоценологических условий, показали, что он здесь представлен несколькими формами (Степанов, 2010). Морфометрический анализ, выполненный с целью изучения морфологических различий орляка в местах обитания разных его форм на Западном Саяне свидетельствует, что по набору морфометрических показателей несколько отличается одна из форм (Гуреева, Романова, 2011), впоследствии описанная как самостоятельный подвид *P. pinetorum* subsp. *sajanense* (Степанов, 2012).

Целью представленной работы был анализ морфометрических признаков в популяциях *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*, произрастающих в равнинной и горной частях Западной Сибири.

Материалы и методы

Исследованы следующие популяции: открытое место среди старых сосновых посадок с участием березы на северо-востоке г. Томска (ТИ); открытое место среди соснового лесного массива микрорайона Академгородок в восточной части г. Томска (ТА); сосновый бор в окрестностях с. Тимирязевское (дорога в п. 86 квартал) Томского района к западу от г. Томска (ТТ); сосновый бор в окрестностях г. Новосибирска (НСК); орляковые заросли на открытой поляне в осиново-пихтовом лесу на Кузнецком Алатау в окрестностях пос. Новый Берикуль Тисульского района Кемеровской области (КБ); сосновый лес в окрестностях пос. Манжерок Майминского района Республики Алтай (РАМ); хвойный лес в окрестностях с. Пуштулим Ельцовского района Алтайского края (АКП). Полностью развернувшиеся вайи отобраны в числе 10–15 шт. случайным образом в каждой популяции орляка. Исследованы мерные, счѐтные и расчѐтные признаки, предложенные в статье И. И. Гуреевой и С. N. Page (2008). Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы Microsoft Office Excel 2010 с вычислением среднего значения признака (M), стандартного отклонения (SD), коэффициента вариации (V). Вариабельность признака считалась слабой при $V < 11\%$, средней при $V = 11–25\%$ и сильной при $V > 25\%$ (Лакин, 1990). Для сравнения выборок методом дискриминантного анализа использована программа Statistica 10. Анализ проведен в 3 вариантах: по всем морфологическим признакам (23 признака), по расчетным признакам (5 признаков) и по признакам, характеризующим базальное перо (17 признаков).

Результаты и обсуждение

Проведѐнный анализ показал, что наиболее стабильными внутри популяции являются счѐтные признаки и размерные признаки вай. Число пар перьев и перышек на базальном пере имеет слабую изменчивость, длина черешка и пластинки вай, размеры перьев и перышек на базальном пере – слабую и среднюю, длина 2-го и 3-го перьев, базископических и акроскопических перышек на них – среднюю. Постоянство размерных признаков вай в пределах популяции объясняется особенностями жизненной формы орляка – его популяции представлены клонами, т.е. вегетативными потомками одной или нескольких особей.

Наибольшей длиной черешка и длиной пластинки отличаются две томские популяции (ТА, ТИ) и популяция из северных низкогорий Кузнецкого Алатау (КБ), которые занимают открытые места. Средняя длина пластинки вай в этих популяциях достигает 76,7–81,8 см. Вайи популяций, растущих под пологом леса (АКП, НСК, РАМ), характеризуются меньшими размерами: средняя длина пластинки вай находится в пределах 55,6–60,6 см. Длины базального пера, базископического и акроскопического перышек на базальном пере оказались мало отличающимися у вай из разных популяций: наибольшая и

наименьшая средние длины между популяциями различаются в 1,2 раза, в то время как наибольшая и наименьшая средние длины 2-го и 3-го перьев отличаются соответственно в 1,4 и 1,6 раз, уменьшаются и перышки на этих перьях. Это говорит о том, что пластинки вай укорачиваются за счет менее развитых 2-й и, особенно, 3-й пары перьев.

Число пар перьев не всегда связано с длиной пластинки вайи, так же как число пар перышек на базальном пере не связано с длиной пера: наибольшей средней длиной пластинки вайи характеризуется популяция на северо-востоке г. Томска (ТИ) – 81,8 см со средним числом перьев – 17, в то время как больше всего перьев у вай в популяции в окрестностях пос. Тимирязевское (ТТ) – 20, средняя длина вай равна 76,7 см. Наибольшая средняя длина базального пера отмечена у вай в популяции в окрестностях пос. Новый Бериккуль (КБ) – 49,6 см со средним числом пар перышек – 17, а наибольшее число пар перышек на базальном пере отмечено в популяции в окрестностях пос. Тимирязевское – 19, при этом средняя длина пера равна 44,1 см. Наиболее вариабельной оказалась длина конечной доли базального пера и базального базископического перышка на базальном пере: этот признак характеризуется сильной или средней изменчивостью. В абсолютном выражении средняя длина конечной доли базального пера находится в пределах 1,5–3,3 см, средняя длина конечной доли базального базископического перышка базального пера – 1,2–2,7 см.

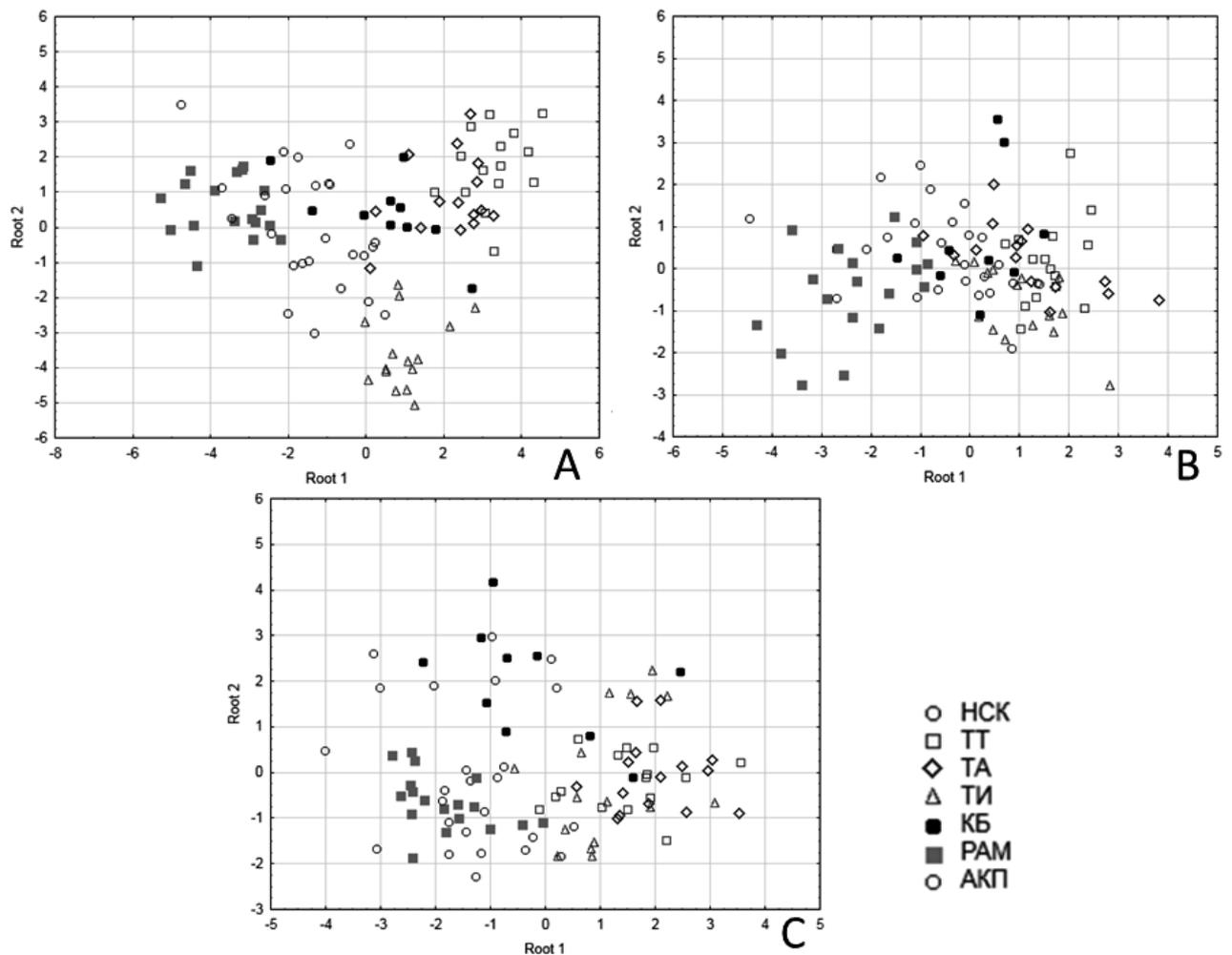


Рис. 1. Проекция объектов выборок *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* из Западной Сибири в осях канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа по всем признакам (А), по расчетным признакам (В) и по признакам базального пера (С).

АКП, КБ, HCK, РАМ, ТТ, ТА, ТИ – аббревиатуры популяций (расшифровка в тексте).

Дискриминантный анализ по всем признакам (рис. 1, А) показал, что в целом объекты выборок разных популяций образовали общее облако, в котором каждая выборка занимает свое место, то есть выборки сгруппировались по местообитаниям. Наиболее близко друг к другу расположились выборки из Алтайского края и Республики Алтай (РАМ и АКП), 2 популяции из окрестностей г. Томска (ТА и ТТ) отделились общим облаком, отдельные облака образовали выборки из окрестностей г. Новосибирска и северо-востока г. Томска и почти в центре расположилось облако выборки из Кемеровской области (КБ). В анализе по всем морфометрическим признакам основными признаками-дискриминаторами выступают размерные показатели (размеры вай), которые зависят от местообитания. При анализе по расчетным признакам (рис. 1, В), которые в большей степени характеризуют форму вайи и перьев, и по признакам, характеризующим базальное перо (рис. 1, С), объекты всех выборок сгруппировались в общее облако, что говорит о слабом различии популяций по форме вайи в целом и по форме базального пера в частности.

Таким образом, между популяциями *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* обитающими в разных экологических условиях, наблюдаются некоторые отличия в размерах вайи и их частей, в то время как форма пластинки вайи, форма и признаки базального пера остаются более постоянными.

Благодарности. Исследования выполнены при поддержке РФФИ (грант № 16-04-00513).

ЛИТЕРАТУРА

Гуреева И. И. К систематике рода *Pteridium* Gled. ex Scop в России // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 110-летию А.А. Уранова (31 октября – 3 ноября 2011 г., Кострома). – Кострома, 2011. – Т. 2. – С. 114–118.

Гуреева И. И., Пейдж К. Н. К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета, 2005 – № 95. – С. 18–26.

Гуреева И. И., Пейдж К. Н. Род *Pteridium* (Hypolepidaceae) в Северной Евразии // Бот. журн., 2008. – Т. 93, № 6. – С. 915–934.

Гуреева И. И., Романова С. Б. Морфометрические исследования орляка в Западном Саяне // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 110-летию А. А. Уранова (31 октября – 3 ноября 2011 г., Кострома). – Кострома, 2011. – Т. 2. – С. 118–122.

Гуреева И. И., Page C. N., Романова С. Б., Улько Д. О. Морфологическое и таксономическое разнообразие орляка в Северной Евразии // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы V Междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию Гербария им. П. Н. Крылова и 135-летию Сиб. бот. сада Том. гос. ун-та (20–22 октября 2015 г., Томск). – Томск: Издательский дом Том. гос. ун-та, 2015. – С. 64–66.

Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

Степанов Н. В. Расовое разнообразие орляка на Западном Саяне // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы IV Междунар. науч. конф., посвящ. 125-летию Гербария им. П. Н. Крылова и 160-летию со дня рождения П. Н. Крылова (1–3 ноября 2010 г., Томск). – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2010. – С. 46–48.

Степанов Н. В. Новый подвид *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill (Hypolepidaceae) из Западного Саяна // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета, 2012. – № 105. – С. 8–14.

Der J. P., Thomson J. A., Stratford J. K., Wolf P. G. Global chloroplast phylogeny and biogeography of bracken (*Pteridium*: Dennstaedtiaceae) // Amer. J. Bot., 2009. – Vol. 96, № 5. – P. 1041–1049.

Gureyeva I. I., Page C. N. The fern genus *Pteridium* in a trans-Euro-Siberian perspective – a morphological synthesis // S. C. Verma, S. P. Khullar, H. K. Cheema (Eds). Perspectives in Pteridophytes. – Dehradun: Bishen Singh Mahendra Pal Singh, 2008. – P. 243–254.

Page C. N. Taxonomy and phytography of bracken – a review // Bot. J. Linn. Soc., 1976. – Vol. 73. – P. 1–34.

Page C. N., Mill R. R. The taxa of Scottish bracken in a European perspective // Bot. J. Scotland, 1995. – Vol. 47. – P. 229–247.

Thomson J. A. Towards a taxonomic revision of *Pteridium* (Dennstaedtiaceae) // Telopea, 2004. – Vol. 10. – P. 793–803.

Thomson J. A. Taxonomic status of diploid Southern hemisphere bracken (*Pteridium*: Dennstaedtiaceae) // Telopea, 2012. – Vol. 14. – P. 43–48.

Tryon R. M. A revision of the genus *Pteridium* // Rhodora, 1941. – Vol. 43. № 505. – P. 1–70.

УДК 581.821

Анатомические особенности строения эпидермы листовой пластинки отдельных групп злаков Республики Алтай

A leaf blade anatomical survey of some grasses species groups from the Altai Republic

Рыжакова Д. Д.¹, Гудкова П. Д.^{1,2}

Ryzhakova D. D.¹, Gudkova P. D.^{1,2}

¹ Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия. E-mail: rzhakovadasha@yandex.ru

² Томский государственный университет, г. Томск, Россия. E-mail: PDGudkova2017@yandex.ru

¹ Altai State University, Barnaul, Russia

² Tomsk State University Tomsk, Russia

Реферат. В работе представлены результаты исследования микроморфологических признаков поверхности листовой пластинки на сканирующем электронном микроскопе для 17 видов, относящихся к семейству Poaceae, распространенных на территории Республики Алтай с целью выявления структур, которые могут служить дополнительными для разграничения таксонов. В результате исследования были выявлены признаки значимые для систематики, филогенетических реконструкций и фитолитного анализа: расположение и строение устьиц, форма и характер расположения длинных, коротких клеток и трихом, при этом у большинства злаков строение адаксиальной и абаксиальной сторон листовой пластинки отличается и должно быть рассмотрено отдельно.

Summary. The paper presents the results of a study of micromorphological characteristics of the surface of a leaf blade on a scanning electron microscope for 17 species belonging to the Poaceae family, distributed on the territory of the Republic of Altai in order to identify structures, which can serve as addition for the determination of taxa. As a result, features that were relevant for systematics, phylogenetic reconstructions and phytolite analysis have been revealed. The topology and structure of stomata, the shape and location of long and short cells, and trichomes are significant for many genera of grasses. The structure of the adaxial and abaxial sides of live blades is different and should be considered separately.

Введение

Семейство Poaceae – злаковые, в соответствии с современной системой APG IV (Chase et al., 2016) включает около 11 506 видов, относящихся к 768 родам, 52 трибам и 12 подсемействам и является четвертым по числу видов семейством цветковых растений. В Республике Алтай насчитывается 198 представителей данного семейства, относящихся к 47 родам (Определитель..., 2012). Более 30 родов являются монотипными или включают всего 2–3 вида, и не являются сложными в определении. Роды *Poa* L., *Elymus* L., *Stipa* L., *Festuca* L., *Calamagrostis* Adans представлены в Республике Алтай более чем семью трудно различимыми видами.

Семейство злаки одно из самых проблемных в систематическом отношении, так как в строении вегетативных и генеративных органов наблюдается однообразие, что обуславливает низкое число признаков-дискриминаторов. Поэтому поиск дополнительных систематических признаков и исследование ультраструктуры поверхности эпидермы листовых пластинок является перспективным направлением.

Точное определение видового состава отдельных родов злаков имеет важное теоретическое и практическое значение. Во многих сообществах злаки являются доминантами и эдификаторами, играют важную роль в формировании травостоя лугов и степных сообществ. Они являются основным источником кормов для сельскохозяйственных животных (Цвелев, 1976). Кроме того, в клеточных стенках эпидермы злаков накапливается кремний, образуя фитолиты, форма которых сопряжена с анатомическим строением. Фитолитный анализ в последнее время широко используется в палеореконструкциях и археологии.

Вопросы изучения злаков и особенно вопросы их систематики имеют большое практическое и экономическое значение и являются весьма актуальными. Признаки анатомической структуры поверхности листовой пластинки злаков издавна и широко используются для целей систематики (Авдулов, 1931; Prat, 1932; Metcalfe, 1960; Clifford, Watson, 1977; Ellis, 1979; Liu et al., 2010). Нередко они служат в качестве дополнительных, а иногда и основных, для разграничения видов (Ortúñez, Fuente, 2010; Shaheen et al., 2011; Ortúñez, Cano-Ruiz, 2013; Torrecilla et al., 2013; Nobis, 2013; Гудкова, Олонова, 2012, 2013; Шаврова, Олонова, 2007а,б; Acedo, Llamas, 2001).

Таким образом, к настоящему времени проведены масштабные анатомические исследования злаков с описанием ультраструктуры поверхности листовых пластинок, и их значимость неоспорима. Тем не менее, на территории Алтая семейство злаки остается изученным недостаточно, в том числе и в анатомическом отношении. Целью данной работы является исследование строения эпидермы листовых пластинок злаков, призванное выявить важные признаки для систематики злаков.

Материалы и методы

Материалом для исследования ультраструктуры листовой пластинки послужили 17 видов злаков: *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Agropyron pectinatum* (Labill.) P. Beauv., *Agrostis gigantea* Roth, *Anthoxanthum alpinum* A. Löve & D. Löve, *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb., *E. sibiricus* L., *E. mutabilis* (Drobow) Tzvelev, *Festuca pratensis* Huds., *F. ovina* L., *F. pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Koeleria cristata* (L.) Pers. s. l., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Phleum pratense* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Trisetum altaicum* Roshev., *T. sibiricum* Rupr., относящиеся к разным трибам и 12 родам, которые были собраны сотрудниками и студентами кафедры ботаники Алтайского государственного университета (коллекторы Елесова Н. В, Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Кочегин И. С., Крючкова Е. А., Федкевич Е. П., Чекменева Е. Н., Касаткин Д. Е.) в ходе экспедиции в 2017 г. по Республике Алтай. Гербарные материалы хранятся в фондах кафедры ботаники Алтайского государственного университета.

Материал для сканирования отбирался из средней части листовой пластинки площадью $0,5 \times 1$ см². Полученные образцы в сухом виде фиксировали на двустороннем электропроводящем углеродном скотче в двух вариантах – с адаксиальной и абаксиальной сторон. Ультраструктура поверхности была исследована на сканирующем электронном микроскопе SNE-4500М (Корея). Для уменьшения влияния заряда их обрабатывали методом термического напыления в вакууме золотом. Образцы исследовали в режиме высокого вакуума, поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 20 кВ. Определение размера и формы клеток проводили при увеличении $\times 300$ и $\times 900$, а общего характера поверхности – $\times 150$. Абаксиальная и адаксиальная стороны рассматривались отдельно. При изучении листовых пластинок использовалась терминология, предложенная К. Меткафом (Metcalfe, 1960) и Р. П. Эллисом (Ellis, 1979).

Результаты и обсуждение

Анализ строения эпидермы листовых пластинок выявил следующие наиболее значимые группы признаков: форма и характер расположения устьиц, длинных и коротких клеток, трихом. У многих видов были выявлены отличия в строении абаксиальной и адаксиальной сторон, поэтому анализ и описание их строения должен проводится отдельно. Так же были выявлены виды, у которых наблюдается схожее строение абаксиальной и адаксиальной сторон, это – *Agrostis gigantea*, *Elymus sibiricus*, *Festuca pratensis*, *Trisetum sibiricum*.

Устьица у большинства видов располагаются как на верхней стороне листа, так и на нижней. Во всех случаях на адаксиальной стороне листовой пластинки устьиц больше, чем на абаксиальной стороне. У *Elymus sibiricus*, *E. mutabilis*, *Festuca pratensis*, *F. ovina*, *F. pseudovina*, *Koeleria cristata* устьица располагались только на адаксиальной стороне листа. Чаще всего устьица располагаются рядами в интеркостальной области, чередуясь с длинными клетками. У видов *Elymus dahuricus* ярко выражены околустьичные клетки, расположенные параллельно замыкающим (рис. 1а).

У подавляющего большинства образцов количество длинных клеток больше, чем коротких, они имеют разнообразную форму, от прямоугольной, например, у *Elymus dahuricus*, *E. mutabilis*, до веретено-

новидной (шестигранной) у *Phleum pratense*, *Trisetum sibiricum* (рис 1f). Длинные клетки могут иметь следующие типы антиклинальных стенок – извилистые, как у *Elymus dahuricus* (рис. 1a), *Achnatherum sibiricum*, *Agropyron pectinatum*, и прямые у *Agrostis gigantea*, *Elymus mutabilis*, *Phragmites australis* (рис.

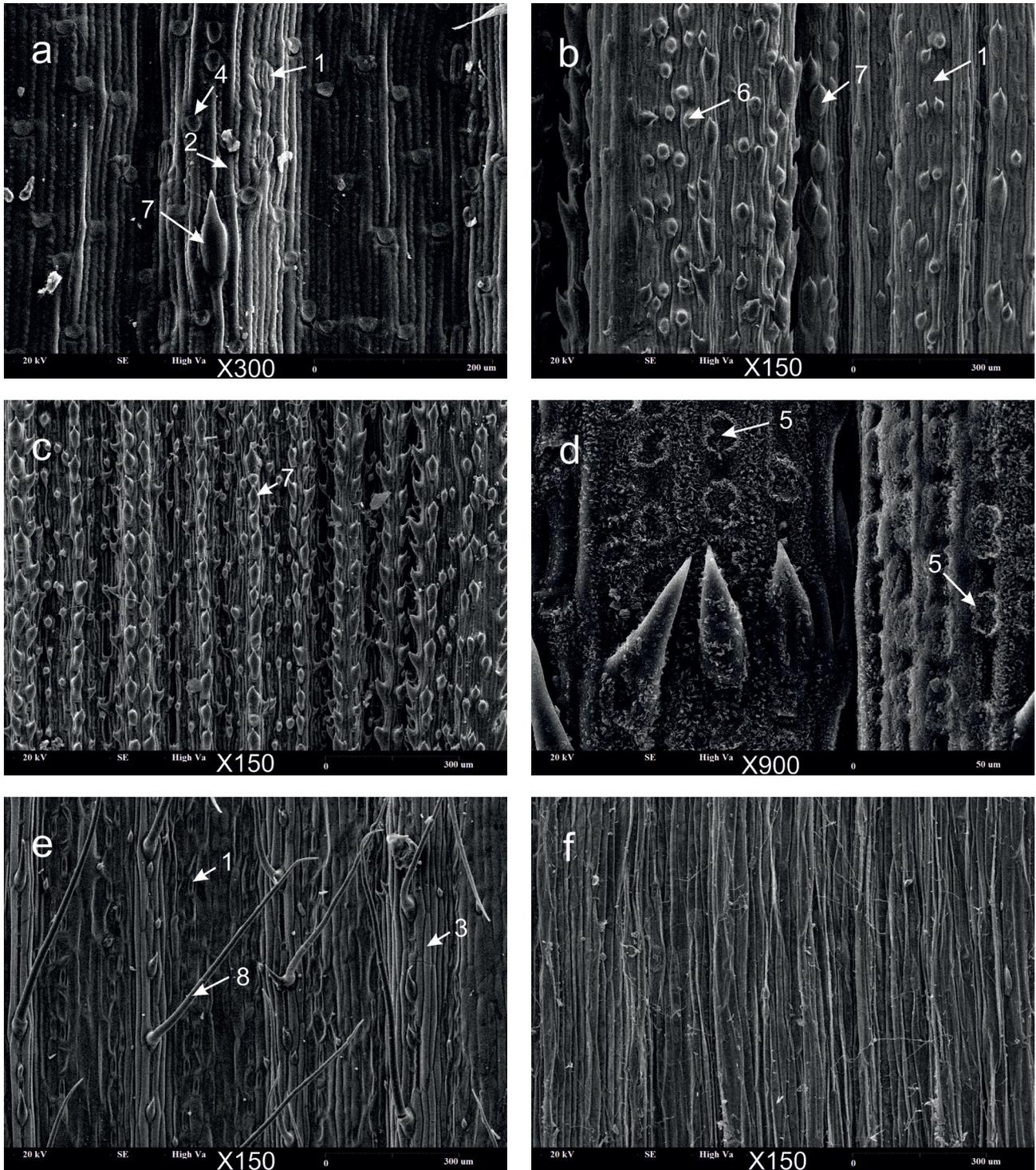


Рис. 1. Фрагмент абаксиальной стороны листовой пластинки: а – *Elymus dahuricus*; б – *Phragmites australis*; в – *Phalaroides arundinacea*, и адаксиальной: д – *Achnatherum sibiricum*; е – *Elymus mutabilis*; ф – *Trisetum sibiricum*: 1 – устье; 2 – длинная клетка с извилистыми антиклинальными стенками; 3 – длинная клетка с прямыми антиклинальными стенками; 4 – короткая клетка округлой формы; 5 – короткая клетка гантелевидной формы; 6 – бугорок; 7 – шипик, направленный к вершине листа; 8 – микроволосок.

1b, e). Обычно у длинных клеток антиклинальные стенки ниже периклинальных, обратное наблюдается у *Festuca ovina*.

Короткие клетки наблюдались не у всех образцов. У *Elymus dahuricus*, *Festuca pratensis*, *F. ovina*, *F. pseudovina* короткие клетки имеют округлую или эллиптическую форму (рис. 1a). На абаксиальной и адаксиальной сторонах *Achnatherum sibiricum* можно увидеть короткие клетки гантелевидной формы, расположенные рядами (рис. 1d). Часто короткие клетки чередуются с длинными, например, у *Elymus mutabilis*, причем у этого образца на абаксиальной стороне листа присутствуют короткие клетки квадратной и прямоугольной формы.

У анализируемых образцов были выявлены трихомы различного типа. Они могут присутствовать на обеих сторонах листа или только на адаксиальной поверхности листовой пластинки, как у *Achnatherum sibiricum*. Так же различается их длина, в русскоязычной литературе для разграничения трихом относительно длины используется адаптированная терминология: бугорки (рис 1b), шипики (рис 1a, b, c), щетинки, микроволоски (рис. 1e) однако определение границ между ними бывает затруднено, поэтому при использовании сканирующего микроскопа целесообразнее указывать длину в микрометрах. Еще один значимый признак – направление трихом – к вершине листа или к основанию, причем у *Agrostis gigantea*, *Elymus sibiricus*, *Phragmites australis* (рис. 1b) были трихомы, направленные в обе стороны, однако чаще встречались образцы имеющие трихомы, направленные к вершине листа (рис. 1a, b, c, d).

Закключение

В результате анализа 17 видов, относящихся к сложным в систематическом отношении родам злаков, было выявлено, что строение ультраструктуры поверхности листовой пластинки различно на родовом и видовом уровне. Систематически значимыми признаками являются расположение и строение устьиц, форма и характер расположения длинных и коротких клеток, и трихом.

Благодарности. Автор работы выражает искреннюю благодарность декану биологического факультета Марине Михайловне Силантьевой за помощь в определении гербарных материалов, а также старшему лаборанту Томского государственного университета Роману Сергеевичу Романцу за помощь в работе на сканирующем электронном микроскопе. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-34-60195 мол_а_дк, № 17-04-00437 А.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдулов Н. П.** Карิโอ-систематическое исследование семейства злаков // Тр. прикл. бот., ген., сел., прилож., 1931. – Т. 44. – С. 1–428.
- Гудкова П. Д., Олонова М. В.** Микроморфологическое изучение абаксиальной эпидермы листовых пластинок сибирских видов рода *Stipa* L. // Вестник Томского государственного университета. Биология. – Томск, 2012. – Т. 3, № 19. – С. 33–45.
- Гудкова П. Д., Олонова М. В., Смирнов С. В., Нобис М.** Анатомическое строение листовой пластинки сибирских ковылей (*Poaceae*, *Stipa*) // *Turczaninowia*, 2013. – Т. 16, № 4. – С. 63–71.
- Определитель растений Республики Алтай / отв. ред. И. М. Красноборов, И. А. Артемов. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 701 с.
- Цвелев Н. Н.** Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. – С. 567–595.
- Шаврова П. Д., Олонова М. В.** Анатомическое изучение листовой пластинки горно-алтайских видов рода *Stipa* L. // Матер. междунар. конф. «Биоморфологические исследования в современной ботанике». – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007а. – С. 470–473.
- Шаврова П. Д., Олонова М. В.** Изучение анатомического строения листьев ковылей Горного Алтая для целей систематики // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. междунар. конф. Барнаул, 25–28 октября 2007 г. Барнаул, 2007б. – С. 354–356.
- Acedo C., Llamas F.** Variation of micromorphological characters of lemma and palea in the genus *Bromus* (*Poaceae*) // *Ann. Bot. Fennici*, 2001. – Vol. 38. – P. 1–14.
- Chase M. W., Christenhusz M. J. M., Fay M. F., Byng J. W., Judd W. S., Soltis D. E., Mabberley D. J., Sennikov A. N., Soltis P. S., Stevens P. F.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2016. – Vol. 181. – № 1. – P.1–20.

Clifford H. T., Watson L. Identifying grasses. Data, methods and illustrating. – Brisbane, 1977. – 146 p.

Ellis R. P. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. The epidermis as seen in surface view // *Bothalia*, 1979. – Vol. 12. – P. 641–671.

Liu Q., Zhang D. X., Peterson P. M. Lemma micromorphological characters in the *Chloridoideae* (Poaceae) optimized on a molecular phylogeny // *South African Journal of Botany*, 2010. – Vol. 76. – P. 196–209.

Metcalfe C. R. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. – Oxford: Clarendon Press, 1960. – 731 p.

Nobis M. Taxonomic Revision of the *Stipa lipskyi* Group (Poaceae: *Stipa* Section *Smirnovia*) in the Pamir Alai and Tian-Shan Mountains // *Plant Systematics and Evolution*, 2013. – Vol. 299. – P. 1307–1354.

Ortúñez E., Cano-Ruiz J. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. subgenus *Festuca* (Poaceae) // *Plant. Syst. Evol.*, 2013. – Vol. 299. – P. 1471–1483.

Ortúñez E., Fuente V. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in the Iberian Peninsula // *Plant. Syst. Evol.*, 2010. – Vol. 284. – P. 201–218.

Prat H. L. Epiderme des Graminées. Etude anatomique et systématique // *Annual science Natural Botanical*, 1932. – Vol. 10. – № 14. – P. 117–324.

Shaheen S., Ahmad M., Khan F., Zafar M., Sultana S., Khan M. A. Morpho-palynological and foliar epidermal anatomy of genus *Cenchrus* L. // *Journal of Medicinal Plant Research*, 2011. – Vol. 5. – P. 3796–3802.

Torrecilla P., Acedo C., Marques I., Díaz-Pérez A. J., López-Rodríguez J. Á., Mirones V., Sus A., Llamas F., Alonso A., Pérez-Collazos E., Viruel J., Sahuquillo E., Sancho M. Del C., Komac B., Manso J. A., Segarra-Moragues J. G., Draper D., Villar L., Catalán P. Morphometric and molecular variation in concert: taxonomy and genetics of the reticulate Pyrenean and Iberian alpine spiny fescues (*Festuca eskia* complex, Poaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2013. – Vol. 173. – P. 676–706.

УДК 581.821

Структура эпидермы алтайских ксероморфных мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* Dumort.

Epidermal structure of xeromorphic bluegrasses of section *Stenopoa* Dumort. in Altai

Селезнева А. Е., Мезина Н. С., Олонова М. В.

Seleznyova A. E., Mezina N. S., Olonova M. V.

Томский государственный университет, г. Томск, Россия.
E-mail: alexandra_seleznyova@mail.ru, n.s.mezina@gmail.com, olonova@list.ru

Tomsk State University, Tomsk, Russia

Реферат. Представлено исследование эпидермы листовых пластинок 14 алтайских ксероморфных и криоксероморфных видов секции *Stenopoa*. Анализ показал, что различия между видами секции наиболее ярко проявляются в области между жилками. Они носят количественный характер и зависят не только от степени ксероморфности вида, но и от конкретных условий произрастания.

Summary. The study of the leaf blades epidermis of 14 xeromorphic and cryoxeromorphic species of the *Stenopoa* section from Altai is presented. The analysis showed that the differences between species are the most pronounced in the area between the veins. These differences are mainly quantitative and depend not only on the degree of xeromorphism of the species, but also on the specific conditions of the growth.

Секция *Stenopoa* Dum. является одной из наиболее крупных в роде мятлик; на территории Алтая по последним данным она насчитывает 20 видов, из них 14 – ксероморфные (Олонова, 2016). Представители этой группы играют важную фитоценологическую роль, нередко являются доминантами и эдификаторами растительных сообществ внетропической Азии. Как известно, эволюция в секции *Stenopoa* шла по пути ксерофилизации (Серебрякова, 1965; Цвелев, 1972), и современные представители секции занимают самые разнообразные экологические ниши, встречаясь от переувлажненных лугов до сухих каменистых степей. Все это делает представителей секции чрезвычайно удобным объектом для исследования этапов эволюции, но с другой стороны, склонность видов к гибридизации обогащает генотип и приводит к заметным анатомо-морфологическим изменениям и стиранию границ между видами. Все это заставляет искать новые признаки, пригодные как для дискриминации таксонов, так и для филогенетических реконструкций. Появившиеся и широко распространившиеся в последние годы молекулярно-генетические исследования обеспечили настоящий прорыв в исследовании филогении, однако решить проблему до конца они не могут: успех применения этих методов определяется тщательным подготовительным этапом исследований при помощи классических методов.

Как известно, сложность изучения злаков, и, в частности, мятликов, состоит в том, что строение как вегетативных, так и репродуктивных органов чрезвычайно однообразно, невелико и число признаков, используемых в систематике, и число состояний этих признаков. Между тем методы анатомических исследований (главным образом, листовой пластинки) находят широкое применение в систематике и диагностике злаков, как в нашей стране, так и за рубежом (Duval-Jouve, 1870; Grob, 1897; Пробатова, 1974; Clifford, Watson, 1977 и др.). Из числа изученных с различных территорий видов мятликов 14 входят в состав сибирской флоры, однако, несмотря на такое углубленное изучение анатомического строения рода в целом, сибирские, и особенно, алтайские мятлики в анатомическом отношении остаются изученными недостаточно, хотя некоторые работы в этом направлении проводились (Олонова, 1983).

Из всех органов мятликов самому внимательному изучению подвергались листовые пластинки, в особенности их строение на поперечном срезе (Vucoloff, 1929; Metcalfe, 1960; Константинова, 1960; Пояркова, 1966; Пробатова, 1974, Галкин, 1974 и др.). Между тем, эпидерма является более перспективной в отношении полезных признаков, поскольку она граничит непосредственно с окружающей средой, и в ее структуре находят отражение как особенности, жестко детерминированные генетически, так и в большей мере обусловленные средой обитания (Мирославов, 1962, 1974 и др.). Известно, что количественные признаки, такие как размеры клеток и толщина их стенок, количество устьиц на единицу площади, длина их замыкающих клеток, пористость наружных стенок эпидермы во многом зависят от условий существования и близкородственные растения, произрастающие в разных условиях, могут существенно различаться по этим признакам (Мирославов, 1974). Наибольшую ценность для систематики представляют качественные признаки, являющиеся индикаторами генетического родства (Davis, 1977).

Целью настоящей работы было изучение возможности использования признаков строения эпидермы для систематики и диагностики сибирских мятликов секции *Stenopoa*.

Исследовалось 12 из 14 ксероморфных мятликов секции, произрастающих на территории Алтая. Недавно описанные *P. x levitskyi* Nosov и *P. x navashinii* Nosov не исследовались из-за недостатка материала. Для получения сопоставимых результатов изучались только гербарные образцы, по 2–5 особей из каждого гербарного листа; в зависимости от характера географического распространения вида и его экологической пластичности исследовалось от 6 (*P. actruensis* (Olonova) Olonova) до 70 (*P. stepposa* (Kryl.) Kom.) гербарных листов. Для сравнения также исследовался мезоморфный вид секции – *P. palustris* L. – в количестве 178 особей. При изучении эпидермы просматривалось по 10 полей зрения каждого растения. Для исследования отбирались растения, соответствующие типу, с хорошо развитыми верхними листьями. Препараты были изготовлены по общепринятым методикам (Барыкина и др., 2004), исследования проводились с помощью микроскопа «Биолам». Для изучения эпидермы отобранные образцы вымачивались в течение 10–15 мин в 20 % растворе NaOH, затем промывались водой и помещались на предметное стекло адаксиальной стороной вверх, после чего абаксиальная эпидерма вместе с мезофиллом аккуратно соскабливалась при помощи бритвы. Полученные препараты переворачивались и помещались в глицерин.

По степени ксероморфности изучаемая группа делится на две подгруппы – относительно слабо специализированные ксеромезоморфные и мезоксероморфные, полностью адаптированные к сухим условиям высокогорий Алтая. К первой группе относятся степные равнинные и среднегорные виды, *P. stepposa*, *P. botryoides* Trin., *P. reverdattoi* Roshev. Ко второй – высокоспециализированные, как правило, низкорослые, сочетающие ксероморфные черты с криоморфными – *P. attenuata* Trin., *P. dahurica* Trin. Несколько обособленно располагаются ксерокриоморфные представители агрегата *P. glauca* Vahl – *P. glauca*, *P. litvinoviana* Reverd., *P. altaica* Trin., а также виды, образовавшиеся предположительно в результате их гибридизации с другими видами секции – *P. pseudoaltaica* Olonova, *P. albertii* Regel, *P. tshuensis* (Serg.) Olonova. Исследования полностью подтвердили данные Е. А. Мирославова (1974): с нарастанием ксероморфности происходят заметные изменения и в анатомической структуре: в целом увеличивается число шипиков и окремненных бугорков над жилками, стенки клеток становятся более толстыми и более извилистыми (это касается длинных клеток как над жилками, так и между жилками), наряду с парными и непарными короткими клетками появляются короткие клетки, длина которых несколько больше ширины, содержащие внутри удлиненные извилистые структуры, по-видимому, кремниевые тельца. В области между жилками также наблюдаются изменения: короткие клетки практически исчезают, длинные клетки нередко приобретают почти шестиугольную или неправильную форму, устьица располагаются значительно гуще: если у мезоморфного *P. palustris* в самом длинном ряду поля зрения их насчитывается обычно 4–5, то у *P. stepposa*, соответственно, 5, и, нередко, 6 (рис. 1.1).

Исследование наиболее специализированных видов, *P. attenuata* и *P. albertii*, произрастающих в высокогорном поясе, выявило следующие отличия: наряду с образцами, которые в целом мало отличались от предыдущей группы, были обнаружены популяции как со значительно более крупными длинными клетками в области между жилками, так и с более мелкими, и почти шестиугольными клетками. (Российский Алтай). По-видимому, действительно в высокогорьях на растения действуют 2 фактора,

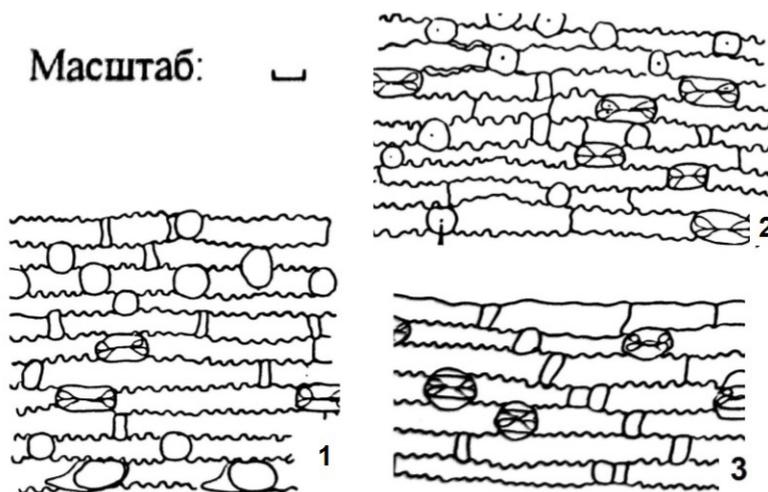


Рис. 1. Анатомическое строение абаксиальной эпидермы ксероморфных мятликов секции *Stenopoa*.

вызывающих противоположные изменения в анатомической структуре листьев: наряду с недостатком тепла, способствующим увеличению клеток растений, на растения действуют высокая освещенность и высокие дневные температуры, нередко недостаток влаги, вызывающие формирование ксероморфных признаков, одним из которых является мелкоклеточность. При этом и между жилками, и над жилками длинные клетки в своем большинстве были с толстыми и извилистыми стенками (рис. 1.3).

Проведенные предварительные визуальные исследования изменчивости признаков в популяциях мезоморфного *P. palustris* и ксероморфного *P. reverdattoi* показали, что у последнего наблюдалось большее постоянство признаков (рис. 1.2). Визуальный анализ большого числа препаратов также показал, что внутри популяций мезоморфного вида *P. palustris* наблюдается большее варьирование таких признаков, как количество и форма коротких клеток как над жилками, так и между ними, значительно больше варьирует длина длинных клеток в пределах поля зрения, а так же их форма, пористость и извилистость их стенок, количество рядов клеток между жилками, хотя при этом внутривидовая изменчивость этих признаков у *P. argunensis* Roshev. также довольно высока. Проведенные исследования показали, что между двумя видами, находящимися на разных стадиях приспособительной эволюции, существуют достоверные статистические различия по анатомическим признакам. Вместе с тем, *P. palustris*, как менее специализированный вид, и в анатомическом отношении проявляет большую пластичность, чем высокоспециализированный *P. argunensis*.

То же самое можно сказать и о видах в целом: у мезоморфных видов изменчивость признаков была значительно выше, чем у ксероморфных, так, *P. palustris*, как менее специализированный вид, и в анатомическом отношении проявляет большую пластичность, чем высокоспециализированный *P. reverdattoi*.

Анализ показал, что между видами секции существуют в основном, количественные различия, и наиболее ярко они проявляются в области между жилками. Исследованные образцы различаются по количеству устьиц в поле зрения, по их расположению (в одну или в 2 линии), по размеру устьичной щели, размерам и форме длинных клеток между жилками, толщине и степени извилистости их стенок, наличию коротких клеток. Над жилками – главным образом, по количеству и величине шипиков и кремневых бугорков, длине длинных клеток, толщине и степени извилистости их стенок. Однако при этом наблюдается и существенное варьирование этих признаков и внутри видов. Короткие клетки над жилками у исследованных видов бывают как одиночными, так и парными, но, похоже, что по этому признаку внутривидовых различий нет. В дальнейших поисках анатомических признаков, пригодных для систематики, следует сосредоточить внимание на коротких клетках, располагающихся над жилками, и на исследовании кремневых телец. Различия в структуре эпидермы в основном носят количественный характер и зависят не только от степени ксероморфности вида, но и от конкретных условий произрастания.

Благодарности. Исследования поддержаны грантами РФФИ (16-04-01605 и 16-34-00537) и Фондом им. Д. И. Менделеева ТГУ.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г.** и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
- Галкин М. А.** К использованию анатомических исследований в диагностике и таксономии растений на примере мятликов // Актуальные вопросы фармацеи. – Ставрополь, 1974. – Вып. 2. – С. 329–333.
- Мирославов Е. А.** Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков // Ботан. журн., 1962. – Т. 47, № 9. – С. 1339–1342.
- Мирославов Е. А.** Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. – Л.: Наука, 1974. – 184 с.
- Олонова М. В.** Анатомическое строение листьев мятликов Южной Сибири. – Томск, 1983. – 13 с. Деп. ВИНТИ. М., 1983. № 809-83
- Олонова М. В.** Конспект мятликов (*Poa* L., *Poaceae*) Алтайской горной страны // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Том. гос. ун-та. – Томск, 2016. – № 113 – С. 68–88.
- Пояркова Е. Н.** Анатомическое строение листьев мятликов флоры УССР // Ботан. журн., 1966. – Т. 51, № 6. – С. 841–844.
- Пробатова Н. С.** О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*) // Новости систематики высших растений. Л., 1974. – С. 44–54.
- Серебрякова Т. И.** Побегообразование и жизненные формы некоторых мятликов (*Poa* L.) в связи с их эволюцией // Бот. журн., 1965. – Т. 50, № 11. – С. 1536–1556.
- Цвелев Н. Н.** К систематике мятликов (*Poa* L.) европейской части СССР // Новости сист. высших раст., 1972. – Т. 9. – С. 47–54.
- Константинова А. Г.** Анатомічні особливості деяких видів р. тонконіг (*Poa* L.) української флори. // Укр. ботан. журн., 1960. – Т. 17, № 1. – С. 51–58.
- Clifford H. T., Watson L.** Identifying grasses. Data, methods and illustrating. – Brisbane, 1977. – 146 p.
- Davis J. A.** Genetic and environmental determination of leaf epidermal anatomy in *Puccinellia* (*Poaceae*) // Amer. J. Bot., 1977. – Vol. 74, № 11. – P. 1744–1749.
- Duval-Jouve M. I.** Etude anatomique de quelques Graminees, et en particulier des *Agropyrum* de l'herault // Mem. Acad. Montpellier, 1870. – P. 309–408.
- Grob G.** Beitrage zur Anatomie der Epidermis der gramineen Blatter // Bibl. Bot., 1897. – B.7, № 36. – S. 1–107.
- Metcalfe C. R.** Anatomy of the Monocotyledons. I. *Gramineae*. – Oxford: Clarendon Press, 1960. – 731 p.
- Vucoloff V.** Comparative anatomy of leaf-blade of *Poa* sp. grown in Czechoslovakia // Sbornik Ceskoslovenski Akad. Zemedelske, 1929. – № 4. – S. 417–452.

УДК 582.736 (470.45)

Проблемы систематики видов рода *Hedysarum* юго-востока европейской части России

Problems of taxonomy of species of the genus *Hedysarum* of the southeast of the European part of Russia

Супрун Н. А.^{1,2}

Suprun N. A.^{1,2}

¹ Волгоградский региональный ботанический сад, г. Волгоград, Россия. E-mail: n.suprun@mail.ru

² Волгоградский государственный социально-педагогический университет, г. Волгоград, Россия. E-mail: n.suprun@mail.ru

¹ Volgograd Regional Botanical Garden, Volgograd, Russia

² Volgograd State Social and Pedagogical University, Volgograd, Russia

Реферат. В статье приводятся данные об эволюционных связях восточно-европейских видов секции *Multicaulia*. Рассматривается проблема викарных рядов в роде *Hedysarum* L., которая связана с палеогеографическими и палеоклиматическими изменениями на территории юга и юго-востока Восточной Европы. На основе различных данных (литературных, гербарных, морфологических, молекулярно-генетических и т.д.) доказано определение и происхождение некоторых видов рода *Hedysarum*.

Summary. The article presents data on the evolutionary connections of the eastern European species of the *Multicaulia* section. The problem of the vicar series in the genus *Hedysarum* L. is considered, which is associated with paleogeographic and paleoclimatic changes in the territory of the south and southeast of Eastern Europe. Based on various data (literary, herbarium, morphological, molecular-genetic, etc.), the definition and origin of some species of the genus *Hedysarum* is proved.

Эволюционные связи восточно-европейских видов секции *Multicaulia* Boiss., *Hedysarum ucrainicum* Kaschm., *H. gmelinii* Ledeb., *H. tauricum* Pall. ex Willd. и *H. cretaceum* Fisch. рассматривались Б. Ф. Кашменским (1905) и П. Л. Горчаковским (1969). Кашменский отмечал близость *H. gmelinii* и *H. razoumovianum* Fisch. et Helm по морфологическим признакам, указывая на их родство в связи с общим географическим происхождением и связями с одним из центров разнообразия видов секции *Multicaulia* (Федченко, 1902). *H. ucrainicum* рассматривается им как вид, занимающий промежуточное положение в ряду ксероморфизации видов этого цикла при продвижении с востока на запад, заполняющий разрыв между ареалами заволжского *H. razoumovianum* и крымско-балканского *H. tauricum*. Уменьшение площади различных обнажений горных пород на Восточно-Европейской равнине в ходе их заселения лесной растительностью привело, по мнению П. Л. Горчаковского, к раздроблению западного крыла ареала первичного вида и обособлению южноуральской (*H. razoumovianum*), среднерусской (*H. cretaceum*) и северодонецкой (*H. ucrainicum*) форм, из которых первая связана в основном с известняками, мергелем и мергелистыми глинами, а остальные – с выходами мела. Горчаковский рассматривает это как пример эдафического эндемизма, возникшего в условиях географической изоляции на реликтовой основе. С сухой и теплой фазой голоцена, по П. Л. Горчаковскому (1969), была связана активизация распространения *H. gmelinii*, расселившегося довольно далеко на запад, по Южному Уралу и прилегающим к нему территориям Восточно-Европейской равнины. Поэтому *H. razoumovianum* оказался включенным в западное крыло ареала *H. gmelinii*, но остался обособленным от последнего эдафически (Горчаковский, 1969).

Проблема викарных рядов в роде *Hedysarum* была рассмотрена в работах В. А. Сагалаева (1989, 2000), согласно которому, образование викарного ряда *H. candidum* Vieb. (Крым–Новороссийск) – *H.*

grandiflorum Pall. (мела и карбонатные черноземы Среднерусской, приволжской возвышенности и общего Сырта) – *H. argyrophyllum* Ledeb. (юго-западное Приуралье) произошло в результате палеогеографических и палеоклиматических изменений на территории юга и юго-востока Восточной Европы, которые выражались в серии оледенений и взаимосвязанных с ними изменений береговых линий внутриконтинентального Каспийского водоема. В. А. Сагалаев связывает разобщение ареалов всех трех видов с трансгрессиями Каспия в конце плиоцена – начале плейстоцена и считает, что они пережили экстремальные периоды данной эпохи в рефугиумах Крыма (*H. candidum*), Среднерусской и Приволжской возвышенностей (*H. grandiflorum*) и Южного Приуралья (*H. argyrophyllum*). При этом *H. candidum* и *H. argyrophyllum* остались узкими региональными эндемиками, а *H. grandiflorum* смог расширить свой ареал, заселив карбонатные черноземы и мела юга Русской равнины. Более ксерофильный вид *H. Biebersteinii* Zertova, по мнению В. А. Сагалаева (2000), мог сформироваться в Северном Предкавказье и проникнуть со Ставропольской возвышенности на Средний Дон, юг Приволжской возвышенности и на Донецкий кряж в эпоху среднего плиоцена, когда появилась сухопутная связь между предгорьями Северного Кавказа и югом Русской равнины.

Для территории юго-востока европейской части России разными авторами указывались до 7 видов копеечников: *H. grandiflorum*, *H. biebersteinii*, *H. argyrophyllum*, *H. cretaceum*, *H. ucrainicum*, *H. gmelinii*, *H. rasoumovianum* (Федченко, 1948; Васильева, 1987; Маевский, 2006). Все они принадлежат к секции *Multicaulia* в понимании В. Н. Choi и Н. Ohashi (2003), или к секциям *Multicaulia* (Boiss.) и *Subacaulia* (Boiss.) в понимании Б. А. Федченко (1902).

Ареал *H. grandiflorum* достаточно широк и включает Волжско-Камское междуречье (Татарстан, Кировская и Челябинская области), Волжско-Донское междуречье (Пензенская, Воронежская, Ульяновская, Самарская, Саратовская Волгоградская области, Татарстан), Заволжье (Саратовская, Самарская, Ульяновская, Оренбургская области, Башкортостан, Татарстан), восточную Украину и западный Казахстан (Демина, Никитина, 2008). На территории Волгоградской области *H. grandiflorum* растет по меловым обнажениям и на других каменистых субстратах междуречья Иловли и Волги, в долинах рек Хопер, Иловля, Медведица и Бузулук (Супрун, 2017).

H. biebersteinii – северо-кавказский вид, который впервые был приведен для бассейна нижнего течения Дона во «Флоре Средней и Южной России...» (Шмальгаузен, 1895) под названием *H. argenteum* L. Этот вид растет на Северном Кавказе в предгорных и среднегорных районах от Адыгеи на западе до Ставропольского нагорья и окрестностей Кисловодска на востоке (Галушко, 1980). В Ростовской области вид указан для ст. Гундоровская на Северском Донце (Абрамова, 1973; Зозулин, Федяева, 1984; Васильева, 1987).

В работе М. С. Князева (2011) образцы *H. biebersteinii* со Среднего Дона были переопределены как новый гибридогенный вид с промежуточными между *H. grandiflorum* и *H. biebersteinii* признаками под названием *H. smirnovii* Knjasev sp. nov. (*H. grandiflorum* × *H. biebersteinii*). От *H. biebersteinii* Князев отличает свой вид по признакам окраски цветков, соотношению длин чашечки и лодочки, и форме крыльев венчика. От *H. grandiflorum* новый вид отличается меньшими размерами цветков и более узкими листочками сложного листа. Автор утверждает, что этот гибридогенный, но стабилизировавшийся вид вытеснил предполагаемые родительские виды *H. grandiflorum* и *H. biebersteinii* из значительной части их древних ареалов (Князев, 2013). Тем не менее, автор высказывает предположение о том, что *H. smirnovii* может быть и естественным продуктом эволюции копеечников секции *Subacaulia*, не связанным с гибридизацией (Князев, 2013; Супрун, Шанцер, 2013).

Указание на произрастание *H. argyrophyllum* в окрестностях Хвалынска (Ledebour, 1842; Васильева, 1987) не подтверждается гербарным материалом. В «Конспекте флоры Саратовской области» под редакцией А. А. Чигуряевой (Рябова и др., 1977) этот вид указывается, а в «Конспекте флоры Саратовской области» (Еленевский и др., 2008) – нет. А. Г. Еленевский с соавт. (2008, 2009) не смогли выявить корреляции между окраской венчика, опушением листочков и географическим распространением этих признаков и отнесли образцы из Саратовской области, определенные ранее как *H. argyrophyllum*, к *H. grandiflorum*.

На Южном Урале встречаются также промежуточные между *H. grandiflorum* и *H. argyrophyllum* формы, которые были описаны как гибридогенный вид *H. x polychromum* Kulikov (Куликов, 1998).

Hedysarum ucrainicum Kaschm. – редкий вид флоры меловых обнажений юга европейской части России, описанный Б. Ф. Кашменским (1905) с мелов рек Айдара и Беленькой в Луганской области. Вид считается узкорегинальным эндемиком и внесен в Красную книгу Российской Федерации (Киселева, 2008).

В Волгоградской области широко распространен внешне сходный с *H. ucrainicum* вид – *H. cretaceum* Fisch. Копеечник меловой – эндем Донецкого кряжа и юга Приволжской возвышенности. В Волгоградской области он довольно широко распространен на меловых обнажениях по рр. Дону, Хопру, Бузулуку, Иловле и Медведице (Супрун, 2017). На территории области располагается locus classicus вида – он был описан по сборам из бывшего Камышинского уезда (Абрамова, 1973; Володина, 1974, 1979; Васильева, 1987). Среднедонские популяции *H. ucrainicum* на территории Волгоградской области находятся в пределах ареала *H. cretaceum*, в отличие от популяций основной части ареала этого вида, который с ареалом *H. cretaceum* не перекрывается (Супрун, Шанцер, 2016).

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Т. И. Растительность меловых обнажений степной части бассейна реки Дона в Ростовской и Волгоградской областях // Бот. журн., 1973. – Т. 58, № 4. – С. 562–570.

Васильева Л. И. Род *Hedysarum* L. // Флора Европейской части СССР. Покрытосеменные, двудольные. – Л.: Издательство «Наука», Ленинградское отделение, 1987. – Том VI. – С. 87–93.

Володина Н. Г., Коблова М. Н. Новые виды во флоре Волгоградской области // Флора и экология растений Нижнего Поволжья. – Волгоград, 1974. – С. 28–35.

Володина Н. Г. Флора меловых обнажений Волгоградской области: Дисс. ... канд. биол. наук. – Москва, 1979. – 215 с.

Галушко А. И. Род *Hedysarum* L. // Флора Северного Кавказа. Определитель. – Ростов: Изд-во Ростовского университета, 1980. – С. 161–163.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Труды Института экологии растений и животных УФАИ СССР. – Свердловск, 1969. – Вып. 66. – С. 114–117.

Демина О. Н., Никитина С. В. Копеечник крупноцветковый (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – Москва, 2008. – С. 240–241.

Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. – Саратов: ИЦ «Наука», 2008. – 232 с.

Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области. – Саратов: Изд-во «ИП Баженов», 2009. – 248 с.

Зозулин Г. М., Федяева В. В. Флора Нижнего Дона (определитель). – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета, 1984. – Ч. 1. – С. 211.

Кашменский Б. Ф. *Hedysarum ucrainicum* (sp.n.) и смежные с ним виды // Известия Петербургского бот. сада, 1905. – Т. 5, № 2. – С. 57–65.

Киселева К. В. Копеечник украинский (*Hedysarum ucrainicum* Kaschm.) // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – Москва, 2008. – С. 244–245.

Князев М. С. Новый гибридогенный вид *Hedysarum* (Fabaceae) из Восточной Европы // Бот. журн., 2011. – Т. 96, № 7. – С. 1122–1126.

Князев М. С. Обзор восточно-европейских и некоторых сибирских копеечников (*Hedysarum*, Fabaceae) // Бот. журн., 2013. – Т. 98, № 10. – С. 1261–1273.

Куликов П. В. Флористические находки на Южном Урале: (Челябинская область) // Бот. журн., 1998. – Т. 83, № 12. – С. 137–145.

Маевский П. Ф. Флора Средней полосы европейской части России. – Москва: КМК, 2006. – 10-е изд. – С. 331–332.

Рябова Т. П., Иванова Р. Д., Колоскова И. Г., Чигуряева А. А. Конспект флоры Саратовской области. – Саратов: Изд. Сарат. ун-та, 1977. – Ч.1. – 79 с.

Сагалаев В. А. Флора степей Среднего Дона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Москва, 1989. – 24 с.

Сагалаев В. А. Флора степей и полупустынь Юго-Востока европейской части России, ее генезис и современное состояние: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Москва, 2000. – 34 с.

Супрун Н. А. Копеечник крупноцветковый – *Hedysarum grandiflorum* Pall., копеечник меловой – *Hedysarum cretaceum* Fisch. // Красная книга Волгоградской области. 2-е изд., перераб. и доп. Растения и другие организмы / под ред. О. Г. Барановой, В. А. Сагалаева. – Воронеж: ООО «Издат-Принт», 2017. – Т.2. – С. 135, 136.

Супрун Н. А., Шанцер И. А. Генетическая изменчивость видов родства *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) по данным ISSR маркирования // Бюл. ГБС РАН, 2013. – №4. – С. 42–49.

Супрун Н. А., Шанцер И. А. К вопросу о распространении *Hedysarum ucrainicum* Kaschm. на территории Волгоградской области // Известия Самарского научного центра РАН, 2016. – Т. 18, № 5(2). – С. 367–371.

Федченко Б. А. Копеечник – *Hedysarum* L. // Флора СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – Т. 13. – С. 301–318.

Федченко Б. А. Обзор видов рода *Hedysarum* L. – СПб., 1902. – 375 с.

Шмальгаузен И. Ф. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. – Киев, 1895. – Т. 1. – С. 468.

Choi B. H., Ohashi H. Generic criteria and an infrageneric system for *Hedysarum* and related genera (Papilionoideae-Leguminosae) // Taxon, 2003. – Vol. 52, № 3. – P. 567–576.

Ledebour C. F. Flora Rossica // Stuttgartiae, 1842. – Vol. 2. – P. 937.

УДК 582.284

Морфологическое исследование рода *Agaricus* Монголии

Morphological study of genus *Agaricus* of Mongolia

Хэрлэнчимэг Н.

Kherlenchimeg N.

*Институт общей и экспериментальной биологии АН Монголии, г. Улан-Батор, Монголия.
E-mail: nkherlenchimeg@gmail.com*

Department of Botany, Institute of General and Experimental Biology, MAS, Ulaanbaatar, Mongolia

Реферат. В статье представлена информация о макро- и микроморфологических особенностях 7 видов рода *Agaricus* (*A. arvensis*, *A. campestris*, *A. bernardii*, *A. silvaticus*, *A. silvicola*, *A. tabularis*, *A. xanthodermus*), а также данные об их распространении в Монголии.

Summary. The present contribution provides information about macro- and micromorphological features of six species of the genus *Agaricus* (*A. arvensis*, *A. campestris*, *A. bernardii*, *A. silvaticus*, *A. silvicola*, *A. tabularis*, *A. xanthodermus*) from Mongolia, as well as data for their distribution in the country.

Introduction

Agaricus is a genus of mostly medium to large gilled mushrooms (Geml, Royse, 2002). Fruitbodies of fungi belonging to the genus *Agaricus* are characterized by a white or yellow pileus and free gills with a regular trama when young, later becoming irregular (Janusz et al., 2008). The cap surfaces have appressed hyphae, radially arranged, and under varying conditions may appear glabrous, fibrillose, squamous, or areolate. They have chocolate-brown to purple brown spores, gills that are free from the stem, close, pallid to pinkish when young, then colored by the spores to chocolate-brown to blackish brown at maturity (Ahmad et al., 2009). In species identification the spore size is significant also.

The stem is central, separates easily from the cap, and is fleshy, except in the fragile. Flesh color is pure white or whitish unless otherwise noted (Maria, Georgi, 2004). The stem may be solid, stuffed or hollow. An *Agaricus* will always have a ring on the stem. If evanescent, there will still be evidence that a ring had been there, such as a zone on the stipe or fragments clinging to the pileus edge. If the ring is thin, silky or cottony, it may be termed «single», meaning there would be no veil patches on the underside. When the ring is composed of two clearly visible layers of tissue, it is called «double». In some cases the under layer will have separated into colored patches on the underside of the upper layer (Wasser, 1980).

Staining reactions should especially be noted in fresh specimens by cutting or rubbing the flesh of the cap and stalk, and in the extreme base of the stem. Some species are unchanging with rubbing or cutting. Many species grow in grassy areas, others will fruit near trees or in woodlands. Many species look very similar to others, and many are variable in size, shape and color (Wasser, 1980; Ali, Kenan, 2010).

The present contribution provides information about the macro- and micromorphological features of six species of the genus *Agaricus* (*A. arvensis*, *A. campestris*, *A. silvaticus*, *A. silvicola*, *A. tabularis*, *A. xanthodermus*) from Mongolia, as well as data for their distribution in the country.

This is aimed to study a possibility to use those macro and micromorphological features for recognizing and determining species that were determined on morphological inter-comparison study six species of *Agaricus* genus.

Materials and Methods

This survey covered totally 30 samples storing in the herbarium of the Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences. Ten of them have been collected and identified by Dr. G. Uranchimeg in 1982–1987, and

20 of them were collected in 1995–2012 by us. Each sample was studied in the field by taking measurements on the morphological structures of the cap, stem and recording gills color, shape and dimensions. Also smell and taste for each fruiting structure were taken in consideration. Samples were photographed and then specimens kept in small polyesterene boxes inside ice box.

Scanning electron microscopy – Lamellar fragments (approx. 1–2 mm) were removed from dried basidiomes, attached to aluminum mounts using double-stick tape and gold-palladium sputter coated at a nominal coating thickness of 15 nm using a Hummer VII sputtering system (Anatech Ltd., Alexandria, Virginia). Basidiospores were examined at 15 kV using a Carl Zeiss DSM–940 scanning electron microscope.

Macromorphological descriptions were made from fresh basidiomes. Color designations correspond to Kornerup and Wanscher (1967), and are noted as combinations of plate, column and row numbers. Preparation of hand sections for observation of micromorphological characters and use of descriptive terms follow (Largent et al., 1977). Sections were mounted in 4 % KOH for measurement of basidiospores and other micromorphological features and in Melzer's reagent to test for amyloidity.

Basidiospore measurements were made with the hilar appendix and ornamentation excluded (Matheny, Bougher, 2005). Length-width ratios (Q) were calculated for each basidiospore, and a mean calculated for each collection (Q^m) (Keirle et al., 2004; Todd et al., 2005). Spore print for each sample was taken and the ornamentation of the gill type was also defined. Spores were microscopically tested by recording the shape, color and size of more than 20 arbitrary chosen spores.

Drawings of micromorphological features were prepared using a drawing tube attached to a Leica DMLS compound microscope.

The fungi were identified with the aid of works by Wasser (1980) and Cappelli (1984).

Results

Agaricus arvensis Schaeff., 1774

Macroscopic features. Pileus 10–18 cm across, hemispherical when young, later conic-convex to plane, sometimes with on obtuse umbo, surface white when young, finally radially fibrillose – suede-like to almost smooth, later splitting up into fine, appressed squamules and strongly turning yellow to yellowish ocher, margin incurved for a long time, acute. Flesh white, yellow under the cuticle, thick in the center of the pileus, thin toward the margin, odor strongly anise to almond-like taste mild, nutty. Lamellae whitish to gray-pink when young, soon purple-to black-brown, narrow, free, edges smooth. Stipe 4–10 x 1–2 cm, cylindrical, somewhat enlarged toward the base, pithy–solid when young, hollow with old, fragile, surface white and smooth above the annulus, white and smooth to squamulose below, yellowing when touched, annulus white, membranous, pendent, sometimes two-layered, upper surface smooth, lower surface coarsely floccose. Entire fruit body yellowing when old or touched. Microscopic features: Spores elliptical, smooth, honey-brown, thick-walled, 6–10 x 4–5 μm , Q : 1.5–2; dark purple-brown. Basidia clavate, 15–20 x 6.5–7.5 μm , with 4 sterigmata, without basal clamp. Marginal cells somewhat clavate, 10–20 x 6–10 μm .

Habitat. Generallyregarious to grouped, more rarely solitary, in meadows, pastures, parks, or at the edges of forests. sumiin khoolo

Distribution. Tuvaimag, Altanbulag sum, Hustain nuruu, in meadows, 07.08.2001, Herbarium, UBA/241.

Agaricus campestris Fr. 1821

Macroscopic feature. Pileus 5–12 cm across, spherical when young, soon convex to plane, surface smooth when young, then with increasingly concentric, poorly developed, appressed fibrillose scales, also with brownish tones when old, margin incurved for a long time, hung with white veil remnants when young. Flesh white, scarcely to faintly reddening when cut, thick in the center of the pileus, thin toward the margin, odor pleasantly fungoid, taste mild, nutty. Lamellae pale flesh–reddish even when young, purple–black in age, narrow, free, edges smooth. Stipe 4–10 x 1–2 cm, cylindrical, usually somewhat tapered or pointed toward the base, solid, rigid, fragile, surface finely longitudinally white–fibrillose to slightly floccos-fibrillose when young, browning in age, annulus pendent, membranous to fibrillose–floccose. Spores elliptical, smooth, pale gray-brown, thick-walled, with a very faint germ pore, 8–9 x 6–7 μm , Q : 1,3–1,2; dark brown.

Habitat. It grows in the soil in meadows, grasslands and fields, in steppe.

Distribution. Zavhan aimag, Ider sum, Tegshiin gol, in meadows, 02.08.2012, Herbarium, UBA/12/123.

Agaricus sylvaticus Schaeff. 1774

Macroscopic features. Pileus 7–10 cm across, hemispherical when young, later convex to plane, surface when young white, tomentose dull, later progressively splitting into concentric, appressed squamules which stain light brownish in age, margin obtuse. Flesh white, thick in the center of the pileus, thin toward the margin, after a rather long time turning faintly reddish when cut and then turning brown, especially in the center of the pileus and the base of the stipe, odor pleasantly spicy, sourish, taste mild, rather unpleasant. Lamellae whitish when young, soon pale pink, finally pink–brown, broad, free, some forked, edges smooth. Stipe 4–6 x 1–2 cm, cylindrical, base marginate–bulbous, solid when young, stuffed to hollow when old, fragile, surface white and smooth above the annulus, white and banded on a white background below it throughout life, annulus simple, thin, membranous, white, pendent. Spores elliptical, smooth, honey–brown, thick–walled, 4.5–6 x 2.9–3.8 μm , Q: 1.3–1.9.

Habitat. It grows on needle litter in spruce and mixed forests.

Distribution. Zavhan aimag, Tosontsengel sum, Nariinii am, N 48°29'51,4», E 97°54'38,4», h= 2024 m, in spruce forests, 27.07.2012, Herbarium, UBA/T–3–4.

Agaricus silvisolae Bohus et Locsmandi 1994

Macroscopic features. Pileus 5–10 cm across, obtusely conical with a plane disc when young, then hemispherical to convex, finally expanded and plane, usually with a plane umbo, surface dull to satiny, finely innately radially fibrillose, milk–white to cream–colored when fresh, later with a yellowish tone, also with a lilac tinge, especially in the center, ocher in age, turning sulfur–yellow when touched, incurved for a long time, joined to the stipe by a membranous veil when young, later projecting beyond the lamellae. Flesh white, slightly gray–lilac in places, thick in the center of the pileus, thin toward the margin, odor like anise, taste mild, pleasantly nutty. Lamellae gray–white when young, remaining pale for a long time, then gray–pink, finally gray–violet to violet–black, narrow, free, edges finely jagged. Stipe 6–12 x 0,7–1 cm, cylindrical, base often bent and clavate to bulbous, also with a marginate bulb, solid to hollow, fragile, surface above the annulus smooth, whitish to faintly pink–violet to gray–violet, surface below whitish and slightly longitudinally fibrillose, strongly yellowing when touched, annulus membranous, pendent, white, upper surface smooth, lower surface coarsely floccose. Spores elliptical, smooth, thick–walled, honey–brown, 5.2–6.7 x 3.8–4.6 μm ; Q: 1.3–1.6; purple–brown.

Habitat. In hardwood and coniferous forests, on soil, leaves, or needles.

Distribution. Darhan–Uul aimag, Shariingol sum, Monostoin am, in coniferous forests, 18.08. 2008, Herbarium, UBA/0836.

Agaricus tabularis Pers. 1828

Macroscopic features. Pileus 5–10 cm across, very thick, fat, solid, hemispherical when young, almost outspread when old. Pileus edges split across deeply with very large squama. Flesh whitish, turning yellow when touched. Lamellae narrow, free, white when young, brown when getting old. Stipe thick, 1–3 cm wide, 3–4 cm tall, solid, thick rings. Spores wide elliptical, 7–9 x 6–7.5 μm .

Habitat. Grow in soils of semidesert, desert and steppe

Distribution. Included in Red data book of Mongolia. Hovd aimag, Hovd sum, N 48°50'61,0», E 92°03'17,5», in the steppe, 29.07.2011, Herbarium, UBA/1102.

Agaricus xanthodermus Genevier Bull., 1876

Macroscopic features. Pileus 5–8 cm across, hemispherical to trapezoidal when young, surface radially fibrillose when young, later splitting to form radial squamules, gray–brown to gray–ocher margin enrolled for a long time acute. Flesh white barely yellowing when cut thick odor faintly phenolic sometimes absent taste mild unpleasant. Lamellae gray–pink when young later increasingly purple–brown to purple–black, narrow L=118–

145, I=5–7, free edges smooth. Stipe 5–10 x 1–1.5 cm, cylindrical, base bulbous, at times also somewhat marginate, surface above the annulus white to pale pink and smooth, surface below white and smooth annulus white, membranous, pendent, upper surface smooth, lower surface finely floccose, flesh and surface of the base of the stipe strongly yellowing when rubbed or cut. Spores broadly elliptical, smooth, honey-brown, thick-walled, 4,9–6,5 x 3–4 μm Q:1,5–1,6. Dark purple-browns.

Habitat. Growing scattered or in large groups, sometimes clustered together; in grass and in cultivated areas; occasionally in woods.

Distribution. Dornod aimag, Khalkh gol sum, Ar sumiin hooloi, N 47°16'51,1», E 118°57'20,2», h=900 м, 14.07.2009, Herbarium, UBA/0904.

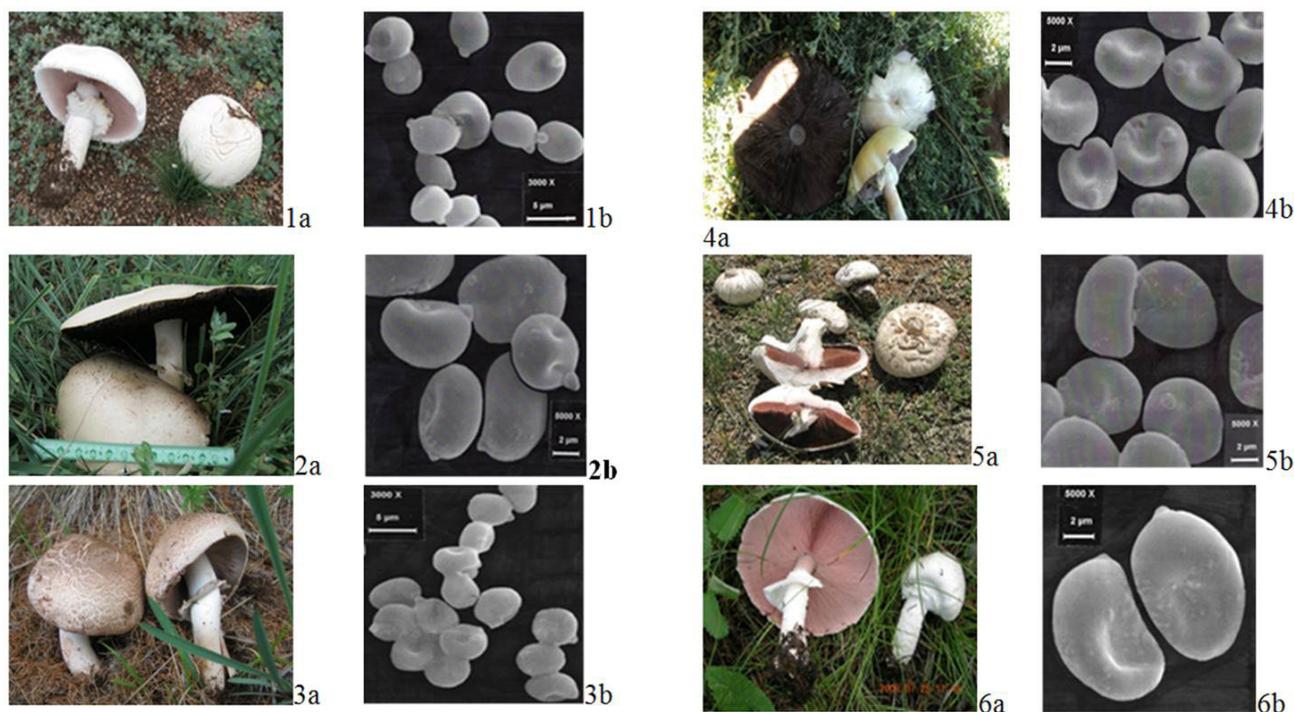


Fig. 1. Basidiomata and scanning electron micrographs of basidiospores of genus *Agaricus*. 1. *Agaricus arvensis* (1a. basidiomata, 1b. basidiospores, x3000, Bar=2 μm) 2. *A. campestris* (2a. basidiomata, 2b. basidiospores, x5000, Bar=2 μm) 3. *A. silvaticus* (3a. basidiomata, 3b. basidiospores, x3000, Bar=2 μm) 4. *A. silvicola* (4a. basidiomata, 4b. basidiospores, x5000, Bar=2 μm) 5. *A. tabularis* (5a. basidiomata, 5b. basidiospores, x5000, Bar=2 μm) 6. *A. xanthodermus* (6a. basidiomata, 6b. basidiospores, x5000, Bar=2 μm).

REFERENCES

- Ahmad M. A. M., Gucel S.* A Comprehensive study on *Agaricus* species of North Cyprus // World journal of Agricultural sciences, 2009. – Vol. 5, №2. – P. 195–200.
- Ali K., Kenan D.* Macrofungus diversity of Erzincan province (Turkey) // International journal of Botany, 2010. – Vol. 6, №4. – P. 383–393.
- Cappelli A.* *Agaricus* L.:Fr. (*Psalliota* Fr.). In fungi Europaei. – Libreria editrice Biella Giovanna, 1984. – 560 p.
- Geml J., Royse D. J.* Molecular phylogeny and cultivation of *Agaricus* species. – Hungary, Budapest, 2002. – P. 111–120.
- Janusz L.* Three species of the genus *Agaricus* new to Poland // Acta Mycologica, 2008. – Vol. 43, №2. – P. 161–165.
- Keirle M. R., Hemmes D. E., Desjardin D. E.* Agaricales of the Hawaiian Islands. Agaricaceae: *Coprinus* and *Podaxis*; Psathyrellaceae: *Coprinopsis*, *Coprinellus* and *Parasola* // Fungal Diversity, 2004. – Vol. 15. – P. 33–124.
- Kornerup A., Wanscher J. H.* Methuen handbook of colour. – London, 1967. – 243 p.
- Largent D. L., Johnson D., Watling R.* How to identify mushrooms to genus III: microscopic features. – California: «Mad River Press», 1977. – P. 148.

Maria N. L., Georgi T. S. New species of the genus *Agaricus* (Agaricaceae) for Bulgaria // *Mycologia Balcanica*, 2004. – Vol. 1. – P. 35–40.

Matheny P. B., Bougher N. L. A new violet species of *Inocybe* (Agaricales) from urban and rural landscapes in Western Australia // *Australasian Mycologist*, 2005. – Vol. 24, №1. – P. 7–12.

Todd W. O., Cathy, L. C., Gregory M. M. Morphological and molecular systematics of Rocky Mountain alpine *Laccaria* // *Mycologia*, 2005. – Vol. 97, №5. – P. 949–972.

Wasser S. P. *Flora Fungorum RSS Ucrainicae*. – Kiev, 1980. – 328 p.

ФИТОЛИТНЫЙ АНАЛИЗ. РЕКОНСТРУКЦИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ НА ОСНОВЕ МИКРОБИОМОРФНЫХ И ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 582.232/.275:504.4.054(1-924.8)

Об откликах диатомовой флоры межледниковий и сообществ микроводорослей современных водоемов на глобальные климатические изменения

On responding of interglacial diatoms and contemporary micro algae to global climate changes

Анциферова Г. А.

Antsiferova G. A.

*Воронежский государственный университет, г. Воронеж, Россия. E-mail: g_antziferova@mail.ru
Voronezh state university, Voronezh, Russia*

Реферат. Состав сообществ диатомовых водорослей древних водоемов меняется в зависимости от смены климатов и ландшафтов, происходящих в течение межледниковий. Одновременно на функционирование водных экосистем влияют процессы аккумуляции и деструкции органического вещества, заполнение озерной котловины осадками, что сопровождается сменой режимов трофности вод. В современных водоемах в условиях глобальных климатических изменений изучен отклик сообществ микроводорослей, например, на аномально высокие летние температуры воздуха в 2010–2012 гг., который проявился в смене их таксономического и экологического составов.

Summary. Species composition of diatoms in ancient basins was changing along climate and landscapes during interglacial period. Existence of water ecosystems were also dependent on accumulation and decomposing of organic matter as well as compensation of lake depression by sediment that changed trophic regimes. Microalgae in contemporary lakes are exposed to global climate regime that reflects fluctuations in both taxonomic and ecological composition. It's response on abnormally high summer temperatures was studied on an example of data set obtained in 2010–2012.

Развитие природного процесса в плейстоцене связано с чередованием эпох оледенений и межледниковий. На территории на Окско-Донской низменной равнине в краевой зоне раннеплейстоценового донского оледенения в экзарационно-аккумулятивных котловинах, связанных с переуглублением речных долин, начиная со времени позднедонского ледниковья – начала раннемучкапского межледниковья, развивались озера. На основе комплексного изучения плейстоценовых отложений выделяется Польнолапинский страторайон раннеплейстоценового мучкапского межледниковья (Шик, Маудина, 1979). Древнеозерные отложения в разрезе Польное Лапино в Тамбовской области в скважине 105 описаны Г. А. Анциферовой и Г. В. Холмовым в 1978 году (Анциферова, 2001).

На примере исследования древнеозерных отложений, накопление которых происходило в Польнолапинском озере, прослежена эволюция осадконакопления. Она отражает процесс, связанный с изменениями климато-ландшафтных обстановок на водосборной территории, где в течение десятков тысяч лет географические зоны сменяли друг друга (Анциферова, 2001, 2005, 2014).

В позднеледниковых условиях были распространены перигляциальные тундры и тундро-степи, перигляциальные редколесья. Они постепенно сменялись сосново-березовыми лесами. В предоптимальное время уменьшалось распространение сосны и березы, появлялись широколиственные леса, которые в оптимум межледниковья сменялись дубравами. В климатических условиях, предшествующих оптимуму межледниковья и в климатическом оптимуме в Польнолапинском озере происходило карбонато- и кремненакопление. Источником биогенных веществ были моренные отложения мощно-

стью до 30–32,5 м, слагающие водосборы. Это были условия, благоприятные для развития диатомовых водорослей и формирования мощных толщ диатомитов и диатомитовых мергелей. Далее в постоптимальное время климатические условия развивались в соответствии с понижением теплообеспеченности и увеличением влагообеспеченности. Постепенно вновь начинали превалировать сосново-березовые леса в позднем межледниковье, и затем в раннем ледниковье – лесотундры и тундры.

На основе спорово-пыльцевых материалов и использования диатомового анализа проведены реконструкции условий функционирования межледникового озера как отражение отклика водной экосистемы на глобальные климатические изменения. В основу выявления переходов водной экосистемы через критические состояния, связанные со сменой режимов трофности, положены изменения таксономической и экологической структуры сообществ фитопланктона. Палеоботанические методы (диатомовый и спорово-пыльцевой) показывают тесную взаимосвязь между изменениями климата и ландшафтных обстановок и сменой этапов и фаз развития озер.

Исследованиями Е. Ю. Новенко, связанными с развитием природного процесса в позднем плейстоцене и голоцене, в основу которых положен спорово-пыльцевой анализ, прослежена реакция ландшафтных компонентов на короткопериодные и резкие климатические изменения и установлена их прямая взаимообусловленность (Новенко, 2016). Ее построения находят подтверждение в развитии водных экосистем и проявляются в откликах сообществ диатомовой флоры, в частности, на примере раннеплейстоценового мучкапского озера.

Эволюция озерного осадконакопления связана как с изменением общеклиматических условий, так и с природными процессами, происходящими в водных экосистемах. Они обусловлены образованием и аккумуляцией органического вещества, его деструкцией и редуцированными процессами, направленными на преобразование органики до минерального вещества. Данная последовательность функционирования водной экосистемы характеризует смену режимов трофности водоемов: олиготрофный – мезотрофный – эвтрофный.

Изучение межледниковых озерных отложений доказывает, что климатические изменения находят отражение в изменении гидрологического режима водоема. Это фиксируется в структурных перестройках сообществ древнеозерных диатомовых водорослей. Для глубоководных и среднеглубоких условий характерно широкое распространение пелагических планктонных видов диатомовых водорослей. При обмелении водоема распространялись виды, связанные с зарослями высшей водной растительности на мелководьях.

На примере скважины 105 разреза Польное Лапино установлено, что наиболее выраженными являются изменения гидрологического режима в условиях донского позднеледниковья (этап I) и в начале мучкапского межледниковья, когда устанавливаются понижение (фаза IIb) и повышение (фаза IIc, d) уровня водного зеркала. На III этапе озеро развивалось в условиях климатического оптимума. По соотношению групп диатомей по местообитанию фиксируется общее резкое понижение уровня вод, но при этом характерным является видовое разнообразие и сходство состава сообществ планктонных диатомей, в целом условия обитания были достаточно стабильными. И предпосылки для качественного перехода из олиготрофного режима трофности в мезотрофный накапливались постепенно. Однако на IV этапе (фазы a–e) развития уже эвтрофного озера прослеживаются резкие колебания уровня водоема на фоне общего его обмеления. Особенно выразительными эти изменения были на заключительные фазы развития (IVc–e), когда происходили короткопериодные и резкие климатические изменения. В неглубоком водоеме в условиях более теплых климатических интервалов в сравнении с общим понижением температурного фона конца межледниковья, происходило зарастание водоема, повышение объемов органического вещества за счет отмирающей в конце сезона вегетации растительности, что обуславливало нарушение процессов самоочищения вод, и в целом устойчивость водной экосистемы

Для этого этапа развития водоема характерна смена литологических разностей осадков. Озерные отложения представлены диатомитовым мергелем, алевролитом, глинами, что также подтверждает колебания гидрологического режима. Для данного этапа развития водоема характерна вспышка развития холодолюбивых видов. Одновременно состав диатомовых водорослей обедняется в видовом отношении, их сообщества становятся однообразнее. Это свидетельствует о направленном обмелении и зарастании водоема, его эвтрофировании.

При повышении уровня вод доминировали планктонные виды. Это *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim., *A. islandica* ssp. *helvetica* (O. Müll.) Sim. и в отдельных пробах *Ellerbeckia arenaria* (Moore ex Ralfs) Grawford. Наблюдаются *Stephanodiscus rotula* (Kütz.) Hendeу с разновидностями, *S. peculiaris* Khurs., *S. niagarae* Ehr. При кратковременном понижении уровня воды развивались виды обрастатели, главным образом, рода *Fragilaria* Lyngb. В составе донных диатомей *Amphora ovalis* Kütz. с разновидностями, *Navicula scutelloides* W. Sm., *N. menisculus* Schum., *Cymbella diluviana* (Krasske) Florin, *Caloneis formosa* var. *holmiensis* Cl.

Ретроспективный анализ развития озерного осадконакопления доказывает, что сообщества диатомовых водорослей достаточно чутко реагируют на климатические изменения и на процессы, происходящие в водоеме. Это представляется чрезвычайно важным для достоверного прогноза функционирования водных экосистем в современную эпоху глобальных климатических изменений.

С этой целью были изучены озера Рамза и Кипец, расположенные в пределах государственного природного заповедника «Воронинский» (Тамбовская область). Они представляют собой озеровидные расширения русла р. Ворона, правого притока р. Хопер. По трофическому статусу водоемы являются эвтрофными мелководными и среднеглубокими, с широко развитыми зарослями высшей водной и водно-погруженной растительности, которые отличает проточно-руслевой гидродинамический режим. Для них характерны уникальные по видовому разнообразию сообщества диатомовых водорослей и цианобактерий.

На примере этих водоемов прослежен отклик сообществ микроводорослей водных экосистем в условиях глобальных климатических изменений на кратковременную температурную флуктуацию, обусловленную аномально высокими летними температурами воздуха в 2010–2012 гг. Они отразились на таксономическом и экологическом составе сообществ фитопланктона и микрофитобентоса.

Среди диатомовых водорослей повсеместно распространены таксоны, характерные для достаточно чистых вод, что собственно и соответствует классу и разряду качества поверхностных вод заповедника. Широко распространены такие виды как *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *S. rotula* (Kütz.) Hendeу, *Aulacoseira alpigena* (Grun.) Krammer, *A. italica* (Ehr.) Grun. et var. *tenuissima* (Grun.) Sim., *A. granulata* (Ehr.) Sim., *A. islandica* ssp. *helvetica* (O. Müll.) Sim., *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round, *Melosira varians* Ag., *Fragilaria crotonensis* Kitt., W. Sm., *Asterionella gracillis* (Hantzsch.) Heib., *Synedra berolinensis* Lemm., *Fragilaria construens* var. *venter* (Ehr.) Grun. et var. *venter* (Ehr.) Grun., *F. brevistriata* Grun., *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz., *Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun., *E. bigibba* Ehr., *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. et var. *aequalis* (Kütz.) Hust., *S. tabulata* (Ag.) Kütz., *Navicula anglica* Ralfs., *N. bacillum* Ehr., *N. bicapitata* Hust., *N. cari* Ehr., *N. cuspidata* Kütz. et var. *ambigua* (Ehr.) Grun. et var. *hankae* Skv. et f. *craticularis* Skv., *N. cryptocephala* Kütz., *N. crucicula* (W. Sm.) Donk., *N. hungarica* Grun. et var. *capitata* Cl., *N. gastrum* Ehr. et var. *limnetica* Skv., *N. lacustris* var. *elongata* Skv. et Mayer, *N. oblonga* Kütz., *N. pupula* Kütz. et var. *rectangularis* (Greg.) Grun., *N. platystoma* Ehr., *N. placentula* (Ehr.) Grun. et f. *latiuscula* (Grun.) Meist. et var. *rostrata* A. Mayer, *N. pusio* Cl., *N. radiosa* Kütz., *N. tuscula* (Ehr.) Grun., *Gomphonema augur* Ehr., *G. acuminatum* var. *coronatum* (Ehr.) W. Sm. et var. *trigonocephala* (Grun.) Cl., *G. constrictum* Ehr., *G. intricatum* Kütz. et var. *pumilum* Grun., *G. olivaceum* (Lyngb.) Kütz., *G. sphaerophora* Ehr., *G. parvulum* (Kütz.) Grun., *Epithemia sorex* Kütz. et var. *gracilis* Hust., *E. intermedia* Fricke, *E. zebra* (Ehr.) Kütz. et var. *porcellus* (Kütz.) Grun. et var. *saxonica* (Kütz.) Grun., *E. turgida* (Ehr.) Kütz. et var. *granulata* (Ehr.) Grun., *Cymbella ventricosa* Kütz., *C. leptoceros* (Ehr.) Grun., *C. cistula* (Hemp.) Grun. et var. *maculata* (Kütz.) V. H., *C. turgida* (Greg.) Cl., *C. ventricosa* Kütz., *C. cymbiformis* (Ag.? Kütz.) V. H., *C. microcephala* Grun., *C. tumida* (Bréb.) V. H., *C. norvegica* Grun., *C. obtusiuscula* (Kütz.) Grun., *C. hybrida* Grun., *Stauroneis anceps* Ehr. et f. *gracilis* (Ehr.) Cl., *Achnanthes munitissima* Kütz., *Nitzschia acicularis* W. Sm., *N. subtilis* (Kütz.) Grun., *N. sublinearis* Hust., *Cocconeis pediculus* Ehr. et var. *minutissima* Poretzky, *C. placentula* Ehr. et var. *aegyptia* (Ehr.) Cl. et var. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl. et var. *rouxii* (Brun. et Perag.) Cl., *Denticula tenuis* Kütz., *D. elegans* Kütz., *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. et var. *ventricosa* (Ehr.) Grun., *Amphora ovalis* Kütz. et var. *libyca* Kütz. et var. *gracilis* Ehr., *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh., *G. attenuatum* (Kütz.) Rabenh., *G. scalpoides* (Rabenh.) Cl., *Cymatopleura solea* (Bréb.) W. Sm. et var. *apiculata* (W. Sm.) Ralfs и многие другие.

В отличие от межледниковых озер, в современных водах в сообществах фитопланктона и микрофитобентоса возможно изучение цианобактерий. Они разнообразны в видовом отношении. И сле-

дует отметить, что именно они более чутко реагируют на экстремально высокие летние температуры 2010–2012 гг. Повсеместно с оценками обилия «в массе» и «очень часто» в течение всех лет исследований наблюдаются *Phormidium foveolarum* (Mont.) Gom., *Spirulina jenniferi* (Hass.) Kütz. В 2010–2014 гг. их видовое разнообразие увеличилось. В их составе распространились виды, характерные для загрязненных местообитаний. Например, в озерах Рамза и Кипец распространились также такие виды как *Anabaena constricta* (Szaf.) Geitl., *Anabaena solitaria* Klebs, *Aphanothece clathrata* W. et G. S. West, *Ostillatoria lauterbornii* Schmidle, *Ostillatoria princeps*, *Ostillatoria putrida* Schmidle. С оценками обилия «часто» и «нередко» распространены *Microcystis aeruginosa* f. *pseudofilamentosa* (Crow) Elenk., *Microcystis ichtyoblabe* Kütz., *Aphanothece stagnina* (Spreng.) B.-Peters. et Geitl., *Ostillatoria agardhii* Gom., Vauch., *Ostillatoria simplicissima* Gom., *Ostillatoria splendida* Grev., *Ostillatoria tenuis* Ag., *Phormidium molle* (Kütz.) Gom., *Phormidium uncinatum* (Ag.) Gom. и др. В оз. Кипец в заливах Мохов Угол и Кипец с оценками обилия «в массе» развит вид *Ostillatoria coeruleusis* Gicklh.

Многие из них являются теплолюбивыми видами, характерными для горячих источников, водоемов Средней Азии (Бухара). Эти чуждые для региона виды исчезли из состава сообществ при восстановлении среднестатистических температурных параметров. Распространение видов загрязненных местообитаний явилось следствием того, что высокотемпературные стрессовые условия способствовали образованию больших объемов органического вещества, при недостаточно полной его переработки и минерализации. Оно образуется как за счет органики отмершей высшей водной растительности, так и массовых скоплений опускающихся на дно в конце вегетации остатков цианобактерий (Анциферова, Русова, 2017).

Режим особо охраняемой природной территории способствует сохранению экологического благополучия водных экосистем заповедника. Проточно-руслловые озера отличает многообразие местообитаний и высокое экологическое качество вод. Это позволяет выявить и проследить отклик сообществ фитопланктона и микрофитобентоса на изменившиеся природные условия, направленный на поддержание устойчивости экосистем проточно-руслловых озер. Состояние кризисности водных экосистем и состояние процессов самоочищения свидетельствует об обратимости происходящих в них процессов. В то же время подчеркивает экологическую опасность антропогенного загрязнения вод в условиях современной эпохи глобальных климатических изменений. При потеплении климата следует ожидать широкого распространения цианобактерий загрязненных местообитаний, поскольку загрязнение вод органикой, образующейся в водоеме, и антропогенное загрязнение будут проявляться совместно и обуславливать «цветение» вод цианобактериями.

ЛИТЕРАТУРА

Анциферова Г. А. Эволюция диатомовой флоры и межледникового озерного осадконакопления центра Восточно-Европейской равнины в неоплейстоцене // Тр. НИИ Геологии ВГУ. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2001. – Вып. 2. – 198 с.

Анциферова Г. А. Биоиндикация в геоэкологии: об эвтрофировании межледниковых, голоценовых и современных поверхностных водных систем бассейна Верхнего Дона // Вестник Воронежского университета. Геология, 2005. – № 1. – С. 240–250.

Анциферова Г. А. Межледниковые озера центра Восточно-Европейской равнины. Палеоэкология, осадконакопление и эволюция диатомовой флоры. – Saarbrücken, Deutschland: Изд-во Palmarium Academic Publishing, 2014. – 368 с.

Анциферова Г. А., Русова Н. И. Долгосрочные последствия влияния аномально высоких летних температур воздуха 2010–2012 годов на водные экосистемы лесостепной зоны // Вестник Воронежского университета. Серия: География. Геоэкология, 2017. – № 2. – С. 5–12.

Новенко Е. Ю. Растительность и климат центральной и Восточной Европы в позднем плейстоцене и голоцене. Автореф. дисс. на соискание ученой степени доктора наук, 2016. – 50 с.

Шик С. М., Маудина М. И. Рославльские межледниковые озерные отложения Окско-Донской равнины // Проблемы антропогена центральных районов Русской платформы. – Воронеж, 1979. – С. 42–58.

УДК 581.821

К вопросу о стандартизации русских названий морфотипов фитоцитов злаков средних широт Северного полушария

About the need to provide commonly recognized names of grass phytolith morphotypes in the Russian language using examples from the mid-latitudes of Northern Hemisphere

Блинников М. С.^{1,2}

Blinnikov M. S.^{1,2}

¹Лаборатория археометрии, Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия. Email fitolit@gmail.com

²Department of Geography and Planning, St. Cloud State University, St. Cloud, Minnesota, USA

Реферат. В работе приводятся практические рекомендации к применению русскоязычных терминов в описании фитоцитов злаков. Предлагается максимально приблизить терминологию к принятой на английском языке (например, рондель вместо усеченно-коническая частица) и обращать больше внимания на правильное использование ботанической терминологии.

Summary. This paper gives some practical recommendations to standardize grass phytolith nomenclature in Russian. It is suggested that Russian terms are made more similar to the ones common in English (e.g., rondel instead of conical trapeziform) and that proper botanical terminology is used.

Кремниевые микроостатки (фитоциты) коротких клеток эпидермы злаков формируются под влиянием генетических факторов и каждое из 12 подсемейств может быть идентифицировано в палеообразцах по их совокупности (Neumann et al., 2017). Однако до сих пор нет общепринятой классификации морфотипов ни на английском, ни на русском языках. ICPN 1.0 (Madella et al., 2005) устарела и содержит слишком общие рекомендации по номенклатуре *любых* фитоцитов. Дополнительным препятствием служит плохое знание ботанической терминологии не-ботаниками (археологами, географами, почвоведомы, и т.д.), которые в основном и используют фитоциты на практике. В результате нередко приходится наблюдать неверное использование терминов в литературе, что приводит к неправильным выводам. В настоящей работе автор предлагает некоторые идеи, которые могут послужить на пользу русскоязычным исследователям, применяющим фитоцитный анализ.

В классической работе (Twiss et al., 1969) были проанализированы 17 видов злаков центральной части Северной Америки и описаны 26 морфотипов. Основной фокус был на различении трех важных подсемейств, а именно Poaceae, Panicoideae и Chloridoideae. К сожалению, авторы использовали двухмерные изображения, и неудачно описали типичные формы. Последующие классификации из Северной Америки, предложенные Mulholland (1989) и Fredlund and Tieszen (1994) значительно лучше учли трехмерную форму и включили хорошие иллюстрации. Все эти работы делали упор на самые частые формы в палеопочвах или археологических образцах. Однако в работе С. L. Yost and M. S. Blinnikov (2011) были описаны 22 морфотипа только в одном виде, *Zizania palustris* L., и только три из них были признаны диагностическими до рода.

Фитоциты злаков можно разделить на следующие группы:

1) Короткие клетки эпидермы (Рис. 1.1–20). Все они образуются внутри особых кремниевых клеток при активном участии ферментов, и их форма не соответствует очертаниям клеточной стенки. Их средний диаметр обычно от 10 до 25 мкм. 2) Длинные клетки эпидермы (Рис. 1.21, 29–31). Это вытянутые клетки. Их средняя длина около 40–50 мкм. Они образуются за счет пассивного прокачивания

кремниевой кислоты через клеточную стенку и повторяют очертания последней, как слепки. 3) Трихомы и волоски (Рис. 1.23–28) и 4) Пузыревидные моторные клетки (Рис. 1.32–33) окремневают аналогично длинным клеткам эпидермы. 5) Микрошипики (щитовидные) и дендритные длинные клетки колосковых и цветковых чешуй (Рис. 1.31, 34) особенно важны для диагностики культурных злаков.

Рондели (синонимы – класс округлых у Киселевой (1992), усеченные конусовидные короткие частицы, шляпы). Короткие клетки эпидермы б.м. усеч. конич. формы. При взгляде сверху рондели могут быть округлыми, овальными, или почти квадратными. Сбоку они напоминают короткие трапеции. Их длина может быть примерно равна ширине. При взгляде сбоку в листе рондель напоминает усеченно-коническую шляпу, поставленную вниз тульею, а при взгляде сверху мы увидим оба основания, одно внутри другого. Частая схема деления трехмерных форм ронделей: (1) округлые (шаровидные, без дна), (2) килевидные (дно с небольшим килем, иногда с роговидными отростками), (3) овальные (продолговатые) с плоским дном и (4) пирамидальные (усеч. конич. с квадратным дном и основанием). У ковылей обычны высокие рондели, у которых высота в 2–3 раза > длины (Рис. 1.7).

Псевдогантелевидные или гантелевидные Stipa-типа (двулопастные) фитоциты особенно типичны для трибы Stipae (580 видов в мире). У евразийских ковылей преобладают седловидные и высокие рондели (Сперанская и др., 2018). Псевдогантелевидные выглядят как гантелевидные сверху, но как продолговатые трапециевидные сбоку (их длина в 2 раза > ширины) (Рис. 1.11).

Настоящие гантелевидные двулопастные, особенно характерные для Panicoideae, выглядят как гантели с выраженной перемычкой при взгляде и сверху, и сбоку (Рис. 1.10). В международной номенклатуре их теперь правильнее называть двулопастными (bilobates). Для их классификации важно соотношение диаметров лопастей и длины перемычки, а также форма торцов лопастей, которые могут быть прямыми, выпуклыми или вогнутыми (Киселева, 1992, Neumann et al. 2016). Схожи с гантелевидными и **полилопастные** формы. Например, у проса встречаются формы с 3–4 шаровидными лопастями, напоминающие чурчхелу. Эти формы можно спутать с лопастными трапециевидными, если их не крутить вдоль оси.

Пластинчатые формы имеют толщину всего в несколько мкм. Сверху они либо прямоугольные с ровным краем, либо в той или иной степени волнистые (Рис. 1.17–18). Число волн может варьировать от 3 до 12, и более. Если фитоцит более высокий, с четко выраженной трапециевидной формой, то их можно относить к классу **трапециевидных** (Рис. 1.19) по классификации Киселевой (1992). Их высота несколько < ширины, например 10–15 мкм. Число лопастей, их глубина и абсолютные размеры могут быть важны. Для идентификации предлагается использовать соотношение ширины одной лопасти к общей ширине фитоцита как > 1/3 для лопастных и < 1/3 для волнистых.

Седловидные фитоциты по форме похожи на седла с вогнутым верхом и низом. Есть длинные и короткие седла, различающиеся главным образом по тому, вдоль какого края идет выемка (Рис. 1.12–13). Есть и переходные формы, в частности длинный седловидный рондель кукурузы и короткий седловидный рондель тростника. В обоих случаях при виде сбоку у них только верх вогнутый, а низ – как у типичного ронделя плоский или килевидный (Рис. 1.14).

Длинные клетки (синоним – палочки) могут быть с гладкими и зазубренными краями, а также включают в себя дендритные клетки из эпидермы соцветий (Рис. 1.29–31). Последние особенно часты у трибы Triticeae, в которую входят пшеница, рожь, ячмень и другие культурные злаки. У длинных клеток бывает разнообразная орнаментация поверхности от совсем гладких до сильно шероховатых и перфорированных. Их диагностическая ценность низка, но крупные дендритные формы хорошо идентифицируют культурные злаки. **Трихомы** более правильно называть ланцетными формами (Рис. 1.23–28). Они различаются по степени удлинения, развития и очертания основания, наличия ости. Следует отметить, что многие осоки также производят очень похожие фитоциты. **Пузыревидные клетки** бывают либо параллелепипедные, либо веерообразными по очертанию (Рис. 1.32–33). Они могут сильно варьировать по величине. Важно отличать эти клетки от похожих на них орнаментированных блочных форм хвойных (An, 2016).

Необходимо читать литературу и сравнивать иллюстрации с теми, которые содержатся в статьях и международном интернет-архиве www.phytcore.org, а также знать правильные термины морфологии и анатомии растений. Следует использовать только трехмерные описания морфотипов! Хорошие иллю-

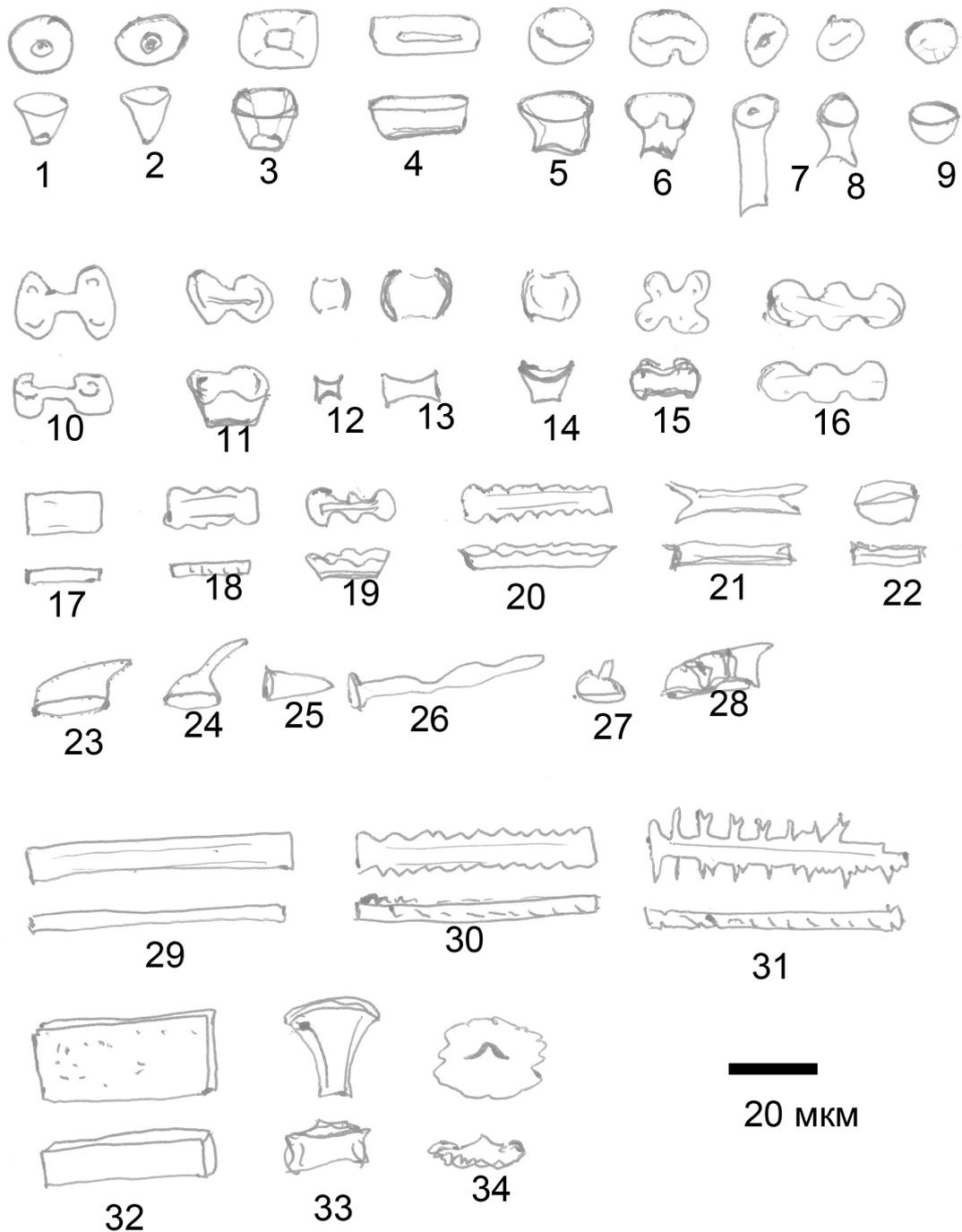


Рис.1. Основные морфотипы фитолитов злаков (Poaceae). 1 – рондель усеченно-конический (классический), 2 – рондель конический, 3 – рондель усеченно-пирамидальный, 4 – продолговатый трапециевидный (удлинённый рондель), 5 – рондель килевидный, 6 – рондель серповидный, 7 – рондель очень высокий килевидный (башня), 8 – рондель высокий килевидный с отростками по килю, 9 – рондель с шаровидным дном, 10 – двулопастной гантелевидный, 11 – двулопастной трапециевидный (Stipa-тип), 12 – седловидный короткий, 13 – седловидный длинный, 14 – рондель с седловидным верхом (Phragmites-тип), 15 – крестовидный, 16 – полилопастной, 17 – прямоугольный пластинчатый, 18 – волнистый пластинчатый, 19 – полилопастной трапециевидный (двухконтурный) короткий, 20 – полилопастной трапециевидный (двухконтурный) длинный, 21 – межклеточная длинная клетка, 22 – устьице, 23 – ланцетный с массивным основанием (трихома), 24 – ланцетный с остью, 25 – треугольно-ланцетный, 26 – волосок, 27 – основание волоска, 28 – сегментированный волосок, 29 – гладкая длинная клетка, 30 – иглистая (зазубренная) длинная клетка, 31 – дендритная длинная клетка соцветия, 32 – параллелепипедная пузыревидная клетка, 33 – веерообразная пузыревидная клетка, 34 – щитовидная клетка соцветия.

страции обязательны с масштабной линейкой. Необходимо указывать, откуда взяты фитолиты: гербарий, полевые сборы, почвы, археологические образцы; кто определял виды; сколько индивидуальных растений, какие побеги, их возраст, какая часть листа, влагиалища, междоузлия стебля и пр. Например: *фитолиты Poa palustris L. из средней части абаксиальной эпидермы пластинки листа вегетативного побега 3-месячного возраста из гербария НГУ*. Следует избегать смешанных эколого-морфологических названий («трихомы луговых злаков») – лучше описывать форму и морфометрию, а экологические привязки оставлять в примечаниях или со ссылкой на первоисточник, например, трихомы с высотой > длины и б.м. выраженной остью («луговые» по: Golyeva, 2007).

ЛИТЕРАТУРА

- Киселева Н. К.** Ботанический и фитолитный анализ голоценовых отложений помета млекопитающих в Северной Осетии // Историческая экология диких и домашних копытных. – М., 1992. – С. 24–83.
- Сперанская, Н. Ю., Соломонова, М. Ю., Силантьева, М. М., Гейнрих, Ю. В., Блинников, М. С.** Фитолиты злаков Северного Алтая // Ukrainian J. Ecol., 2014. – Т. 8, вып. 1. – С. 762–771.
- An, X.-H.** Morphological characteristics of phytoliths from representative conifers in China // Palaeoworld, 2016. – Т. 25, вып. 1. – С. 116–127.
- Fredlund G. G., Tieszen L. L.** Modern phytolith assemblages from the North American Great Plains. –Journal of Biogeography, 1994. – V. 21. – P. 321–335.
- Golyeva A. A.** Various phytolith types as bearers of different kinds of ecological information. // Plants, People and Places: Recent Studies in Phytolith Analysis. Ch. 17. – Oxbow Books, Oxford, UK,–2007. – P. 196–200.
- Madella M., Alexandre A., Ball T.** International Code for Phytolith Nomenclature 1.0. // Annals of Botany, 2005. – V. 96. – P. 253–260.
- Mulholland S. C.** Phytolith shape frequencies in North Dakota grasses: a comparison to general patterns. –Journal of Archaeological Science, 1989. – V. 16. – P. 489–511.
- Neumann K., Fahmy A. G., Müller-Scheeßel N., Schmidt M.** Taxonomic, ecological and palaeoecological significance of leaf phytoliths in West African grasses // Quat. Intern., 2017. – V. 434 (Part B) – P. 15–32.
Archeoscience Research Group, University of Barcelona, Barcelona, Spain. URL: PHYT-CORE.ORG
- Twiss P. C., Suess C. E., Smith R. M.** Morphological classification of grass phytoliths. – Soil Science Society of America Proceedings, 1969. – V. 33. –P. 109–115.
- Yost C. L., Blinnikov M. S.** Locally diagnostic phytoliths of wild rice (*Zizania palustris* L.) from Minnesota, USA: comparison to other wetland grasses and usefulness for archaeobotany and paleoecological reconstructions. – Journal of Archaeological Science, 2011. – V. 38. – P. 1977–1991.

УДК 631.4

Транслокация фитоцитов в почве

Translocation of phytolith in soil

Гаврилов Д. А.

Gavrilov D. A.

ФГБУН «Институт почвоведения и агрохимии СО РАН», г. Новосибирск, Россия. E-mail: gavrilov@issa-siberia.ru

Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. На примере фитоцитных профилей тяжелосуглинистых лесных почв, расположенных в разных элементах катены, показана возможность транслокации фитоцитов вниз по профилю. В качестве маркера для фиксации факта транслокации использовано УМС-датирование углерода фитоцитов (PhytOC).

Summary. The possibility of translocation of phytoliths down the profile is shown on the example of phytolith profiles of heavy loam forest soils located in different elements of the catena. ANS-dating of phytolith carbon (PhytOC) was used as a marker for fixing the fact of translocation.

Введение

Фитоциты представляют собой аморфные силикатные минералы, образованные в клетках растений. Благодаря своеобразной морфологии и возможности определения по ним растений на уровне семейства, в редких случаях рода, фитоциты широко используются при реконструкции палеоприродной среды (Piperno, 1988; Solís-Castillo et al., 2015; Zuo et al., 2016 и др.).

В процессе разложения растительного вещества фитоциты попадают в почву и становятся частью ее минерального компонента и часто при микроморфологических исследованиях определяются как биолиты или биогенный опал. Одновременно с почвообразованием идет процесс формирования фитоцитного профиля, который наряду с другими частными профилями (гумусовым, карбонатным, текстурным и др.) записывает в своих характеристиках изменения среды, факторов почвообразования или антропогенное воздействие (Гольева, 2001). При изменении условий почвообразования и характеристик фитоценоза происходит постепенное замещение одного фитоцитного профиля на другой, но общая стратиграфическая закономерность записи этих явлений остается в характеристиках фитоцитного профиля: более нижние образцы древнее, чем те, что расположенные ближе к дневной поверхности. Изменение фитоцитных профилей во времени в нативных условиях практически не изучен. Благодаря силикатному составу фитоциты довольно устойчивы (Abrantes, 2003; Prasad et al., 2005; Dunn et al., 2015), но их профильное распределение, возможно, подвергается изменению, что должно учитываться при построении палеоэкологических реконструкций.

Лабораторные и полевые исследования О. Fishkis с соавторами (2009, 2011) подтвердили возможность передислокации фитоцитов в песчаных осадках и почвах суглинистого гранулометрического состава (Haplic Cambisol и Stagnic Luvisol). Широко признается возможность перемещения фитоцитов по профилю при биотурбации (Hart and Humphreys, 1997; Runge, 1999; Humphreys et al., 2003; Farmer et al., 2005). Исследователями часто отмечается ограничение фитоцитного метода при изучении почв легкого гранулометрического состава и возможность широкого его применения в почвах суглинистого и глинистого гранулометрического состава (Гольева, 2001). Для аргументации своей позиции утверждается, что использование фитоцитов размерностью более 5 μm в пылевой фракции (0,05–0,001 мм) ограничивает возможность их передвижения по профилю (Гольева, 2001).

Основным фактором, который может способствовать перераспределению фитоцитов по профилю, является промывной режим почвы, который также определяет своеобразие строения почв гумид-

ной зоны. Поэтому при изучении фитолитных профилей лесных почв необходима оценка возможной передислокации фитолитов по профилю.

Типичными почвами юга лесной зоны (южно-таёжная подзона) Европейской территории России и Сибири являются дерново-подзолистые почвы. Эти почвы часто имеют полигенетичное строение органо-профиля, что объясняется сохранением реликтовых признаков среднеголоценовой темнугумусовой стадии почвообразования (высокая гумусированность, различие качественного состава гумуса между современным и вторыми гумусовыми горизонтами, наличие кротовин) (Добровольский и др., 1969; Уфимцева, 1974; Гаврилов, 2016; и др.).

В этих почвах проявление текстурной дифференциации и сохранение признаков темно-гумусового почвообразования (уменьшение мощности второго гумусового горизонта, его окраска и простираание, структуры внутриведной массы и другие свойства) определяются положением почв в рельефе. Полигенетичные дерново-подзолистые почвы, расположенные по катене, являются гетерогенными и относительно синхронными по происхождению, что подразумевает их коэволюцию. Подобный ряд является одним из наиболее удачных моделей по изучению транслокации фитолитов при изменении типов почвообразования и преобразовании фитолитных профилей в текстурно-дифференцированных почвах.

Цель исследования заключается в попытке выявить процесс перемещения фитолитов в дерново-позолистых почвах в зависимости от положения почв на катене и их текстурной дифференциации.

Методы исследования

При фитолитном анализе производился подсчет суммы фитолитов на площадь покровного стекла (24 x 24 мм), процентное отношение к сумме доли корродированных форм и экологических групп фитолитов, следуя методике А. А. Гольевой (2011).

Для оценки транслокации фитолитов под действием лесного почвообразования (текстурная дифференциация, подзолообразование) было применено датирование углерода фитолитов (PhytOC) методом ускорительной масс-спектрометрии (УМС) (Центр коллективного пользования «Геохронология кайнозоя», г. Новосибирск; Центр прикладных изотопных исследований Университета штата Джорджии, г. Афины, США).

Образцы были отобраны у верхней и нижней частей границ горизонтов El, El[hh] и AU[hh] мощностью один сантиметр в каждом разрезе. При пробоотборе были исключены места с явными признаками биотурбаций, а для возможных морфологически не выраженных биотурбаций шаг в отборе 5 см был взят за стандарт, который позволяет уменьшить возможность отбора нарушенного образца.

Подготовка фитолитов для УМС датирования была проведена согласно модифицированной методике X. Zuo с соавторами (Zuo et. al., 2016) с получением графита, в котором на CAIS 0.5 MeV ускорителе было измерено содержание ¹⁴C изотопа. Калибровка радиоуглеродных дат производилась в программе OxCal v4.3 (Bronk Ramsey, 1995) на основе калибровочной кривой IntCal 13.

Для построения модели изменения радиоуглеродного возраста PhytOC с глубиной была использована возрастная модель (age-depth model) в программе OxCal (Bronk Ramsey, 2009), традиционно применяемая для моделирования роста торфяных залежей. Данная модель была взята за основу, так как позволяет построить радиоуглеродный профиль почвы (или отложений) в условиях ненарушенности профиля и аккумулятивного поступления органического углерода (органосодержащих материалов).

Результаты и обсуждение

По результатам УМС-датирования образцы вторых гумусовых горизонтов почв в элювиальной и транзитной позиции, взятые у нижней границы горизонтов, дали относительно близкий возраст – 5220–5321 гг. до н.э. (медиана 5270 до н.э.) и 5710–5844 до н.э. (медиана 5777 до н.э.) (рис.). Согласно модели возраста на глубине 30 см возраст углерода во вторых гумусовых горизонтах имеет одинаковые значения (\approx 5500 г. до н.э.).

В образцах элювиального горизонта почвы элювиальной и транзитной позиций радиоуглеродные даты PhytOC – 2151–1903 гг. до н.э. (медиана 2026 гг. до н.э.) и 4042–3936 гг. до н.э. (медиана 3989 гг. до н.э.) соответственно. Разница между датами достигает почти 2000 лет.

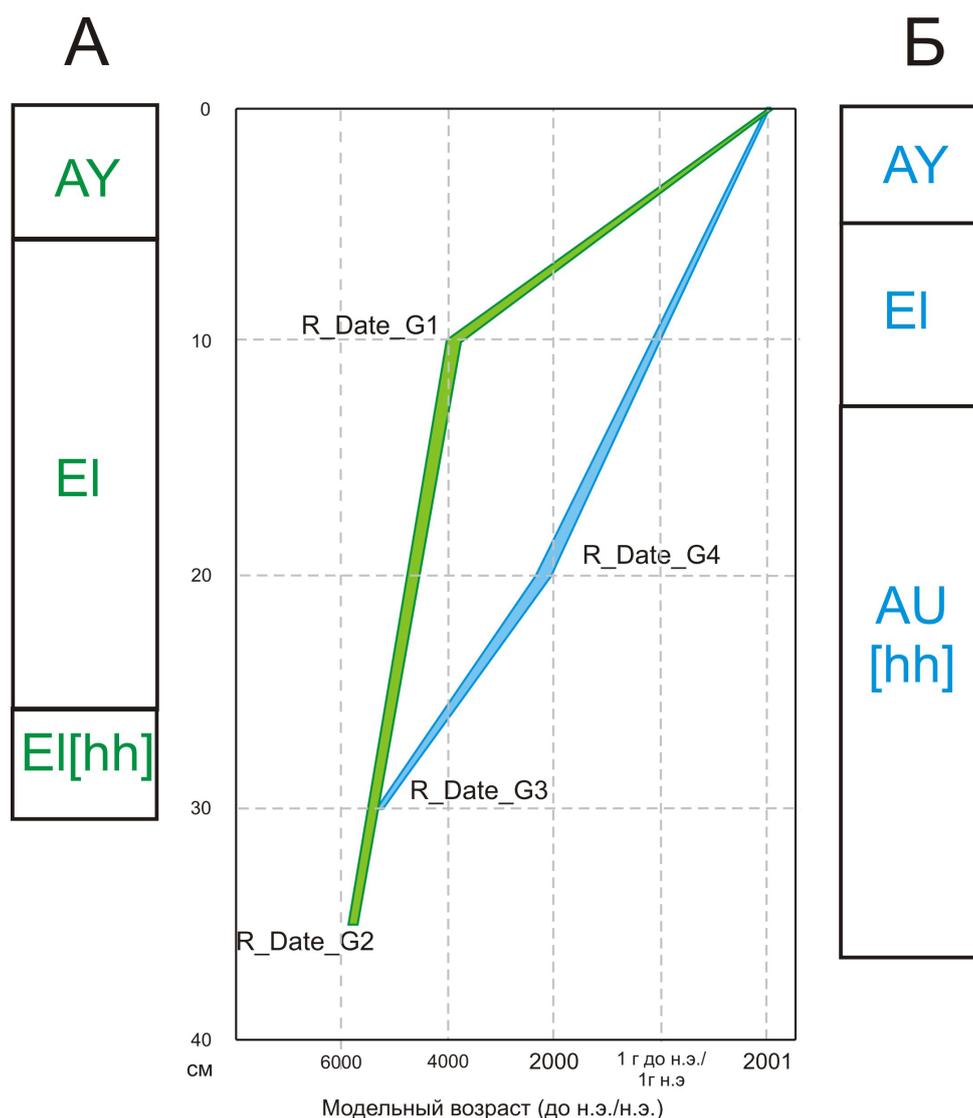


Рис. Модельный возраст углерода концентратов фитолитов ($\pm 2\sigma$) элювиальных и вторых гумусовых горизонтов почв. Условные обозначения: Дерново-подзолистые почвы: А – мелкоподзолистая (Эль-позиция), Б – неглубокоподзолистая (Транс-позиция). Горизонты: АУ – светло-серые гумусовый горизонт, ЕI – элювиальный горизонт, ЕI[hh] и АU[hh] – второй гумусовый горизонт.

Распределение возраста углерода фитолитов по профилю в обеих почвах подтверждает общий процесс омоложения углерода. Но скорость омоложения в почвах в разных элементах катены неодинакова. Согласно сравнению радиоуглеродной и модельной дат в элювиальной позиции, скорость омоложения углерода фитолитов элювиального горизонта на глубина 10 см в два раза выше, чем в транзитной.

Сравнение модельных радиоуглеродных почвенных профилей и распределения корродированных фитолитов в гумусово-элювиальной части почв показало (табл., рис.), что процесс омоложения фитолитного комплекса происходит за счет транслокации новых порций фитолитов, а не внедрения более молодого почвенного углерода в состав фитолитов при их растворении в агрессивных почвенных условиях. Кроме того, увеличение относительной концентрации фитолитов в горизонте ЕI на глубине 20–30 см в почве элювиальной позиции по сравнению с горизонтами ЕI[hh] и АU[hh] на той же глубине в транзитной позиции доказывает их транслокацию вниз по профилю.

Таблица

Распределение основных групп фитолитов в профилях дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом (%)

Горизонт, см	Образец	Двудольные травы	Экологические группы злаков				Хвойные	Мхи	Корродированные	Всего (шт.)
			Лесные	Луговые	Степные	Полуболотные (Тростник)				
<i>Эль-позиция</i>										
АУ 7-13	306	85	11	3	0	0	0	0	0	100
	305	58	11	27	0	0	3	0	8	886
	304	51	10	36	0	0	2	0	12	1155
Е1 13-30	303	49	8	41	0	0	1	0	24	1566
	302	38	12	47	0	0	3	0	25	1978
	301	37	8	48	0	0	5	0	25	1714
Е1[hh] 30-40	300	52	24	21	<1	0	3	0	41	143
	299	38	11	45	<1	0	5	0	43	380
<i>Транзитная позиция</i>										
АУ 6-13	263	50	13	23	4	4	3	4	-	110
Е1 13-24	262	16	18	47	7	2	8	7	32	669
	261	41	10	43	1	2	2	1	5	1244
АУ[hh] 24-42	260	33	13	49	1	4	2	1	51	1163
	259	29	14	54	0	12	3	0	57	824
	258	37	13	46	0	0	2	0	18	1148
	257	50	22	24	0	0	2	0	-	156

Заключение

Фитолитные комплексы и радиоуглеродный возраст концентратов фитолитов (PhytOC) в лесных почвах тяжелого гранулометрического состава изменяются во времени, но скорость и глубина проникновения новых порций фитолитов, омолаживающих PhytOC, определяется интенсивностью текстурной дифференциации и степенью промачивания почвенного профиля на разных элементах катены. Наибольшее изменение фитолитных профилей и омоложение углерода фитолитов выявлено для почвы в элювиальной позиции, а наименьшее – в транзитной.

Несмотря на процесс омоложения углерода фитолитов, фитолитные профили почв относительно слабо преобразованы, на что указывают довольно близкие их характеристики (соотношение групп, распределение фитолитов по профилю).

Таким образом, фитолитный анализ лесных почв рекомендуется проводить в комплексе с морфолого-генетическим анализом почв и катенарным методом, что позволяет глубже понять формирование фитолитного профиля и оценить изменение во времени свойств фитолитных профилей и его относительную скорость в зависимости от положения почв в рельефе.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-34-00325).

ЛИТЕРАТУРА

- Гаврилов Д. А.* Генезис Второго гумусового горизонта почв Васюганской наклонной равнины // Бюллетень Почвенного института им. В. В. Докучаева, 2016. – № 85. – С. 3–19. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2016-85-5-19>
- Гольева А. А.* Фитолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. – М.–Сыктывкар–Элиста, 2001. – 140 с.
- Добровольский Г. В., Афанасьева Т. В., Василенко В. И., Ремезова Г. Л.* О генезисе и географии почв Томского Приобья // Почвоведение, 1969. – № 10. – С. 3–12.

- Уфимцева К. А.** Почвы южной части таежной зоны Западно-Сибирской равнины. – М.: Колос, 1974. – 203 с.
- Abrantes F.** A 340,000 year continental climate record from tropical Africa – News from opal phytoliths from the equatorial Atlantic // *Earth and Planetary Science Letters*. – April 2003. P.165-179 [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(03\)00039-6](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(03)00039-6)
- Bronk Ramsey C.** Radiocarbon calibration and analysis of stratigraphy: The OxCal program // *Radiocarbon*, 1995. – Vol.7, №2. – P. 425–430.
- Bronk Ramsey C.** Bayesian analysis of radiocarbon dates // *Radiocarbon*, 2009. – Vol. 51, №1. – P. 337–360.
- Dunn Regan E., Strömberg C. A. E., Madden R. H., Kohn Matthew J., Carlini A.** A Linked canopy, climate, and faunal change in the Cenozoic of Patagonia // *Science* 18, 2015. – Vol. 347 (6219). – P.258–261. <https://doi.org/10.1126/science.1260947>
- Farmer V. C., Delbos E., Miller J. D.** The role of phytolith formation and dissolution in controlling concentrations of silica in soil solutions and streams // *Geoderma*, 2005. – Vol. 127, №1–2. – P.71–79.
- Fishkis O., Ingwersen J., Lamers M., Denysenko D., Streck T.** Phytolith transport in soil: A field study using fluorescent labeling // *Geoderma*, 2010. – Vol. 157. –P.27–36. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.03.012>
- Fishkis O., Ingwersen J., Streck T.** Phytolith transport in sandy sediment: experiments and modelling // *Geoderma*, 2009. – №151. – P.168–178.
- Fishkis O., Ingwersen J., Lamers M., Denysenko D., Streck T.** Phytolith transport in soil: A field study using fluorescent labeling // *Geoderma*. 2010 – №157. P.27–36. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.03.012>
- Hart D. M., Humphreys G. S.** The mobility of phytoliths in soils; pedological considerations // *First European meeting on phytolith research «The State-of-the-art of Phytoliths in Soils and Plants»*. – Madrid, 1997. – P. 93–100.
- Humphreys G. S., Hart D. M., Simons N. A., Field R. J.** Phytoliths as indicator of process in soils // *Papers from a Conference held at the ANU. (August 2001, Canberra, Australia). Phytolith and Starch Research in the Australian–Pacific–Asian Regions*. – The State of the Art: *Terra australis*, 2003. – P. 93–104.
- Piperno D. R.** *Phytolith Analysis: an Archaeological and Geological Perspective*. – San Diego: Academic Press, 1988. – 280 p.
- Prasad V., Strömberg C. A., Alimohammadian H., Sahni A.** Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers // *Science* 18, 2005 – Vol. 310(5751). – P. 1177–1180. <https://doi.org/10.1126/science.1118806>
- Runge F.** The opal phytolith inventory of soils in central Africa – quantities, shapes, classification, and spectra // *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1999. – №107. – P. 23–53.
- Solis-Castillo B., López-Rivera S., Golyeva A., Sedov S., Solleiro-Rebolledo E.** Phytoliths, stable carbon isotopes and micromorphology of a buried alluvial soil in Southern Mexico: A polychronous record of environmental change during Middle Holocene // *Quaternary International*, 2015 – Vol. 365. – P.150–158.
- Zuo X., Lu H., Zhang J., Wang C., Sun G., and Zheng Y.** Radiocarbon dating of prehistoric phytoliths: a preliminary study of archaeological sites in China. // *Scientific Reports*, 2016 – Vol.6 (26769). <https://doi.org/10.1038/srep26769>

УДК 574.42

Киселева Н. К. – выдающийся советский и российский фитолитолог

Kiseleva N. K. – a famous Soviet and Russian phytolithologist

Гольева А. А.

Golyeva A. A.

Институт географии РАН, Москва, Россия. E-mail: golyevaaa@yandex.ru

Institute of Geography RAS, Moscow, Russia

Реферат. Статья посвящена памяти Нины Кузьминичны Киселевой – замечательному человеку и выдающемуся фитолитологу. В работе обобщены основные направления её фитолитных исследований и полученные результаты, приводится список статей.

Summary. The article is dedicated to the memory of Nina Kiseleva. She was a wonderful person and famous phytolithologist. The paper summarizes the main directions her phytoliths study, the results obtained, and a list of articles.

Нина Кузьминична Киселева родилась в Москве в 1939 г. Она окончила кафедру географии полярных стран Географического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова. В процессе подготовки кандидатской диссертации Нина Кузьминична заинтересовалась фитолитами и в 1979 г. вышла ее первая статья о возможностях использования фитолитов при биогеоценотических исследованиях (Киселева, Ермолова, 1979). Работая в лаборатории исторической экологии Института проблем экологии и эволюции РАН, она посвятила изучению фитолитов много лет, развивала и совершенствовала фитолитный анализ в нашей стране.

Круг научных интересов Н. К. Киселевой был широк; ей были интересны вопросы голоценовой истории экосистем, генезиса почв, пестроты почвенного покрова, погребенные почвы, фитолиты и фитолитные спектры современного растительного покрова, фитолитные комплексы современных и погребенных почв и зоогенных отложений, влияние роющей деятельности животных на почвенный покров, динамика растительного покрова и климата в голоцене, влияние различных антропогенных воздействий на биогеоценозы.

Впечатляет география научных исследований: степи и пустыни Северного Прикаспия, Средней Азии, Монголии; горы и предгорья Северного Кавказа, тундра и лесотундра Европейской части, Западной Сибири и Чукотского полуострова; лесная и лесостепная зона ЕТР. Нина Кузьминична работала в Болгарии, Эфиопии, пустыне Негев, на Алеутских островах. Все экспедиционные поездки заканчивались сериями научных статей, где помимо детального морфо-генетического описания изученных объектов, приводились данные множества различных анализов, дополняющих и независимо подтверждающих выводы, сделанные в поле.

Всего Н. К. Киселевой опубликовано более 50 научных работ, 14 из которых посвящены изучению фитолитов в растениях, почвах, зоогенных отложениях.

Научные интересы Нины Кузьминичны в области фитолитологии охватывали практически все современные направления развития метода. Большое внимание уделялось методическим вопросам – отбор образцов, подготовка проб, принцип работы с микроскопом. Был проведен детальнейший сравнительный анализ разных способов выделения фитолитов из растений, создан атлас анатомического строения эпидермиса злаков, где показаны различные формы фитолитов *in situ* (Динесман и др., 1989; Киселева, 1992а). Работ подобного уровня в мире практически нет. Абсолютно уникальной является разработанная методика выделения фитолитов из зоогенных отложений без использования дорогостоящей тяжелой жидкости (Киселева, 1992б; Каримова и др., 2010).

Н. К. Киселева развивала теоретические основы фитолитологии. Она предложила все злаки по типу продуцируемых фитолитов делить на мономорфные и полиморфные. А формы фитолитов, согласно возможностям для экологических реконструкций, были сгруппированы в три блока: индикационные, доминирующие и сопутствующие. Создана теория фитолитного комплекса, где учитывается коэффициент доли участия каждого рода того или иного злака, а также предложено понятие «фитолитного спектра» как соотношение всех индикаторных форм фитолитов (Киселева, 1982; Киселева, Князев, 1984; Динесман и др., 1989).

Особый интерес у Нины Кузьминичны вызывало использование фитолитов для экологических и палеоэкологических реконструкций. В своих работах она подчеркивала, что фитолитный анализ зогенных отложений мелких млекопитающих и разнообразных копытных (диких и домашних) является высокоинформативным и в тоже время щадящим по отношению к самим животным. Работая с этими отложениями, можно определять сезонные и вековые изменения рациона животных, что позволяет реконструировать как пути их миграций, так и глобальные изменения состава биоценозов, связанные с климатом (Киселева, Князев, 1984; Киселева, 1992б; Каримова и др., 2013)

Работая с современными и погребенными почвами, Нина Кузьминична рассмотрела вопросы устойчивости различных форм фитолитов в погребенных почвах, возможного проявления процессов диагенеза (Киселева, 1982; Динесман и др., 1984). Она показала, что со временем увеличивается доля корродированных форм, разные формы фитолитов обладают различной устойчивостью, но эти процессы не влияют на итоговые выводы палеоэкологических реконструкций. Хочется отметить один важный вывод о не тождественности фитолитных комплексов из конкретных растений и из почв, сделанный Н. К. Киселевой. Ввиду того, что в почве формируется самостоятельный усредненный фитолитный набор, а многие растения продуцируют сходные морфологические формы, работая с почвами, можно делать выводы о биогеоценозе в целом, а не конкретном растении. Так же важен вывод о том, что разнообразие форм фитолитов внутри одного растения может существенно превышать разнообразие форм между растениями одного рода, то есть по фитолитным спектрам нельзя определять видовую принадлежность того или иного растения (там же).

В период сотрудничества с археологами, ею были изучены погребенные и современные почвы телля «Плоская могила» (Болгария), а также заполнения рва и непосредственно разновозрастные культурные слои. Выявленные фитолиты культурных злаков убедительно показали развитие земледелия в древности, а использование коэффициента аридности и экологических фитолитных комплексов, позволило реконструировать изменения климата, вероятно повлиявшие на этапы функционирования и запустения телля (Киселева и др., 2005; Киселева, Переладов, 2006).

Развивая информационные возможности фитолитного анализа, Н. К. Киселева показала, что этот вид исследования позволяет получать уникальные данные и должен использоваться наряду с другими палеоэкологическими методами (Киселева, 1992в; 2006; Савинецкий и др., 2005)

Можно смело говорить, что своими работами она значительно опередила время. По тщательности и детальности определения информационной возможности фитолитов в растениях, почвах и других отложениях ей нет равных.

Нина Кузьминична была открытым и доброжелательным человеком. До последних дней она интересовалась делами нашего фитолитного сообщества, искренне радовалась созданию ассоциации фитолитологов России. Проведение совещания, где собрались бы все специалисты фитолитологи для обмена опытом, было её давней мечтой. Несмотря на то, что здоровье не позволило ей самой принять участие в нашем первом совещании в Новосибирске (2016 г.), она была в курсе всех наших дел и планов. Считая своим долгом сохранить научное наследие Нины Кузьминичны Киселевой, мы разместим на сайте нашей ассоциации phytolith.ru перечисленные в статье работы для того, чтобы все желающие могли ознакомиться с ними и, уверена, многому научиться.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность заведующему лабораторией исторической экологии ИПЭЭ РАН, г.н.с., д.б.н. Савинецкому А. Б. за помощь в подготовке статьи, поиске публикаций.

ЛИТЕРАТУРА

- Динесман Л. Г., Киселева Н. К., Князев А. В.* История степных экосистем Монгольской Народной Республики. – М.: Наука, 1989. – 215 с.
- Динесман Л. Г., Киселева Н. К., Краснова И. А., Савина Л. Н.* Значение почвы, погребенной под Валом Чингисхана, для расшифровки истории степей восточной Монголии // Известия Академии наук СССР. Серия географическая, 1984. – Т. 5. – С. 98-107.
- Каримова Т. Ю., Киселева Н. К., Арылова Н. Ю.* Изучение весеннего питания сайгака с помощью фитолитного анализа // Вестник охотоведения, 2010. – Т. 7, № 1. – С. 29-34.
- Каримова Т. Ю., Киселева Н. К., Луцкекина А. А., Пюрвенова Н. Ю., Арылов Ю. Н., Юлдашбаев Ю. А.* Использование фитолитного анализа для изучения питания сайгака // Аграрная наука, 2013. – № 1. – С. 23–25.
- Киселева Н. К.* Изучение фитолитов в почвах для выяснения истории растительности степей восточной Монголии // Известия Академии наук СССР. Серия географическая, 1982. – Т. 2. – С. 95–106.
- Киселева Н. К.* Ботанический и фитолитный анализ голоценовых отложений помета млекопитающих в Северной Осетии // Историческая экология диких и домашних копытных. – М.: Наука, 1992а. – С. 24–83.
- Киселева Н. К.* Вековые изменения состава кормов дагестанского тура и домашних овец в Северной Осетии // Историческая экология диких и домашних копытных. – М.: Наука, 1992б. – С. 129–146.
- Киселева Н. К.* Фитолитный и ботанический анализ почв и зоогенных отложений в исторической биогеоценологии // Вековая динамика биогеоценозов. X чтения памяти академика В. Н. Сукачева. – М.: Наука, 1992в. – 88 с.
- Киселева Н. К.* Фитолитный анализ в палеоэкологических исследованиях // Динамика современных экосистем в голоцене: Сб. науч. ст. по материалам Российской конф. (2–3 февраля 2006 г., Пущино). – Пущино: КМК, 2006. – С. 99–107.
- Киселева Н. К., Балабина В. И., Мишина Т. Н., Переладов А. М.* Особенности формирования фитолитного и диатомового спектров культурного слоя телля «Плоская могила» // OPUS: Междисциплинарные исследования в археологии Москва, 2005. – Т. 4. – С. 114–145.
- Киселева Н. К., Ермолова Л. С.* Использование растительных фитолитов в биогеоценологических исследованиях // Общие методы исторической экологии. – М.: Наука, 1979. – С. 170–186.
- Киселева Н. К., Князев А. В.* Опыт применения фитолитного анализа для выявления географической и вековой изменчивости питания животных // Проблемы изучения современных биогеоценозов. – М.: ИЭМЭЖ АН СССР, Наука, 1984. – С. 29–63.
- Киселева Н. К., Переладов А. М.* Фитолитные и диатомовые спектры культурного слоя телля «Плоская могила» // Культурные слои археологических памятников: Матер. науч. конф. – М.: ИГ РАН, ИА РАН, НИА-Природа, 2006. – С. 239–250.
- Савинецкий А. Б., Киселева Н. К., Хасанов Б. Ф.* Некоторые проблемы исторической экологии: объекты, методы, результаты, интерпретация // Зоологический журнал, 2005. – Т. 84, № 10. – С. 1188–1201.

УДК 581.524.323

Особенности интерпретации данных микробиоморфного и карпологического анализов поверхностных проб низовьев р. Колымы и их сравнение с составом современной растительности

The interpretation of microbiomorphological and carpological data of surface assays of Kolyma lowland and their comparison with modern plant associations

Занина О. Г.¹, Лопатина Д. А.²

Zanina O. G.¹, Lopatina D. A.²

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пушchino, Россия.
E-mail : oksanochka_zet@mail.ru

²Геологический институт РАН, г. Москва, Россия. E-mail : dalopat@mail.ru

¹Institute of physic-chemical and biological problems of soil science Russian Academy of Science, Pushchino, Russia

²Geological institute Russian Academy of Science, Moscow, Russia

Реферат. Приводятся результаты изучения комплексов фитофоссилий (спор, пыльцы, фитоцитов и семян) поверхностных проб, характеризующих растительные ассоциации зоны предтундровых редколесий Колымской низменности. Определены особенности формирования изученных комплексов и возможности сопряженного использования палинологического, фитоцитного и карпологического методов для палеоэкологических реконструкций верхнечетвертичных отложений данного региона.

Summary. The results of investigation of subrecent phytolith, spore-and-pollen spectra and plant macrofossils, which characterize different plant associations from Kolyma lowland are presented. The features of the formation of these complexes and the possibility of using the conjugate paleobotanical method for paleoecological reconstruction of the Upper Quaternary deposits in the region are defined.

При комплексных исследованиях разных типов отложений с целью реконструкции растительного покрова позднего плейстоцена Северо-Востока Якутии (Лопатина, Занина, 2006; Zanina et al., 2013) появилась необходимость в сравнительном изучении субрецентных комплексов спор и пыльцы, фитоцитов и карпологических остатков для данной территории. В настоящей работе проводилось изучение данных фитокомплексов из верхних минеральных горизонтов современных почв района, выявление их сходства и различий на родовом и семейственном уровнях и установление степени их соответствия с составом продуцирующей растительности, а также состава флористического комплекса, переходящего в субрецентное состояние и выделение объективных критериев для воссоздания растительного покрова по составу фитофоссилий для исследуемого региона.

Район исследования располагается в окрестностях пос. Черский (68° с.ш., 161° в.д.) в низовьях р. Колымы, где начинается зона распространения листовичных редколесий. Образцы для работы отбирались в различных ценозах под типичными для изучаемого района растительными ассоциациями, зональным предтундровыми редколесьями (лиственничники) и интразональными – степными и болотными.

Систематический состав спорово-пыльцевых спектров более разнообразен по сравнению с таковым банок семян и плодов и фитоцитов, что позволяет более полно реконструировать состав зональной растительности. Состав фитоцитов в поверхностных пробах исследуемого региона характеризуется невысоким разнообразием форм (среднее количество морфотипов 10–12). Установлено значительное содержание в препаратах растительного детрита, остатков грибов и углистых частиц; последние свидетельствуют о частых пожарах в регионе.

При анализе спорово-пыльцевых спектров из лиственничников определено, что количество плохо сохраняющейся пыльцы лиственницы в них единично, тогда как в банках семян наблюдается противоположная картина – ее семена доминируют. Установлено также, что этот род не продуцирует фитоциты, однако в мацератах из поверхностных проб лиственничных редколесий фиксируются в значительном количестве специфические формы с окаймлёнными порами, вероятно, образующиеся в коре и пробке лиственницы. Содержание пыльцы ивы, распространенной в подросте этих лесов, незначительно (до 5,5 %). Пыльца *Betula sect. Nanae*, вероятно, относится к распространенным в современной флоре исследуемого региона кустарниковым видам берез *Betula divaricata* Ledeb. и *B. exilis* Sukacz. Семена березы и ивы стабильно фиксируются в пробах и карпологическим методом. Однако участие этих кустарников в составе растительности не подтверждается результатами фитоцитного анализа. Травянистый покров изученных площадок лиственничников отражает преобладающая в спектрах пыльца семейств Ericaceae и Poaceae, которые установлены и в банках семян. Злаковые в спектрах обычно преобладают над верескоцветными, тогда как в растительном покрове наблюдается противоположная картина – доминируют верескоцветные. Участие злаковых и осок в растительном покрове подтверждается и результатами фитоцитного анализа. В большом количестве в мацератах из рассматриваемых поверхностных проб содержатся остатки тканей и эпидермиса верескоцветных. Остатки мхов из лиственничников не фиксируются палинологическим и карпологическим методами, тогда как в мацератах в значительном количестве отмечены специфические фитоциты и остатки их тканей.

Спектры с южных склонов степоидов в пределах лиственничных редколесий не отражают произрастающие на них разнотравные сообщества, в них преобладает заносная пыльца сосны. В банках семян из исследованных площадок определены как произрастающие на них виды трав, так и заносные таксоны, искажающие картину локальной растительности, отраженную карпологическим методом. Фитоцитный анализ позволяет установить разнообразие травянистой растительности, произрастающей на площадках отбора. Здесь установлено высокое содержание фитоцитов с разнообразием морфотипов характерных для злаков (мятликов, вейника), осок и двудольных трав; выявлено много детрита однодольных с устьицами и лигнифицированные ткани кустарничков. Комплекс фитоцитов свидетельствует о доминировании травянистых группировок, произрастающих на открытых ландшафтах с нормальным увлажнением и отражает состав растительности площадки отбора. В отличие от спорово-пыльцевого анализа фитоциты и карпоиды хвойных на степных участках не выявлены.

Довольно реалистично по данным палинологического и карпологического анализа отражен состав окружающей растительности (преобладание кипрейных и злаковых) дна спущенного озера, заросшего иван-чаем, в районе обнажения Зеленый мыс. Заносная пыльца здесь единична. Адекватно отражен состав травянистой растительности комплексом фитоцитов, в котором преобладают гладкие палочки и трихомы луговых злаков; отмечено разнообразие форм (гладкие, зубчатые, несимметричные волнистые палочки, округлые, овальные, ромбические, цилиндрические формы); определен детрит однодольных с устьицами и лигнифицированные ткани кустарничков.

Данные палинологического и карпологического анализов не отражают реальной картины растительного покрова сфагнового болота. Единичное содержание палинологических остатков в поверхностных пробах может быть обусловлено вымыванием спор и пыльцы из моховой дернины водотоками или поеданием их фитофагами. В банке семян присутствуют лишь отдельные представители верескоцветных, не отражая действительной роли других таксонов в растительном покрове. Однако в мацерате из поверхностной пробы отмечено значительное количество остатков тканей мхов и округлые формы фитоцитов, характерные для них; встречены эпидермис однодольных и вересковых с устьичными комплексами и лигнифицированные ткани кустарников, единичные фитоциты осок. В образце заметно содержание раковин амёб и разнообразных типов диатомовых водорослей, характерных для горизонтов с повышенным увлажнением. Фитоцитный анализ, в отличие от палинологического и карпологического, в этом случае оказывается более результативным и отражает состав болотной растительности.

В спорово-пыльцевых спектрах не всегда находят отражение (а если отражены, то не совсем адекватно в количественном отношении) ряд родов трав. Стабильно и в заметных количествах встречается пыльца злаковых и верескоцветных, доминанты на исследованных участках лиственничных редколесий. Их семена стабильно присутствуют и в банках семян. Пыльца насекомоопыляемых семейств

Caryophyllaceae, Lamiaceae, Ranunculaceae и Liliaceae представлена незначительно даже при наличии представителей этих семейств на исследуемых площадках, а семейств Scrophulariaceae и Rubiaceae вообще не обнаружена в спектрах. Пыльца трав и кустарничков не всегда отражает качественное разнообразие локальной растительности, что обусловлено как биологическими особенностями растений (строением пыльцы, пыльцевой продуктивностью, способом опыления), так и спецификой распространения и сохранностью пыльцы разных видов растений. Семена травянистых растений, напротив, обычно присутствуют в банках семян и достаточно адекватно отражают состав растительности исследованных площадок. Многообразие морфотипов фитолигов позволяет установить качественное разнообразие травянистой растительности, хотя не всегда возможно определить систематическую принадлежность тех или иных форм. С достаточной уверенностью этот метод позволяет фиксировать присутствие осок и злаков.

Субрецентные спорово-пыльцевые спектры, изученные из района низовьев р. Колымы не всегда адекватно отражают состав окружающей растительности, но, как правило, дают четкое представление о его эдификаторах за исключением лиственницы. Доля заносной пыльцы деревьев и кустарничков (*Pinus s/g Naploxydon*, *Betula sect. Albae*, *Duschekia*, *Alnus*) в изученных спектрах иногда затеняет содержание пыльцы растений, произрастающих в точках отбора проб. Ее заметное содержание, а зачастую и преобладание обусловлено открытостью изучаемых ландшафтов, относительно низкой пыльцевой продуктивностью местных фитоценозов и переходом части растений на вегетативное размножение в условиях сурового климата. Присутствие заносной пыльцы в спектрах не несет информации о составе растительности, а свидетельствует об атмосферной циркуляции в регионе и рельефе местности (Васильчук, 2005).

Карпологический анализ поверхностных проб достаточно адекватно отражает состав окружающей растительности. Однако во всех изученных банках семян также присутствуют заносных таксоны, причем их количество более заметно на открытых площадках – остепненных участках.

Автохтонный генезис карпологических остатков и фитолигов позволяет реконструировать локальный тип растительности в пределах более широкого флористического фона, устанавливаемого по данным палинологического анализа. Представляется, что наиболее удачным подходом к реконструкции растительности четвертичного времени является комплексный ботанический анализ, где локальная компонента рассматривается через призму региональной и с поправкой на неё.

Благодарности. Работа выполнена по темам ГИН РАН № 116032510034 (тема ФАНО № 0135-2014-0034) и ИФХиБПП РАН АААА-А 18-218012490093-1.

ЛИТЕРАТУРА

Васильчук А. К. Региональная и дальнезаносная пыльца в тундровых палиносpectрах // Известия РАН. Сер. биол., 2005. – №1. – С. 1–12.

Лопатина Д. А., Занина О. Г. Палеоботанический анализ материала ископаемых нор сусликов и вмещающих их верхнеплейстоценовых отложений низовий р. Колымы // Стратиграфия. Геол. Корреляция. 2006. – Т. 14., №5. – С. 94–107.

Zanina O. G., Gubin S. V., Kuzmina S. A., Maximovich S. V., Lopatina D. A. Late-Pleistocene (MIS 3-2) palaeoenvironments as recorded by sediments, palaeosols, and ground-squirrel nests at Duvanny Yar, Kolyma lowland, northeast Siberia // Quaternary Science Reviews 30, 2011. – P. 2107–2123.

УДК 581.5:581.8:57.012.3

Особенности фитолитных комплексов злаков (*Pooideae* Benth) в связи с ценотическими свойствами

Features of phytolith complexes of cereals (*Pooideae* Benth) in connection with coenotic properties

Климова Н. В.¹, Гаврилов Д. А.²

Klimova N. V.¹, Gavrillov D. A.²

¹ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. E-mail: klimnin@sibmail.com

² Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: denis_gavrillov@list.ru

¹ Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia

² Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Реферат. Исследованы фитолитные комплексы основных видов злаков (подсемейство *Pooideae*) на юге таежной зоны Западной Сибири. При высоком сходстве фитолитных комплексов, выявлена связь некоторых их признаков с ценотической приуроченностью злаков автоморфных экотопов. В ряду лесные – лугово-лесные – луговые – лугово-степные виды увеличивается степень выраженности лопастей у двулопастных и полилопастных частиц, и уменьшается доля длинных частиц трапецевидных морфотипов.

Summary. Phytolith complexes of the main cereal species (subfamily *Pooideae*) in the south of the taiga zone of Western Siberia were studied. With a high similarity of phytolith complexes, some of their signs are linked to the coenotic association of cereals of upland habitats. In the series “forest – meadow-forest – meadow – meadow-steppe species” increases the degree of blades in bilobate and polylobate opal particles, and the proportion of relatively long particles of trapezoidal morphotypes decreases.

Фитолитный анализ – важная составляющая микробиоморфного метода, активно используемого в палеоэкологических исследованиях (Гольева, 2008). Высокая сохранность фитолитов в различных отложениях позволяет использовать их для реконструкции экологических и климатических условий прошлого (Bremond et al., 2008). Основное разнообразие диагностических форм фитолитов известно для семейства злаков (Twiss et al., 1969). Достоинством этой группы растений является и то, что они продуцируют фитолиты в больших количествах, и, кроме того, широко распространены и встречаются в большом диапазоне условий местообитаний (Гольева, 2001; Определитель ..., 2014). Однако возможности фитолитного анализа зависят от видового состава злаков и различны для каждой конкретной территории. В частности, фитолитный индекс (Bremond et al., 2008) основан на соотношении фитолитов злаков из разных подсемейств, а в таежной зоне умеренных широт семейство злаков представлено главным образом одним подсемейством – *Pooideae* (Определитель ..., 2014; Watson, Dallwitz, 1992). Разработан способ экологической интерпретации данных фитолитного анализа для европейской территории России (Гольева, 2001). Активно ведутся исследования в этом направлении для степной зоны Южной Сибири (Лада, Гаврилов, 2016; Сперанская и др., 2016; и др.). Показано, что имеется определенная связь формы фитолитов с условиями местообитаний (Сперанская и др., 2016). Юг таежной зоны Западной Сибири исследован сравнительно мало (Гаврилов, Лойко, 2016). Поэтому наша работа посвящена изучению связи фитолитных комплексов видов злаков подсемейства *Pooideae* с их ценотическими свойствами с целью уточнения возможностей фитолитного анализа для палеоэкологических исследований на этой территории.

Исследованы основные виды злаков (41 вид, подсемейство *Pooideae*) с высокой и средней встречаемостью в различных растительных сообществах юга таежной зоны, как дренированных, так и ги-

дроморфных экотопов. Большинство видов злаков встречается более чем в одном типе фитоценозов, распространены в разных растительных подзонах, поэтому при отнесении их к ценотической группе (лесные, лугово-лесные, луговые, лугово-степные, сыролуговые) мы учитывали их максимальную фитоценотическую активность (по встречаемости и обилию) по литературным данным (Лашинский, Тищенко, 2011; Лашинский и др., 2014; Лашинский, Королюк, 2015; и др.).

В лесных сообществах дренированных местообитаний южнотаежной подзоны (темнохвойные разнотравные леса класса *Milio-Abietetea*) наибольшей встречаемостью отличаются *Calamagrostis obtusata* Trin. (доминант), *Milium effusum* L., *Cinna latifolia* (Trevir.) Griseb. (группа лесных злаков). В лесных сообществах дренированных местообитаний подтаежной подзоны (осиново-березовые разнотравные леса класса *Brachypodio-Betuletea* порядка *Carici macrourae-Pinetalia sylvestris*) максимальная встречаемость у *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. (доминант), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (доминант), *Melica nutans* L., *Elymus caninus* L., *E. –mutabilis* (Drobow) Tzvelev, *E. –sibiricus* L., *Poa nemoralis* L. (группа лугово-лесных злаков). Кроме того, нами исследованы виды, встречающиеся в подтаежных лесах, но максимальная встречаемость для которых отмечается в лесостепных сообществах (осиново-березовые разнотравные леса класса *Brachypodio-Betuletea* порядка *Calamagrostio epigei-Betuletalia pendulae*) или даже южнее: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Poa angustifolia* L., *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Stipa capillata* L., *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvelev (условно группа лугово-степных видов). На лугах увеличивается встречаемость *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Phleum pratense* L., *Festuca pratensis* Huds., *F. –rubra* L., *Poa pratensis* L., *P. –sibirica* Roshev., *Dactylis glomerata* L., *Agrostis gigantea* Roth, *A. –tenuis* Sibth., *Hierochloa odorata* (L.) P. Beauv., *Alopecurus pratensis* L. (группа луговых злаков). В гидроморфных местообитаниях (заболоченные леса и луга) наибольшей встречаемостью отличаются *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *C. –phragmitoides* Hartm., *C. –canescens* (Weber) Roth, *C. –neglecta* (Ehrh.) Gaertn., *Poa palustris* L., *Glyceria lithuanica* Gorski, *G. –triflora* (Korsh.) Kom., *Trisetum sibiricum* Rupr., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Agrostis stolonifera* L., *Alopecurus aequalis* Sobol. (группа сыролуговых злаков).

Подготовка образцов для изучения фитолитных комплексов проведена методом сухого озоления (при 400 °С) гербарных образцов растений, собранных в конце вегетационного периода (конец июля, август) с последующей обработкой 10 %-ной соляной кислотой (Гольева, 2001). Учет морфотипов проведен на основе изучения золы в растворе глицерина с помощью оптического микроскопа (x400).

В фитолитных комплексах исследованных видов злаков кроме палочек и трихом, встречающихся также и у представителей других семейств, доминантными морфотипами являются трапециевидные полилопастные, двулопастные и трапециевидные короткие частицы. Такое соотношение форм фитолитов характерно для подсемейства *Pooideae* согласно ранее проведенным исследованиям (Twiss et al., 1969). Ввиду сходства наборов морфотипов в фитолитных комплексах всех исследованных видов злаков, для выявления связей с их ценотическими свойствами нами отдельно учтены частицы с разной степенью выраженности лопастей (лопастные, волнистые), а также полилопастные частицы разной длины, косвенно оцененной числом пар лопастей (3–4 пары; более 4 пар). Применение методов многомерной статистики (метод главных компонент, дискриминантный и корреляционный анализы) подтвердило отсутствие значимых различий между фитолитными комплексами злаков разных ценотических групп из подсемейства *Pooideae*. Однако выявлена значимая ($p > 0,05$) корреляция первого дискриминантного корня с признаком степени выраженности лопастей у трапециевидных морфотипов, а второго – с длиной частиц, которую косвенно отражает соотношение трапециевидных коротких и полилопастных морфотипов (табл.).

Сравнение фитолитных комплексов злаков по этим признакам позволило выявить тенденции их изменения в ценотических группах, выстраиваемых вдоль широтного градиента. В фитолитных комплексах лесных злаков преобладают волнистые частицы, у лугово-лесных злаков увеличивается доля морфотипов с хорошо выраженными лопастями, максимальное количество лопастных форм выявлено у лугово-степных видов (рис. 1).

По сравнению с лесными и лугово-лесными злаками у лугово-степных снижается доля длинных морфотипов (с более чем 4 парами лопастей) и возрастает доля двулопастных и трапециевидных корот-

ких частиц (рис. 2). Дальнейшее увеличение доли трапециевидных коротких частиц (трапециевидные, усеченно конические, округлые плоские, седловидные и т.п.) отмечено в фитолитных комплексах степных злаков (Лада, Гаврилов, 2016; Сперанская и др., 2016).

Таблица

Корреляция (r) между морфотипами фитолитов и дискриминантными корнями

Морфотипы	Степень выраженности лопастей	Дискриминантные корни	
		1	2
Двулопастные	Лопастные	-0,62	-0,36
	Волнистые		0,62
Полилопастные (3–4 пары лопастей)	Лопастные	-0,42	–
	Волнистые	0,49	–
Полилопастные (более 4 пар лопастей)	Лопастные	–	0,29
	Волнистые	0,65	-0,50

Примечание: «–» – отсутствует статистически достоверная корреляция ($p > 0,05$).

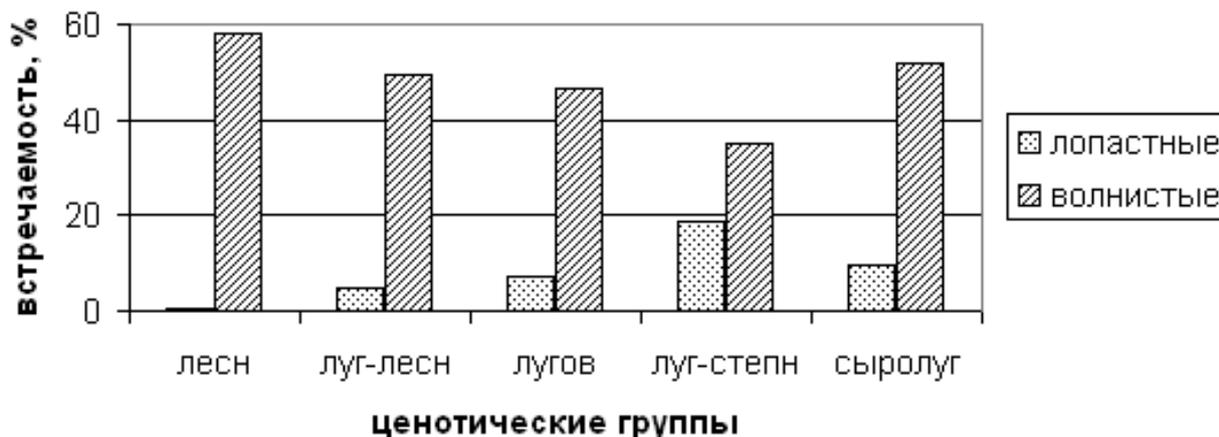


Рис. 1. Встречаемость волнистых и лопастных форм трапециевидных морфотипов фитолитов в фитолитных комплексах злаков (подсемейство *Pooideae*) из различных ценоотических групп. Ценоотические группы: лесн – лесные; луг-лесн – лугово-лесные; лугов – луговые; луг-степн – лугово-степные; сыролуг – сыролуговые.

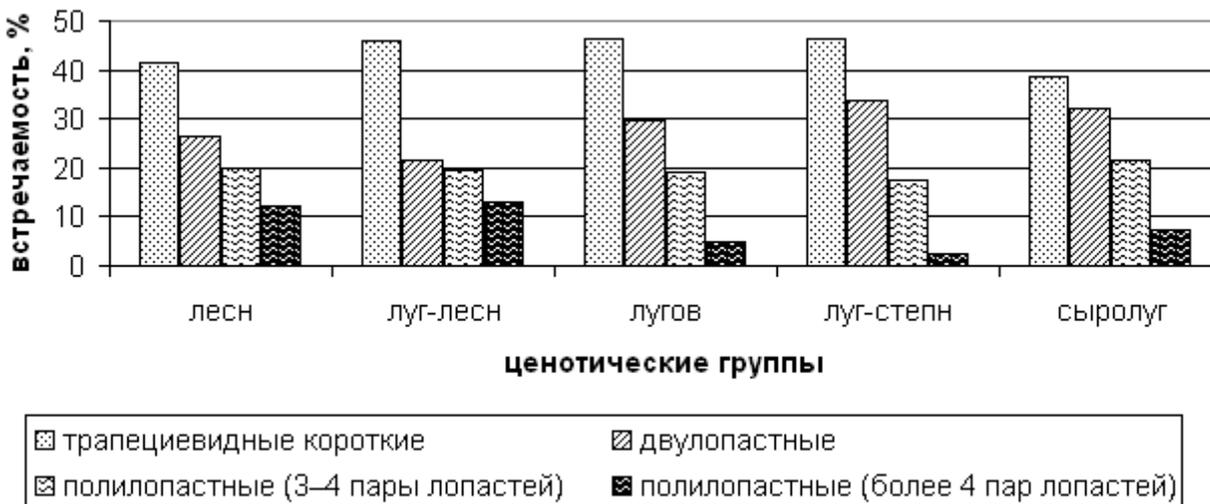


Рис. 2. Встречаемость различных морфотипов трапециевидных частиц в фитолитных комплексах злаков (подсемейство *Pooideae*). Ценоотические группы – обозначения как на рис. 1.

В фитолитных комплексах злаков гидроморфных экотопов (сыролуговые) не выявлено существенных отличий от фитолитных комплексов злаков автоморфных местообитаний. По-видимому, при диагностике местообитаний с повышенным увлажнением следует ориентироваться на наличие фитолитов тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) (веерообразные и крупные параллелепипедовидные частицы), входящего в другое подсемейство злаков (*Arundinoideae* Kunth ex Beilschm).

Сходные выводы получаются и при сопоставлении почвенных фитолитных комплексов. При разделении лесных фитоценозов южнотаежной и подтаежной подзон большее значение имеют фитолиты хвойных и мхов: их наличие указывает на темнохвойные лесные сообщества, а отсутствие – на осиново-березовые (или луговые). Соотношение морфотипов злаков при этом очень близкое, отмечено незначительное увеличение трапециевидных коротких частиц в почвенных фитолитных комплексах под подтаежными растительными сообществами, по сравнению с южнотаежными (Гаврилов, Лойко, 2016; Климова, Пологова, 2017).

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-34-00325 мол_а).

ЛИТЕРАТУРА

- Гаврилов Д. А., Лойко С. В.* Фитолиты почв темнохвойных гемибореальных лесов юго-востока Западной Сибири // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата, 2016. – Вып. 1(3). – С. 41–53.
- Гольева А. А.* Фитолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. – М., Сыктывкар, Элиста, 2001. – 200 с.
- Гольева А. А.* Микробиоморфные комплексы природных и антропогенных ландшафтов: генезис, география, информационная роль. – М.: УРСС, 2008. – 256 с.
- Климова Н. В., Пологова Н. Н.* Палеогеографические аспекты почв со сложным органопрофилем под длительнопроизводными травяными березняками на юге таежной зоны // Матер. IV всеросс. науч.-практ. конф. «Современные проблемы географии и геологии». – Томск, 2017. – С. 161–164.
- Лада Н. Ю., Гаврилов Д. А.* Анализ фитолитного состава основных растений степных экосистем Западной Сибири // Вестник Том. гос. ун-та. Биология, 2016. – №2(34). – С. 53–68.
- Лашинский Н. Н., Королук А. Ю. Синтаксономия темнохвойных зональных лесов южной тайги Западно-Сибирской равнины и гумидных низкогорий Алтае-Саянской горной области // Растительность России, 2015. – № 26. – С. 85–107.
- Лашинский Н. Н., Тищенко М. П.* Лесные луга подтайги Обь-Иртышского междуречья // Вестник Том. гос. ун-та. Биология, 2011. – №3(15). – С. 92–97.
- Лашинский Н. Н., Тищенко М. П., Писаренко О. Ю., Лашинская Н. В.* Растительный покров подтаежных ландшафтов предгорной равнины правобережья реки Оби // Растительность России, 2014. – №24. – С. 63–85.
- Определитель растений Томской области / отв.ред. А. С. Ревушкин. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2014. – 464 с.
- Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Харитонова Е. Ю.* Фитолиты некоторых видов злаков Алтайского края разных экологических групп и жизненных форм // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата, 2016. – Вып. 1(3). – С. 155–162.
- Bremond L., Alexandre A., Wooller M. J., Hely Ch., Williamson D., Schaefer P. A., Majule A., Guiot J.* Phytolith indices as proxies of grass subfamilies on East-African tropical mountains // Global and Planetary Change, 2008. – Vol. 61 – P. 209–224.
- Twiss P. C., Suess E., Smith R.* Morphological classification of grass phytoliths // Reprinted from the Soil Science Society of America Proceedings, – 1969. – Vol. 33, №1. – P. 109–117.
- Watson L., Dallwitz M. J.* The Grass Genera of the World. – Wallingford: C.A.B. International, 1992. – 1038 p.

УДК 574.5:561.26:582.26

Регистрация новейших экосистемных событий в озерах Хотон-Нуур и Даба-Нуур (Монголия) методом графического анализа таксономических пропорций в диатомовых комплексах

Registration of the latest ecosystem events by diatom complexes taxonomic proportions graphical analysis in the lakes Hoton-Nur and Daba-Nur (Mongolia)

Разумовский Л. В.¹, Дорофеев Н. И.², Разумовский В. Л.¹

Rasumovskiy L. V.¹, Dorofeyuk N. I.², Rasumovskiy V. L.¹

¹ Институт водных проблем РАН, г. Москва, Россия. E-mail: lazy-lion@mail.ru; nethaon@mail.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия. E-mail: nadin-home@mail.ru

¹ Water Problems Institute, Moscow, Russia

² A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia

Реферат. В работе описывается метод графического анализа, ранее разработанный для озерных экосистем Европейской части России. При анализе таксономической структуры пресноводных диатомовых комплексов было выделено три сценария их трансформации. Два сценария развиваются при воздействии на экосистему извне. Третий сценарий может развиваться в экосистеме, если меняются физико-химические свойства самой водной среды или морфометрические параметры водоема. Метод графического анализа был применен при изучении таксономической структуры диатомовых комплексов из донных отложений двух озер Монголии. Анализ долговременных трансформаций озерных экосистем был основан на данных по общему количеству видов и их численности, с учетом и без учета редких таксонов.

Summary. The paper describes the method of graphical analysis, previously developed for lake ecosystems of the European part of Russia. By the analysis of the taxonomic structure of freshwater diatom complexes three scenarios of their transformation were identified. Two of those scenarios involve development under the influence on the ecosystem from the outside. The third one might be caused by the change in the aquatic environment physicochemical properties or its morphometric parameters. The method of graphical analysis was applied to study bottom sediments taxonomic structure of diatom complexes from two lakes in Mongolia. The long-term transformations analysis of lakes ecosystems was based on data of total number of species and their abundance, the calculations were made twice with and without rare taxa being taken into the account.

Введение

Создание долговременных событийных рядов изменения природных климатических условий в позднем плейстоцене и голоцене убедительно продемонстрировало высокий уровень информативности комплексного изучения донных отложений (ДО) озер Монголии с привлечением диатомового анализа (Tarasov et al, 2000; Rudaya et al, 2009). Тем не менее, любые исследования позволяющие получить дополнительную информацию и сопоставить ее с уже имеющимися данными, дают возможность в достаточной степени детализировать имеющуюся картину палеореконструкции.

В качестве аналитического приема, при проведенных исследованиях, послужил ранее разработанный метод графического анализа (МГА) таксономических пропорций в диатомовых комплексах. МГА неоднократно описывался в научной литературе (Разумовский, Моисеенко, 2009; Разумовский, 2012). Однако он никогда не применялся к диатомовым комплексам из ДО озер Монголии. Поэтому, в этой статье, приведено краткое изложение МГА.

Материалы и методы. Объектом анализа была избрана первичная база данных (идентифицированные диатомовые комплексы) из образцов ДО двух колонок, ранее отобранных на акватории оз. Хотон-Нуур и образцов одной колонки ДО из оз. Даба (Rudaya et al, 2009).

Исходно МГА был разработан при пространственных исследованиях донных комплексов диатомовых водорослей из современных озерных осадков. Были изучены более 120 озер из различных регионов Европейской части России (Разумовский, Моисеенко, 2009; Разумовский, 2012; Разумовский 2014б). Анализ трансформации структуры диатомовых комплексов во времени был изучен по колонкам донных отложений из 15 озер, расположенных в различных ландшафтно-климатических областях (Разумовский, 2012; Разумовский, 2014а; Разумовский и др., 2015). При применении разработанной методики анализа, озера были разделены по двум категориям размерности: с площадью водного зеркала менее 1 км² (малые) и с площадью водного зеркала от 1 до 4 км² (средние).

МГА состоит в следующем: при построении графиков по оси абсцисс откладывается число идентифицированных таксонов видового и более низкого рангов (далее в тексте – таксонов), а по оси ординат – их относительная численность. Таксоны ранжируются по показателю относительной численности в сторону его уменьшения. По относительной численности таксоны разделяют на группы: доминирующие (обычно не менее 8–10 % от комплекса), сопутствующие (более 1–2 %) и редкие (обычно менее 1 %). В результате, в линейной системе координат строится исходный график или гистограмма.

Анализ полученных графиков (гистограмм) проводится в линейной и логарифмической системе координат. В логарифмической системе координат анализируются не сами графики, а их тренды, представленные результирующими прямыми линиями. Совокупность этих линий образуют генерации определенных очертаний.

В линейной системе координат были выделены два типа графиков естественной, ненарушенной структуры таксономических пропорций в диатомовых комплексах. Один из них своим очертаниям близок к экспоненциальной зависимости и характерен для малых озер («простых» систем). Для озер среднего размера («сложных» систем) форма полученных графиков имеет определенное подобие с логистической зависимостью (Шитиков и др., 2005).

Оба типа графиков отражают, в той или иной степени, исходные, прижизненные таксономические пропорции в диатомовых комплексах. Они соответствуют двум из трех основных нециклических форм зависимостей, которые возникают в экосистемах при их ответных реакциях на внешнее воздействие (Шитиков и др., 2005). Для переотложенных и перемещенных диатомовых комплексов распределение таксономических пропорций приобретает линейный характер.

В линейной системе координат у полученных графиков или гистограмм всегда образовывался «хвост» состоящий из редких и случайных таксонов, имеющих незначительную относительную численность в комплексе. Это представители таксонов, присутствие или отсутствие которых в каждом биотопе имеет спорадический или случайный характер. Общая совокупность этих таксонов полностью попадает под определение «статистический шум».

Доминирующие и сопутствующие таксоны составляют около 2/3 от общей относительной численности в комплексе (Анализ данных..., 1999). Это приблизительно соответствует 2σ (где σ – стандартное отклонение при нормальном распределении). Поэтому, в логарифмической системе координат результирующие линии строились двумя способами: с учетом всего спектра таксонов (чтобы не потерять часть информации) и только с учетом доминирующих и сопутствующих таксонов. В последнем случае 1/3 от общей относительной численности («хвост» гистограммы) не учитывалась.

При анализе в логарифмической системе координат были выделены три основных сценария пространственно-временной трансформации таксономических пропорций.

Первый сценарий подразумевает образование «пучка» результирующих линий с единым центром локализации. При усилении внешнего негативного воздействия происходит «вращение» результирующих линий вокруг некой точки или локальной области. Этот процесс происходит до определенного предела, после чего результирующие линии перемещаются из области гипотетического «вращения», что соответствует стадии деградации экосистемы и распаду единой генерации результирующих линий.

Второй из выделенных сценариев трансформации так же подразумевает образование «пучка» результирующих линий. На начальном этапе трансформации это выражается в форме веерообразного «разворота» вокруг некой общей области или центра локализации. При увеличении негативного воздействия происходит фазовый переход, и дальнейшая трансформация происходит по первому сценарию.

Существует третья модель (сценарий) трансформации, которую нельзя свести к двум первым – параллельное расположение линий. Такое расположение результирующих линий было впервые выявлено вдоль температурного градиента подогретых вод поступающих из сбросового канала Кольской атомной электростанции в оз. Имандра (Разумовский, 1997). Аналогичное явление было отмечено для группы озер с разным показателем рН (Алимов, 2000). Кроме того, параллельное расположение результирующих линий характерно для озер, в которых протекают процессы быстрого изменения глубин (обмеления или повышения уровня воды). Эти процессы были отмечены в озерах: Галичское (Костромская обл.), Глубокое (Московская обл.), Большое (Краснодарский край), Нижнее Хаймашинское (Республика Кабардино-Балкария) (Разумовский, 2008; Разумовский, 2014а, б; Разумовский, Гололобова, 2014; Разумовский и др., 2015).

Результаты и обсуждение

Анализ таксономических пропорций диатомовых комплексов из колонки ДО в мелководной части оз. Хотон-Нуур, проведенной в логарифмической системе координат, позволил сделать вывод о высоком уровне стабильности прибрежной части озера на протяжении всего проанализированного временного интервала. Все построенные результирующие линии сформировали единую генерацию (пучок результирующих линий), имеющий единый центр локализации. Исключение составляют несколько результирующих линий. Отмечено три интервала (2569–2570 мм; 249–250 мм; 49–50 мм), в которых результирующие линии не включены в общую генерацию. Первая из них располагается в самой нижней части колонки, что соответствует началу формирования акватории озера. Две другие, предположительно, соответствуют значимым климатическим перестройкам в регионе. Окончательное заключение будет сделано после сопоставления со всеми имеющимися данными.

Анализ таксономических пропорций в диатомовых комплексах из колонки ДО, отобранной глубоководной (центральной) части озера Хотон-Нуур, позволил констатировать более выраженную дифференциацию результирующих линий, построенных в логарифмической системе координат.

Результирующие линии образовали три генерации. Первая генерация (расположенная в нижней части колонки) состоит из результирующих линий располагающихся параллельно, что соответствует стадии повышения уровня воды в акватории озера. Вторая генерация соответствует стадии формирования устойчивого сообщества, и третья стадия соответствует высокому уровню устойчивости границ экосистемы озера в прибрежной зоне.

При анализе таксономических пропорций в диатомовых комплексах из колонки ДО оз. Даба-Нуур в линейной системе координат, никаких значимых искажений не было выявлено. Построенные гистограммы имеют плавные, пропорциональные очертания, преимущественного экспоненциального типа распределения.

При анализе в логарифмической системе координат, подавляющее большинство построенных результирующих линий образовали общую генерацию с единым центром локализации. Это ожидаемый результат, поскольку оз. Даба-Нуур относится к категории малых озер (Lake Status..., 1994). Исключение составляют две результирующие линии, не входящие в единую генерацию.

В первом случае, результирующая линия соответствует самой нижней части колонки ДО (517,5 см). Результирующая линия занимает параллельное положение к некоторым другим результирующим линиям, относящимся к единой генерации. Вероятно, это соответствует начальному этапу формирования современной акватории озера и заполнению образовавшейся впадины водой.

Во втором случае, результирующая линия соответствует уровню 362,5 см в отобранной колонке ДО. Очертания гистограммы, построенной для таксономической структуры диатомового комплекса с этого уровня, свидетельствует о существенных экосистемных перестройках на акватории озера в это время.

Заключение

Предварительные данные, полученные при помощи МГА, позволяют сделать вывод о его применимости к другим регионам и достаточно высоком уровне его информативности. Очевидно, что совместное сопоставление с традиционными формами диатомового анализа, с привлечением имеющих

ся данных по возрастным датировкам колонок ДО, позволит детализировать картину экосистемных трансформаций на акватории озер и получить более достоверную картину происходивших климатических событий.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. – СПб.: Наука, 2000. – 147 с.
Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. – М.: Изд-во РАСХН, 1999. – 306 с.
- Разумовский Л. В.* Биоиндикация уровня антропогенной нагрузки на тундровые и лесотундровые ландшафты по диатомовым комплексам озер Кольского полуострова. – М.: Изд-во ИРЦ Газпром, 1997. – 92 с.
- Разумовский Л. В.* Реконструкция температурных циклов и сукцессионных изменений по диатомовым комплексам из донных осадков на примере Галичского озера // Водные ресурсы, 2008. – Т.35, №6. – С. 595–608.
- Разумовский Л. В.* Оценка трансформации озерных экосистем методом диатомового анализа. – М.: Изд-во ГЕОС, 2012. – 199 с.
- Разумовский В. Л.* Формирование экосистемы карстового озера в степном поясе гор Кавказа (диатомовый анализ) // Аридные экосистемы, 2014а. – Т. 59, № 2. – С. 69–73.
- Разумовский В. Л.* Оценка экологического состояния высокогорных озер Приэльбрусья по результатам диатомового анализа // Водные ресурсы, 2014б. – Т. 41, № 2. – С. 200–205.
- Разумовский Л. В., Гололобова М. А.* Трансформация диатомовых комплексов из озер Борое и Глубокое в конце позднего голоцена // Вестник Московского Государственного Университета. Биологическая серия, 2014. – № 1. – С.19–23.
- Разумовский Л. В., Моисеенко Т. И.* Оценка пространственно-временных трансформаций озерных экосистем методом диатомового анализа // Доклады академии наук. Общая биология, 2009. – Т. 429, №3. – С. 274–277.
- Разумовский Л. В., Шелехова Т. С., Разумовский В. Л.* Новейшая история озер Большое и Зеркальное по результатам диатомового анализа // Водные ресурсы, 2015. – Т. 42, №2. – С. 222–227.
- Шутиков В. К., Розенберг Г. С., Зипченко Т. Д.* Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн.1. – М.: Наука, 2005. – 281 с.
Lake Status Records from the Former Soviet Union and Mongolia: Date Base Documentation // Paleoclimatology Publications Sries Report, 1994. – No. 2. – P. 202–204.
- Rudaya N., Tarasov P., Dorofeyuk N., Solovieva N., Kalugin I., Andreev A., Daryin A., Diekmann B., Riedel F., Tserendash N., Wagner M.* Holocene environments and climate in the Mongolian Altai reconstructed from the Hoton-Nur pollen and diatom records: a step towards better understanding climate dynamics in Central Asia // Quaternary Science Reviews, 2009. – V. 28. – P. 540–554.
- Tarasov P. E., Dorofeyuk N. I., Metel'tseva E. P.* Holocene vegetation and climate changes in Noton-Nur basin, north-west Mongolia // Boreas, 2000. – V. 29. – P.117–126.

УДК 561+551.312.2(571.51)

Палеоботанические данные о динамике растительного покрова Канской лесостепи в голоцене

Paleobotanical data of the vegetation cover dynamics of the Kansk forest-steppe in the Holocene

Родионова А. Б., Гренадерова А. В.

Rodionova A. B., Grenaderova A. V.

ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», Институт экологии и географии, г. Красноярск, Россия.
E-mail: arodionova@sfu-kras.ru, agrenadyorova@sfu-kras.ru

Siberian Federal University, Institute of Ecology and Geography, Krasnoyarsk, Russia

Реферат. В работе представлены результаты комплексного изучения голоценовых отложений болотного массива «Пинчинское» (бассейн р. Есауловка, правобережье среднего течения р. Енисей). Основные методы исследования: спорово-пыльцевой, ботанический анализ торфа, анализ непыльцевых палиноморф. По результатам исследования была проведена реконструкция растительного покрова за последние 9000 лет. Временная привязка сделана на основании полученных радиоуглеродных дат.

Summary. The paper presents the results of a comprehensive study of the marsh system (the “Pinchinskoe” mire in the basin of the Esaulovka River, the middle reaches of the Yenisei River). The main research methods are: pollen, botanical analysis of peat, analysis of non-pollen palynomorphs. According to the results of the study, the vegetation cover was reconstructed over the last 9 000 years. The time reference was made based on the obtained radiocarbon dates.

Изучение болот – важный метод познания палеоэкологических событий голоцена, что обусловлено чувствительностью болотных ландшафтов к изменениям в водном балансе территорий, и находит отражение в строении торфяной залежи (Тюремнов, 1976). Объектом исследования является опорный разрез на болоте «Пинчинское» (Канская лесостепь, Красноярский край). По болотному районированию (Платонов, 1964) территория относится к Канскому торфяно-болотному округу, средняя заболоченность которого составляет 6–7 %. Болота распространены в основном в поймах и на надпойменных террасах рек Кан, Есауловка, Рыбная (Родионова, Гренадерова, 2016).

Болотный массив «Пинчинское» площадью 202 га расположен на правобережье Енисея в 45 км к востоку от уреза, дренируется р. Тингина (правобережный приток Енисея второго порядка). Прилегающие суходолы имеют уклон к болоту: северные крутые склоны высотой 3–6 метров, с других сторон суходолы пологие, представлены лугами. Растительный покров болота образован смешанным лиственнично-елово-березовым разнотравно-моховым лесом, уровень грунтовых вод достигает 30–40 см. Максимальная мощность торфа (3–4,5 м) характерна для присклоновых понижений, где и было выполнено бурение.

Основным методом исследования является комплекс палеоботанических методов: ботанический и спорово-пыльцевой анализы торфа (Тюремнов, 1976; Moore et al., 1991), позволяющие реконструировать смены растительных сообществ как локального, так и регионального масштаба. Возраст отложений определен в Институте геологии и минералогии им. В. С. Соболева СО РАН. Полученные датировки были калиброваны при помощи программы CLAM в пакете R.

Колонка вскрытая бурением имеет следующее строение: 330–300 см – суглинок; 300–240 см – органо-минеральный сапропель с раковинами ископаемых моллюсков; 240–140 см – низинный торф; 140–90 см – суглинок; 90–25 см – низинный торф; 25–0 см – переходный торф. Установлено, что залежь низинная многослойная топяно-лесная, такой подтип больше характерен для болот южной тайги и подтайги, в пределах лесостепной зоны встречается редко, преимущественно ближе к северной гра-

нице лесостепи (Платонов, 1964). Нижняя половина залежи сложена берёзовым торфом, в верхней части доминируют топяные виды: осоковый, осоково-гипновый, травяной. Торф высокозольный (15–30 % и выше), что объясняется близким залеганием грунтовых вод и привносом минеральных веществ с поверхностным стоком.

На основе изменения общего состава споро-пыльцевых спектров (СПС) выделено 7 локальных палинозон (ПИН 1–ПИН 7):

ПИН 1 (335–295 см) > 9400 кал. л. н. Зафиксировано низкое содержание пыльцы в пробе, отмечается единичное присутствие пыльцы хвойных (*Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour); из группы трав единично фиксируется пыльца представителей семейств Asteraceae, Ranunculaceae, Chenopodiaceae, Apiaceae и рода *Artemisia*.

ПИН 2 (295–245 см) 9354–5683 кал. л. н. Доминирует пыльца хвойных пород (70–80 % от суммарного состава СПС), в равном соотношении представлена пыльца *Abies sibirica* Ledeb, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*; из лиственных пород отмечена пыльца *Betula* sect. *Alba*. Однократно зафиксирована *Ephedra*. Травянистую часть спектра составляют представители сем. Ranunculaceae, *Artemisia*, Asteraceae, подсемейства Cichorioideae, доминирующее количество приходится на пыльцу сем. Сурегасеae (10–25 % от суммарного состава СПС). Единично отмечена пыльца представителей сем. Apiaceae, Poaceae, Rosaceae, Brassicaceae, Euphorbiaceae. Идентифицированные споры принадлежат Polypodiaceae и представителям мхов Bryales и *Sphagnum*.

ПИН 3 (245–200 см) 5683–5281 кал. л. н. Отмечено снижение содержание пыльцы древесных пород до 30–50 % (от суммарного спектра), доминирует пыльца *Pinus sylvestris* (15–25 %), содержание пыльцы *Abies sibirica* и *Picea obovata* не превышает 5 %, пыльца *P. sibirica* единична, ближе к концу зоны отмечена пыльца *Larix*. Из травянистых отмечаются, как и в зоне ПИН 2, представители сем. Rosaceae, Euphorbiaceae, Asteraceae, подсемейства Cichorioideae и р. *Artemisia*, содержание пыльцы сем. Сурегасеae увеличивается до 50–65 % (от суммарного спектра). Впервые отмечено единичное присутствие пыльцы сем. Primulaceae, Apiaceae, Menyanthaceae, Turphaceae. Идентифицированные споры принадлежат Polypodiaceae и представителям мхов рода *Sphagnum*.

ПИН 4 (200–140 см) 5281–3485 кал. л. н. Вновь наблюдается увеличение содержания пыльцы древесных пород до 65–90 % (от суммарного спектра) среди хвойных доминирует *Pinus sylvestris* (20–60 %), появляется пыльца *P. sibirica* (10–25 %), присутствует *Picea obovata* 10–30 %, *Abies sibirica* до 5 %, единично отмечена пыльца *Larix*, участие *Betula alba* от 5 до 20 %, *Betula nana* L. и *Alnus* – единично. Группа травянистых растений включает представителей сем. Asteraceae, Ranunculaceae, *Artemisia*, Onagraceae, Apiaceae, Polygonaceae, Fabaceae, Menyanthaceae и Euphorbiaceae – отмечены единично, пыльца сем. Poaceae, Rosaceae и Turphaceae каждое до 5 %, Сурегасеae от 5 до 25 %. Впервые встретилась пыльца р. *Thalictrum* и представителей сем. Chenopodiaceae, Scrophulariaceae, *Galium* (Rubiaceae). Отмечен максимум спор Polypodiaceae (60 % от суммы спор), присутствуют споры Bryales, *Equisetum*, *Sphagnum* в равном количестве.

ПИН 5 (140–90 см) суглинок 3485–1464 кал. л. н. Содержание пыльцы древесных пород достигает 85–90 % (от суммарного спектра) доминирующее положение занимают *Picea obovata* (25–50 %), *Pinus sibirica* (15–25 %). Отмечается снижение содержания пыльцы *Pinus sylvestris* (10–20 %) и увеличение пыльцы *Abies sibirica* (10–35 %), единично присутствует пыльца *Larix*, пыльца *Betula alba* и *B. nana* до 5 %, *Alnus* sp. – единично. Вновь отмечается *Ephedra*. Из пыльцы травянистых отмечены Asteraceae, Ranunculaceae, *Thalictrum*, *Artemisia*, Polygonaceae, Rosaceae до 5 %, содержание пыльцы сем. Сурегасеae сокращается до 15–5 %. Единично отмечена пыльца подсемейства Cichorioideae, семейств Chenopodiaceae, Apiaceae, Fabaceae, вновь Poaceae, Brassicaceae, *Galium* (Rubiaceae). Впервые присутствует пыльца Caryophyllaceae, Onagraceae, Valerianaceae, Geraniaceae. Отмечено содержание спор Polypodiaceae, *Equisetum*, *Sphagnum*, Bryales.

ПИН 6 (90–50 см) 1464–630 кал. л. н. Преобладает пыльца древесных (70–85 % от суммарного спектра), доминирующее положение занимает *Pinus sylvestris* (15–35 %), *Picea obovata* и *P. sibirica* – по 10–25 %, *Abies sibirica* – 10 %, *Larix* sp. – единично, *Betula alba* – 10–15 %, *B. nana* до 5 %. Вновь отмечается *Ephedra*. Среди травянистых доминирует пыльца сем. Сурегасеae (10–15 %), подсемейства Cichorioideae, сем. Asteraceae, Rosaceae, Brassicaceae и р. *Talictum*, *Artemisia* – до 5 % каждый. Единично отмечена пыльца сем. Chenopodiaceae, Polygonaceae, Apiaceae, Fabaceae. Вновь зафиксирована пыльца

Roaceae, Euphorbiaceae. Впервые отмечена пыльца Urticaceae, Liliaceae. Среди группы спор отмечены споры представителей Polytrichaceae, Bryales, *Equisetum*, *Sphagnum*.

ПИН 7 (50–0 см) 630 кал.л.н. – настоящее время. Содержание пыльцы древесных достигает 90–100 %, доминирующее положение занимает *Pinus sylvestris* (35–80 %). Содержание пыльцы остальных хвойных пород *Piceae obovata*, *P. sibirica* (15–60 %). Вновь зафиксировано содержание пыльцы *Larix* sp. Отмечена пыльца *Betula alba* и *B. nana* до 5 %. Пыльца травянистых представлена сем. Rosaceae, подсемейством Cichorioideae и родами *Talictum*, *Artemisia* – до 5 %, Cyperaceae – 5–15 %. Единично отмечена пыльца Asteraceae, Ranunculaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Apiaceae, Brassicaceae. Впервые отмечено присутствие пыльцы Ericaceae. Отмечено единичное присутствие спор Polytrichaceae и *Equisetum*, увеличивается содержание спор Bryales.

Комплексное применение ботанического и спорово-пыльцевого анализов позволяет достоверно интерпретировать ход смен растительности как локального, так и регионального характера.

По результатам радиоуглеродного датирования было установлено, что начало отложения органического материала датировано бореальным периодом (BP) 9354–8946 кал. л. н., и на сегодняшний день является самой древней датой для лесостепи бассейна Енисея. Возраст ранее изученных торфяников не превышает 7120 (Гренадерова, 2005), что, по мнению А. Ф. Ямских (1993) обусловлено катастрофическими подъемами воды и повсеместными эрозионными размывами в BP, когда климат был неравномерным, холодные фазы сменялись потеплениями, во время которых только на высокоподнятых участках накапливались торфяники небольшой мощности.

В условия прохладного климата бореала на месте современного болота «Пинчинское» существовал небольшой водоем, по берегам произрастал березняк осоково-разнотравный (сапропель и суглинок, подстилающий торф, включают кору и остатки данного сообщества). Состав СПС указывает на развитие еловых лесов с примесью березы по долинам рек и берегам водоемов. Открытые участки были заняты марево-попынными группировками. При сравнении СПС палинозоны ПИН 1 с результатами исследования болота «Гладкое» на территории лесостепной зоны Западной Сибири (Фирсов и др., 1982) можно сделать вывод, что леса были близки к южнотаежным. Вероятно, в начале атлантического времени (AT) около 7000 кал. л. н. при теплом и более сухом климате уровень озера значительно снизился, началось его зарастание, заболачивание, распространение лесных форм. В AT на болоте был распространен березняк разнотравный, сменившийся ельником разнотравно-зеленомошным, о чем свидетельствуют идентифицированные в составе торфяного волокна кора *Picea obovate*, *Betula alba* и ткани *Equisetum palustre* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Carex vesicaria* L. и *Tomentipnum nitens*. Состав СПС зоны ПИН 2 согласно данным А.И. Пермякова (Пермяков, 1964) характерен для спектров зоны северной лесостепи, о чем свидетельствует доля участия древесных пород 60–70 %, травянистых растений 30–40 %. По долинам рек и небольшими участками на равнинных территориях были распространены островные участки смешанного леса с доминирующим положением темнохвойных пород. Процент открытых участков по сравнению с бореальным периодом увеличился, о чем свидетельствует появление пыльцы представителей сем. Cyperaceae, Euphorbiaceae и рода *Efedra*. Открытые участки заняты осоково-попынными ассоциациями с эфедрой и молочайными. В конце (AT) (около 5683–5281 кал. л. н.) отмечается снижение в СПС древесных пород и увеличение доли травянистых, среди которых доминирует сем. Cyperaceae, что может указывать на развитие растительных сообществ, близких к лесостепной зоне. Растительный покров болота был представлен березняком разнотравным с участием в травяном ярусе *Menyantha trifoliata* и *Typha langifolia*, остатки которых фиксируются в волокне торфа и в СПС, что свидетельствует о повышении уровня увлажнения на болоте, а пыльца *Abies sibirica* указывает на общее увеличение влажности климата. Для первой половины суббореального этапа (SB) (5281–3485 кал. л. н.) характерен лесной тип СПС, для которого свойственно увеличение содержания пыльцы древесных растений до 80 %, что может свидетельствовать о начале облесения территории. Господствующее положение занимает *Pinus sylvestris*, в равном количестве присутствуют *P. sibirica*, *Piceae obovata*, единично отмечена пыльца *Larix* sp. Из лиственных пород преобладает *Betula alba*, единичное участие принимает *Alnus* sp. Окружающие болота суходолы были представлены обширными по площади хвойными лесами с небольшой примесью лиственных пород. На наличие остепненных участков указывает присутствие в СПС пыльцы характерных степных сообществ (сем. Chenopodiaceae, и р. *Artemisia*). Для растительного покрова болота при повышающемся увлажнении начинается преоблада-

ние топяных сообществ с участием вахты и папоротника, последний редко встречается в современном растительном покрове болот умеренной зоны. Отмечено изреживание древесного яруса и единичное присутствие сосны и березы. Вторая половина (SB) и начало субатлантического периода (SA) характеризуются значительным повышением увлажнения территории. Повышение уровня рек привело к затоплению больших по площади территорий, отобразившееся в строении торфяной залежи в качестве 50-ти сантиметрового слоя суглинка. Для переувлажненных участков характерно увеличение доли участия в составе древесной растительности *Piceae obovata* и *Abies sibirica*, являющиеся индикаторами изменения почвенно-гидрологического режима в сторону увеличения. Присутствие пыльцы *Betula nana*, индикатора тундровых ландшафтов, в отложениях умеренной зоны может свидетельствовать о ее распространении в покрове сфагновых и гипновых участков болот, которые не подвергались затоплению из-за своего более высокого орографического положения. Так же наряду с участками смешанного леса сохраняются открытые разнотравные степные участки. В (SA), начиная с 1464 кал. л.н. доминирующее положение в составе древесной растительности вновь приходится на *Pinus sylvestris*, отмечается снижение участия *Abies sibirica*, что вместе с возобновлением процесса торфонакопления может свидетельствовать о снижении увлажнения территории. Вновь среди трав доминируют представители сем. Сурепеае. Появление пыльцы Brassicaceae, Urticaceae может свидетельствовать о начале заселения данной территории человеком. Растительность территории в данный временной период соответствует современной растительности зоны лесостепи. В составе болотных палеофитоценозов преобладают топяные сообщества с осоками, пушицей, зелеными и сфагновыми мхами. Древесный ярус отсутствует. Вторая половина (SA), начиная с 630 кал. л. н. характеризуется увеличением доли хвойных до 90 %, преобладает *Pinus sylvestris*. Лиственные породы представлены *Betula pubescens* L. В составе фитоценозов появились виды менее требовательные к водно-минеральному питанию (отмечена пыльца сем. Ericaceae, споры и макроостатки *Sphagnum*), накопился слой торфа мощностью 50 см, состоящий из осоково-сфагнового, гипнового и сфагнового переходных видов торфа, болото «Пинчинское» перешло на мезотрофную стадию развития. СПС палинозоны ПИН 7 свидетельствует о распространении обширных участков хвойного леса с небольшой примесью лиственных пород. Столь высокое содержание пыльцы хвойных пород не свойственно для рецентных спектров лесостепной зоны, но учитывая большую вероятность заноса пыльцы с территории пограничнорасположенной подтаежной зоны и видовой состав пыльцы трав, с большой вероятностью можно говорить о значительной схожести субрецентного спектра палинозоны ПИН 7 с рецентным спектром лесостепи.

Благодарности. Исследование выполнено при поддержке Красноярского краевого фонда науки в рамках участия в мероприятии/прохождении стажировки «Семнадцатая международная научно-практическая конференция «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии».

ЛИТЕРАТУРА

- Гренадерова А. В.** Динамика болот Красноярской и Минусинской лесостепей.: дисс. ... канд. геогр. наук. – Барнаул, 2005. – 22 с.
- Пермяков А. И.** Особенности формирования спорово-пыльцевых спектров современных континентальных осадочных отложений (на примере бассейна р. Енисей) // Четвертичная геология и геоморфология Западно-Сибирской низменности: труды ИГиГ. – Новосибирск: Изд-во ИГиГ СО АН СССР, 1964. – Вып. 25. – С. 82–91.
- Платонов Г. М.** Болота лесостепи средней Сибири. – М.: Наука, 1964. – 115 с.
- Родионова А. Б., Гренадерова А. В.** Изучение макрофоссилий в торфе с целью реконструкции палеоэкологических условий голоцена Канской лесостепи (Приенисейская Сибирь) // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата, 2016. – Т. 7, № 1(13). – С. 108–115.
- Тюренов С. Н.** Торфяные месторождения. Изд. 3-е. – М.: Недра, 1976. – 464 с.
- Фирсов Л. В., Волкова В. С., Левина Т. П., Николаева И. В., Орлова Л. А., Панычев В. А., Волков И. А.** Стратиграфия, геохронология и стандартная спорово-пыльцевая диаграмма голоценового торфяника болото Гладкое в Новосибирске (Правые Чемы) // Проблемы стратиграфии и палеогеографии плейстоцена Сибири. К XI Конгрессу INQUA в СССР. – М.: Изд-во Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1982. – Вып. 521. – С. 92–97.
- Ямских А. Ф.** Осадконакопление и террасообразование в речных долинах Южной Сибири. – Красноярск: КГПИ, 1993. – С. 117–128.
- Moore P. D., Webb J. A., Collinson M. E.** Pollen analysis. – Oxford: Blackwell scientific publication, 1991. – 216 p.

УДК 502/902+903.5+904

Сравнительный анализ фитолитного, спорово-пыльцевого и педоантропологического методов (по материалам археологических памятников второй пол. I тыс. н.э. в Московской области)

The comparative characteristics phytolith, pollen and charcoal methods (by materials archaeological sites in the middle river Oka I millennium AD)

Семеняк Н. С.¹, Гольева А. А.¹, Сыроватко А. С.², Трошина А. А.²

Semenyak N. S.¹, Golyeva A. A.¹, Syrovatko A. S.², Troshina A. A.²

¹ *Институт географии РАН, Москва, Россия. E-mail: semenyak@igras.ru, golyevaaa@yandex.ru*

² *Коломенский археологический центр, г. Коломна, Россия. E-mail: arxeolog-net@rambler.ru, alla-troshina89@rambler.ru*

¹ *Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

² *«Kolomna Archaeological Center», Kolomna, Russia*

Реферат. В статье представлена сравнительная характеристика трех палеоэкологических методов – фитолитного, палинологического и определения породы дерева по углям. Археологические комплексы расположены с Московской области в среднем течении р. Оки. Время их существования – вторая половина I тыс. н.э. Благодаря комплексному исследованию была создана реконструкция окружающей среды древнего населения изучаемой территории.

Summary. The article presents the comparative characteristics of three paleoecological methods – phytolith, pollen and charcoal analysis. Archaeological sites are in the middle river Oka, the age is I millennium AD. The ancient landscapes in the Middle Oka were reconstructed by investigated data.

Введение

Каждый палеоэкологический анализ демонстрирует независимые данные в рамках своих возможностей. Проведение комплексного подхода интересно тем, что результаты разных методов не всегда могут совпадать. То есть использование сравнительного анализа позволяет получить более обширную информацию. Это дает возможность уточнять и анализировать происходящие изменения, связанные с взаимодействием человека и природы, а также корректировать уже имеющиеся реконструкции. Исследования показывают, что комплексный подход позволяет получать более достоверную и детальную картину взаимоотношений человека и природы (Golyeva, Andric, 2014; Rull et al., 2015; Solis-Castillo et al., 2015; Schumacher et al., 2016; Шутелева и др., 2017; Piqué et al., 2018; Fermé et al., 2018; Novák et al., 2018 и другие).

Материалы и методы

Изучаемые археологические памятники располагаются в Ступинском и Коломенском районах Московской области в среднем течении Оки и относятся к эпохе Великого переселения народов и раннему Средневековью (V–XII вв.). На некоторых из них присутствуют более ранние культурные напластования раннего железного века (конца I тыс. до н.э. – начала I тыс. н.э.). В состав исследуемых археологических комплексов входят поселения и могильники. Могильники представлены погребениями с кремациями (Потемкина и др., 2013; Сыроватко, 2014).

На памятниках определялась порода древесины из культурного слоя, погребенной почвы, погребений. Разрезы, где отбирались пробы на фитолитный и палинологический анализы находились на разных топографических позициях; они отражали разные стадии истории развития ландшафтов (Тро-

шина, 2015; Семеняк и др., 2016). Палинологический метод позволяет говорить о составе произрастающей древесной растительности в регионе, однако исследование почв и культурного слоя данным методом осложнено влиянием локальной растительности ближайшей округи. Фитолитный анализ в большей степени говорит о локальных травянистых растениях, но формы, характеризующие хвойные породы, хорошо идентифицируются данным методом. Определение пород по углям характеризует древесину, используемую в хозяйственных и ритуальных нуждах, не обязательно произрастающую непосредственно вокруг памятника.

Результаты и обсуждение

Результаты сравнительного анализа представлены в таблице. В работе (Семеняк и др., 2016) возникло противоречие между палинологическим и фитолитным анализами. Устойчивая встречаемость фитолитов хвойных растений при почти полном отсутствии их пыльцы в палинологических спектрах. Этот вопрос решил метод определения породы дерева по углям. Встречаемость фрагментов углей хвойных пород достаточно высока. Они были зафиксированы в культурном слое, погребениях. Скорее всего, хвойные деревья были в «ограниченной доступности», их распространение шло дальше от берега, но население, которое проживало на этой территории, использовали их, даже будучи не так близко, как другие породы. Тем самым можно сделать корректировку на увеличение доли хвойных пород в реконструкции исследуемого региона. Фитолитный анализ проясняет ситуацию с травянистыми растениями, но не идентифицирует формы, относящиеся к древесным. Поэтому сравнительная оценка с методом определения древесины показывает недостающий древесный компонент окружающей среды человека.

По данным палинологии преобладающей породой в составе леса является липа и дуб с примесью орешника и березы (Трошина, 2011; 2015). При интерпретации спорово-пыльцевых спектров необходимо учитывать показатели сохранности пыльцевых зерен в сухих песчаных почвах, а также особенности продуцирования пыльцы различными растениями. Пыльца сосны (*Pinus*) имеет выдающиеся показатели не только по продуцированию пыльцевых зерен и дальности разноса воздушным путем за пределы ареала (Каревская, 1999), но и по сохранности в почве из-за высокого содержания спорополнения в оболочке. Считается, что наряду с сосной, пыльцевые зерна липы (*Tilia*) и орешника (*Corylus*) также более устойчивы к разложению (Navinga, 1963). Пыльца дуба из-за тонкой оболочки зерна более склонна к коррозии, особенно в сухих почвенных условиях (там же). То есть значительное количество пыльцы сосны в спорово-пыльцевом спектре не всегда означает её доминирование в древостое (Каревская, 1999). В то же время доля пыльцы липы в дубово-липовом лесу может составлять всего 12 %, а дуба в разреженном дубняке – 7–9 % (там же). Из-за низких показателей сохранности пыльца дуба может вовсе выпадать из спорово-пыльцевых спектров.

Анализ определения породы по углям позволяет уточнить данные, полученные методом спорово-пыльцевого анализа. Так, наличие большого количества остатков древесины дуба подтверждает присутствие этой породы в древостое, хотя в спорово-пыльцевых спектрах его пыльца практически отсутствует. Этот результат имеет важное методическое значение, демонстрируя почти полное выпадение из спектров песчаных почв пыльцы дуба, а также клёна. Присутствие древесных остатков хвойных пород указывает на произрастание в исследуемом регионе этих деревьев, пыльца которых слабо представлена на спорово-пыльцевых диаграммах. В то же время, данные спорово-пыльцевого анализа болот и торфяников Центрального региона России (Ершова, Кренке, 2014; Новенко, 2016) свидетельствуют о значительной доле хвойных пород на водоразделах. А, например, пойменная растительность была в основном представлена широколиственными лесами (там же). Густота растительного покрова в пойме могла препятствовать заносу и осадению пыльцы сосны в пойме, формируя, таким образом, спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием пыльцы липы и незначительным участием пыльцы хвойных пород.

Спорово-пыльцевой анализ слоя могильника Соколова Пустынь (X–XI вв.) продемонстрировал значительное участие пыльцы сосны (до 40 %), орешника и березы. Доля пыльцы широколиственных пород оказалась значительно ниже, чем в Щурово (до 12 %).

В погребенной под славянским курганом почве могильника Кременье отмечены спорово-пыльцевые спектры с преобладанием травянистой растительности. Среди древесных пород отсутствует вы-

Таблица

Сравнительный анализ палинологического, фитолитного методов и анализ определения пород по углям на исследуемых памятниках

Метод	Место отбора	Археологический памятник	Время функционирования				
			IV–X вв.	V–VII вв.	VI–VII вв.	VIII–X вв.	XI–XII вв.
Дерево	Культурный слой	Щурово	Дуб (42 %) > Хвой (28 %)				
		Соколова пустынь		хвой > листв			
	Погребенная почва					хвой > листв	
	Погребения	Щурово				Дуб (68 %) > хвой (15 %) > листв	
		Кременье					Дуб (66 %) > хвой (34 %)
		Соколова Пустынь				хвой > листв	
	Яма 18	Щурово		дуб (53 %) > хвой (15 %)			
Фито-литы		Щурово			Лесн (11–14 %) > хвой (5–8 %)	Лесн (25 %) > хвой (8 %)	
Пыль-ца		Щурово		Липа (30–40 %), орешником (20–30 %), береза (10–20 %) > дуб (1 %), сосна (1 %)	липа(40–50 %), береза (20–30 %) > дуб (1 %), сосна (1 %)	Липа (50–60 %), береза (20–30 %) > хвой и дуб (единично)	
		Соколова Пустынь				Сосна (до 40 %), орешник, береза, широколиственные породы (до 12 %)	
		Кременье					Сосна (20–30 %), береза (20–30 %), липа (20–30 %) > дуб (единично)

Сокращения: хвой – хвойные породы, лесн – лесные формы, листв – лиственные породы деревьев.

раженная доминанта, пыльца сосны, березы, липы составляет по 20–30 % от суммы древесных пород, пыльца дуба встречена единично. Учитывая особенности пыления и распространения пыльцы данных пород, можно сделать вывод о преобладании участков широколиственного леса на данной территории в I тыс. н.э., доля сосны в древостое не была значительной. Поскольку древесина дуба преобладает в определениях угля на этом памятнике, реконструкцию растительного покрова по данным спорово-пыльцевого анализа можно скорректировать в сторону увеличения участия дуба в составе леса.

Выводы

Впервые был проведен сравнительный анализ трех палеоэкологических методов – фитолитный, палинологический и определения породы дерева по углям на памятниках Среднего Поочья в период второй половины I тыс. н.э.

Получена детальная картина окружающей среды на изучаемой территории в раннем средневековье. Людей окружали смешанные леса. В составе древостоя были широколиственные породы: дуб, липа, клен, вяз, ясень, орешник, береза, а также хвойные. Однако локальные ландшафты вокруг конкретных археологических памятников могли кардинально различаться, не смотря на сходство почв (пески) и географическую близость. Такие результаты возможно получить лишь при комплексном подходе в отношении объектов исследования.

Благодарности

Полевые и лабораторные работы выполнены при финансовой поддержке РФФИ, проект №17-06-00326 «Заселение левобережья Оки в «Темные века» (VIII–X вв.) в контексте динамики ландшафтов речной долины в позднем голоцене». Теоретические основы разработаны в рамках программы ГЗ: ПП 14 0148-2016-0003.

ЛИТЕРАТУРА

- Ершова Е. Г., Кренке Н. А.** Изучение природных и культурных ландшафтов железного века в долине Москвы-реки методами палинологии и археологии // Вестник археологии, антропологии и этнографии, 2014. – №3 (26). – С. 159–172.
- Каревская И. А.** Спорово-пыльцевой анализ при палеогеографических и геоморфологических исследованиях. М.: ИГиРГИ, 1999. – С. 144.
- Новенко Е. Ю.** Изменения растительности и климата Центральной и Восточной Европы в позднем плейстоцене и голоцене в межледниковые и переходные этапы климатических макроциклов. – М.: ГЕОС, 2016. – С. 227.
- Потемкина О. Ю., Сыроватко А. С., Клещенко Е. А.** Соколова Пустынь – новый погребальный памятник позднедьяковского времени // Краткие сообщения Института археологии, 2013. – №. 230. – С. 260–266.
- Семеняк Н. С., Трошина А. А., Сыроватко А. С.** Опыт применения микробиоморфного анализа слоя Щуровского могильника и селищ (Московская область, I тысячелетие н. э.) // Динамика окружающей среды и глобальных изменений. / Отв. ред. М. В. Глаголев. – Ханты-Мансийск, 2016. – Т7., № 1 (13). – С. 132–139.
- Сыроватко А. С.** Могильники с кремациями на Средней Оке второй половины I тыс. н. э // Российская археология, 2014. – №. 4. – С. 48–61.
- Трошина А. А.** Изучение динамики природной среды в Юго-Восточном Подмосковье в Эпоху Тёмных веков по данным палинологического изучения Щуровского могильника // Новые исследования по археологии стран СНГ и Балтии. Материалы Школы молодых археологов. – М.: ИА РАН, 2011. – С. 3–12.
- Трошина А. А.** Эволюция ландшафтов в округе Щуровского могильника в I тыс. н. э // Новые материалы и методы археологического исследования: Материалы III Междунар. конф. молодых ученых. – М.: ИА РАН, 2015. – С. 200–202.
- Шутелева И. А., Щербakov Н. Б., Гольева А. А., Луньков В. Ю., Лунькова Ю. В., Леонова Т. А., Орловская Л. Б., Радивоевич М.** Результаты междисциплинарных исследований памятников срубно-алакульского типа башкирского Приуралья (на примере Казбуруновского археологического микрорайона) // Краткие сообщения Института археологии. – М.: ИА РАН, 2017. – С. 261–279.
- Fermé, L. C., Velázquez, N. J., Tosto, A. C. M., Yagueddú, C., Burry, L. S., Civalero, M.** Multiproxy study of plant remains from Cerro Casa de Piedra 7 (Patagonia, Argentina) // Quaternary International, 2018. – V. 463. – P. 327–336.
- Havinga A. J.** A palynological investigation of soil profiles developed in cover sand. – H. Veenman, 1963. – P. 93.
- Golyeva A., Andrič M.** Palaeoecological reconstruction of wetlands and eneolithic land use in Ljubljansko Barje (Slovenia) based on biomorphic and pollen analysis // Catena. – 2014. – V. 112. – P. 38–47.
- Novák, J., Abraham, V., Houfková, P., Kočár, P., Vaněček, Z., & Peška, J.** History of the Litovelské Pomoraví woodland (NE Czech Republic): A comparison of archaeo-anthropological, pedoanthracological, and pollen data // Quaternary International, 2018. – V. 463. – P. 352–362.
- Piqué, R., Revelles, J., Burjachs, F., Fermé, L. C., & Pérez-Obiol, R.** Interdisciplinary approach to the landscape and firewood exploitation during the Holocene at La Garrotxa (Girona, NE Iberia) // Quaternary International, 2018. – V. 463. – P. 401–413.

Rull, V., Canellas-Bolta, N., Margalef, O., Sáez, A., Pla-Rabes, S., & Giral, S. Late Holocene vegetation dynamics and deforestation in Rano Aroi: implications for Easter Island's ecological and cultural history // *Quaternary Science Reviews*, 2015. – V. 126. – P. 219–226.

Schumacher M., Schier W., Schütt B. Mid-Holocene vegetation development and herding-related interferences in the Carpathian region // *Quaternary International*, 2016. – V. 415. – P. 253–267.

Solis-Castillo B., López-Rivera S., Golyeva A., Sedov S., Solleiro-Rebolledo E. Phytoliths, stable carbon isotopes and micromorphology of a buried alluvial soil in Southern Mexico: a polychromous record of environmental change during middle Holocene // *Quaternary International*, 2018. – V. 365. – P. 150–158.

УДК 581.6(571.15)

Фитолиты лесов Северного Алтая

Phytoliths of North Altay forests

Соломонова М. Ю., Сперанская Н. Ю., Силантьева М. М., Елесова Н. В.

Solomonova M. Yu., Speranskaya N. Yu., Silantyeva M. M., Elesova N. V.

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: solomonova@edu.asu.ru

Altai State University, Barnaul, Russia

Реферат. В статье представлен анализ фитолитных спектров лесных растительных сообществ Северного Алтая. Было изучено 9 фитоценозов, для каждого из которых было получено по 3 фитолитных спектра. На основе этих данных было сделано заключение об особенностях фитолитного комплекса лесов района исследования.

Summary. Analysis of phytoliths spectra of forest plant communities in the North Altai is described in the article. We investigated 9 phytocenoses and received 3 phytoliths spectra for each phytocenosis. As a result, we made a conclusion about the features of the phytolithic complex of forests in the study area.

Введение

Диагностическая значимость фитолитных спектров лесных фитоценозов является одним из слабоизученных вопросов в фитолитных исследованиях. К типичным фитолитам тропических лесов относят сферические морфотипы с различной орнаментацией, относящиеся к *Chrysobalanaceae* и другим древесным семействам (Stromberg, 2004). Также у многих тропических древесных растений формируются окремнения в склеренхимных клетках (например, *Annonaceae*, *Flacourtiaceae* и *Chrysobalanaceae*) (Stromberg, 2004).

Для умеренных широт не существует единых подходов к значимости фитолитных спектров лесных фитоценозов. Наиболее важными для диагностики лесных фитоценозов являются следующие морфотипы: окремнения мезофилла, различные виды пластин, блочные многогранники и другие морфотипы, производимые хвойными (Blinnikov et al., 2001; Stromberg, 2004).

А. А. Гольева (2001) для влажных хвойных лесов европейской территории России в составе фитолитных спектров выделяет блочные структуры с порами, крупные трихомы, округлые овальные формы, также могут присутствовать палочки. Для лиственного леса характерны фитолитные спектры с большим количеством трихом, палочек, шаров, полуovalов, конусов, пластинок. Основное отличие фитолитных спектров сухих лесов – появление единичных палочек с сильнозубчатыми краями.

Для северо-западного тихоокеанского побережья Северной Америки на основе фитолитных спектров возможно различить 8 основных типов растительности. Фитолитные спектры сосновых лесов отличаются от спектров открытых травяных экосистем наличием особенных морфотипов хвойных – многоугольных ребристых блочных частиц, в которых могут присутствовать поры (Blinnikov et al, 2001).

Материалы и методы

Для выявления особенностей состава фитолитных комплексов лесных сообществ Северного Алтая было изучено 9 фитоценозов. На 9-ти пробных площадках 20 × 20 м были выполнены геоботанические описания и отобраны пробы почвенного грунта в трехкратной повторности. В ходе лабораторной обработки проб (методика по А. А. Гольевой (2001)) было получено 27 фитолитных спектров. Выборка фитолитов при подсчете составила 500 частиц для каждой пробы. При анализе использовались усредненные фитолитные спектры для каждого фитоценоза.

Фитолитные спектры были изучены для лиственных, сосновых, кедровых и еловых лесов Северного Алтая с территории хребтов Иолго, Чергинский, Семинский, Башцелакский и Ануйский.

Результаты и их обсуждение

В ходе анализа фитолитных спектров нами были выявлены морфотипы фитолитов наиболее типичные для лесов Северного Алтая (Табл. 1). Для более детального анализа нами были выбраны морфотипы, доля которых в спектрах превышала 1% и морфотипы, в которых были отмечены различия между фитолитными спектрами. Наиболее представлены в спектрах фитолиты злаков.

Таблица 1

Представленность основных морфотипов фитолитов в спектрах лесных фитоценозов

Морфотипы	Количество (%)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
В.пл.	5,58	2,62	2,06	2,59	2,71	2,73	5,23	2,76	2,15
П.тр.ч.	13,78	18,53	14,15	15,04	21,28	18,56	9,14	11,77	15,53
Н.дв.ч.	0,41	0,71	1,71	1,71	0	0,18	0,10	3,18	2,89
Дв.ч.S.	1,74	0,77	2,30	1,77	0,93	0,77	0,77	2,45	2,71
Дв.тр. и рд.	1,28	2,52	4,21	3,64	1,65	1,99	0,39	6,09	2,76
Кр.ч.	0,08	0,06	0,11	0,19	0	0	0,01	0,37	2,04
Тр.рд.н.	2,96	2,53	2,95	3,47	3	4,53	4,05	2,41	2,90
Кон.рд.н.	4,37	6,86	7,82	9,85	6,11	16,00	5,83	9,76	11
Лн.ч.о.	1,40	2,46	3,46	3,14	1,37	1,21	1,68	2,81	2,34
Лн.у.ш.	5,16	3,99	5,07	5,55	2,34	0,82	1,55	7,78	7,68
Дл.о.р.	10,11	4,90	5,42	6,96	12,92	8,68	11,57	2,55	4,05
Дл.о.а.	3,08	1,47	3,49	2,98	3,14	2,88	2,52	1,62	2,39
Дл.р.р.	6,77	17,21	9,18	8,49	14,65	10,84	4,76	6,18	8,50
Дл.р.а.	2,47	7,03	5,61	5,93	4,15	3,57	1,00	6,75	5,56
Дл.мз.р.	1,72	2,53	0,47	0,54	1,30	1,34	1,35	0,55	1,25
Дл.вл.р.	1,72	0,64	0,59	0,30	1,68	0,82	2,02	0,63	0,38
Пл.пр.	3,90	1,50	3,65	4,24	1,87	2,55	2,53	2,50	1,5
Пл. нп.	10,68	5,06	4,52	3,06	5,05	4,47	21,31	4,75	3,41
Ребр. мн.	1,21	1,81	1,36	0,49	1,88	0,57	2,19	1	1,26

Условные обозначения. *Морфотипы*: в.пл. – волнистые пластинки; п.тр.ч. – полилопастные трапециевидные частицы; н.дв.ч. – настоящие двулопастные частицы; дв.ч.S. – двулопастные частицы *Stipa*-типа; дв.тр. и рд. – двулопастные трапеции и рондели; кр.ч. – крестовидные частицы; тр.рд.н. – трапециевидный рондель низкий; кон.рд.н. – конический рондель низкий; кон.рд.в. – конический рондель высокий; лн.ч.о. – ланцетные частицы с массивным основанием; лн.у.ш. – ланцетные частицы с удлинённым шипом; лн.тр. – ланцетные частицы треугольной формы; дл.о.р. – длинные округлые ровные; дл.о.а. – длинные округлые ассиметричные; дл.р.р. – длинные ребристые ровные; дл.р.а. – длинные ребристые ассиметричные; дл.мз.р. – длинные мелкозубчатые ровные частицы, дл.вл.р. – длинные волнистые частицы ровные; Пл.пр. – пластинки прямоугольной формы; пл. нп. – пластинки неправильной формы; ребр. мн. – ребристые многоугольники различной формы. *Фитоценозы*: 1 – лиственничник пионово-гераниево-коротконожковый; 2 – лиственничник манжетково-гераниево-щучковый; 3 – лиственничник борово-гераниево-лабазниковый; 4 – березово-лиственничный лес с разнотравно-борово-незабудковым травяным покровом; 5 – кедрач манжетково-щучково-гераниевый; 6 – кедрач разнотравно-мятликосый; 7 – ельник заболоченный грушанково-осоково-хвощевый; 8 – сосняк кислично-снытево-страусниковый; 9 – сосняк подлесниково-осоково-орляковый.

Волнистые пластинки встречаются во всех лесных фитолитных спектрах Северного Алтая в небольшом количестве. Фитолиты этой формы продуцируются злаками (Сперанская и др., 2016), как ксерофитами, так и мезофитами.

Полилопастные трапециевидные частицы доминируют во всех лесных фитолитных спектрах за исключением заболоченного ельника. Эти данные соотносятся с материалами фитолитных исследований с равнинных территорий юга Западной Сибири (Сперанская и др., 2013; Silantyeva et al., 2018) и

указывают на важную роль полилопастных трапеций для индикации лесных фитоценозов. Кроме того, эти частицы доминируют в фитолитных спектрах лесов с отсутствием злаков в числе доминантов травяного покрова. Это указывает на низкую продуктивность разнотравья в производстве фитолитов по сравнению со злаками.

Настоящие двулопастные частицы и крестовидные частицы в спектрах лесов Северного Алтая встречаются в малом количестве. Это связано с тем, что морфотипы этой формы формируются у злаков естественной флоры редко (Сперанская и др., 2013). Находки этого морфотипа фитолитов в спектрах юга Западной Сибири могут указывать на наличие в сообществе рудеральных видов подсемейства *Panicoidae*. Этим фактором объясняется значительная доля двулопастных и крестовидных частиц в спектрах сосновых лесов, которые были описаны на территориях близких к сельским поселениям. В наиболее удаленных от поселений кедровых лесах количество частиц этих морфотипов минимально.

Двулопастные трапеции и рондели, а также трапециевидные рондели встречаются во всех лесных фитолитных спектрах. Наиболее характерны двулопастные формы для спектров фитоценозов со значительным участием злаков в травяном покрове.

Конусовидные рондели низкие являются наиболее распространенным морфотипом злаков юга Западной Сибири и доминируют во многих фитолитных спектрах равнин умеренных широт (Сперанская и др., 2013; Гейнрих и др., 2017; Silantyeva et al., 2018). По сравнению с опубликованными степными фитолитными спектрами равнинных территорий Алтайского края в спектрах лесов Северного Алтая, этот морфотип представлен в малом числе. В наибольшем количестве этот морфотип встречается в спектре кедрового разнотравно-мятликового леса. Это соответствует доминированию этого морфотипа у видов *Poa* L. (Сперанская и др., 2016).

Ланцетные частицы с массивным основанием для европейской территории России отмечены А. А. Гольевой (2001), как «лесные» трихомы. Этот морфотип представлен во всех лесных фитолитных спектрах исследованных лесов Северного Алтая, но в небольшом количестве. Ланцетные частицы с удлиненным шипом для европейской территории России отмечены А. А. Гольевой (2001), как «луговые» трихомы. Но в спектрах лесов Северного Алтая эти формы представлены в большем количестве, чем предыдущей морфотип за исключением кедровых лесов и ельника. Таким образом, этот морфотип характерен для лесов с умеренным увлажнением.

Среди длинных частиц в лесных фитоценозах преобладают длинные округлые и ребристые частицы ровные. Встречаются также мелкозубчатые и волнистые частицы.

Среди пластинок преобладают морфотипы неправильной формы. Это наиболее подверженные деформации и растворению частицы по сравнению с описанными ранее. Фитолиты этой формы доминируют в спектре заболоченного ельника, что соответствует значению этого морфотипа в спектрах болотных фитоценозов европейской территории России (Гольева, 2001).

Стоит отдельно отметить наличие небольшого количества ребристых многоугольников в спектрах исследованных фитоценозов. Наиболее часто этот морфотип представлен у *Pinaceae* (An, 2016). Но, продуцирование хвойными фитолитов значительно ниже, чем у злаков (Hodson et al., 2005), что объясняет низкое содержание частиц этой формы и почти полное отсутствие другого морфотипа хвойных – ребристых многоугольников с порами.

Заключение

В ходе проведенного анализа был описан комплекс фитолитов лесов Северного Алтая. Фитолитные спектры хвойных лесов этой территории обладают количественно-специфичным набором фитолитов. Важными признаками лесных фитолитных спектров Северного Алтая является доминирование полилопастных трапеций и значимое количество трихом и длинных частиц. Исключением являются заболоченные леса, для которых характерно доминирование пластинок и относительно низкое содержание в спектрах фитолитов злаков.

Благодарности. Исследования выполнены при поддержке проекта РФФИ 17-04-00437 «Влияние эколого-ценотических и климатических факторов на формирование фитолитных спектров основных фитоценозов Северного Алтая».

ЛИТЕРАТУРА

- Гейрих Ю. В., Соломонова М. Ю., Гребенникова А. Ю.** Фитолитные спектры степных фитоценозов Северной Кулунды // Сборник науч. ст. междунар. конф. «Ломоносовские чтения на Алтае: фундаментальные проблемы науки и образования». – Барнаул, 2017. – С. 1372–1376.
- Гольева А. А.** Фитолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. – Москва; Сыктывкар; Элиста: Полтекс, 2001. – 140 с.
- Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Силантьева М. М.** Трихомы и лопастные фитолиты растений как возможные индикаторы мезофильных сообществ при реконструкции растительности // Приволжский научный вестник, 2013. – № 11 (27). – С. 40–46.
- Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Харитонова Е. Ю.** Фитолиты некоторых видов злаков Алтайского края разных экологических групп и жизненных форм // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата, 2016. – Т. 7. № 1 (13). – С. 155–162.
- An X. H.** Morphological characteristics of phytoliths from representative conifers in China // Palaeoworld, 2016. – № 25. – P. 116–127.
- Blinnikov M., Busacca A., Whitlock C.** A new 100,000-year phytolith record from the Columbia Basin, Washington, USA // Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History / Meunier J. D., Colin F. (Eds.) – Lisse: Balkema Publishers, 2001. – P. 27–55.
- Hodson M. J., White P. J., Mead A., Broadley M. R.** Phylogenetic Variation in the Silicon Composition of Plants // Annals of Botany, 2005. – № 96. – P. 1027–1046.
- Silantyeva M., Solomonova M., Speranskaja N., Blinnikov M.S.** Phytoliths of temperate forest-steppe: A case study from the Altay, Russia // Review of Palaeobotany and Palynology, 2018. – № 250. – P. 1–15.
- Stromberg C. A. E.** Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the Great Plains of North America during the late Eocene to early Miocene // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2004. – № 207. – P. 239–275.

УДК 581.8(571.150)

Фитолиты высших растений юга Западной Сибири

Higher plant's phytoliths on south of Western Siberia

Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Гейнрих Ю. В., Силантьева М. М.

Speranskaya N. Yu., Solomonova M. Yu., Geynrikh Yu. V., Silanteva M. M.

Алтайский государственный университет, г. Барнаул E-mail: speranskaj@mail.ru, heinrichyuli@mail.ru

Altai state university, Barnaul, Russia

Реферат. В статье представлены данные о фитолитном составе высших растений юга Западной Сибири. Исследованы представители следующих таксонов: Briopsida, Polypodiopsida, Pinopsida, Magnoliopsida и Liliopsida. Были выявлены специфические морфотипы фитолитов для различных групп растений.

Summary. The article describe data about higher plant's phytoliths composition on south of Western Siberia (North Altai Mountains). We studied representatives of the following taxons: Briopsida, Polypodiopsida, Pinopsida, Magnoliopsida and Liliopsida. Specific morphotypes of phytoliths were identified for different groups of plants.

Введение

В настоящее время фитолитный анализ – один из приоритетных методов в изучении и реконструкции фитоценозов. Определение фитолитного состава отдельных видов растений и выделение специфичных морфотипов, необходимо для расшифровки почвенных фитолитных спектров. Накопление фитолитов в растениях значительно различается в разных таксономических группах (Hodson et al., 2005; Katz, 2014). В настоящее время в мире неизвестно о продуцировании фитолитов примерно у 16 порядков и 220–230 семейств цветковых растений (Katz, 2015).

В настоящее время на территории юга Западной Сибири ведутся исследования по изучению фитолитного состава растений различных семейств. Данная работа посвящена описанию диагностических форм фитолитов высших растений.

Материалы и методы

Исследуемые растения были собраны с 5 хребтов Северного Алтая: Башчелакского, Семинского, Чергинского, Ануйского и Иолго в ходе экспедиционных работ летом 2017 г. Фитолиты были получены методом сухого озоления 55 видов высших растений. Среди растений было изучено 7 видов мхов из 6-ти семейств (Aulacomniaceae, Grimmiaceae, Hylocomiaceae, Mniaceae, Rhytidiaceae и Thuidiaceae), 3 вида папоротников из 2-х семейств (Dennstaedtiaceae, Woodsiaceae), 5 видов голосеменных растений из 2-х семейств (Cupressaceae, Pinaceae), 40 видов цветковых растений из 7-ми семейств двудольных (Ariaceae, Asteraceae, Fabaceae, Malvaceae, Caprifoliaceae, Paeoniaceae, Rosaceae) и из 3-х семейств однодольных (Cyperaceae, Poaceae, Juncaceae). Микроскопирование образцов было произведено с помощью микроскопа Olympus BX-51.

Результаты

Мхи (Briopsida). Фитолиты мхов изучены крайне слабо, однако могут выступать в качестве индикаторов лесных сообществ. Для *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. (сем. Aulacomniaceae) (рис. 1А) характерно наличие одного выраженного морфотипа фитолитов – пластинок неправильной формы. Присутствуют слепки из крупных волнистых ячеек прямоугольной формы, в которых встречаются мелкие воронковидные частицы с волнистым основанием. У *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (сем. Hylocomiaceae) (рис. 1В) обнаружено два морфотипа фитолитов: пластинки неправильной формы и длинные

ребристые ассиметричные частицы. Окремнение, выраженное лишь в аморфных слепах неправильной формы, характерно для вида *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.J. Кор. (сем. Mniaceae).

Папоротники (Polypodiopsida). У всех трех видов изученных папоротников (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, сем. Dennstaedtiaceae, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. и *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.,

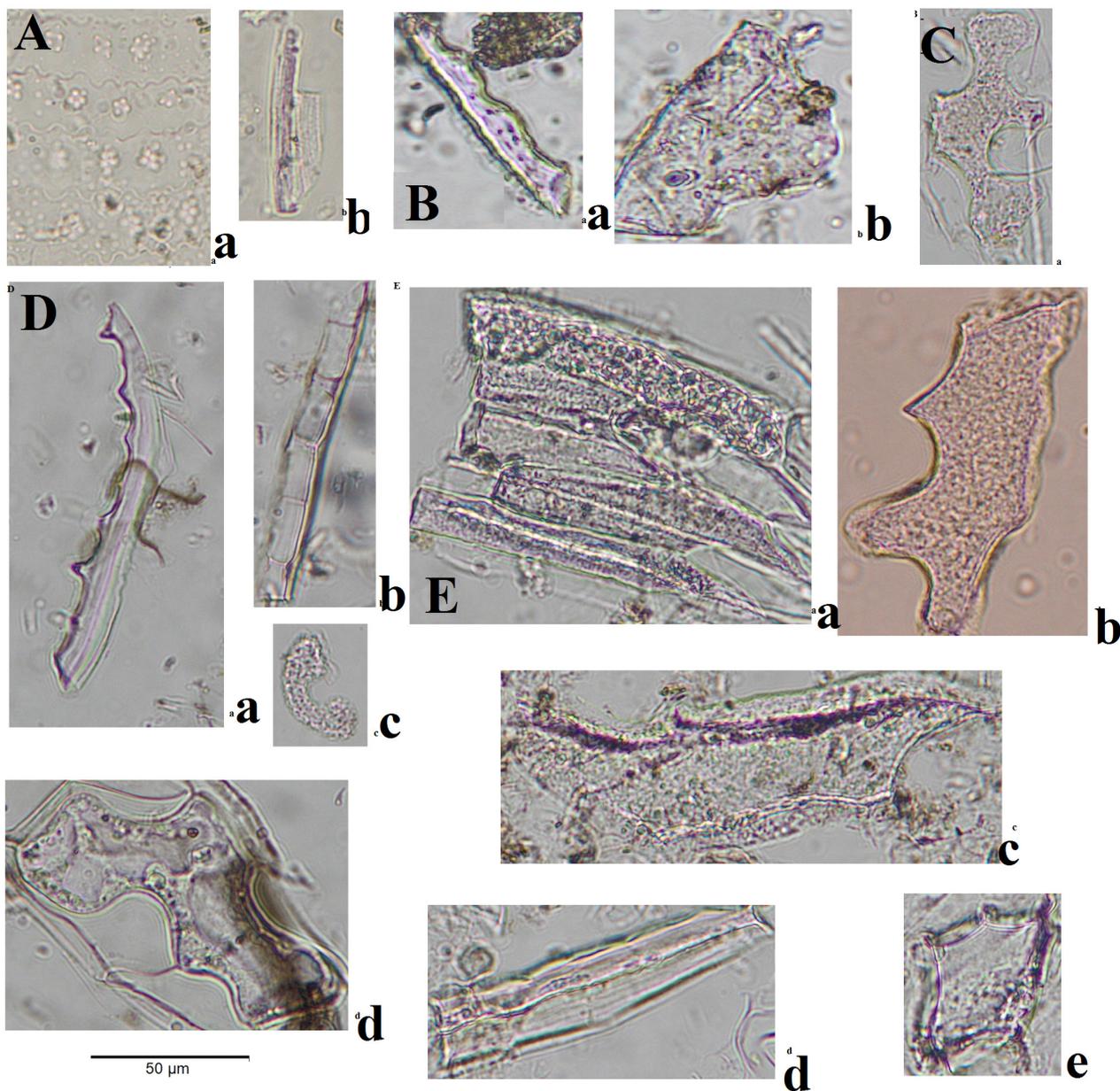


Рис. 1. Фитолиты и эпидермальные слепки высших споровых растений. А: *Aulacomnium palustre*: а – эпидермальный слепок и мелкие воронковидные частицы с волнистым основанием; б – длинные частицы; В: *Pleurozium schreberi*: а – длинная ребристая ассиметричная частица; б – пластинка неправильной формы; С: *Pteridium aquilinum* – зубчатая структура неправильной формы; D: *Athyrium filix-femina*: б – крупнозубчатые длинные частицы ассиметричные; с – С-образная пластинка, d – структура неправильной формы; E: *Matteuccia struthiopteris*: Vegetативный побег: а – слепок с длинными ребристыми частицами, ассиметричными, б - зубчатая структура неправильной формы; генеративный побег: с – пластинка неправильной формы, d – длинная ребристая частица ассиметричная, е – ребристая многоугольная структура.

сем. *Woodsiaceae*) хорошо выражены эпидермальные слепки, фитоциты встречаются редко. Исключением составляет вид *Athyrium filix-femina* (рис. 1D), из которого выделено наибольшее число форм фитоцитов и даже рассчитано их процентное содержание: трехгранные длинные частицы (29 %), С-образные пластинки (20 %), крупнозубчатые длинные частицы ассиметричные (11 %), пластинки неправильной формы (15 %), перфорированные длинные частицы ровные (10 %) и ассиметричные (1 %), длинные ребристые частицы ровные (4 %) и ассиметричные (3 %), длинные округлые ровные частицы (1 %), волнистые длинные частицы (4 %), пластинки с зубчатым краем (1 %) и крупные неправильные частицы лопастной формы (1 %). Также у этого вида хорошо выражены слепки из ячеек неправильной формы и окремнение проводящей системы. Для *Pteridium aquilinum* (рис. 1C) характерно окремнение проводящей системы и два морфотипа фитоцитов: пластинки неправильной формы и единичные крупные лопастные структуры неправильной формы. Последний морфотип можно соотнести с клетками эпидермальных тканей, так как слепки у этого вида состоят из лопастных ячеек неправильной формы и в редких случаях в них наблюдаются собственно фитоциты. Для *Matteuccia struthiopteris* (рис. 1E) были отдельно изучены фитоциты в вегетативных и генеративных побегах. В вегетативной части папоротника окремнение выражено более сильно. Кроме окремнения проводящей системы и большого числа эпидермальных слепков из ячеек неправильной формы, выделены следующие морфотипы фитоцитов: трехгранные длинные частицы, зубчатые структуры неправильной формы, аналогичные лопастным формам двух предыдущих видов, длинные ребристые частицы ассиметричные. Для генеративных побегов вида характерны пластинки неправильной формы и ребристые многоугольные структуры.

Голосеменные, хвойные (Pinopsida). Для представителей этого семейства характерны разнообразные блочные и ребристые морфотипы фитоцитов (An, 2016), а также слепки из прямоугольных ячеек или с неясной структурой. У вида *Juniperus sibirica* Burgsd (сем. *Cupressaceae*) отмечены лишь неструктурированные слепки. Для вида *Larix sibirica* Ledeb (сем. *Pinaceae*) отмечен один морфотип – длинные ребристые частицы ассиметричные. Наиболее выражено окремнение у видов *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. (сем. *Pinaceae*), для них подсчитано содержание отдельных морфотипов в процентах. Для вида *Picea obovata* характерны следующие морфотипы фитоцитов: ребристые многоугольные структуры (74 %), блочные структуры с порами (11 %), перфорированные длинные частицы ассиметричные (5 %); в единичном количестве встречаются: длинные округлые частицы ровные, длинные частицы перфорированные, мелкозубчатые длинные частицы ассиметричные, перфорированные длинные частицы ассиметричные, зубчатые структуры неправильной формы, пластинки прямоугольной формы. В иглах *Pinus sylvestris*, собранных в опад встречается следующий набор фитоцитов: ребристые многоугольные структуры (48 %), блочные структуры с порами (25 %), длинные ребристые частицы ассиметричные (19 %), длинные ребристые частицы ровные (2 %), длинные перфорированные частицы ассиметричные (2 %), перфорированные длинные частицы ассиметричные (4 %), в единичном количестве встречаются: волнистые длинные частицы, трехгранные длинные частицы. В иглах *Pinus sibirica* Du Tour (сем. *Pinaceae*), собранных в опад отмечено два морфотипа фитоцитов: пластинки неправильной формы и ребристые многоугольные структуры.

Покрытосеменные, двудольные (Magnoliopsida). Выявление специфических форм двудольных растений является важным для оценки участия разнотравья при фитоцитном анализе.

Для вегетативных органов вида *Aegopodium podagraria* L. (сем. *Ariaceae*) отмечены фитоциты в форме длинных округлых частиц ассиметричных и слепки из пластинок прямоугольной формы. В плодах окремнение отмечено лишь в фрагментах проводящей системы. Для вида *Artemisia commutata* Besser (сем. *Asteraceae*) окремнение выражено лишь в эпидермальных слепках из прямоугольных ячеек (в соцветиях) и из круглых ячеек (в вегетативной части). В вегетативной части также наблюдается окремнение элементов проводящей системы. Для вида *Artemisia laciniata* Willd (сем. *Asteraceae*) характерны только слепки из волнистых ячеек, иногда с ребристой поверхностью. Для вида *Artemisia vulgaris* L. (сем. *Asteraceae*) характерны фитоциты двух форм: пластинки неправильной формы и округлые длинные частицы ассиметричные (редко). У вида *Leucanthemum vulgare* Lam. (сем. *Asteraceae*) корзинки и стебли практически не окремневают. В листьях встречаются фитоциты в виде пластинок неправильной формы и слепки из лопастных ячеек. Плоды *Lathyrus gmelinii* Fritsch (сем. *Fabaceae*) не содержат форм

окремнения. Для листьев описаны фитоциты следующих форм: длинные волнистые частицы ровные, длинные ребристые частицы ровные, длинные округлые частицы ассиметричные, пластинки неправильной формы и, крайне редко – трихомы. В ветвях *Lonicera altaica* Pall. (сем. Caprifoliaceae) представлены фитоциты в виде пластинок неправильной формы. В листьях редко встречаются пластинки прямоугольной формы. У вида *Rubus idaeus* L. (сем. Rosaceae) в стеблях окремнение отсутствует. Для листьев характерны слепки из слабо дифференцированных структур. В листьях *Spiraea chamaedryfolia* L. (сем. Rosaceae) присутствуют фитоциты одной формы – длинные округлые частицы ассиметричные. Имеется окремнение в виде слепков из лопастных ячеек и окремнение элементов проводящей системы. В стебле имеются фитоциты в виде волнистых длинных частиц ассиметричных и ребристых длинных частиц ассиметричных и слепки из лопастных ячеек и прямоугольных ячеек с волнистым краем.

Покрытосеменные, однодольные (Liliopsida). У однодольных растений формируется наибольшее число специфических форм фитоцитов.

Для вида *Carex muricata* L. (сем. Cyperaceae) характерны фитоциты в виде воронковидных конических частиц (96 %) с, как правило, многоугольным основанием; длинные мелкозубчатые частицы ассиметричные (3 %) и длинные волнистые частицы ровные (1 %). Слепки у этого вида состоят из длинных волнистых ячеек. В стеблях *Luzula sibirica* V.I. Krecz. (сем. Juncaceae) окремнение отсутствует. В листьях имеются следующие формы фитоцитов: длинные ребристые частицы ровные и ассиметричные, пластинки неправильной формы. Также имеется окремнение элементов проводящей системы и слабоструктурированные слепки. В соцветии представлены фитоциты следующих форм: длинные ребристые частицы ассиметричные, крупнозубчатые длинные частицы ассиметричные, ребристые многоугольные структуры и фитоциты неправильной формы.

Для представителей сем. Poaceae отдельно изучалось формирование фитоцитов в листьях, стеблях и генеративных структурах видов. Всего было описано и изучено 26 видов: *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv., *Agrostis gigantea* Roth, *Alopecurus pratensis* L., *Anthoxanthum alpinum* Á. Löve & D. Löve, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Elymus dahuricus* ssp. *excelsus* (Turcz. ex Griseb.) Tzvelev, *Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvelev, *Elymus sibiricus* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca pratensis* Huds., *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Phleum pratense* L., *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Poa angustifolia* L. *Poa sibirica* Roshev., *Stipa capillata* L., *Trisetum altaicum* Roshev., *Trisetum sibiricum* Rupr.

Среди фитоцитов изученных злаков были выделены следующие морфотипы в листьях: веерообразные пузыревидные частицы, параллелипипедовидные пузыревидные частицы, волнистые пластинки, полилопастные трапециевидные частицы, двулопастные частицы *Stipa*-типа, трапециевидный рондель низкий, трапециевидный рондель высокий, конический рондель низкий, конический рондель высокий, килиевидный рондель с одним килем, килиевидный рондель с несколькими килиями, вытянутый рондель, седловидный рондель, ланцетные частицы с массивным основанием, ланцетные частицы с удлинённым шипом, ланцетные частицы треугольной формы. Среди длинных частиц часто встречаются: длинные округлые частицы ровные и ассиметричные, длинные ребристые частицы ровные, мелкозубчатые длинные частицы ровные и ассиметричные, крупнозубчатые длинные частицы. У некоторых видов в листьях присутствуют: длинные ребристые частицы ассиметричные, длинные перфорированные частицы, крупнозубчатые длинные частицы ассиметричные, волнистые длинные частицы ровные и ассиметричные. У *Agropyron pectinatum* отмечены дендритные длинные частицы ровные.

В стеблях злаков представлен тот же набор фитоцитов, что и в листьях, но с большим участием длинных частиц. В генеративных структурах набор фитоцитов также близок к таковому в листьях. Отмечено значительная доля зубчатых длинных частиц у большей части видов злаков.

Заключение

Анализ фитоцитного состава изученных видов подтвердил, что наиболее разнообразными формами характеризуются представители сем. Poaceae. Наименьшее разнообразие фитоцитов представле-

но у различных семейств двудольных. У представителей двух семейств Malvaceae и Раеoniaceae фитолиты не обнаружены. Однако, количественный учет производимых двудольными неспецифических форм (пластинки неправильной формы, округлые длинные частицы ассиметричные) позволяет оценить долю участия разнотравья в почвенных фитолитных спектрах. Наличие специфических морфотипов у отдельных групп высших растений (осоки, хвойные, мхи, папоротники) способствует идентификации этих групп в фитолитных спектрах.

ЛИТЕРАТУРА

An X. H. Morphological characteristics of phytoliths from representative conifers in China // *Palaeoworld*, 2016. – № 25. – P. 116–127.

Hodson M. J., White P. J., Mead A., Broadley M. R. Phylogenetic Variation in the Silicon Composition of Plants // *Annals of Botany*, 2005. – № 96. – P. 1027–1046.

Katz O. Beyond grasses: the potential benefits of studying silicon accumulation in non-grass species // *Frontiers in Plant Science*, 2014. – V. 5. – P. 1–3.

Katz O. Silica phytoliths in angiosperms: phylogeny and early evolutionary history // *New Phytologist*, 2015. – № 208. – P. 642–646.

УДК [56.074.6:561.26](571.1-13)

Диатомовые водоросли в донных отложениях озера Долгий Сор (юг Западной Сибири) как индикаторы палеоэкологических условий осадконакопления

Diatoms of the lacustrine deposits from Lake Dolgyi Sor (south of the Western Siberia) as paleoecological indicators

Степанова Г. В.¹, Пушина З. В.¹, Разумовский Л. В.²

Stepanova G. V.¹, Pushina Z. V.¹, Rasumovskiy V. L.²

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт геологии и минеральных ресурсов Мирового океана имени академика И. С. Грамберга», г. Санкт-Петербург, Россия.
E-mail: galistpn@gmail.com

² Институт водных проблем РАН, г. Москва, Россия, E-mail: lazy-lion@mail.ru

¹ VNI Okeangeologia, Sent-Petersburg, Russia

² Water Problems Institute of RAS (WPI RAS), Moscow, Russia

Реферат. Южносибирские водоемы, удаленные от крупных и небольших городов и населенных пунктов, представляют интерес для индикативной реконструкции палеоусловий. Изучаемые в донных отложениях этих озер диатомовые водоросли являются очень чувствительной группой микроорганизмов для выявления различных изменений условий палеоводоемов (соленость, отношение к реакции воды pH, температура воды, глубина водоема и др.). В статье представлены результаты изучения диатомовых водорослей из позднеголоценовых донных отложений озера Долгий Сор, расположенного в южной тайге Уватского района Тюменской области. Список включает 57 видов пресноводных диатомей, определяющих выделение 3 экзон, отражающих условия формирования отложений палеоводоема.

Summary. Siberian lakes support the data for paleoecological reconstructions. Diatoms from bottom sediments are the sensitive microorganisms for the revealing of different changes during sedimentation (salinity, attitude toward the reaction of water of pH, temperature of water, depth of lake and other). In the article the results of diatom study are presented from Late Holocene bottom sediments of lake Dolgyi Sor, located in the south taiga of the Tyumen area. A list includes 57 species of freshwater diatoms, which determine of 3 Zones, reflecting the paleoecology of sedimentation.

Материалом для настоящего исследования послужили осадки колонки позднеголоценовых донных отложений из озера Долгий Сор южная тайга Тюменская область, Уватский район. Эта колонка была отобрана сотрудниками лаборатории качества вод, устойчивости водных экосистем и экотоксикологии Тюменского государственного университета совместно с сотрудниками отдела биогеохимии и экологии Института геохимии и аналитической химии имени В. И. Вернадского РАН. Длина колонки составляет 19 см, глубина воды в месте отбора 0 м. Образцы отбирались на анализ в каждом сантиметре колонки. Образцы для исследования были подготовлены по стандартной методике (Диатомовые водоросли СССР, 1974). Изучение диатомей велось с помощью светового микроскопа Amplival C. Zeiss Jena при увеличении $\times 1500$. В каждом образце были подсчитаны 300 экземпляров диатомовых створок с последующим пересчетом процентов для каждого вида. Определение и классификация водорослей проведены авторами с использованием отечественных и зарубежных определителей, с привлечением разнообразной литературы по диатомовым водорослям (Анисимова и др., 2004; Чудаев, Гололобова, 2016; Куликовский и др, 2016).

Выявленная диатомовая флора включает 57 видов, относящихся к 26 родам отдела Bacillariophyta. Створки хорошей сохранности и все они относятся к современной флоре. Фактически по всему разрезу

колонки доминируют планктонные диатомеи рода *Aulacoseira* (до 97 % от общего состава комплекса в отдельных интервалах), представленного 7 видами, при безусловном доминировании *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen. Также в планктонной группе отмечены виды рода *Cyclotella* (*C. pseudocomensis* Scheffler и др), *Cyclostephanos invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot et al., *Discotella stelligera* (Cleve et Grunow) Houk et Klee, *Asterionella formosa* Hass. Бентосные диатомеи более разнообразны в видовом отношении, но значительно уступают планктонным количественно. Наибольшее видовое разнообразие принадлежит бентосным диатомеям рода *Neidium* (5 видов), *Stauroneis* (4 вида), 3 вида входят в состав родов *Pinnularia* и *Staurosira*. Остальные роды представлены одним или двумя видами. Все встреченные диатомеи пресноводные. Солоноватоводные и переотложенные диатомеи не зафиксированы. Также по всему разрезу колонки обнаружены цисты золотистых водорослей.

По составу и характеру диатомовых комплексов в колонке отложений озера выделены три зоны (рис. 1). В самом нижнем интервале на глубине 18,5–9 см (экозона III) донные отложения представлены серовато-бурым илом. В этой зоне планктонная (48 %) и бентосная (41 %) флора представлены почти в равных долях. В диатомовом комплексе преобладают планктонная *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen (40 %). Этот пресноводный вид, олигосапроб, широко распространен и часто встречается, преимущественно, в планктоне литорали стоячих и текучих водоемов. Среди обрастателей преобладают *Staurosira venter* (Ehrenberg) Cleve et Möller (21 %) – типичный вид эвтрофных водоемов (олигосапроб, космополит), *S. aff. sviridae* Kulikovskiy, Genkal et Mikheeva (10 %). По отношению к реакции воды pH также в равных долях встречены индифференты (45,2 %), предпочитающие нейтральную среду (pH~7) и алкалифилы (46 %) (Рис. 2).

Диатомовый комплекс со смешанным составом из планктонных и бентосных диатомей, установленный в этой экозоне, характеризует условия формирования литоральной зоны палеоводоема с нейтральной-щелочной реакцией среды.

Выше по разрезу колонки в экозоне II (интервал 19–13 см: донные отложения представлены серовато-бурым илом) по сравнению с экозоной III наблюдается увеличение количества планктонных диатомей и облик диатомей в целом меняется. Преобладают диатомеи с грубоокремненным панцирем. Содержание створок в образцах высокое, установлено 50 видов диатомей. Это самое высокое видовое разнообразие, установленное в диатомовых комплексах этой колонки. В диатомовых ассоциациях доминирует *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen (до 80 % в отдельных интервалах). В осадках этой зоны обнаружено заметное количество бентосных диатомей. Наиболее часто встречены обрастатели: *Staurosira venter* (Ehrenberg) Cleve et Möller, *S. aff. sviridae* Kulikovskiy, Genkal et Mikheeva, *Pseudostaurosira brevistriata* (Grunow in Van Heurck) Williams et Round, донные *Navicula radiosa* Kützing (пресноводно-солонатоводный вид в грунтах литоральной зоны), *Sellaphora atomoides* (Grunow) Wetzel et Van de Vijver in Wetzel et al., *S. bacillum* (Ehrenberg) D.G. Mann, *Pinnularia viridiformis* Krammer.

Только в осадках этой экозоны и экозоны III обнаружены виды рода *Achnanthes*, *Cymboplectra*, *Nitzschia*, виды *Amphora libyca* Ehrenberg, *Hantzschia elongata* (Hantzsch) Grunow, *Nitzschia angustata* (W. Sm.) Grunow, *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg, *Pinnularia parvulissima* Krammer и некоторые другие.

Практически все встреченные в этой экозоне диатомеи пресноводные, большинство их индифференты (до 92 %). *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen, составляющая до 80 %, развивается в воде с pH от 6 до 9. Диатомовые комплексы характеризуют условия озерного палеоводоема с преобладанием планктонной диатомовой флоры с нейтральной-слабощелочной реакцией среды.

Донные отложения, в которых установлена экозона I, представлены темно-коричневым органическим илом. В этой экозоне (интервал 13–0 см) видовое разнообразие диатомей снижается до 35 видов. Возрастает количество планктонных диатомей. Установлены относительно многочисленные цисты золотистых водорослей.

В обнаруженных диатомовых комплексах абсолютно преобладают планктонные виды с доминированием *Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen (до 95,6 %). Количество бентосных видов диатомей крайне незначительно (до 10%). В группе бентосных диатомей наиболее заметны обрастатели *Staurosira venter* (Ehrenberg) Cleve et Möller (до 7%), *S. aff. sviridae* Kulikovskiy, Genkal et Mikheeva (до 13 %).

Для этой экозоны характерны диатомовые комплексы озерного водоема с преобладанием планктонной диатомовой флоры, характеризующей нейтральную реакцию среды.

Выводы

В целом, по составу и характеру экологических групп водорослей флора диатомей изученного ядра определяется как пресноводная, характерная для холодных и чистых водоемов с нейтральной и/или слабощелочной реакцией среды (в отдельных горизонтах).

В интервале глубин 18,5–19 см (экозона III) диатомовый комплекс со смешанным составом из планктонных и бентосных диатомей характеризует условия формирования литоральной зоны с ней-

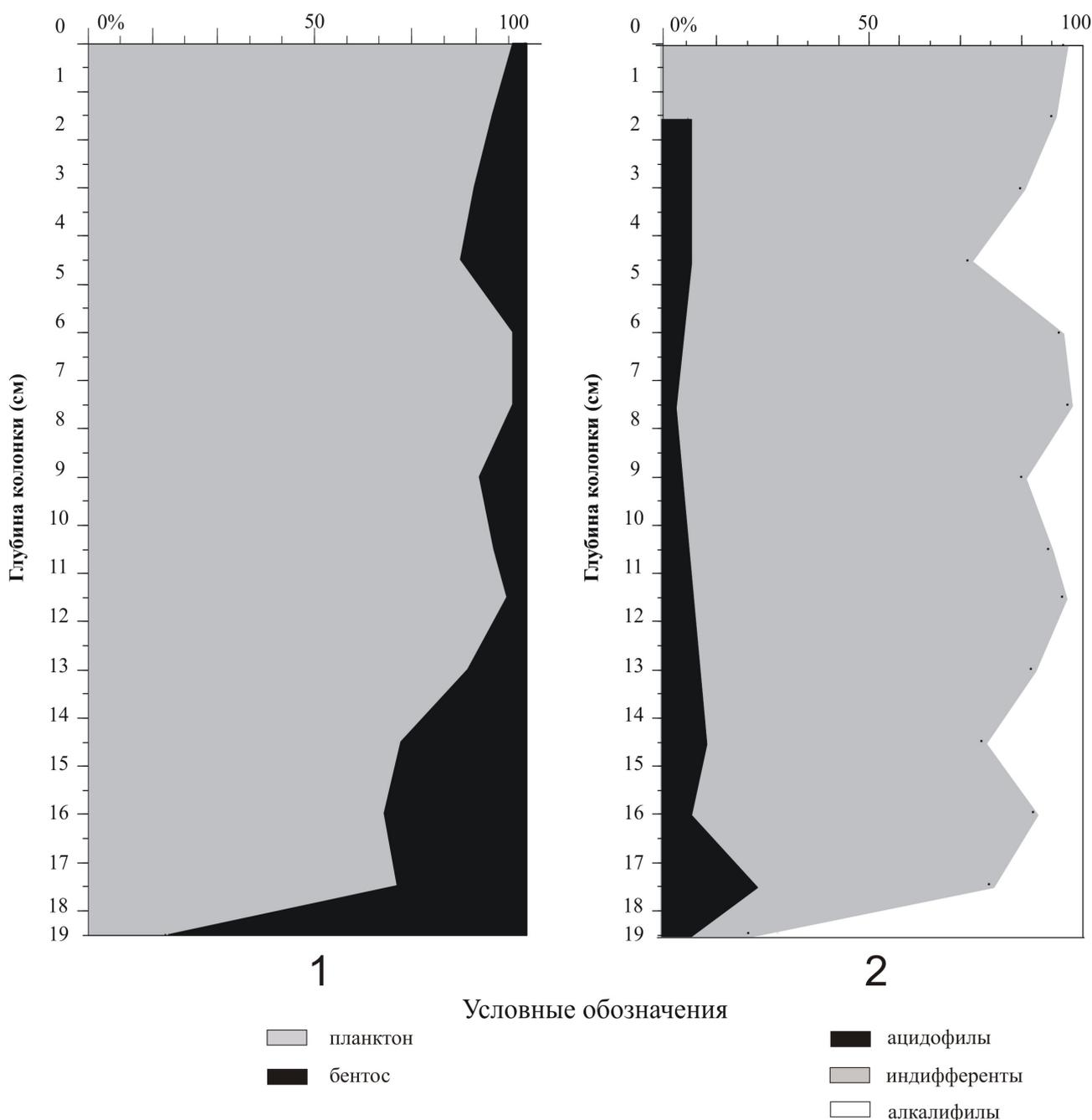


Рис. 2. Диаграмма распределения групп диатомей: 1 – по типу местообитания (планктонный, бентосный); 2 – по отношению к рН (ацидофилы, индифференты, алкалифилы)

тральной-щелочной реакцией среды. В осадках этой зоны обнаружено наибольшее количество бентосных диатомей по разрезу колонки.

В эхозоне II диатомовые комплексы характеризуют условия озерного водоема с преобладанием планктонной диатомовой флоры и нейтральной-слабощелочной реакцией среды. Для этой зоны характерно:

1. самое высокое видовое разнообразие, установленное в диатомовых комплексах этой колонки;
2. относительно большое количество бентосных диатомей по разрезу колонки.

В эхозоне I преобладают планктонные диатомеи, предпочитающие нейтральную пресноводную среду. В отложениях обнаружены самые бедные по видовому разнообразию диатомовые комплексы, характеризующие условия озерного водоема с нейтральной реакцией среды.

Установленные нами ископаемые диатомовые комплексы сопоставимы с изученной ранее диатомовой флорой из озера Боровое (в районе заповедника «Боровое» в Кокчетавской области). «Фитопланктон (24.VII. 1931) характеризовался массовым развитием *Melosira italica* (*Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen), *Cyclotella comta*, *Asterionella formosa*, слабее были развиты *Fragilaria lapponica*, *F. construens* и *Tabellaria fenestrata*» (Диатомовые водоросли СССР, 1974).

ЛИТЕРАТУРА

Анисимова О. В., Романова О. Л., Танченко Е. М. Атлас водорослей Звенигородской биологической станции им. С. Н. Скадовского. Учебное пособие к летней практике. – М.: Изд-во Московского ун-та, 2004. – 132 с.

Диатомовый водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 1. – Л.: Наука, 1974. – 403 с.

Чудаев Д. А., Гололобова М. А. Диатомовый водоросли озера Глубокого (Московская область). – М: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – 447 с.

Куликовский М. С., Глущенко А. М., Генкал С. И., Кузнецова И. В. Определитель диатомовых водорослей России. – Ярославль: Фелигрань, 2016. – 804 с.

УДК 561.28(571.53)

Фитопатогенные грибы, обнаруженные на листьях юрских растений из Иркутского угольного бассейна: проблемы классификации

Phytopathogenic fungi found on the Jurassic plant leaves from the Irkutsk Basin: classification problems

Фролов А. О.

Frolov A. O.

Институт земной коры СО РАН, г. Иркутск, Россия. E-mail: frolov88-21@yandex.ru

Institute of the Earth's crust SB RAS, Irkutsk, Russia

Реферат. В работе рассмотрены находки плодовых тел и свободных гиф грибов, присутствующих на листьях гинкговых и лептострбовых из юрских отложений Иркутского угольного бассейна. Отсутствие информации о строении спор, сумок, конидиев и других структур репродуктивной сферы существенно затрудняет классификацию этих объектов. Тириотеции условно отнесены к роду *Notothyrites* (Ascomycetes). Клейстотеции и свободные гифы отнесены к грибам неясного таксономического положения.

Summary. The paper deals with findings of the fruit bodies and free fungi hyphae available on leaves of Ginkgoales and Leptostrobales from the Irkutsk Basin sediments. Lack of information about spore, ascus, conidium structures and other structures of reproductive system substantially impedes the classification of these objects. Thyriothecia are conventionally attributed to genus *Notothyrites* (Ascomycetes). Cleistothecia and free hyphae are ascribed to fungi of indeterminate taxonomic position.

Юрская флора Иркутского угольного бассейна является типичной для Сибирской палеофлористической области и по своему видовому составу довольно разнообразна. В ней представлены почти все группы мезозойских растений, существовавшие в течение ранней и средней юры: печеночные мхи, плауновидные, членистостебельные, папоротники, голосемянные (Bennettitales, Cycadales, Ginkgoales, Leptostrobales, Pinales) и гнетовые. Всего на исследуемой территории известен 121 вид ископаемых растений из 51 рода. В процессе изучения 300 препаратов листовых кутикул гинкговых и лептострбовых, мацерированных по стандартной методике, на 50 из них обнаружены остатки плодовых тел грибов.

Большая часть работ, содержащих описание ископаемых грибов, обнаруженных при изучении листовых кутикул, посвящена третичным флорам (Cookson, 1947; Chitaley, 1957; Van Geel, 1978). В отдельных работах по исследованию мезозойских флор, имеются указания на присутствие остатков грибов на листьях папоротников, беннеттитов, гинкговых и хвойных, без детального описания строения этих объектов (Принада, 1962; Долуденко, Орловская, 1976; Harris, 1961). Только в работе В. А. Красиловой (1967) по нижнемеловой флоре Южного Приморья имеется раздел, посвященный описанию и классификации остатков мезозойских грибов. По нашему мнению, мезозойским грибам следует уделять такое же внимание, как и представителям других групп растений. Исследование плодовых тел грибов и их приуроченности к листьям тех или иных растений дает важную информацию об экологических взаимоотношениях вымерших грибов и растений и дополняет характеристику древних фитоценозов.

Исходя из особенностей строения плодовых тел (имеются клейстотеции и тириотеции), присутствующих на листьях иркутских растений, данные грибы относятся к классу Ascomycetes. Важнейшими таксономическими признаками класса Ascomycetes являются строение спор и сумок, которые сохраняются в ископаемом состоянии крайне редко. В этой связи, систематика мезозойских сумча-

рых грибов в значительной степени является искусственной, а установленные на ископаемом материале роды и виды – формальными. В данной работе мы придерживаемся классификации ископаемых сумчатых грибов, разработанной Куксон (Cookson, 1947). Согласно I. C. Cookson тириотеции без свободного мицелия и имеющие центральную пору, окруженную несколькими рядами толстостенных клеток, следует относить к роду *Notothyrites*. На тириотециях из Иркутского бассейна такая пора отсутствует. В. А. Красилов (1967) считает всю разрушенную центральную часть тириотециев мезозойских *Notothyrites* порой. Однако, поры у голоценовых (Van Geel, 1978) и третичных (Cookson, 1947) грибов имеют правильную округлую форму. Следовательно, разрушенную среднюю часть тириотеция, имеющую неправильную форму, вряд ли можно считать порой. Отверстие может быть и результатом сохранности и результатом мацерации материала. Таким образом, присутствие поры у мезозойских тириотециев достоверно не известно. По этой причине мы условно относим такие плодовые тела к роду *Notothyrites*. Для клейстотециев и свободных гиф роды еще не установлены и на данном этапе исследования такие остатки отнесены к грибам неясного таксономического положения. Ниже приведены описания ископаемых грибов, обнаруженных на листьях юрских растений из Иркутского угольного бассейна.

Notothyrites (?) sp. 1. Щитовидные, уплощенные плодовые тела (тириотеции) темно-бурого цвета имеют округлые или овальные очертания диаметром 180–200 мкм. Края их мелко городчатые. Тириотеции образованы тонкими (2 мкм) сросшимися радиально расходящимися, иногда извилистыми гифами. Свободный мицелий отсутствует. Клеточная структура гиф не ясна. Плодовые тела располагаются вдоль устьичных рядов поодиночке или образуя скопления. Реже встречаются сросшиеся тириотеции. Среди изученного материала присутствуют три разновидности плодовых тел этого типа:

1. Крупные тириотеции (180–200 мкм) с разрушенной центральной частью щитка. Сквозь крупное (80–100 мкм), неправильной формы, отверстие в щитке видно устье растения-хозяина (Рис. 1 а, б).

2. Крупные тириотеции (180–200 мкм) с сохранившейся средней частью щитка.

3. Редко встречаются более мелкие тириотеции (60–80 мкм), предположительно, представляющие собой, молодые плодовые тела того же гриба (Рис. 1в, г).

Плодовые тела *Notothyrites* (?) sp. 1 обычны на листьях лептострбовых (*Czekanowskia baikalica* Kiritch. et Samyl., *Cz. rigida* Heer, *Phoenicopsis irkutensis* Dolud. et Rasskaz.) и редко встречаются на листьях гинговых (*Sphenobaiera angustiloba* (Heer) Flor., *Ginkgo* sp.). У всех экземпляров, с разрушенной средней частью тириотеция, через отверстие в щитке видно устье растения-хозяина. Это свидетельствует о том, что данный гриб, очевидно, вел паразитический образ жизни. Он поражал внутренние ткани листа, а через устье прорастал наружу, формируя плодовые тела.

Notothyrites (?) sp. 2 (Рис. 1д, е). Плодовые тела этого гриба обнаружены на эпидерме *Baiera majaea* Kiritch. et Kost. и *Sphenobaiera* sp. Тириотеции бурого цвета, крупные, в очертании округлые или овальные с ровным краем. Диаметр тириотециев 400–450 мкм. Пора отсутствует. Тириотеции образованы тонкими (1,8–2 мкм) сросшимися радиально расходящимися гифами. Свободный мицелий отсутствует. Клеточная структура гиф не ясна. Через тириотеций просвечивают клеточные стенки листа. Эти тириотеции не обнаруживают приуроченности к устьицам, как, например тириотеции *Notothyrites* (?) sp. 1.

Notothyrites (?) sp. 3 (Рис. 1ж, з). Тириотеции крупные, в очертании округлые или овальные с ровным или мелко городчатым краем. Размеры тириотециев 400 мкм. Через поверхность тириотециев просвечивают клетки растения-хозяина. В средней части щитка находится темная, непрозрачная зона, вытянутая вдоль тириотеция. У края плодовых тел видны тонкие (2 мкм), сросшиеся, радиально расходящиеся гифы. Клеточная структура гиф не видна. Пора и свободный мицелий отсутствуют. Плодовые тела этого типа обнаружены на эпидерме листьев *Baiera* sp. и не обнаруживают приуроченности к устьицам.

Fungae insertae sedis 1 (Рис. 1и – м). Клейстотеции шаровидные, крупные (120–150 мкм в диаметре), светло-бурые. Основание клейстотеция (строма?) уплощенное, в очертании округлое, сложено сросшимися, радиально расходящимися гифами образующими псевдопаренхиму. Перидий клейстотециев в большинстве случаев сохранился в виде отдельных фрагментов, реже присутствуют плодовые тела с почти полностью сохранившимся перидием. Он рыхлый, полупрозрачный, состоит из беспорядоч-

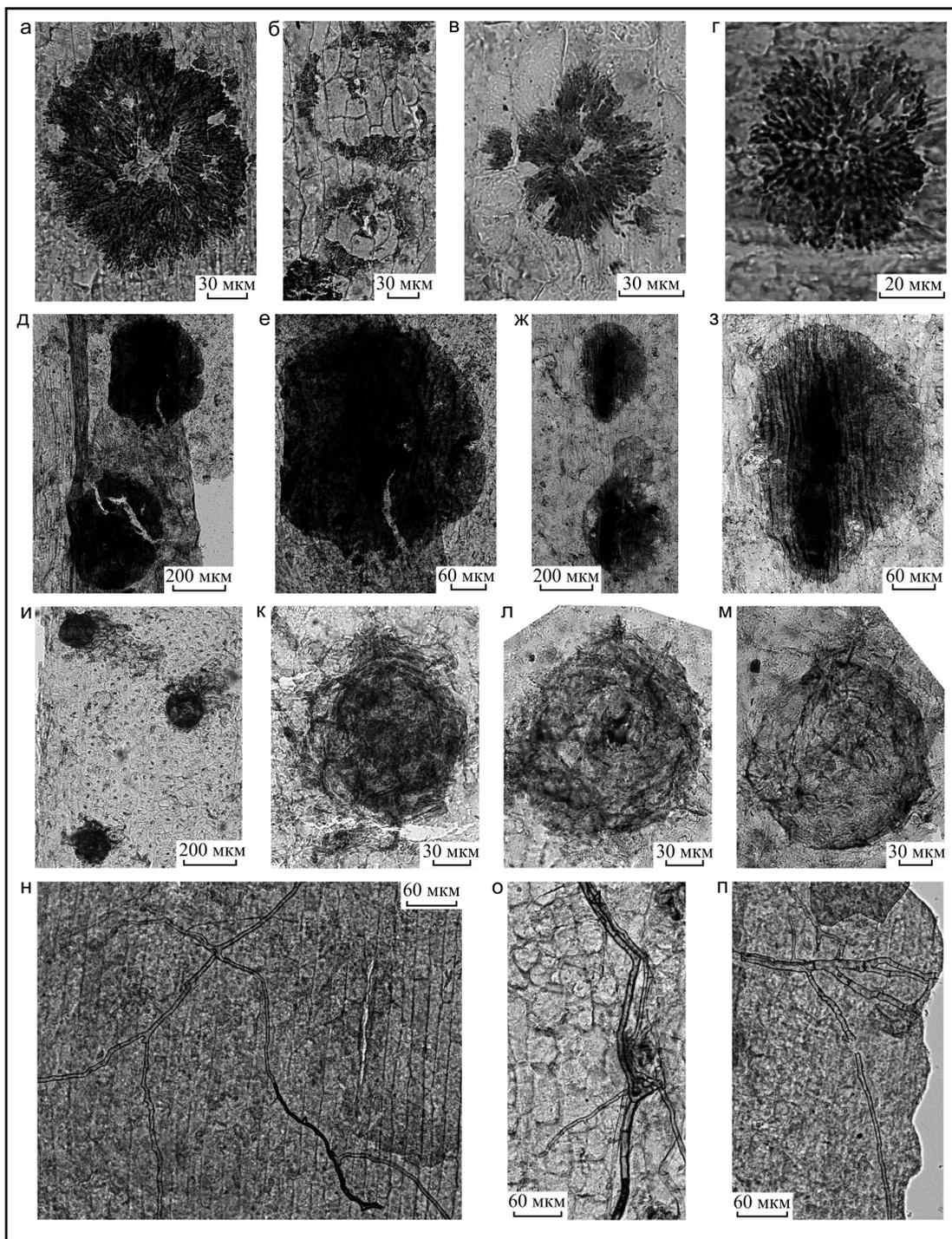


Рис. 1. Юрские грибы, встречаемые на листовых кутикулах гинкговых и лептострбовых из Иркутского угольного бассейна.

а – г – *Notothyrites* (?) sp. 1. а – тириотеций крупным планом. Видны радиально расходящиеся гифы и срединное отверстие; б – тириотеции с сильно разрушенной средней частью. Через неправильной формы отверстие видны устьяца растения-хозяина; в, г – тириотеции меньшего размера, вероятно, представляющие собой раннюю стадию развития плодовых тел.

д, е – *Notothyrites* (?) sp. 2. Тириотеции на эпидерме *Baiera majaea* Kiritch. et Kost.

ж, з – *Notothyrites* (?) sp. 3. Тириотеции на эпидерме *Baiera* sp.

и – м – *Fungae insertae sedis* 1. и – характер размещения клейстотециев на эпидерме *Ginkgo* sp.; к – м – клейстотеции с почти полностью сохранившимся перидием.

н – п – *Fungae insertae sedis* 2. Тонкие ветвящиеся гифы гриба.

дочно переплетенных гиф. Клеточная структура гиф не видна. Клейстотеции окружены многочисленными гифами свободного мицелия. Плодовые тела этого типа в большом количестве встречаются на эпидерме листьев *Ginkgo* sp. Поскольку другие структуры репродуктивной сферы (споры, сумки, конидии) не сохранились, нет возможности отнести эти остатки к какому-либо из известных таксонов.

Fungae insertae sedis 2 (Рис. 1н – п). Мицелий представлен прозрачными, длинными (до 1200 мкм) свободными ветвящимися гифами. Встречаются как более тонкие (4–5 мкм), так и более широкие гифы (10–14 мкм). Чаще встречаются гифы толщиной 7 мкм. Они сложены прямоугольными сильно вытянутыми клетками 30–60 x 4–14 мкм. Многочисленные гифы этого гриба обнаружены на эпидерме листьев *Pseudotorellia* sp.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 16-35-60005).

ЛИТЕРАТУРА

- Долуденко М. П., Орловская Э. Р.* Юрская флора Каратау. – М.: Наука, 1976. – 160 с.
- Красилов В. А.* Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. – М.: Наука, 1967. – 364 с.
- Принада В. Д.* Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. – М.: Госгеолтехиздат, 1962. – 368 с.
- Chitale S. D.* Further report on the fossil microflora from the Mohgaonkolan beds of Madhya Pradesh. – India. Proc. Nat. Inst. Sci. India, 1957. – 23 p.
- Cookson I. C.* Fossil fungi from tertiary deposits in the Southern Hemisphere // Proc. Linnean Soc. N. S. Wales, 1947. – No 72. – P. 331–332.
- Harris T. M.* The Jurassic flora of Yorkshire. Teil 1. Thallophyta – Pteridophyta. – London, 1961. – 191 p.
- Van Geel B.* Palaeoecological study of Holocene peat bog sections in Germany and the Netherlands based on the analysis of pollen, spores and macro- and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals // Review of Palaeobotany and Palynology, 1978. – Vol. 25. – P. 1–120.

УДК 551.762.22:551.583.7

**Среднеюрская флора местонахождения Березовский разрез
(Назаровская впадина, Канско-Ачинский бассейн): возраст и
палеоклиматические реконструкции**

**Middle Jurassic flora of Berezovsk coal mine locality (Nazarovo Depression,
Kansk-Achinsk Basin): the age and paleoclimatic reconstruction**

Фролов А. О.¹, Лялюк К. П.², Иванцов С. В.², Постольник Е. А.²

Frolov A. O.¹, Lyalyuk K. P.², Ivantsov S. V.², Postolnik E. A.²

¹ *Институт земной коры СО РАН, г. Иркутск, Россия. E-mail: frolov88-21@yandex.ru*

¹ *Томский государственный университет, Томск, Россия*

¹ *Institute of the Earth's Crust SB RAS, Irkutsk, Russia*

² *Tomsk State University, Tomsk, Russia*

Реферат. В работе приведены результаты палеоботанических и палинологических исследований верхнеитатской подсвиты, вскрытой на Березовском бурогольном месторождении (Канско-Ачинский бассейн). Возраст отложений определяется второй половиной средней юры (поздний бат). В составе палинологических спектров и среди макроостатков растений, помимо типичных представителей Сибирской области, велико участие видов-мигрантов из Евро-Синийской палеофитоцории. Однако в составе мигрантов мезофильные виды преобладают над ксерофильными. Полученные для позднего бата изучаемого района данные свидетельствуют о достаточно влажном климате с тенденцией к потеплению. Наличие редких ксерофитов, говорит о том, что аридизация захватывала только относительно сухие и возвышенные местообитания.

Summary. The Results of paleobotanic and palynological studies of Upper Itat subformation exposed within the Berezovsk coal mine locality (Kansk-Achinsk Basin) are presented. The sediments are dated to the second half of the Middle Jurassic (Late Bathonian). In addition to typical representatives of Siberian region the migratory species from Euro-Sinian paleophytochoria are common in the composition of palynological spectra and in the plant macroremains. However, the mesophyllous species are predominate over xerophyllous ones in the migratory species composition. The data obtained for Late Bathonian of the studied area are indicative of still sufficiently humid climate with a tendency to warming. The presence of rare xerophytes indicates that aridization involved only relatively dry and elevated habitats.

История климатических изменений на территории Сибири в юрский период изучена достаточно полно (Гольберт, 1987; Ильина, 1985; Вахрамеев, 1988). Палеоботанические данные свидетельствуют о двух этапах потепления климата: в конце ранней юры (тоар) и со второй половины средней (бат) до конца поздней юры. Последнее потепление сопровождалось формированием пояса аридного климата и отступлением на север флор Сибирской палеофлористической области (Вахрамеев, 1988). Процесс смены мезофильной флоры сибирского типа на ксерофильную флору Евро-Синийской области надежно фиксируется палинологическими данными на юге Западной Сибири и в Канско-Ачинском бассейне (Ильина, 1985). В работе А. И. Киричковой и др. (2005), посвященной изучению макроостатков растений, отсутствуют сведения о преобразовании флор южных окраин Сибирской палеофлористической области, вызванных потеплением климата.

В этой связи актуальным является комплексное палинологическое и палеоботаническое изучение юрских отложений, расположенных на юге Сибири. Именно на этой территории, являющейся экотонной зоной между Евро-Синийской и Сибирской палеофитоцориями, с конца средней юры наблюдается усиление аридизации климата, сопровождающееся сменой мезофильной флоры на ксерофильную (Ильина, 1985). Одним из регионов, подходящих для обнаружения макроостатков растений

второй половины средней юры, является Канско-Ачинский бассейн. В 2017 г. авторами было исследовано местонахождение среднеюрских континентальных позвоночных Березовского разреза (в некоторых публикациях Никольское), (Назаровская впадина, Канско-Ачинский бассейн) вскрывающее верхнеитатскую подсвиту. В данном местонахождении выше кровли пласта Березовский, отложения сложены песчаниками, алевролитами и аргиллитами с маломощными слоями углей (рис.). Литологически начало потепления проявляется в разрезе со слоя 8, в кровле которого отмечаются трещины усыхания. Другим свидетельством засушливого климата являются «бронирующие горизонты» слоев 15 и 29, вероятно, накопившихся в мелких водоемах с повышенной соленостью (рис.). Все описанные слои прослежены на значительное расстояние по латерали.

Из верхнеитатской подсвиты Березовского разреза для палинологического анализа отобраны 20 образцов. Литологический состав проб представлен слаболитифицированными аргиллитами, алевролитами, песчаниками аллювиального, озёрного и болотного генезиса. Техническая обработка проб произведена сепарационным методом Гричука в лаборатории микропалеонтологии Томского государственного университета. В трёх образцах изучены насыщенные палиноспектры (более 100 экземпляров) хорошей сохранности, и в одном встречено 40 палиноморф. Впервые выделенные для данного местонахождения макроостатки растений, представленные на 67 штуфах, изучались морфологическим и эпидермально-кутикулярным методами. Методика обработки листовых кутикул включала в себя отделение их от породы и мацерацию по стандартной методике в смеси Шульце. Химическая обработка образцов осуществлялась с использованием оборудования Центра коллективного пользования Института Земной коры СО РАН «Геодинамика и геохронология» (г. Иркутск). Всего изучен 21 препарат с развертками листовых кутикул.

Видовой состав полученных палиноспектров практически идентичен, что позволяет объединить их в палинокомплекс и говорить об одновозрастности вмещающих отложений. Основу палинокомплекса составляют юрские миоспоры широкого стратиграфического диапазона: *Leiotriletes* spp., *Cyathidites* spp., *L.* типа *Hausmannia* sp., *Obtusisporis junctus* Pocock, *Osmundacidites* sp., *Stereisporites* sp., пыльца Coniferales, Pinaceae, *Piceapollenites* sp., *P. variabiliformis* (Bolch.) Petr., *Picea exilioides* Bolch., *Pinuspollenites* sp., *Podocarpidites* sp., *Ginkgocycadophytus* sp., *Cycadopites* spp. Присутствуют в небольшом количестве среднеюрские *Leiotriletes adiantiformis* Vinogr., cf. *Levisporites decorus* Пжина, *Dicksonia* sp., *D. densa* Bolch., *Pinus divulgata* Bolch. Сопутствуют в небольшом количестве виды более молодого облика *Dicksonia magnifica* Timosch., мигранты субтропической зоны, в связи с начавшимся в конце средней юры потеплением: *Densoisporites velatus* Weyl. and Krieg., *Clathropteris* sp., Dipteridaceae, пыльца *Quadraeculina limbata* Mal., *Eucommiidites troedssonii* Erdtm., единичные споры *Duplexisporites anogrammensis* (К.-М. ex Bolch.) Schug., *Gleicheniidites* sp., пыльца *Vitreisporites pallidus* (Reis.) Coup., *Classopollis* sp. Выделенный палинокомплекс по своему составу и соотношению компонентов близок к слоям с *Cyathidites* sp., *Densoisporites velatus*, *Lophotriletes torosus*, *Quadraeculina limbata*, *Classopollis* sp., *Pinus divulgata* батского возраста, которые прослежены И. В. Смокотиной в верхнеитатской подсвите в Чулымо-Енисейской и Березовско-Козульской структурно-фациальных зонах западной части Канско-Ачинского бассейна (Смокотина, 2006). Несмотря на некоторые различия в составе спектров изученный нами палинокомплекс характеризует один из вариантов батских палинокомплексов и его следует датировать верхним батом.

Макроостатки растений представлены исключительно голосеменными порядков Ginkgoales, Leptostrobales и Pinales. Среди них широким стратиграфическим распространением пользуются *Czekanowskia rigida* Heer, *Pityophyllum* ex gr. *nordenskioldii* (Heer) Nath. и *Elatocladus manchuricus* (Yok.) Yabe. Среди мигрантов из Евро-Синийской палеофлористической области присутствуют *Ginkgoites barnadianus* N. Nosova et Kiritch., *Czekanowskia eurasiatica* Kiritch. et Samyl. и *Brachyphyllum mamillare* L. at H., причем два первых вида образуют монодоминантные захоронения. В комплексе присутствуют *Czekanowskia borealis* Kiritch. et Samyl. и *Cz. hypostomatica* Kiritch. et Samyl., характеризующиеся широким распространением на территории Ленской провинции Сибирской области в поздней юре. Вид *Phoenicopsis mogutchevae* Kiritch. et Trav. – единственный типичный представитель среднеюрских флор Сибири, присутствующий в данном комплексе. Наличие теплолюбивых видов из Евро-Синийской области и видов, характерных для верхней юры Сибирской области, в значительной степени отличает

данный флористический комплекс от комплексов, известных в среднеюрских отложениях Западной Сибири, Кузнецкого, Канского и Иркутского бассейнов (Киричкова, 2005; Frolov et al., 2017). Присутствие мигрантов из южных областей *Ginkgoites barnadianus* N. Nosova et Kiritch., *Czekanowskia eurasi-*

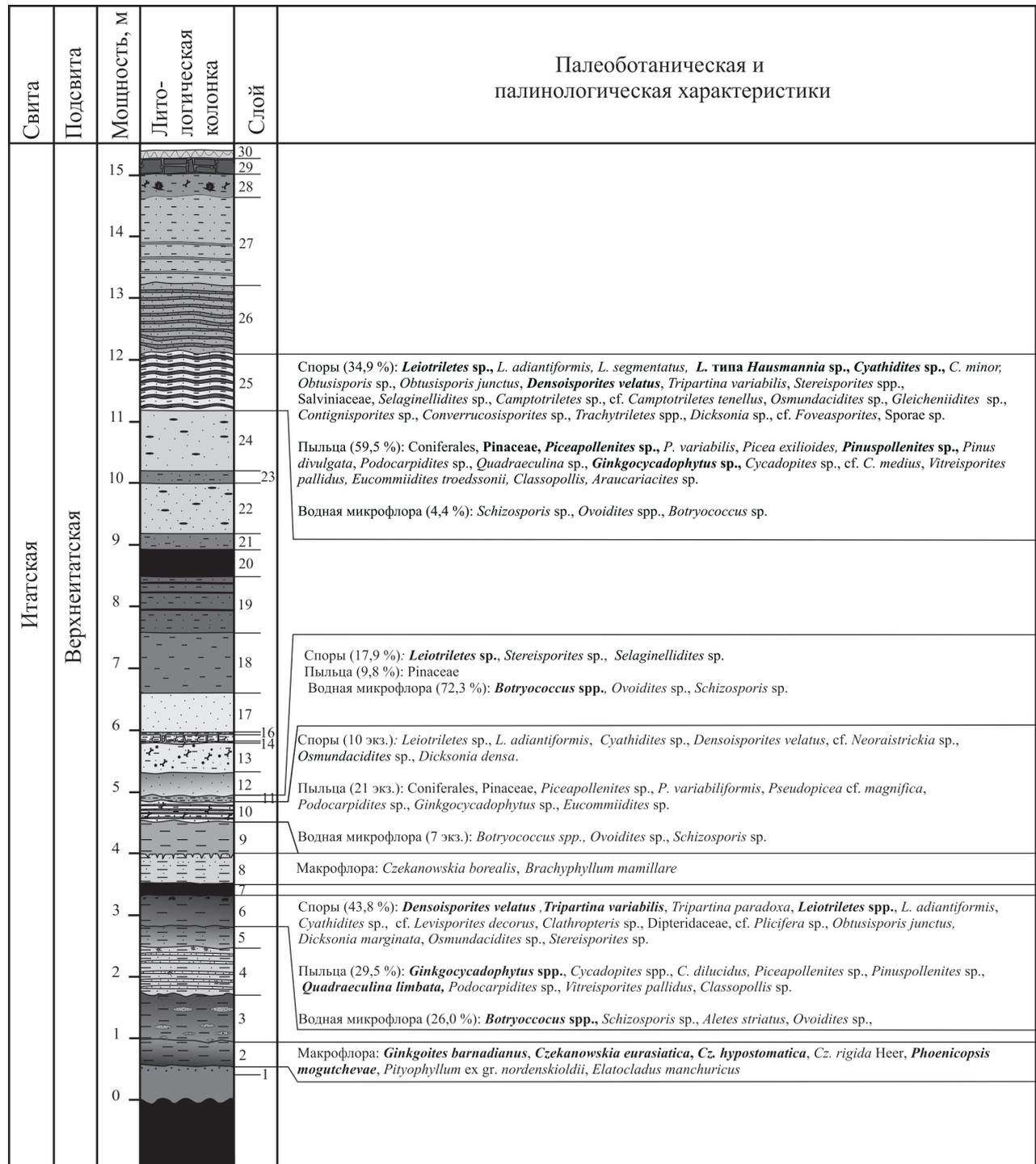


Рис. Сводный разрез верхнеитатской подсвиты на Березовском буроугольном месторождении. 1 – конкреции; 2 – остатки позвоночных; 3 – остатки беспозвоночных; 4 – песчаник; 5 – алевролит; 6 – аргиллит; 7 – бурый уголь; 8 – техногенно нарушенный слой. Жирным шрифтом обозначены виды, преобладающие в захоронениях и палиноспектрах.

atica Kiritch. et Samyl. и *Brachyphyllum mamillare* L. at H. свидетельствует о потеплении климата, начавшегося на рассматриваемой территории в позднем бате. Таким образом, возраст верхней подсвиты итатской свиты можно определить в рамках позднего бата.

Среди изученных растительных остатков присутствуют типичные представители Сибирской области (*Czekanowskia borealis* Kiritch. et Samyl., *Cz. hypostomatica* Kiritch. et Samyl., *Cz. rigida* Heer, *Phoenicopsis mogutchevae* Kiritch. et Trav., миоспоры *Leiotriletes* spp., *Cyathidites* spp., *L.* типа *Hausmannia* sp., *Osmundacidites* sp., *Stereisporites* sp. *Disaccites*, *Piceapollenites* sp., *Ginkgocycadophytus* sp.) и виды, характерные для Евро-Синийской области. Среди последних мезофильные виды (*Densoisporites velatus*, *Gleicheniidites* sp., *Duplexisporites anogrammensis* (К.-М. ex Bolch.) Schug., *Dipteridaceae*, *Quadraeculina limbata* Mal., *Ginkgoites barnadianus* N. Nosova et Kiritch., *Czekanowskia eurasiatica* Kiritch. et Samyl.) преобладают над ксерофильными (*Classopollis*, *Eucommiidites troedssonii* Erdtm., *Brachyphyllum mamillare* L. at H., *Elatocladus manchuricus* (Yok.) Yabe.). Это, вероятнее всего, свидетельствует о том, что мы имеем дело с флорой, существовавшей на ранней стадии потепления климата, начавшегося в позднем бате. Палеоботанические, палинологические и литологические данные свидетельствуют о потеплении климата изучаемого региона в позднем бате, но при этом оставшегося достаточно влажным. Такие климатические условия были благоприятны для развития мезофильных лесов с *Ginkgoites*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis*. Наличие редких ксерофитов (*Classopollis*, *Brachyphyllum*, *Elatocladus*), скорее всего, говорит о том, что аридизация захватывала только относительно сухие и возвышенные местообитания.

Таким образом, на территории Канско-Ачинского бассейна впервые получены макрофлористические свидетельства среднеюрского потепления климата, согласующиеся с данными палинологии. «Смешанный» состав флоры подтверждает существование на территории Канско-Ачинского бассейна экотонной зоны между Евро-Синийской и Сибирской палеофитохориями.

Благодарности. Работа выполнена в рамках проекта № 5.4217.2017/ПЧ государственного задания Минобрнауки России в сфере научной деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Вахрамеев В. А.** Юрские и меловые флоры и климаты Земли. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
- Гольберт А. В.** Основы региональной палеоклиматологии. – М.: Недра, 1987. – 222 с.
- Ильина В. И.** Палинология юры Сибири. – М.: Наука, 1985. – 237 с.
- Киричкова А. И., Костина Е. И., Быстрицкая Л. И.** Фитостратиграфия и флора юрских отложений Западной Сибири. – С.-Петербург.: Недра, 2005. – 378 с.
- Смокотина И. В.** Палиностратиграфия юрских отложений Канско-Ачинского бассейна. – Красноярск: изд-во ФГУП «Красноярскгеолсъемка», 2006. – 97 с.
- Frolov A. O., Akulov N. I., Mashchuk I. M.** Stratigraphy of Jurassic sediments of the southern Siberian platform (Russia) studied through lithologic and palaeobotanical data // Seismic and Sequence Stratigraphy and Integrated Stratigraphy – New Insights and Contributions. – InTech, Croatia, 2017. – P. 81–99.

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ФИТОИНДИКАЦИЯ

УДК 504.73.05: 631.416.9

Взаимосвязь биоразнообразия растительных сообществ в окрестностях Хапчерангинского горно-обогатительного комбината с уровнем накопления экотоксикантов (Zn, Cd, Pb, Cu, As) в почве

The relationship between the biodiversity of plant communities in the vicinity of the Hapcheranga Mining and Processing Combine with the level of ecotoxicants (Zn, Cd, Pb, Cu, As) accumulation in soil

Бондаревич Е. А., Коцюржинская Н. Н., Самойленко Г. Ю.

Bondarevich E. A., Kotsyurzhinskaya N. N., Samoilenko G. Yu.

ФГБОУ ВО «Читинская государственная медицинская академия» Минздрава России, г. Чита, Россия.

E-mail: bondarevich84@mail.ru; nata_nik_k@mail.ru

Chita State Medical Academy, Chita, Russia

Реферат. Территория Хапчерангинского горно-обогатительного комбината характеризуется значительной техногенной трансформацией. В результате физико-химического воздействия и накопления техноземов произошло изменение условий произрастания большинства видов растений местной флоры. Это привело к деградации природных экосистем и уменьшению биоразнообразия. Совокупность этих факторов негативно сказывается и на здоровье населения. Отмечено значительное превышение по содержанию как отдельных токсичных элементов (Zn, Pb и As), так и суммарного показателя загрязненности (Zc) почвенного покрова.

Summary. The territory of the Hapcheranginsk ore mining and processing enterprise is characterized by a significant technogenic transformation. As a result of the physic-chemical effect and the accumulation of technozems, the conditions for the growth of the most plants species of the local flora have changed. This has led to the degradation of natural ecosystems and the reduction of biodiversity. The combination of these factors negatively affects the health of population. A significant excess of the content of both individual toxic elements (Zn, Pb and As), as well as the total index of contamination (Zc) of the soil cover was noted.

Растения характеризуются достаточно высокой устойчивостью к действию токсикантов, однако длительное их воздействие приводит к нарушениям в метаболизме и понижению жизнеспособности или гибели. Широко распространенными поллютантами являются тяжелые металлы, характеризующиеся неограниченным по времени негативным воздействием и интенсивным накоплением. Эта группа веществ образуют разнообразные металлоорганические соединения, нарушающие биохимические и физиологические процессы. Территория Забайкалья уже третье столетие является важным источником минеральных ресурсов для России, что привело к развитию огромных по площади техногенных ландшафтов. Эти районы характеризуются значительным избыточным содержанием в почвах и техноземах элементов-экотоксикантов, в частности, тяжелых металлов. Кроме непосредственного действия на нарушенные территории, в результате миграции поллютантов они способны оказывать негативное воздействие на природные экосистемы, вызывая их деградацию и уменьшая их биологическое разнообразие.

Целью работы было определение корреляции между накоплением тяжелых металлов в почвах и уровнем биоразнообразия фитоценозов в условно чистых и подвергнутых техногенному загрязнению территориях Забайкалья.

Материалы и методы

Образцы почв для элементного анализа отбирали в двукратной повторности, согласно общепринятым методикам в июне 2017 г. Почвенные образцы были взяты из корнеобитаемого слоя (0–15 см). Навески проб массой $5,0 \pm 0,1$ г помещали в химические стаканы ($V = 150\text{--}200$ мл), заливали 25,0 мл 50%-м раствором HNO_3 и кипятили 10 минут на электроплитке. Далее по каплям прибавляли 5,0 мл 30%-го раствора H_2O_2 и кипятили ещё 10 минут. После охлаждения вытяжку отфильтровывали в мерную колбу ($V = 50$ мл), а фильтр с осадком помещали вновь в химический стакан и кипятили 30 минут в 20,0 мл 1 М HNO_3 . Объединяли полученную вытяжку с предыдущей и доводили суммарный объем экстракта до 50 мл дистиллированной водой. Для определения тяжелых металлов 1 мл экстракта высушивали в тигле и прокаливали при 450°C . Полученный безуглеродный остаток растворяли в концентрированной HCOOH и определяли концентрации Zn, Cd, Pb и Cu. Определение мышьяка проводили из той же вытяжки, предварительно восстанавливая ионы As^{+5} до As^{+3} насыщенным раствором сульфата гидразиния в присутствии концентрированной H_2SO_4 (Методические ..., 2005).

Определение валового содержания тяжелых металлов и мышьяка в почве определяли методом инверсионной вольтамперометрии на анализаторе «ТА–Универсал», методом добавок (Методические ..., 2005). Статистическая обработка проводилась в программе TA–Lab.

Для оценки интенсивности и степени опасности загрязнения почвы химическими веществами был рассчитан коэффициент техногенной концентрации элемента (K_c), полученный отношением кон-

центрации элемента в исследуемой почве к концентрации элемента в фоновой почве: $K_c = \frac{K_{\text{общ}}}{K_{\text{фон}}}$. Расчёт суммарного показателя загрязнения (Z_c) производили согласно формуле: $Z_c = \sum n K_c - (n - i)$, где $i = 1$. Критические значения, характеризующие суммарное загрязнение Z_c по степени опасности, имеют следующие диапазоны: $Z_c < 16$ – низкий уровень; $16 < Z_c < 32$ – средний, умеренно опасный; $32 < Z_c < 64$ – высокий, опасный; $64 < Z_c < 128$ – очень высокий, очень опасный; $Z_c > 128$ – максимальный, чрезвычайно опасный (Регионы ..., 2014). Расчет индексов биоразнообразия проводили с помощью программы «PAST», ver. 3.0 (Hammer et al., 2001). Были вычислены следующие показатели: число видов (S), индекс видового богатства Маргалефа (Margalef – D_{Mg}); индекс неоднородности Шеннона (Shannon – H), распределение как показатель степени соотношения индекса Шеннона к числу видов, в которую возведен экспоненциальный показатель ($e^{H/S}$) и Фишера–Корбета–Вильямса (или α –Фишера (Fisher alpha)) (Мэгарран, 1992; Hammer et al., 2001; Лебедева, Криволицкий, 2002). Для исследования были выбраны участки возле разрушенного горно-обогатительного комбината (ГОК) и хвостохранилища, расположенного в границах сельского поселения Хапчерангинское.

Результаты и их обсуждение

Территория возле руин фабрики Хапчерангинского ГОКа находится в границах сельского поселения, по этой причине природные фитоценозы характеризуются депрессией и действием на них мощного антропогенного фактора. Хвостохранилище, расположено в пойме р. Тырин в центральной части села, отличается полным отсутствием исходных растительных сообществ, за счет срезания и перемешивания почв и накоплением пустой породы, сформировавшей многометровый слой техноземов. Растительные сообщества, описание которых проводилось в июне 2017 г., имели сильно угнетенное состояние, однако основной причиной была длительная засуха.

На склоне горы, к которой пристроены стены бывшей фабрики ГОКа, фитоценозы имели наиболее богатый видовой состав, мало сходный с фоновым участком. В качестве основных видов были представлены *Carex pediformis* С. А. Mey., *Artemisia gmelinii* Weber ex Stechm., *Artemisia sieversiana* Willd., *Nonea rossica* Steven и *Potentilla semiglabra* Juz. Растения были повреждены животными (на склоне проводится выпас коз), виды образовывали пятна, и отсутствовал сплошной растительный покров. Общее количество видов растений в трансекте от привершинной части склона к пойме р. Тырин и сухостепным склонам левого борта реки значительно уменьшалось. Минимальные значения этого показателя, как и вычисленных индексов биоразнообразия, зафиксированы для территории хвостохранилища. Однако в годы хорошего увлажнения эта территория покрыта плотным покровом из *Chamaenerion*

angustifolium (L.) Scop., видами родов *Atriplex*, *Artemisia* и другими растениями–рудералами.

Фоновый участок представлял собой горную низкотравную степь, с куртинами *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult., *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam., *Saxifraga spinulosa* Adams, *Saussurea salicifolia* (L.) DC., а также участками кустарниковых зарослей из *Spiraea aquilegifolia* Pall. и *Dasiphora parvifolia* (Fisch.) Juz. Проплешин и полностью лишенных растительности участков в окрестностях фоновой площадки не отмечалось.

Значения большинства индексов биоразнообразия имели максимальные величины на крутых участках склона возле ГОКа и в условиях фоновой площадки (табл.). При этом распределение ($e^{H/S}$) имело большую чувствительность к числу видов и, например, в пункте № 4 и принимало наибольшие значения, хотя площадка характеризовалась крайней видовой бедностью.

По содержанию элементов–токсикантов в почвах были выявлены следующие особенности. По количеству цинка и свинца максимальные отклонения от ПДК зафиксированы на склоне возле фабрики ГОКа, а также возле неё и на территории хвостохранилища. По кадмию и меди превышений ПДК не отмечалось. Во всех пробах из селитебной зоны с. Хапчеранга регистрировались значительные превышения по содержанию мышьяка (табл.).

Таблица

Обобщенные данные по числу видов растений, индексам биоразнообразия, массового содержания ионов тяжелых металлов и мышьяка (в мг/кг почвы) и эколого-геохимических коэффициентов

№ пунктов	1	2	3	4	5	6	Фон
Покрытие, %	40	30	10	90	30	30	40
S	31	11	7	2	8	9	21
Индексы биоразнообразия							
H	2,308	1,327	1,294	0,501	0,897	1,906	2,853
$e^{H/S}$	0,324	0,343	0,521	0,825	0,307	0,747	0,826
D_{Mg}	6,163	2,323	1,255	0,256	1,517	1,662	4,969
α-Фишера	12,88	3,574	1,625	0,417	2,04	2,236	12,2
ПДК*, в мг/кг	Валовое содержание поллютантов, мг/кг почвы						
Zn (23,0)	209 ± 63	8,7 ± 2,2	31 ± 8	0	12 ± 3	0,34 ± 0,09	5,4 ± 0,8
Cd (3,0)	1,2 ± 0,4	7·10 ⁻⁴ ± 2·10 ⁻⁴	0,48 ± 0,12	1,2 ± 0,3	11·10 ⁻³ ± 2·10 ⁻³	1,7·10 ⁻⁴ ± 5·10 ⁻⁵	0,0168 ± 0,007
Pb (6,0)	137 ± 41	7,1 ± 1,8	3,6 ± 0,9	> 0,5	2 ± 0,5	2,2 ± 0,5	1,43 ± 0,2
Cu (23,0)	2,5 ± 0,6	> 1	1 ± 0,3	> 1	> 1	2 ± 0,5	1,42 ± 0,2
As (2,0)	126,7 ± 32	59,6 ± 17,9	68,6 ± 18,5	56,3 ± 14,2	21 ± 8	44 ± 13	2 ± 0,4
Коэффициенты техногенной концентрации (Kc) и суммарного показателя загрязнения (Zc)							
Kc (Zn)	38,73	1,61	5,74	-	2,22	0,063	
Kc (Cd)	71,43	0,04	28,57	71,43	0,65	0,01	
Kc (Pb)	95,8	4,97	2,52	-	1,39	1,54	
Kc (Cu)	1,76	-	0,71	-	-	1,41	
Kc (As)	63,35	29,8	34,3	28,15	10,5	22	
Zc	267,07	34,38	68,84	98,58	11,11	23,36	

Примеч.: * – предельно допустимые концентрации тяжелых металлов и мышьяка в почве согласно ГН 2.1.7.2041-06.

Номера пунктов и их характеристика: 1 – привершинная часть горы, выше развалин бывшей фабрики ГОКа (ю–в экспозиция, склон 30°); 2 – подножье склона у бывшей фабрики ГОКа (ю–в экспозиция, склон 4–5°); 3 – северная часть хвостохранилища; 4 – пойма реки Тырин, к югу от хвостохранилища, на границе луга и сухостепного склона западной экспозиции; 5 – склон к востоку от хвостохранилища (с–з экспозиция, наклон 5–7°); 6 – западная окраина с. Хапчеранга, к западу от хвостохранилища (в экспозиция, 5–7°); фон – участок степного сообщества у оз. Хапчеранга в 12 км к югу от села.

Вычисление коэффициентов техногенной концентрации и суммарного загрязнения выявил следующие тренды: в пункте 1 почвы и техноземы имели максимальный, чрезвычайно опасный уровень загрязнения поллютантами, пробы 3 и 4 – очень высокий, опасный, пробы 2 и 6 – средний, умеренно опасный, а проба 5 низкий уровень загрязненности. При этом основным загрязнителем в большинстве проб был мышьяк, а в пробах участка № 1 ещё цинк и свинец. Однако значительного угнетения растений в этом пункте не отмечено, что характеризует низкую подвижность и биоадсорбцию поллютантов представленными видами, и, возможно, имеющимися у них молекулярными механизмами защиты от их поступления или интенсификацией экскреции из клеток. Способы защиты при этом могут иметь следующие стратегии : связывание ионов токсикантов с макромолекулами как внутри клеток, так и с клетчаткой клеточной стенки, либо выталкивание их наружу с помощью ионных транспортеров (Бертини и др., 2013).

Выводы

Таким образом, сравнение валового содержания тяжелых металлов и мышьяка и вычисленных эколого-геохимических коэффициентов с индексами биоразнообразия не позволило выявить прямых достоверных взаимосвязей. Для уточнения такого рода взаимосвязей требуется сравнение количеств подвижных форм поллютантов и учета коэффициентов биологического накопления и распределения в произрастающих на этой территории видов растений.

ЛИТЕРАТУРА

Бертини И., Грей Г., Стифель Э., Валентине Дж. Биологическая неорганическая химия: структура и реакционная способность: в 2 т. Т. 1. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2013. – С. 109–117.

Лебедева Н. В., Криволицкий Д. А. Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия. – М.: НУМЦ, 2002. – С. 57–65.

Методическое указание 31-03/05. Количественный химический анализ проб почв, тепличных грунтов, илов, донных отложений, сапропелей, твердых отходов. Методика выполнения измерений массовых концентраций цинка, кадмия, свинца, меди, марганца, мышьяка, ртути методом инверсионной вольтамперометрии на анализаторах типа ТА. – Томск: НПП «Томьаналит», 2005. – 47 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Под ред. Чернова Ю. И. – М.: Мир, 1992. – С. 14–17.

Регионы и города России: интегральная оценка экологического состояния / Под ред. Н. С. Касимова. – М.: ИП Филимонов М. В., 2014. – С. 314–317.

Hammer Ø., Harpe D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica, 2001. – Vol. 4, No. 1. – 9 p.

УДК 632.122:632.937

Роль *Trichoderma* в адаптации растений томатов к воздействию цинка The role of *Trichoderma* in the adaptation of tomato plants to zinc exposure

Валиулина А. Ф., Голованова Т. И.

Valiulina A. F., Golovanova T. I.

Сибирский федеральный университет, Институт фундаментальной биологии и биотехнологии, г. Красноярск, Россия.
E-mail: valiulina1988@mail.ru, tigoivanova@mail.ru

Siberian Federal University, Institute of fundamental biology and biotechnology, Krasnoyarsk, Russia

Реферат. Исследования показали, что на взаимоотношение грибов *Trichoderma asperellum* штамм МГ-97 и *Solanum lycopersicum* большое влияние оказывали ионы цинка в концентрации: 1×10^{-5} моль/л и 5×10^{-5} моль/л. Эти концентрации оказывали влияние на содержание фотосинтетических пигментов *Solanum lycopersicum* и приводили к деградации общего содержания пигментов и изменению соотношения пулов зеленых и желтых фотосинтетических пигментов. Критической концентрацией цинка являлась 5×10^{-5} моль/л. Грибы рода *Trichoderma* снижали токсическое действие цинка. Их влияние на ростовые процессы растений неоднозначно, зависело от содержания цинка в среде, времени его воздействия и от возраста самого растения. Наибольшее влияние микромицет на растения наблюдалось при их выращивании на среде, содержащий цинк в концентрации 5×10^{-5} моль/литр.

Summary. The research shows that the relationship of MG-97 *Trichoderma asperellum* and *Solanum lycopersicum* is influenced by zinc ions at concentrations of 1×10^{-5} mol/l and 5×10^{-5} mol/l. These concentrations affect the content of photosynthetic pigments in *Solanum lycopersicum*, lead to the decrease of the total amount of pigments, and change the ratio of pools of green and yellow photosynthetic pigments. The critical zinc concentration is 5×10^{-5} mol/l. Introducing *Trichoderma asperellum* removes the inhibiting effect of zinc and increases physio-morphological and biophysical parameters of the plants. The effect of *Trichoderma* on plant growth processes is not unambiguous, depended on the zinc content in the environment, the time of its impact and the age of the plant. The greatest influence of micromycetes on plants observed the concentration of zinc 5×10^{-5} mol/l.

Растения находятся в постоянных условиях стресса, на рост и развитие которого оказывают влияние целый ряд как абиотических, так и биотических факторов. Во многих случаях эти условия складываются неблагоприятно, что приводит к резкому снижению урожая и даже гибели посевов. Среди многочисленных абиотических факторов особое место занимают тяжелые металлы (Чиркова, 2002). Поступающие из различных источников тяжелые металлы аккумулируются в почве, которая является участником всех процессов трансформации и миграции веществ, протекающих в биосфере. Дальнейшее влияние металлов зависит от их химической природы и свойств почв (Панин, 2009). Действие металлов на растительный организм зависит от природы элемента, содержания его в окружающей среде, от формы его химического соединения, вида загрязнения, срока от момента загрязнения. Одним из таких элементов, оказывающих существенное влияние на рост и развитие растений, является цинк. Основные функции цинка в растениях связаны с метаболизмом углеводов, протеинов и фосфатов, а также с образованием ДНК и рибосом. В растениях цинк наряду с его участием в дыхании, белковом и нуклеиновом обменах регулирует рост и развитие растений. Однако цинк проявляет высокую степень не только биологической активности, но и токсичности. Накапливаясь в почве, он может достичь критической концентрации и привести не только к снижению урожайности растений, но и к его гибели (Скочилова, Закаменская, 2011). В связи с этим проблемы неоднозначного влияния данного металла на растительный организм вызывают усиленный интерес к его изучению как стрессового фактора. На влияние цинка на растения могут оказывать микроорганизмы, совместно обитающие с растениями. Они оказывают положительное влияние на целый комплекс физиолого-биохимических программ, протека-

ющих в растительном организме, обеспечивают их необходимыми элементами питания и регуляторами роста, защищают растения от патогенных микроорганизмов, способствуют повышению устойчивости к различным стрессовым факторам (Komy et al., 2015). К таким микроорганизмам-антагонистам патогенов относятся грибы рода *Trichoderma* (Голованова, Аксентьева, 2003; Голованова, Логинова, 2005), которые являются продуцентами комплекса антибиотических веществ, обладающих высокой физиологической активностью, и подавляют рост и развитие целого ряда фитопатогенных микроорганизмов путем индуцирования системной и локальной резистентности растений. Под действием метаболитов, выделяемых грибом-антагонистом, происходит изменение транспорта и распределение ассимилятов в растении, изменяется биохимическая направленность, увеличивается рост и развитие корневой системы и масса хозяйственно ценных органов. Накопление сухой массы растением может быть связано с интенсивностью фотосинтеза, протекание которого зависит от состояния фотосинтетического аппарата, на формирование и функционирование которого, вероятно, оказывают влияние микроорганизмы-антагонисты. Цель данного исследования – изучить влияние *Trichoderma asperellum* на биофизические показатели *Solanum lycopersicum*, выращенных при различных концентрациях цинка.

В качестве тест-объекта использовали растения томатов – *Solanum lycopersicum* ‘Лакомка’. Это высокоурожайный, раннеспелый сорт. Растение детерминантное, высотой 55–60 см. В качестве микроорганизмов-антагонистов – грибы *Trichoderma asperellum* штамма МГ-97. Растения выращивали в условиях естественного освещения в течение 60 суток, освещенность на уровне проростков составляла 300 мкмоль фотонов м⁻² с⁻¹, относительная влажность воздуха – 75 ± 3%, температура воздуха колебалась в пределах 25 ± 2°C. Количество растений в каждом варианте – 50 штук. Перед посевом семян проводили их поверхностную стерилизацию. Часть семян опудривали спорами *Trichoderma asperellum*. Семена проращивали рулонным методом (Бенкен, 1980). Проросшие семена помещали в емкости с отстоянной водопроводной водой. На восьмые сутки часть проростков оставляли в емкостях с отстоянной водопроводной водой, а другую помещали в отстоянную водопроводную воду, содержащую цинк в различных концентрациях (1·10⁻⁵ моль/литр и 5·10⁻⁵ моль/литр). В качестве контроля использовали растения, семена которых не обработаны спорами *Trichoderma* и выращены на водопроводной воде. Концентрацию пигментов измеряли спектрофотометрическим методом по молярным коэффициентам экстинкции на приборе Specol 1300 (analytic jena, Германия). Вычисление концентрации зеленых и желтых пигментов проводили по формулам (Wintermans, De Mots, 1965):

$$C_a = 13,7 \times (D_{665} - D_{720}) - 5,76 \times (D_{649} - D_{720})$$

$$C_b = 25,8 \times (D_{649} - D_{720}) - 7,6 \times (D_{665} - D_{720}),$$

$$C_{кар} = ((D_{470} - D_{720}) - C_a \times 0,001666 - C_b \times 0,03315) / 0,21, \text{ где}$$

C_a – концентрация хлорофилла *a*, C_b – концентрация хлорофилла *b*, $C_{кар}$ – концентрация желтых пигментов, D – оптическая плотность раствора при заданной длине волны.

Количество пигментов рассчитывали по формуле:

$$M = (C \times V) / m, \text{ где}$$

C – концентрация пигментов, V – объем навески (мл), m – масса навески (мг).

Для статистической обработки экспериментальных результатов использовали пакет программы Microsoft Excel 2007. Оценку достоверности различий средних проводили на основе критерия Стьюдента при уровне вероятности не менее 95 %. Достоверность действия фактора проводили с использованием дисперсионного анализа. В таблице приведены средние арифметические значения с двухсторонним доверительным интервалом из 3–5 независимых экспериментов, каждый из которых проведен в 50 биологических повторностях.

Показателем, который характеризует состояние растений в условиях стресса, является содержание пигментов в листьях растений. Оптимальное соотношение пигментов обеспечивает работу фотосинтетического аппарата и позволяет создавать большой запас ассимилятов для формирования урожая. Пигменты являются фотоакцепторами, от их количества и эффективности работы зависит продуктивность растений. Исследования показали, что содержание зеленых пигментов в растениях зависело от концентрации цинка в среде. Цинк в концентрациях 1 × 10⁻⁵ моль/л и 5 × 10⁻⁵ моль/л приводил к уменьшению количества хлорофилла и снижению отношения хлорофиллов *a* и *b* (табл.). Возможно, снижение общего содержания хлорофилла и изменение соотношения его форм связано с влиянием

цинка на деградацию как хлорофилла *a*, так и хлорофилла *b* (табл.), что экспериментально доказано О. Аюени (Аюени et al., 2010). Существенное влияние цинка на содержание каротиноидов и изменение соотношения пулов зеленых и желтых фотосинтетических пигментов проявлялось на более поздних стадиях развития растений. Содержание желтых пигментов на 25-е сутки практически не изменялось, существенное влияние цинка на содержание каротиноидов проявлялось на 4-е и 60-е сутки во всех исследуемых вариантах. Увеличение концентрации цинка сопровождалось уменьшением содержания желтых пигментов (табл.). Наибольшее действие грибов *Trichoderma asperellum* проявлялось на 45-е сутки развития растений: в первом варианте содержание желтых пигментов увеличивалось на 15 %, во втором и третьем вариантах – на 47 % и 62 %, соответственно, то есть вид *Trichoderma* не только нивелировал отрицательное действие цинка, но и способствовал накоплению каротиноидов (табл.).

Таблица

Влияние *Trichoderma* на содержание пигментов (мг/г.с.м.) и их соотношение у *Solanum lycopersicum*

Пигменты	Сутки	Растения, выращенные на водопроводной воде (вариант 1)		Растения, выращенные на растворе, содержащем Zn (1×10^{-5} моль/литр) (вариант 2)		Растения, выращенные на растворе, содержащем Zn (5×10^{-5} моль/литр) (вариант 3)	
		-Trichoderma	+Trichoderma	-Trichoderma	+Trichoderma	-Trichoderma	+Trichoderma
Хл. <i>a</i>	25	0,46 ± 0,02	0,56 ± 0,03	0,43 ± 0,02	0,45 ± 0,01	0,35 ± 0,02	0,37 ± 0,01
	45	1,01 ± 0,05	1,12 ± 0,08	0,45 ± 0,01	0,67 ± 0,02	0,37 ± 0,02	0,65 ± 0,03
	60	1,28 ± 0,08	1,54 ± 0,05	0,85 ± 0,07	0,95 ± 0,08	—	0,44 ± 0,05
Хл. <i>b</i>	25	0,28 ± 0,04	0,25 ± 0,01	0,18 ± 0,01	0,22 ± 0,00	0,22 ± 0,01	0,16 ± 0,01
	45	0,31 ± 0,02	0,35 ± 0,01	0,16 ± 0,01	0,23 ± 0,06	0,13 ± 0,05	0,22 ± 0,01
	60	0,61 ± 0,02	0,55 ± 0,04	0,44 ± 0,06	0,39 ± 0,05	—	0,24 ± 0,01
Хл. (<i>a+b</i>)	25	0,74 ± 0,03	0,81 ± 0,01	0,53 ± 0,01	0,67 ± 0,01	0,65 ± 0,02	0,53 ± 0,01
	45	1,32 ± 0,04	1,47 ± 0,07	0,62 ± 0,01	0,90 ± 0,05	0,50 ± 0,04	0,87 ± 0,03
	60	1,90 ± 0,03	2,09 ± 0,01	1,29 ± 0,03	1,34 ± 0,03	—	0,68 ± 0,05
Хл. <i>a/b</i>	25	1,64	2,24	2,38	2,04	1,59	2,31
	45	3,25	3,20	2,81	2,91	2,81	2,95
	60	2,10	2,31	1,93	2,43	—	1,83
Каротиноиды	25	0,13 ± 0,02	0,16 ± 0,01	0,13 ± 0,01	0,13 ± 0,01	0,17 ± 0,01	0,12 ± 0,01
	45	0,26 ± 0,02	0,30 ± 0,04	0,15 ± 0,01	0,22 ± 0,07	0,13 ± 0,07	0,21 ± 0,02
	60	0,35 ± 0,02	0,41 ± 0,03	0,27 ± 0,04	0,31 ± 0,03	—	0,18 ± 0,01
Хл. (<i>a+b</i>)/Каротиноиды	25	5,6	5,1	4,0	5,1	3,8	4,4
	45	5,1	4,9	4,1	4,1	3,8	4,1
	60	5,4	5,1	4,8	4,3	—	3,7

Влияние тяжелых металлов и степень физиологического стресса оценивали не только по содержанию зеленых и желтых пигментов растения, но и по их соотношению. Соотношение пулов зеленых и желтых пигментов является немаловажным показателем напряженности энергетических процессов в хлоропластах (Бессонова, 2006). Исследования показали, что соотношение хл (*a + b*)/каротиноиды в листьях растений первого варианта находилось в пределах от 5,1 до 5,6 (растения, семена которых не обработаны *Trichoderma*) и от 4,9 до 5,1 (семена, обработанные спорами гриба штамма МГ–97). Такое отношение фотосинтетических пигментов является типичным для здоровых, хорошо функционирующих зеленых растений. Однако произрастание растений в условиях, характеризующихся повышенным содержанием цинка, приводило к изменению величины данного показателя. Выявлены различия между соотношениями зеленых и желтых пигментов у всех вариантов: соотношение хл (*a + b*)/каротиноиды уменьшалось от первого к третьему варианту (табл.). *Trichoderma* частично нивелировал негативное действие ионов цинка. Под влиянием *Trichoderma* увеличивалось общее содержание зеленых пигмен-

тов, изменялся качественный состав различных форм пигментов, общее увеличение зеленых пигментов происходило за счет хлорофилла *a* (табл.). Полученные данные указывают на отличие в проявлении действия грибов рода *Trichoderma* на содержание зеленых пигментов растений при различных концентрациях цинка в среде. Наибольший эффект воздействия *Trichoderma* проявлялся при больших концентрациях тяжелого металла, что согласуется с данными F. Mastouri, T. Bjorkman, G. E. Harman (Mastouri et al., 2010), где говорится о том, что в условиях стресса данный гриб проявляет наибольшую активность в отношении растений. Аналогичная закономерность наблюдалась и по изменению содержания каротиноидов в растениях (табл.). *Trichoderma* не только нивелировал отрицательное действие цинка, но и способствовал накоплению каротиноидов.

Таким образом, предпосевная обработка семян растений спорами гриба *Trichoderma* увеличивала общее содержание пигментов в течение всего срока развития растения независимо от условий его выращивания. Однако эффективность действия микромицет зависела от концентрации цинка в среде и времени его воздействия на растение.

ЛИТЕРАТУРА

Бенкен А. А., Хацкевич Л. К. Оценка устойчивости растений к почвенным фитопатогенам // Микология и фитопатология, 1980. – Т. 14, вып. 6. – С. – 531 – 538.

Бессонова В. П. Влияние тяжелых металлов на фотосинтез растений. – Днепропетровск: ДГАУ, 2006. – 208 с.

Голованова Т. И., Аксентьева А. А. Физиолого–морфологические параметры растений при действии спор гриба рода *Trichoderma* // Вестник Красноярского государственного университета. – Красноярск, 2003. – С. 134 – 139.

Голованова Т. И., Логинова Е. А. Реакция фотосинтетического аппарата на обработку растений пшеницы спорами гриба рода *Trichoderma* // Вестник Красноярского государственного университета. – Красноярск, 2005. – С. 210 – 215.

Панин М. С., Калентьева Н. В. Формы соединений цинка в почвах Семипалатинского Прииртышья при полиэлементном и цинковом видах загрязнения // Сибирский экологический журнал, 2009. – №1. – С. 9 – 16.

Скочилова Е. А., Закаменская Е. С. Накопление меди и цинка растениями мари белой (*Chenopodium album* L.) на территории республики Марий Эл // Агрохимия, 2011. – № 3, – С.72 – 75.

Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений: учеб. пособие. – СПб.: Изд-во С. –Петербург. ун-та, 2002. – 244 с.

Ayeni O. O., Ndakidemi P. A., Snyman R. G., & Odendaal J. P. Chemical biological and physiological indicators of metal pollution in wetlands // Scientific Research and Essays, 2010. – Vol. 5(15). – P. 1938–1949.

Komy M. H., Saleh A. A., Eranthodi A., Molan Y. Y. Characterization of Novel *Trichoderma asperellum* Isolates to Select Effective Biocontrol Agents Against Tomato Fusarium Wilt // Plant Pathology J., 2015. – Vol.31, № 1. – P. 50 – 60.

Mastouri F., Bjorkman T., Harman G. E. Seed treatment with *Trichoderma harzianum* alleviates biotic, abiotic, and physiological stresses in germinating seeds and seedlings // Phytopathology, 2010. – P. 1213 –1221.

Wintermans J. F. G. M., De Mots A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their phenophytins in ethanol // Biochimica et Biophysica Acta, 1965. – Vol. 109. – P. 448 – 453.

УДК 574.24:582.475:630*43

Оценка стрессовой реакции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на пирогенное воздействие в условиях Красноярской лесостепи

Estimation of the stress reaction of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) on the pyrogenic effect in the conditions of the Krasnoyarsk forest-steppe

Гетте И. Г.¹, Косов И. В.², Коротаева Н. Е.³, Боровский Г. Б.³

Gette I. G.¹, Kosov I. V.², Korotaeva N. E.³, Borovskii G. B.³

¹ ФГАОУ ВО Сибирский федеральный университет, г. Красноярск, Россия. E-mail: GetteIrina@yandex.ru

² Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН г. Красноярск, Россия. E-mail: letter-box@list.ru

³ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск, Россия. E-mail: knev73@sifibr.irk.ru

¹ Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

² Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

³ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russia

Реферат. Для определения способности к восстановлению и к сохранению акклимационных эффектов было проведено полуколичественное определение содержания белков теплового шока (heat shock proteins, Hsp) и фотосинтетической активности хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), как критериев в оценке общего физиологического статуса. Исследования проводились в сосновых молодняках зеленомошно–разнотравной группы типов леса, располагающихся в лесостепной зоне Южной Сибири. На опытном участке в 2017 г. проводилось экспериментальное контролируемое выжигание. Проведенные экспериментальные исследования выявили различия в относительном параметре замедленной флуоресценции и в содержании Hsp, свидетельствующие о модификации некоторых физиологических процессов в растениях после экспериментального выжигания.

Summary. For the evaluation of pine needles (*Pinus sylvestris* L.) stability and reconstructive period after the fire the determination of the heat shock proteins (Hsp) and photosynthetic activity were indicated. The object of research was pine saplings (I age class) from the rich in herbs forest with abundant pleurocarpous moss that was located in forest steppe zone of South Siberia. In the pilot site in 2017 a controlled burning that simulating a low-intensity fire was carried out. Our results are indicative of differences in the relative parameter of delayed fluorescence and in the content of Hsp. This can lead to a conclusion that some physiological processes in plants are modified by stress events.

Лесные пожары являются одним из важнейших циклически повторяющихся экологических факторов, которые сопровождают бореальные леса на протяжении длительного периода их развития, и в настоящее время рассматриваются с позиции мощного и активно действующего фактора формирования лесных биогеоценозов (Иванова, 2014). Они определяют рост и развитие древесных растений не только через изменение температурного режима, но и через воздействие на среду обитания. Распределение лесных пожаров по территории Сибири неравномерно: в основном они сосредоточены в районах с насаждениями лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), которые характеризуются повышенной пожароопасностью (Евдокименко, 2008; Валендик и др., 2014).

В настоящее время все больший интерес проявляется к изучению влияния различных стрессовых факторов на рост и развитие растений. Под влиянием различных стрессов в растениях происходят многочисленные изменения на анатомо-морфологическом, физиолого-биохимическом, регенерационном и т. д. уровнях. Лесные пожары можно отнести к стрессовым абиотическим факторам, с коротким интервалом действия высоких температур. Ассимилирующие органы древесных растений являются наиболее чувствительными к изменениям окружающей среды (Тужилкина, 2009). Конвективный поток

низового пожара оказывает непосредственное влияние на вегетативные органы растений, что впоследствии сказывается на состоянии организма в целом. Именно изменение активности фотосинтеза и синтеза стрессовых белков часто является первой реакцией при тепловом стрессе (Гирс, 1982; Wahid et. al., 2007; Timperio et. al., 2008).

Проведение исследований по оценке первичной реакции растительных организмов на тепловой шок в условиях естественного пожара методологически невозможно. Тогда как, контролируемое выжигание позволяет получить характеристики температурного воздействия и проследить стрессовую реакцию дерева как сразу, так и через необходимый промежуток времени.

Таким образом, цель нашей работы заключалась в определении фотосинтетической активности и содержания Hsp а так же способности к восстановлению ассимиляционного аппарата хвои сосны обыкновенной, подвергавшейся тепловому стрессу при низовом пожаре.

Район исследования расположен в 5 км к северо-востоку от п. Устюг Емельяновского района Красноярского края и представляет собой участок островной лесостепи на дерново-подзолистой почве с насаждением сосняка 1 класса возраста зеленомошно-разнотравной группы типов леса. В 2017 г. был заложен экспериментальный участок (ЭУ), на котором было проведено контролируемое горение методом отжига от одной стороны участка, имитирующий кромку низового пожара слабой силы. Для оценки интенсивности воздействия конвективного теплового потока в ходе экспериментального выжигания использованы термопарные датчики, установленные в кроне модельных деревьев на высоте 3 м. Для измерения температуры конвективного потока использовались хромель-алюмелевые термопары в мягкой изоляции, автономные регистраторы (логгеры) EClerk–USB.

Удобным и перспективным методом несущим информацию о функционировании первичных реакций фотосинтеза является метод регистрации флуоресценции хлорофилла, исходя из того, что состояние фотосинтетического аппарата в значительной степени соответствует общему состоянию растения. Определение параметров замедленной флуоресценции проводилось на флуориметре Фотон-10 (Россия). Учитывались методические рекомендации для отбора хвои сосны обыкновенной и их анализа (Григорьев и др., 1996; Григорьев, Андреев, 2012). Немаловажным показателем физиологического состояния древостоев в послепожарный период является изменение содержания фотосинтетических пигментов в хвое. Содержание фотосинтетических пигментов определяли в хвое второго года жизни с помощью спектрофотометра SPEKOL1300 Analytik Jenna AG после экстракции в 85 % ацетоне (Гавриленко, 2003). Для оценки содержания стрессовых белков в хвое использован современный высокочувствительный аналитический метод выделения и полуколичественной оценки содержания белков теплового шока растений (Вестерн–блоттинг). Отбор образцов для регистрации замедленной флуоресценции и определения содержания Hsp производился через 30 минут после экспериментального выжигания, а так же на 3е и 5е сутки. Количественный состав фотосинтетических пигментов определен на следующие сутки после эксперимента.

Анализируя температурные профили, представленные на рис. 1, можно отметить, что горение протекало в различных фазах, принимая ускоренную или устойчивую форму. Колебания температур во время горения связаны с периодическими возмущениями ветра в зоне эксперимента, в том числе при полном штиле. Интенсивное и быстрое сгорание легкогорючего материала (рис. 1а) вызвано подтоком воздуха и на графике имеет один пик в одной точке кроны, с меньшей продолжительностью, но более высокой температурой. Устойчивое горение (рис. 1б) без ускорения движения воздуха может сопровождаться двумя и более пиками температур, и более продолжительным воздействием температуры в одной точке кроны. Средние температуры в кроне модельных деревьев составили $46 \pm 7^\circ\text{C}$, что превышает физиологический оптимум вида. Температуры выше 30°C оказывали влияние в диапазоне от 5,5 до 11,8 минут, максимальные значения варьировали от 48°C до 76°C . Такое непродолжительное влияние высоких температур может запускать в растениях многочисленные структурные и функциональные изменения, важное место среди которых занимают изменения фотосинтетического аппарата. На рис. 2 представлен относительный показатель замедленной флуоресценции (ОПЗФ) для двухлетней хвои сосны обыкновенной в краткосрочной динамике восстановления.

Для побегов, отобранных с пробной площади после проведения экспериментального выжигания, уровень фотосинтетической активности снижается, относительно контроля. Однако уже на 2 и 5

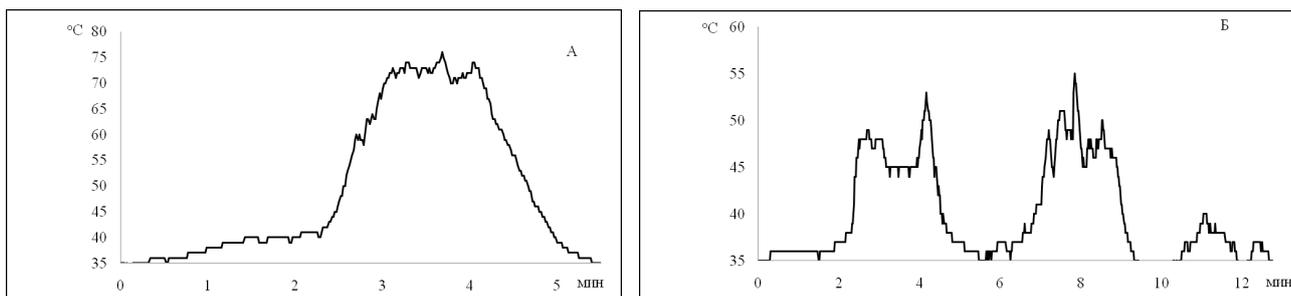


Рис. 1. Графики температуры конвективного потока от кромки пожара (температурные профили получены с модельных деревьев).

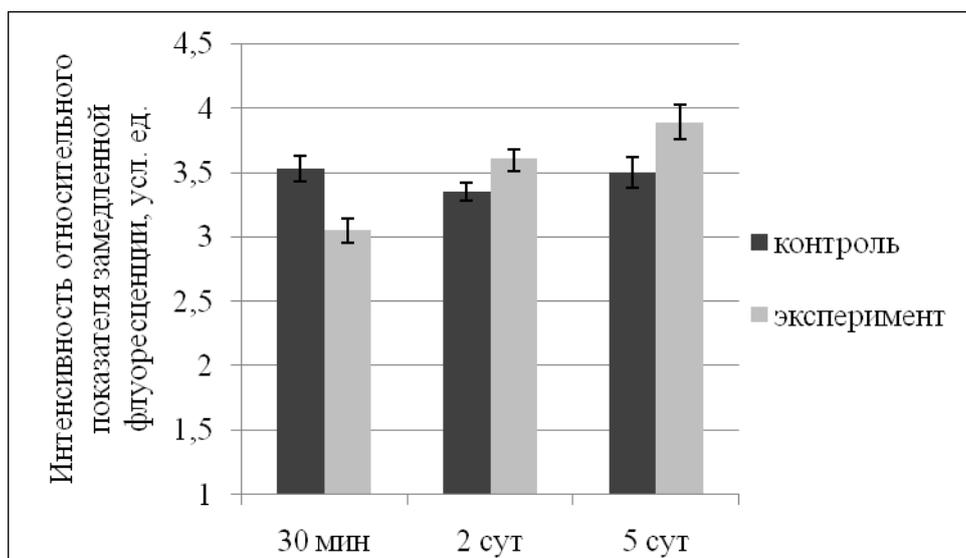


Рис. 2. Относительный показатель замедленной флуоресценции хвои сосны обыкновенной сразу после проведения искусственного выжигания и в краткосрочной динамике.

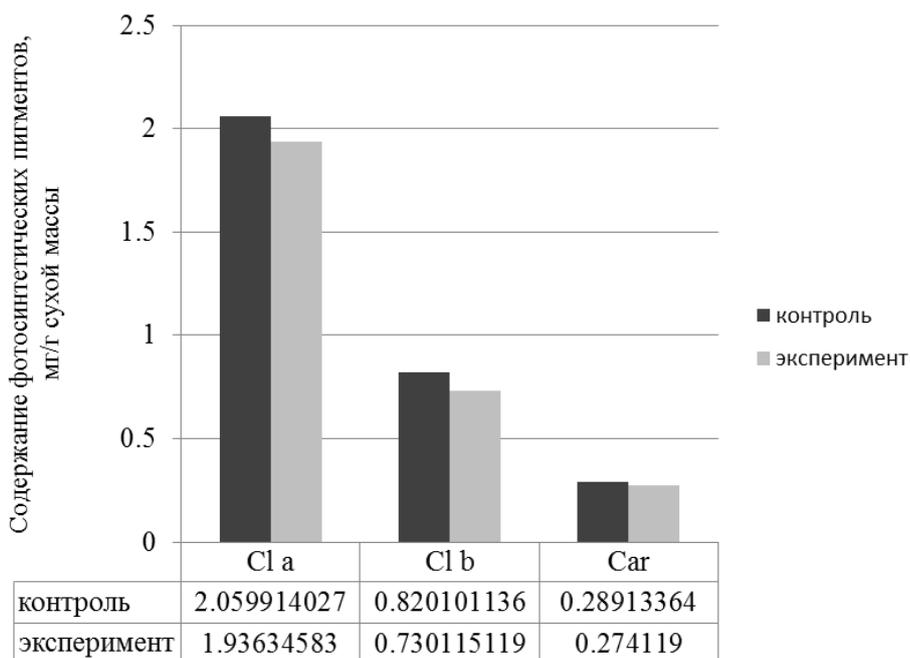


Рис.3. Содержание хлорофиллов *a*; *b*, каротиноидов

сутки наблюдается восстановление фотосинтетической активности хвои, испытавшей влияние высоких температур конвективного потока. При этом в периоде восстановления наблюдается некоторое увеличение ОПЗФ относительно контрольных деревьев, не испытывающих действия огня.

Известно, что отклонение температуры среды от оптимальной зоны, свойственной виду, влияет на количественные и качественные характеристики пигментного фонда пластид, структурную организацию хлоропластов и их функциональную активность (Гирс 1982, Судачкова и др., 2016). Так как в результате горения на ассимиляционные органы воздействуют высокие температуры, был отобран материал для оценки состояния и соотношения фотосинтетических пигментов с модельных деревьев. Данные сравнительного анализа содержания хлорофиллов а и b, каротиноидов (рис. 3) в хвое отражают небольшое снижение количества пигментов после контролируемого выжигания.

Одним из проявлений защитных механизмов фотосинтезирующих органов растений является ускоренный синтез белков теплового шока, действующих как молекулярные шапероны (heat shock proteins, Hsp) (Кулаева, 1997; Xu et. al., 2011). При этом функционирование высокомолекулярных белков (110–50 кДа) осуществляется только при участии низкомолекулярных белков (40–15 кДа). На рис. 4 представлены данные по полуколичественному содержанию высокомолекулярного Hsp 101 и низкомолекулярного Hsp 17.6, по отношению к контролю. Сведений о содержании Hsp в хвое голосеменных крайне мало. Однако, имеются данные о том, что с небольшими количественными изменениями Hsp 101 присутствует в клетке постоянно, Hsp 17.6 накапливается преимущественно в теплое время года (Korotaeva et. al., 2012), что подтверждается полученными результатами, для контрольных образцов. Прекращение кратковременного действия теплового шока, вызванного огневым воздействием, и возврат температуры к фоновым значениям привело к небольшому увеличению содержания стрессовых белков в хвое, отражающих первичную стрессовую реакцию деревьев на пирогенное воздействие. Тогда как на 2 экспериментальные сутки, после выжигания, отмечено значительное увеличение в содержании Hsp 101 и 17.6. Подобное накопление могло быть следствием продолжительного тления подсти-

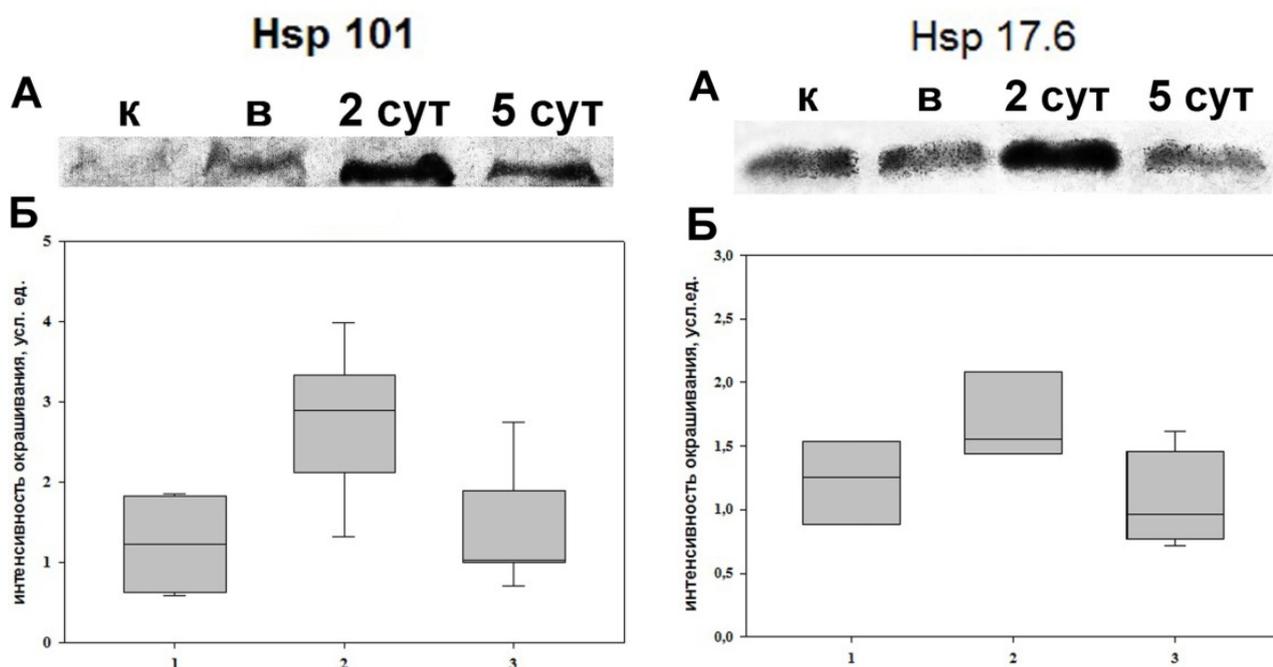


Рис. 4. Изменение содержания Hsp101 и Hsp17,6 в хвое сосны обыкновенной сразу после проведения искусственного выжигания и в краткосрочной динамике (Представлено изображение типичной мембраны после визуализации антител (А) и результат денситометрической оценки интенсивности окрашивания белковых пятен Б (к – контроль; в – через 30 мин после выжигания; 2сут – через 2 сутки после выжигания; 5сут – через 5сутки после выжигания. Интенсивность окрашивания каждого белка представлена в условных единицах относительно контроля, принятого за 1).

лающей поверхности, и как результат прогрев поверхностного слоя почвы и корней, а так же живых клеток камбия, что отразилось на состоянии организма в целом. В краткосрочной динамике, по результатам на 5 экспериментальные сутки, отмечено снижение низкомолекулярного Hsp почти до контрольного уровня. Тогда как полуколичественное содержание Hsp 101 снижается относительно 2 суток, однако превышает контрольные значения.

Проведенные экспериментальные исследования выявили признаки стрессового состояния древесной части через изменение фотосинтетической активности, пигментного комплекса, а так же полуколичественное определение содержания специфических белков теплового шока, как сразу после действия высоких температур, так и в краткосрочном периоде восстановления. Непродолжительное воздействие высоких температур на древесную часть привело к незначительному увеличению фотосинтетической активности в периоде восстановления. Отмечено накопление стрессовых белков в хвое, что может представлять один из компонентов защитной реакции, определяющих возможность восстановления нормальной жизнедеятельности.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научно-го проекта № 17-34-50051 «мол_нр» (Оценка содержания стрессовых белков в хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) после низовых пожаров в условиях Красноярской лесостепи).

ЛИТЕРАТУРА

- Валендик Э. Н., Кисляхов Е. К., Рыжкова В. А., Пономарев Е. И., Голдаммер Й. Г.** Лесные пожары в средней Сибири при аномальных погодных условиях // Сибирский лесной журнал, 2014. – № 3. – С. 43–52.
- Гирс Г. И.** Физиология ослабленного дерева. – Новосибирск: Наука, 1982. – 246 с.
- Гавриленко В. Ф.** Большой практикум по фотосинтезу: учеб. пособие. – М.: Академия, 2003. – 256 с.
- Григорьев Ю. С., Андреев Д. Н.** К вопросу о методике регистрации замедленной флуоресценции хлорофилла при биоиндикации загрязнения воздушной среды на хвойных // Естественные науки, 2012. – № 2. – С. 36–39.
- Григорьев Ю. С., Фуряев Е. А., Андреев А. А.** Способ определения содержания фитотоксических веществ. Патент № 2069851 // Бюллетень изобретений от 27.11.1996 № 33.
- Евдокименко М. Д.** Пирогенная дигрессия светлохвойных лесов Забайкалья // География и природные ресурсы, 2008. – № 2. – С. 109–116.
- Иванова Г. А.** Воздействие пожаров на компоненты экосистемы среднетаежных сосняков Сибири. – Новосибирск: Наука, 2014. – 232 с.
- Кулаева О. Н.** Белки теплового шока и устойчивость растений к стрессу // Соросовский образовательный журнал, 1997. – № 2. – С. 5–13.
- Судачкова Н. Е., Романова Л. И., Астраханцева Н. В., Новоселова М. В., Косов И. В.** Стрессовые реакции деревьев сосны обыкновенной на повреждение низовым пожаром // Сибирский экологический журнал, 2016. – № 5. – С. 739–749.
- Тужилкина В. В.** Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение // Экология, 2009. – № 4. – С. 243–248.
- Korotaeva N. E., Oskorbina M. V., Kopytova L. D., Suvorova G. G., Borovskii G. B., Voinikov V. K.** Variations in the content of stress proteins in the needles of common pine (*Pinus sylvestris* L.) within an annual cycle // Journal of Forest Research, 2012. – Т. 17. № 1. – С. 89–97.
- Timperio. M, Egidi G., Zolla L.** Proteomics applied on plant abiotic stresses: role of heat shock proteins (HSP) // Journal Proteomics, 2008. – V. 71(4). – P. 391–411.
- Wahid A., Gelani S., Ashraf M., Foolad M. R.** Heat tolerance in plants: An overview // Environmental and Experimental Botany, 2007. – V. 61 (3). – P. 199–223.
- Xu Y., Zhan C., Huang B.** Heat Shock Proteins in Association with Heat Tolerance in Grasses // International Journal of Proteomics, 2011. – V1. – 11 p.

УДК 581.5:581.192.7

**Влияние фитогормонов на рост зародышей семян
Fraxinus mandshurica Rupr.**

**Effect of phytohormones on the growth of the seed embryo
Fraxinus mandshurica Rupr.**

Дулин А. Ф., Новикова Д. О.

Dulin A. F., Novikova D. O.

Тихоокеанский государственный университет, г. Хабаровск, Россия. E-mail: d-Hibiskus@yandex.ru; novikovad93@mail.ru

Pacific State University, Khabarovsk, Russia

Реферат. Обработка цветков *Fraxinus mandshurica* Rupr. экзогенными регуляторами роста приводила к изменению глубины покоя сформировавшихся семян. Установлено, что процессы выхода из состояния покоя и рост изолированных зародышей *Fraxinus mandshurica* стимулировались салициловой кислотой, эпибрасинолидом, гибберелловой кислотой и ингибировались индолилмасляной кислотой. Совместное применение гибберелловой и индолилмасляной кислоты снимало ингибирующее действие индолилмасляной кислоты на ростовые процессы.

Summary. Processing of flowers *Fraxinus mandshurica* Rupr. by exogenous regulators led to change of formed seeds' rest depth. It was found that the processes of quiescence and growth of isolated embryos of *Fraxinus mandshurica* were stimulated by salicylic acid, epibrassinolide, gibberellic acid and inhibited by indolyl acid. The combined use of gibberellic and indolyl acid removed the inhibitory effect of indolyl acid on the growth processes.

Состояние покоя и процесс прорастания семян находится под контролем гормональной системы. Имеются многочисленные данные об участии в процессе прорастания индолилуксусной, гибберелловой и абсцизовой кислот, цитокининов, этилена. Ведущая роль в формировании покоя семян отводится индолилуксусной кислоте. В меньшей степени изучена роль жасминовой и салициловой кислот, брассиностероидов. Весьма ограничено количество исследований по влиянию экзогенных фитогормонов на становление покоя в процессе формирования семян (Николаева и др., 1999). Экологические факторы, оказывая значительное влияние на процессы роста, развития и продуктивности растений, проявляют свое действие и на показателях сформировавшихся семян: морфологических, анатомических, физиологических и биохимических (Baskin, Baskin, 1998). Особый интерес представляет изучение становления морфофизиологического покоя, который является результатом взаимодействия морфологической (недоразвитие зародыша) и физиологической (физиологический механизм торможения) составляющих.

Задачей настоящего исследования является воздействие экзогенных регуляторов роста на становление покоя в процессе формирования семян, совместного влияния фитогормонов на выход из состояния покоя и рост изолированных зародышей.

Объектом нашей работы являлись изолированные зародыши *Fraxinus mandshurica* Rupr. (тип покоя семян – морфофизиологический). Время сбора плодов: в конце октября, после листопада. Зародыши изолировали из семян, предварительно замоченных на две недели в условиях холодильника. Изолированные зародыши помещали для проращивания в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную растворами регуляторов роста: салициловой кислотой, гибберелловой кислотой, эпибрасинолидом и индолилмасляной кислотой. В качестве контроля использовали дистиллированную воду. Зародыши проращивали при освещении лампами дневного света при температуре 20–22 °С, морфометрические показатели снимали на 12 сутки. Обработку цветков материнских растений *Fraxinus mandshurica* проводили опрыскиванием водными растворами регуляторов роста. Выход зародышей из

состояния покоя оценивали по признакам – синтез хлорофилла, раскрытие семядолей и рост корня. Повторность опытов пятикратная, биологическая – двукратная. Проводилась статистическая обработка данных.

Фитогормоны и их аналоги широко используются в практике сельского хозяйства для регуляции темпов роста и развития растений, повышения их продуктивности и являются мощным экологическим фактором химического воздействия на растительный организм. Представляло интерес выяснить, как некоторые регуляторы роста при обработке материнских растений влияют на качество формирующихся семян.

Обработка цветков *Fraxinus mandshurica* Rupr. приводила к формированию семян, различающихся по глубине покоя в зависимости от используемого регулятора роста. В контрольном варианте через две недели прорастала пятая часть изолированных зародышей. Столь же глубоким покоем обладали семена в варианте с обработкой цветков этрелом. Все другие используемые регуляторы роста: эпибрасинолид, индолилмасляная кислота, бензиламинопурин, гибберелловая кислота и хлорхолинхлорид – характеризовались формированием семян с меньшей глубиной покоя – число проросших изолированных зародышей варьировало от 50 до 100 %. Наибольшее количество семян с менее глубоким покоем формировалось в вариантах с эпибрасинолидом и бензиламинопурином. Обнаружена связь между концентрацией эпибрасинолида и глубиной покоя семян. В варианте с концентрацией 0,01 мг/л и 0,1 мг/л прорастало 70 % изолированных зародышей. А в варианте с концентрацией 0,5 мг/л прорастали все.

Проращивание изолированных зародышей на растворах фитогормонов сказывалось на выходе их из состояния покоя и ростовых процессах. Применение салициловой кислоты в концентрации 10^{-4} М и эпибрасинолида в концентрации 10^{-7} М сопровождалось более ранним выходом зародышей из состояния покоя, а использование индолилмасляной кислоты в концентрациях 5 мг/л и 10 мг/л, напротив, приводило к задержке выхода семян из состояния покоя.

Влияние различных концентраций салициловой кислоты на рост вышедших из состояния покоя зародышей отражено в табл. 1. Все три используемые концентрации: 10^{-4} , 10^{-5} , 10^{-6} М оказали стимулирующее влияние на линейные размеры оси зародыша и сырую массу проростка. Оптимальная концентрация фитогормона составила 10^{-4} М, при этом величина оси была больше контрольного варианта на 53 %, а сырая масса проростка – на 47 %.

Таблица 1

Влияние салициловой кислоты на рост изолированных зародышей *Fraxinus mandshurica* Rupr. (семена урожая 2016 г.)

Вариант	Длина оси		Сырая масса	
	мм	%	мг	%
H ₂ O	10,00 ± 0,01	100	9,50 ± 1,50	100
СК 10^{-4} М	15,30 ± 0,03	153	14,00 ± 0,80	147
СК 10^{-5} М	13,60 ± 0,10	136	12,75 ± 0,75	134
СК 10^{-6} М	13,50 ± 0,15	135	13,00 ± 1,00	137

В случае исследования влияния эпибрасинолида на рост изолированных зародышей оказали действие все три концентрации: 10^{-6} , 10^{-7} , 10^{-8} М (табл. 2). Наибольшим стимулирующим влиянием характеризовался вариант с концентрацией эпибрасинолида 10^{-6} М. Совместное применение салициловой кислоты и трех концентраций эпибрасинолида приводило к стимуляции роста оси и сырой массы зародышей. Однако величина стимулирующего действия в этих вариантах не превышала показателей варианта с применением только эпибрасинолида.

Совместное применение стимулирующих концентраций салициловой кислоты и ингибирующих концентраций индолилмасляной кислоты (табл. 3) увеличивало ростовые процессы по сравнению с вариантом индолилмасляной кислоты 5 мг/л, однако некоторая стимуляция роста оси по сравнению с контролем наблюдалась только в варианте с совместным применением индолилмасляной кислоты и салициловой кислоты в концентрации 10^{-6} М. Сырая масса проростков в вариантах с совместным применением фитогормонов была на одном уровне с вариантами применения только салициловой кислоты.

Таблица 2

Влияние совместного применения салициловой кислоты и эпибрасинолида на рост изолированных зародышей *Fraxinus mandshurica* Rupr. (семена урожая 2016 г.)

Вариант	Длина оси		Сырая масса	
	мм	%	мг	%
H ₂ O	11,50 ± 0,05	100	24,00 ± 2,60	100
СК 10 ⁻⁴ М	13,00 ± 0,07	113	28,00 ± 2,04	117
ЭПБ 10 ⁻⁶ М	18,00 ± 0,05	138	33,00 ± 1,00	138
ЭПБ 10 ⁻⁷ М	16,00 ± 0,07	123	36,00 ± 1,00	150
ЭПБ 10 ⁻⁸ М	15,00 ± 0,10	115	46,00 ± 2,04	192
СК+ЭПБ 10 ⁻⁶ М	16,00 ± 0,06	123	54,00 ± 0,01	225
СК+ЭПБ 10 ⁻⁷ М	17,00 ± 0,09	131	59,50 ± 2,50	248
СК+ЭПБ 10 ⁻⁸ М	15,00 ± 0,08	115	54,50 ± 2,50	227

Таблица 3

Влияние совместного применения индолилмасляной кислоты и салициловой кислоты различной концентрации на рост изолированных зародышей *Fraxinus mandshurica* Rupr. (семена урожая 2017 г.)

Вариант	Длина оси		Сырая масса	
	мм	%	мг	%
H ₂ O	4,60 ± 0,07	100	30,00 ± 0,50	100
ИМК 5 мг/л	3,00 ± 0,10	65	26,00 ± 1,75	87
СК 10 ⁻⁴ М	7,60 ± 0,09	165	46,00 ± 1,25	153
СК 10 ⁻⁵ М	5,30 ± 0,20	115	32,00 ± 0,80	107
СК 10 ⁻⁶ М	5,50 ± 0,10	120	40,00 ± 1,50	133
ИМК+СК 10 ⁻⁴ М	4,00 ± 0,09	87	34,00 ± 0,20	113
ИМК+СК 10 ⁻⁵ М	4,50 ± 0,08	98	40,00 ± 1,00	133
ИМК+СК 10 ⁻⁶ М	5,00 ± 0,10	109	36,00 ± 0,25	120

Как видно из данных табл. 4, совместное применение стимулирующих концентраций эпибрасинолида и индолилмасляной кислоты в некоторой степени снимало ингибирующее действие индолилмасляной кислоты на рост оси и показатель сырой массы, но рост изолированных зародышей был меньше, чем в вариантах с применением только эпибрасинолида.

Таблица 4

Влияние совместного применения индолилмасляной кислоты и эпибрасинолида различной концентрации на рост изолированных зародышей *Fraxinus mandshurica* Rupr. (семена урожая 2017 г.)

Вариант	Длина оси		Сырая масса	
	мм	%	мг	%
H ₂ O	6,25 ± 0,57	100	13,00 ± 0,10	100
ИМК 5 мг/л	3,77 ± 0,17	60	11,60 ± 0,40	89
ЭПБ 10 ⁻⁷ М	8,75 ± 0,49	140	18,00 ± 0,20	138
ЭПБ 10 ⁻⁸ М	6,60 ± 1,62	106	15,80 ± 0,20	121
ИМК+ЭПБ 10 ⁻⁷ М	4,50 ± 0,72	72	14,40 ± 0,10	111
ИМК+ЭПБ 10 ⁻⁸ М	4,40 ± 0,80	70	14,00 ± 0,30	108

Инкубация изолированных зародышей на растворах гибберелловой кислоты показала, что в концентрациях 3 мг/л, 6 мг/л, 12 мг/л фитогормон активировал рост оси зародыша на 112–145 %, способствовал накоплению сырой массы на 31–78 %. Оптимальная концентрация гибберелловой кислоты составила 12 мг/л. Совместное применение эпибрасинолида и гибберелловой кислоты сопровождалось усилением влияния каждого гормона как на рост оси, так и на накопление сырой массы (табл. 5). Так, в варианте с эпибрасинолидом длина оси составила 140 % по сравнению с контролем, с гибберелловой

кислотой 12 мг/л – 245 %. Совместное применение гормонов привело к результату – 310 %. Синергизмы наблюдали и в проявлении совместного действия фитогормонов на показатель сырой массы.

Таблица 5

Влияние совместного применения эпибрасинолида и гибберелловой кислоты различной концентрации на рост изолированных зародышей *Fraxinus mandshurica* Rupr. (семена урожая 2017 г.)

Вариант	Длина оси		Сырая масса	
	мм	%	мг	%
H ₂ O	8,40 ± 0,68	100	12,60 ± 0,87	100
ЭПБ 10 ⁻⁷ М	11,80 ± 0,58	140	16,40 ± 0,68	131
ГБ 12 мг/л	20,60 ± 1,03	245	19,80 ± 1,02	157
ЭПБ+ГБ 12 мг/л	26,00 ± 1,52	310	25,40 ± 1,33	202

Фитогормоны могут оказывать влияние на процессы роста и развития как самостоятельно, так и через изменение содержания других гормонов. Показано, что обработка картофеля эпибрасинолидом приводила к увеличению в стеблях концентрации абсцизовой кислоты в 2,3 раза, цитокининов в 6–8 раз (Пузина, 1999). Под влиянием экзогенной салициловой кислоты происходило изменение уровня других фитогормонов в каллусах пшеницы (Максимов и др., 2004). Полученные результаты свидетельствуют о том, что применение регуляторов роста во время цветения *Fraxinus mandshurica* качественно изменяет формирующиеся семена по глубине покоя. Можно предполагать, что в процессе выхода зародышей *Fraxinus mandshurica* из состояния покоя участвуют такие фитогормоны, как брассины и салициловая кислота. В процессе прорастания изолированных зародышей рост оси, накопление сырой массы регулируется не только отдельными фитогормонами, но и путем их совместного влияния.

ЛИТЕРАТУРА

- Максимов И. В., Сурина О. Б., Сахабутдинова А. Р., Трошина Н. Б., Шакирова Ф. М. Изменение уровня фитогормонов в каллусах пшеницы под влиянием салициловой кислоты и инфицирования возбудителем твердой головни *Tilletia caries* (DC.) Tul. // Физиология растений, 2004. – Т. 51, № 2. – С. 256–261.
- Николаева М. Г., Лянгузова И. В., Поздова Л. М. Биология семян. – СПб.: НИИ химии СПбГУ, 1999. – 232 с.
- Пузина Т. И. Гормональная регуляция как основа целостности и продуктивности растительного организма: Авто – реф. дис.... докт. биол. наук. – М.: МСХА, 1999. – 36 с.
- Baskin C. C., Baskin J. M. Ecology biogeography and evolution of dormancy and germination. – New York: Acad. Press, 1998. – 666 p.

УДК 582.4/9-18

Структурные адаптации ассимиляционной ткани генеративных органов фестукоидных злаков

Structural adaptation of the assimilation tissue of the generative organs of festucoid grasses

Зверева Г. К.^{1,2}

Zvereva G. K.^{1,2}

¹ ФГБОУ ВО «Новосибирский государственный педагогический университет», г. Новосибирск, Россия. E-mail: labsp@ngs.ru

² Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, п. Краснообск, Новосибирская область, Россия

¹ Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

² Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of RAS, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

Реферат. Структура хлоренхимы и трёхмерные формы ассимиляционных клеток колосковых и цветковых чешуй изучены на примере 24 видов фестукоидных злаков, отличающихся по экологическим особенностям и строению мезофилла листьев. Показано, что структурные адаптации хлоренхимы чешуй фестукоидных злаков направлены на уменьшение роли палисадной ткани и возрастания доли клеток, образующих губчатую паренхиму. Более выражены черты теневой структуры ассимиляционной ткани в цветковых чешуях. При сопоставлении с листьями в колосковых и цветковых чешуях отмечается усложнение пространственных форм ассимиляционных клеток, что является структурной основой интенсивного метаболизма во время цветения и плодоношения.

Summary. The structure of chlorenchyma and three-dimensional forms of assimilative cells in glumes, lemmas and paleae were studied on the example of 24 species of festucoid grasses, differing in ecological features and the structure of leaf mesophyll. It is shown that the structural adaptations of the chlorenchyma of spikelets of festucoid grasses are directed on role reduction of palisade tissue and increases of the proportion of cells forming the spongy parenchyma. The features of the shadow structure of assimilation tissue are more expressed in the flower glumes. When compared with leaves in glumes and flower glumes are noticed the increasing complexity of spatial forms of assimilative cells, which is the structural basis of intensive metabolism during flowering and fruiting.

Введение

В колосках злаков имеется хлорофиллсодержащая паренхима, поэтому они участвуют в фотосинтетической деятельности растений. Так, считается, что колос играет важную роль в обеспечении ассимилятов для зерна пшеницы (Sanchez-Bragado et. al., 2016). В частности, показана более высокая ферментативная и фотосинтетическая активность колосковых чешуй пшеницы во время созревания зерна по сравнению с флаговым листом (Singal et.al., 1986; Kong et.al., 2015). Вклад фотосинтезирующих элементов генеративных органов злаков в формирование урожая особенно возрастает, начиная с фазы колошения (Тарчевский и др., 1973; Akiyama, Takeda, 1975 и др.), и в период налива зерна он составляет у ячменя 21–36 %, у яровой мягкой пшеницы – 12 %, а у овса – 41 % (Нальборчик, 1983; Насыров, 1986; Корниенко, 1990). При этом в отличие от листьев и стебля фотосинтез колоса почти не подвержен полуденной депрессии (Тарчевский, 1972). На примере ячменя и твердой пшеницы показано, что интенсивность газообмена углекислого газа в колосе выше, чем во флаговом листе (Bort et. al., 1996).

Известно, что вдоль колосковых и цветковых чешуй протягиваются тяжи хлоренхимы, а регуляция их водного режима во многом обусловлена наличием гидроцитной ткани (Александров, Александрова, 1940 а, б). При этом ассимиляционную ткань чешуй у хлебных злаков описывали как рыхлую губчатую (Bonnett, 1961; Сыбанбеков, 1965) или как складчатую паренхиму (Александров, Александрова, 1940 а, б).

Нами рассмотрены особенности строения фотосинтетической паренхимы колосковых и цветковых чешуй у фестукоидных злаков (Зверева, 2012; 2016; Зверева, 2017 а, б). Задачей настоящей работы было выявление отличительных особенностей и структурных адаптаций ассимиляционной ткани генеративных органов фестукоидных злаков.

Методы исследования

Структура хлоренхимы и трёхмерные формы ассимиляционных клеток колосковых и цветковых чешуй изучены у 24 видов фестукоидных злаков, отличающихся по экологическим особенностям и строению мезофилла листьев (табл). Исследовалось анатомическое строение средней части чешуй из средней части колоса или метёлки злаков, находящихся в состоянии колошения-начала цветения. У *Hordeum jubatum*, *H. sativum*, *Secale cereale* и *Stipa pennata* рассмотрено также строение хлоренхимы средних участков остей нижних цветковых чешуй.

Таблица

Изученные виды фестукоидных злаков

Экологическая группа	Виды
Гигрофиты	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol. (нкч), <i>Beckmannia syzigachne</i> (Steudel) Fern. (нкч)
Гигромезофиты	<i>Melica nutans</i> L. (нцч), <i>Hierochloa odorata</i> (L.) Beauv. (нкч), <i>Poa sibirica</i> Roshev. (вцч)
Мезофиты	<i>Bromopsis inermis</i> (Leysser) Holub (вкч), <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv. (нкч), <i>Dactylis glomerata</i> L. (нцч), <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski (нкч), <i>Festuca pratensis</i> Hudson (вкч), <i>Hordeum jubatum</i> L. (вцч, онцч), <i>Milium effusum</i> L. (нкч), <i>Avena sativa</i> L. (сорт СИР 4, нкч), <i>Hordeum sativum</i> L. (сорт Новосибирский 80, нкч, онцч), <i>Secale cereale</i> L. (сорт Крупнозерная, нкч, онцч), <i>Triticum aestivum</i> L. (сорт Новосибирская 89, нкч)
Ксеромезофиты	<i>Lolium perenne</i> L. (нкч), <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten (нкч), <i>Poa angustifolia</i> L. (вцч)
Ксерофиты	<i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevski (нцч), <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv. (вкч), <i>Psathyrostachys juncea</i> (Fischer) Nevski (нкч), <i>Puccinellia tenuissima</i> Litv. ex Krecz. (вцч), <i>Stipa pennata</i> L. (нкч, онцч)

Примеч.: чешуя: нкч – нижняя колосковая; вкч – верхняя колосковая; нцч – нижняя цветковая; вцч – верхняя цветковая. онцч – ость нижней цветковой чешуи.

Конфигурацию клеток изучали на мацерированных препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах чешуй, фиксированных в смеси Гаммалунда (Гродзинский, Гродзинский, 1973). При характеристике ассимиляционной ткани будем опираться на предложенные нами ранее классификацию формы клеток мезофилла и схему их расположения в листовом пространстве злаков (Зверева, 2009). Выделяли простые (округлые или вытянутые без выраженных складок) и сложные (отличающиеся наличием хорошо выраженных выростов и складок) проекции ассимиляционных клеток. Сложные формы подразделялись на ячеистые (состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки) и лопастные (с многочисленными округлыми или овальными выростами). Лопастные проекции проявляются на поперечных сечениях, ячеистые клетки размещены вдоль органа и образуют две группы, из которых клетки первой группы ориентированы секциями перпендикулярно поверхности органа и приближаются к палисадной паренхиме, а ячеистые клетки второй группы, расположенные своими эллипсоидными звеньями параллельно эпидерме, близки к губчатой ткани. Клетки сложных форм могут быть плоскими, если сложные контуры имеются только в одном направлении, и пространственно сложными, если они обнаруживаются в двух или даже трех направлениях, среди них наиболее часто встречаются дважды сложные ячеисто-лопастные.

Результаты исследований и обсуждение

Для колосковых и цветковых чешуй рассматриваемых видов злаков характерно достаточно мощное развитие наружной эпидермы, у которой толщина наружных стенок по отношению к высоте эпидермальных клеток на поперечных срезах составляет 23–56 %.

У большинства видов под наружной эпидермой в 1–2 слоя прерывистой полосой или в виде островков протягивается гидроцитная ткань, состоящая из склерофицированных клеток, которая, как считается, принимает участие в регуляции водного баланса чешуй (Александров, Александрова, 1940 б). При этом она практически отсутствует в колосковых чешуях *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne* и *Phleum phleoides* и особенно сильно, до 3–4 слоёв, развита у ксерофитов *Agropyron cristatum* и *Psathyrostachys juncea*. В цветковых чешуях эта ткань более мощная у *Melica nutans*, *Achnatherum splendens* и *Puccinellia tenuissima*.

Внутреннюю часть колосковых и цветковых чешуй занимает ассимиляционная паренхима. Она менее многослойна по сравнению с листовыми пластинками и в основном составляет 2–4 слоя в области проводящих пучков, а в краевых частях часто протягивается в 1–2 слоя. В колосковых чешуях *Agropyron cristatum*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Lolium perenne* и *Phleum phleoides* мощность хлоренхимы может достигать до 5–7 рядов клеток.

Клетки фотосинтетической паренхимы располагаются рядами вдоль чешуи и в подавляющем большинстве имеют вытянутые формы, раскрывающиеся на продольных сечениях. Так, на парадермальных срезах колосковых чешуй *Alopecurus aequalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Hierochloa odorata*, *Milium effusum*, *Phleum phleoides* и *Stipa pennata* наблюдается сильная дифференциация проекций по размерам и конфигурации, при которой ряды удлинённых или более коротких клеток с прямыми или чуть волнистыми стенками чередуются с рядами слабо или хорошо выраженных ячеистых клеток второй группы. Немногочисленные ячеистые клетки первой группы выделяются у *Phleum phleoides*.

У многих видов растений наблюдается чередование рядов ячеистых клеток первой и второй групп, по разному ориентированных своими секциями к эпидерме. У *Elytrigia repens*, *Lolium perenne*, *Agropyron cristatum* и *Psathyrostachys juncea* особенно широко представлены проявляющиеся на продольных боковых срезах и выполняющие функцию палисадной ткани ячеистые клетки первой группы с многочисленными секциями (до 10–20). Ряды ячеистых клеток второй группы, среди которых также велика доля многосекционных, более редки у *Agropyron cristatum* и *Lolium perenne* по сравнению с *Psathyrostachys juncea* и *Elytrigia repens*. Дважды сложные ячеисто-лопастные формы, в которых сочетаются лопастные или губчато-лопастные проекции в поперечнике со сложными ячеистыми конфигурациями в продольном направлении, более часто проявляются у хлебных злаков, а также *Bromopsis inermis* и *Lolium perenne*.

Под наружной эпидермой цветковых чешуй ассимиляционные клетки своими основными вытянутыми формами раскрываются на парадермальных сечениях, что свидетельствует о сильном развитии губчатой ткани и выраженных теневых чертах в организации хлоренхимы. Так, ассимиляционные клетки *Achnatherum splendens* имеют в основном ровные или чуть волнистые стенки до образования слабо ячеистых форм, у *Dactylis glomerata*, *Melica nutans* и видов рода *Poa* их проекции более разнообразны: от простых вытянутых очертаний до сложных ячеистых форм второй группы. В хлоренхиме *Dactylis glomerata* и *Poa angustifolia* также присутствуют отдельные ряды из слабо ячеистых и ячеисто-губчатых конфигураций первой группы, выполняющих роль палисадной паренхимы. В хлоренхиме верхних цветковых чешуй *Hordeum jubatum* и *Puccinellia tenuissima* более всего мелких ячеистых клеток второй группы.

У одних и тех же видов злаков проекции ассимиляционных клеток на поперечных срезах чешуй в основном более мелкие по сравнению с листовыми пластинками, преимущественно за счет сокращения высоты в 1,2–3,1 раза. При этом в колосковых чешуях большинства видов злаков возрастает доля клеток, обращенных своими наибольшими сторонами к поверхности чешуй и выполняющих функцию губчатой ткани. Особенно заметное уменьшение роли столбчатой паренхимы отмечалось в чешуях *Bromopsis inermis*, *Brachypodium pinnatum*, *Festuca pratensis*, *Phleum phleoides* и *Stipa pennata*. Для цветковых чешуй фестукоидных злаков характерна теневая организация хлоренхимы. Например, в мезофилле листовых пластинок *Achnatherum splendens*, *Poa angustifolia*, *P. sibirica* и *Puccinellia tenuissima* преобладают палисадообразные формы с обеих сторон листа. В цветковых чешуях этих злаков клетки своими наибольшими проекциями обращены к эпидерме и тем самым образуют губчатую ткань.

Уменьшение слойности хлорофиллоносной паренхимы и усиление теневых черт в её организации в колосковых и, особенно, цветковых чешуях сопровождается усложнением пространственных

форм ассимиляционных клеток по сравнению с листьями. У злаков, мезофилл листьев которых состоит преимущественно из клеток простых контуров, в элементах генеративных органов резко увеличивается участие разных вариантов ячеистых форм. Это прослеживается на примере *Alopecurus aequalis*, *Achnatherum splendens*, *Brachypodium pinnatum*, *Dactylis glomerata*, *Hierochloe odorata*, *Festuca pratensis*, *Melica nutans*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *P. sibirica*, *Puccinellia tenuissima*. У злаков с многочисленными и хорошо выраженными ячеистыми клетками в мезофилле листьев наблюдается в основном дальнейшее усложнение их пространственных форм в чешуях до образования многосекционных и дважды ячеисто-лопастных клеток, имеющих лопастные очертания в поперечнике и ячеистые конфигурации вдоль чешуи. Подобное можно отметить в колосковых чешуях *Agropyron cristatum*, *Elytrigia repens*, *Lolium perenne*, *Psathyrostachys juncea*, *Avena sativa*, *Hordeum sativum*, *Secale cereale* и *Triticum aestivum*.

Исследование строения хлоренхимы в осях нижних цветковых чешуй *Hordeum jubatum*, *H. sativum*, *Secale cereale* и *Stipa pennata* выявило как упрощение, так и сохранение и даже некоторое усложнение структуры хлоренхимы по сравнению с их листьями.

Таким образом, структурные адаптации хлоренхимы колосковых и цветковых чешуй фестокоидных злаков направлены на уменьшение роли палисадной ткани и возрастания доли клеток, образующих губчатую паренхиму, что, вероятно, частично обусловлено развитием склерофицированной наружной эпидермы и гидроцитной ткани. Более выражены черты теневой структуры хлоренхимы в цветковых чешуях, поэтому в организации ассимиляционной ткани здесь не выявляются экологические различия между злаками разных экологических групп по сравнению с их листовыми пластинками. При сопоставлении с листьями в колосковых и цветковых чешуях отмечается усложнение трёхмерных форм ассимиляционных клеток, что является структурной основой интенсивного метаболизма во время цветения и плодоношения. В целом, пространственная организация хлоренхимы генеративных органов фестокоидных злаков соответствует повышенной их жизнедеятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., Александрова О. Г.** О некоторых особенностях структуры колосковых и цветочных чешуй пшеницы // Докл. АН СССР, 1940а. – Т. 27, № 5. – С. 493–496.
- Александров В. Г., Александрова О. Г.** Распределение и строение ассимиляционной ткани в колосе пшеницы // Докл. АН СССР, 1940б. – Т. 27, № 5. – С. 497–500.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М.** Краткий справочник по физиологии растений. – Киев: Наукова думка, 1973. – 591 с.
- Зверева Г. К.** Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестокоидных злаков (*Poaceae*) и её экологическое значение // Бот. журн., 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1204–1215.
- Зверева Г. К.** Структура хлоренхимы колосковых чешуй хлебных злаков // Вестник Алтайск. гос. аграрного ун-та, 2012. – № 10 (96). – С. 65–69.
- Зверева Г. К.** Структурная организация хлоренхимы остей колоса у фестокоидных злаков (*Poaceae*) // Уч. зап. ЗабГУ, 2016. – № 1 (66). – С. 80–86.
- Зверева Г. К.** Строение хлоренхимы колосковых чешуй у дикорастущих фестокоидных злаков (*Poaceae*) // Раст. мир Азиатской России, 2017а. – № 2 (26). – С. 10–18.
- Зверева Г. К.** Структура ассимиляционной паренхимы в чешуях цветка фестокоидных злаков (*Poaceae*) // Уч. зап. ЗабГУ, 2017б. – Т. 12. № 1. – С. 72–79.
- Корниенко А. В.** Фотосинтетическая деятельность и урожайность ячменя при разном уровне плодородия почвы: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. – М., 1990. – 24 с.
- Нальборчик Э.** Роль различных органов фотосинтеза в формировании урожая зерна злаков // Вопросы селекции и генетики зерновых культур. – М., 1983. – С. 224–230.
- Насыров Ю. С.** Генетическая модификация углеродного обмена: Перспективы повышения продуктивности растений // Журн. всесоюз. химическ. общ-ва им. Д. И. Менделеева, 1986. – Т. 31, № 6. – С. 583–588.
- Сыбанбеков К. Ж.** К вопросу о функциональном значении чешуй колоса у пшеницы // Бот. журн., 1965. – Т. 50, № 12. – С. 1673–1685.
- Тарчевский И. А.** Фотосинтез различных органов пшеницы и отток из них ассимилятов // Тез. докл. Всесоюз. семинара «Физиол.-биохим. процессы, определяющие величину и качество урожая у пшеницы и др. колосовых злаков». – Казань, 1972. – С. 5–7.

Тарчевский И. А., Иванова А. П., Биктемиров У. А. К вопросу о передвижении ассимилятов у пшеницы и влиянии минерального питания на этот процесс // Тр. Биол.-почв. ин-та, 1973. – Т. 29 (123). – С. 174–175.

Akiyama T., Takeda T. Studies on dry matter production in corn plant: Relation between the rate of leaf photosynthesis and dry matter production // Proc. Crop. Sci. Jap., 1975. – Vol. 44, N. 3. – P. 269–274.

Bonnett O. T. The oat plant: its histology and development // Illinois Agricultural Experiment Station Bulletin, 1961. – Vol. 672. – P. 1 – 112.

Bort J., Brown R. H., Araus J. L. Refixation of respiratory CO₂ in the ears of C₃ cereals // Journal of Experimental Botany, 1996. – Vol. 47, N. 303. – P. 1567–1575.

Kong L., Sun M., Xie Y., Wang F., Zhao Z. Photochemical and antioxidative responses of the glume and flag leaf to seasonal senescence in wheat // Front. Plant Sci., 2015. – Vol. 6. – Article 358.

Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta, 1969. – Vol. 86, N. 2. – P. 186–194.

Sanchez-Bragado R., Molero G., Reynolds M. P., Araus J. L. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: a comparison of different methodologies for evaluation // Exp. Bot., 2016. – Vol. 67, N.9. –P. 2787–2798.

Singal H. B., Sheoran I. S., Singh R. In vitro enzyme activities and products of ¹⁴CO₂ assimilation in flag leaf and ear parts of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Photosynth. Res., 1986. –Vol. 8, N. 2. – P. 113–122.

УДК 574.24

Влияние золошлаков ТЭС на изменение параметров листьев *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. в условиях Зауралья

Influence of power station ashes on shifts in leaf parameters of *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. in the Trans-Urals

Калашникова И. В., Мигалина С. В.

Kalashnikova I. V., Migalina S. V.

Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, г. Екатеринбург, Россия.
E-mail: iren.kalashnikova@gmail.com

Institute Botanic Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

Реферат. Изучены параметры листьев *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. (площадь, коэффициент формы, толщина и удельная поверхностная плотность) в естественных фитоценозах на золоотвале Рефтинской ГРЭС, расположенной в западной части Зауральской равнинной провинции. Показано, что площадь и коэффициент формы листа различались между видами и менялись в зависимости от погодных условий сезона, но не имели направленных изменений при смене экотопа. Общей закономерностью в изменении параметров листа у *Betula pendula* и *B. pubescens* было существенное увеличение толщины листовой пластинки на зольном субстрате. Для *B. pubescens* на золоотвале также отмечено стабильное увеличение удельной поверхностной плотности листа. Сделан вывод, что изменения толщины и плотности листа являются адаптивными реакциями берез, направленными на поддержание высокой интенсивности фотосинтеза в условиях дефицита почвенного азота в золе.

Summary. Leaf parameters of *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. (leaf area, leaf shape coefficient, thickness and leaf mass per area (LMA)) were studied in natural phytocoenosis at ashes of Reftinskaya power station, located in the west part of Trans-Urals. It was shown that in the two birch species leaf area and leaf shape coefficient depended on species, weather condition of the season and did not vary in different ecotopes. A significant increase in the leaf thickness was revealed both for *Betula pendula* and *B. pubescens* growing on the ash substrate. *B. pubescens* also had stable enhance in leaf density (LMA) on the ashes. It was concluded that shifts in leaf thickness and density reflected the adaptive response of *B. pendula* and *B. pubescens* aimed at maintaining a high intensity of photosynthesis in conditions of nitrogen deficiency in the ashes.

Золошлакоотвалы тепловых электростанций (ТЭС) относятся к особой категории техногенных ландшафтов, не имеющих аналогов в природе, и являются источником загрязнения прилегающих природных территорий (Махнев и др., 2002). Создание устойчивых лесных сообществ является наиболее эффективным и целесообразным методом рекультивации территории золоотвалов в бореальной зоне, поскольку позволяет не только предотвратить попадание летучей золы в окружающие экосистемы, но и обеспечивает возвращение нарушенных территорий в лесной фонд. Основными негативными факторами для развития растительности на золошлаках являются высокая щелочность субстрата (рН выше 9,6), наличие токсичных концентраций тяжелых металлов и растворимых солей, недостаток основных элементов питания, нестабильность температурного и водного режима на поверхности и в глубине отвала (Тарчевский, 1964; Махнев и др., 2002). К числу древесных видов, активно возобновляющихся на золоотвалах ТЭС таежной и лесостепной зоны, относятся широко распространенные на Урале *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. (Махнев и др., 2002), что определяет интерес изучения их адаптивного потенциала. Известно, что устойчивость растений к условиям среды во многом связана с особенностями адаптации фотосинтетического аппарата воздействию внешних факторов. В данной работе был проведен сравнительный анализ параметров листьев берез (*Betula pendula* и *B. pubescens*), совместно произрастающих в естественном сообществе на золошлакоотвале тепловой электростанции.

Исследования проводили в течение 3 вегетационных сезонов на участке естественного зарастания золошлакоотвала Рефтинской ГРЭС (N 57°7'1,61", E 61°44'28,87"). В качестве контроля был выбран участок естественных лесных насаждений вблизи золоотвала. Район исследований расположен в западной части Зауральской равнинной провинции, округа сосново-березовых предлесостепных лесов (Колесников и др., 1973). На каждом участке с 20 деревьев *B. pendula* и *B. pubescens* с укороченных побегов в нижней трети кроны отбирали полностью сформированные листья, не имеющие признаков повреждения. Для каждого дерева определяли размеры листа (анализатор изображений Simagis Mesoplant Macro (ООО «СИАМС», Екатеринбург)), коэффициент формы (как отношение квадрата периметра листа к его площади), толщину листа (электронным цифровым микрометром РК–1012E («Mitutoyo Corp.», Япония)), а также удельную поверхностную плотность листьев (УППЛ). Статистическая обработка проведена с использованием непараметрических критериев. На графиках указаны средние значения параметров листьев за весь период наблюдений и ошибки среднего. Анализ эдафических условий в исследуемых экотопах показал, что с момента консервации золоотвала на участке естественного зарастания наблюдаются начальные процессы почвообразования и снижение щелочности золы. При этом в зольном субстрате сохраняется предельно низкая концентрация доступного для растений азота (0,0005 %), мало калия (0,003 %) и достаточно высокое содержание фосфора (0,010 %) по сравнению с лесными почвами в контроле (Калашникова и др., 2017).

Результаты исследований показали, что у *B. pendula* и *B. pubescens* размеры и форма листа не зависели от эколого-ценотических условий произрастания, а определялись преимущественно погодными особенностями вегетационного сезона (табл.). Вместе с тем, существенные различия по данным параметрам листа наблюдались между видами (рис.). На участке леса и золоотвале *Betula pubescens* отличалась более высокими значениями площади листа, что согласуется с полученными ранее данными (Мигалина и др., 2009). При этом листья *B. pendula* имели более высокий коэффициент формы, что является отличительным признаком данного вида (Мигалина и др., 2010).

Таблица

Влияние погодных условий сезона и экологических условий произрастания на параметры листьев *Betula pendula* и *B. pubescens*.

	Площадь, см ²	Коэффициент формы	Толщина, мкм	УППЛ, мг дм ⁻²
<i>Betula pendula</i>				
Год	19,4***	40,9***	12,4***	26,3***
Условия произрастания	0,1 ns	1,0 ns	17,0***	0,4 ns
<i>Betula pubescens</i>				
Год	18,8***	52,5***	2,5 ns	7,3*
Условия произрастания	2,4 ns	0,4 ns	42,1***	44,2***

Прим.: *H* – критерия Краскела–Уоллеса ($df = 1$ и $n = 60$), * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$, ns – влияние фактора не значимо.

Анализ изменения поверхностной плотности листа отдельно по каждому виду показал, что у *B. pendula* более значительное влияние на данный параметр оказывали погодные условия вегетационного сезона (табл.). Напротив, у *B. pubescens* изменение УППЛ определялось условиями произрастания (табл.). В течение всего периода наблюдений у данного вида на золоотвале наблюдалось увеличение поверхностной плотности листа, по сравнению с участком леса (рис.). Сравнительный анализ видов на каждом экотопе показал, что более высокая плотность листа на участке леса была характерна для *B. pendula*, а на золоотвале – для *B. pubescens* (рис.). Известно, что увеличение УППЛ позволяет растениям эффективнее использовать высокую солнечную радиацию, а также противостоять водному и азотному стрессу (Cunningham et al., 1999; Wright et al., 2002; Poorter et al., 2009). Мы предполагаем, что формирование более плотных листьев у *B. pubescens* является адаптивной реакцией к недостатку азота в

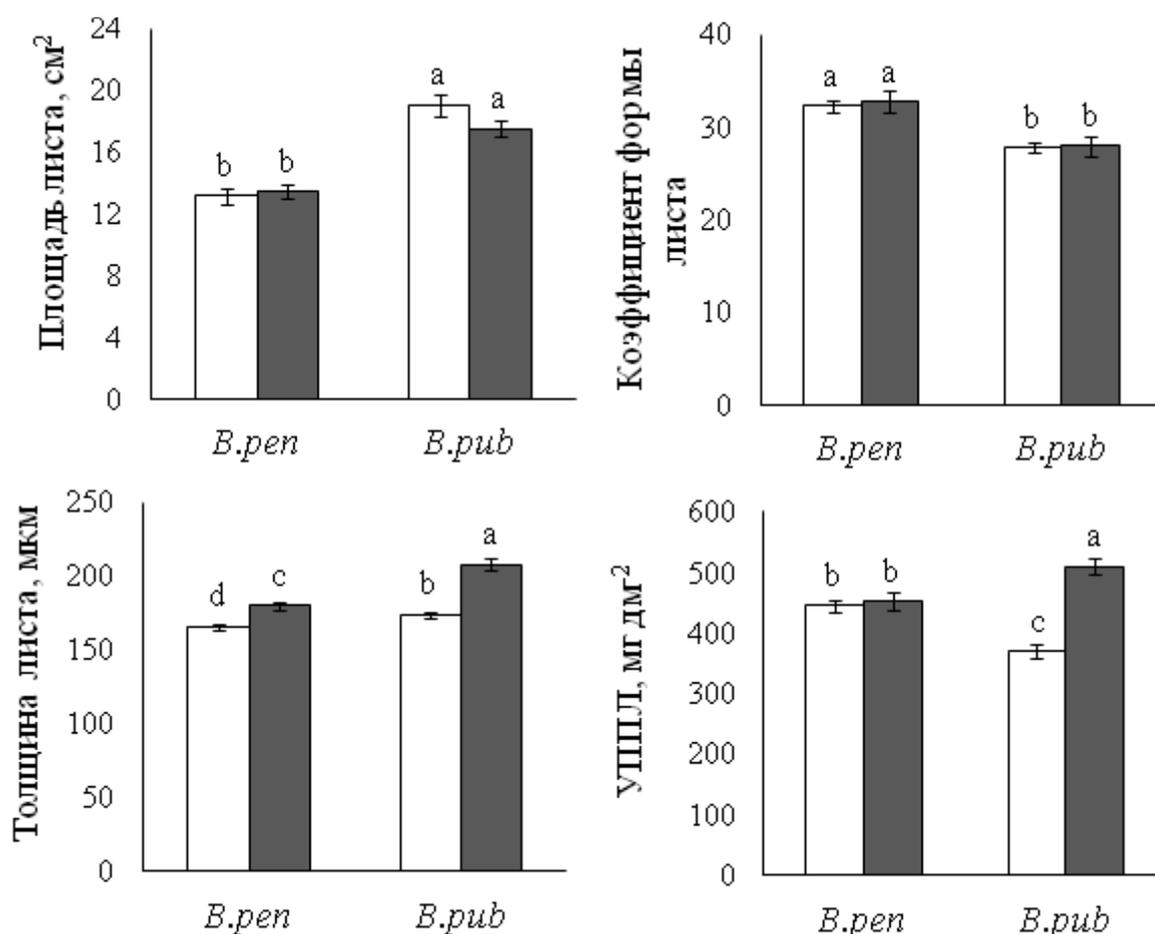


Рис. Листовые параметры *Betula pendula* Roth. (*B. pen*) и *B. pubescens* Ehrh (*B. pub*) на участке леса (□) и золотувале (■). УППЛ – удельная поверхностная плотность листа. Разными буквами (a,b,c, d) указаны значимые различия ($p < 0,05$).

зольном субстрате в связи с большей требовательностью данного вида к водно-минеральным ресурсам по сравнению с *B. pendula* (Погребняк, 1968).

У исследованных видов берез наблюдалось сходное направление изменения толщины листа, обусловленное условиями роста (табл.). В течение всего периода наблюдений деревья *B. pendula* и *B. pubescens* на зольном субстрате отличались большей толщиной листа в сравнении с деревьями, произрастающими на участке леса (рис.). Особенности экотопа более существенно влияли на изменения толщины листовой пластинки у *B. pubescens*. У *B. pendula* на варьирование толщины листа также оказывали влияние особенности вегетационного сезона (таб.). Известно, что толщина листа во многом определяется структурой мезофилла и положительно связана с фотосинтетической активностью листового аппарата (Pyankov et al., 1999), а также с содержанием азота в единице площади листа (Niinemets, 1999). Поскольку зольные субстраты характеризуются крайне низким содержанием доступных для растений форм азота (Тарчевский, 1964; Махнев и др., 2002; Hauney, 2009), увеличение толщины листа, очевидно, является адаптацией исследованных видов, направленной на поддержание высокой интенсивности фотосинтеза в условиях дефицита азота. Существенное увеличение толщины листовой пластинки у *B. pendula* показано и на территории другого золотувала ТЭС (Чукина и др., 2016). Кроме того, наблюдались существенные межвидовые различия. Для *B. pubescens* отмечено формирование более толстых листьев, в сравнении с *B. pendula* (рис.), что согласуется с полученными ранее данными (Мигалина, 2012) и является видоспецифичным признаком.

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что при естественном возобновлении на золотувале у *Betula pendula* и *B. pubescens* происходило увеличение толщины листовой пла-

стинки. Кроме того, у *B. pubescens* на зольном субстрате наблюдалось также стабильное увеличение удельной поверхностной плотности листа. Поскольку толщина и плотность листа тесно связаны с интенсивностью фотосинтеза и содержанием азота в единице площади листа, увеличение данных параметров направленно на оптимизацию газообмена и поддержание высокой интенсивности фотосинтеза в условиях дефицита почвенного азота и является адаптацией исследованных видов берез к росту на зольном субстрате. Эдафические условия не оказывали существенного влияния на размеры и форму листа берез, изменение данных параметров в значительной степени определялось погодными условиями сезона.

Благодарности. Работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБУН Ботанического сада Уральского отделения Российской академии наук.

ЛИТЕРАТУРА

Калашикова И. В., Мигалина С. В., Иванова Л. А., Иванов Л. А. Структурно-функциональная адаптация фотосинтетического аппарата берез к условиям золоотвалов тепловых электростанций // Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты: сб. материалов годичного собрания Общества физиологов растений России науч. конф. и школы для молодых ученых (18–24 сентября 2017 г., Крым, Судак.). – Москва, 2017. – С. 180.

Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: практ. руководство. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. – 176 с.

Махнев А. К., Чибрик Т. С., Трубина М. Р., Лукина Н. В., Гебель Н. Э., Терин А. А., Еловиков Ю. И., Топорков Н. В. Экологические основы и методы биологической рекультивации золоотвалов тепловых электростанций на Урале. – Екатеринбург: УрО РАН, 2002. – 356 с.

Мигалина С. В. Изменение размеров и удельной поверхностной площади листьев у деревьев вдоль зонально-климатической трансекты Урала // Бот. журн., 2012. – Т. 97, № 10. – С. 45–52.

Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума // Физиология растений, 2009. – Т. 56, №6. – С. 948–953.

Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Изменение морфологии листа *B. pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. вдоль зонально-климатической трансекты Урала и Западной Сибири // Экология, 2010. – № 4. – С. 257–265.

Погребняк П. С. Общее лесоводство. – М.: Колос, 1968. – 440 с.

Тарчевский В. В. Биологические методы консервации золоотвалов тепловых электростанций Урала // Растения и промышленная среда: сб. науч. тр. – Свердловск: УрГУ им. Горького, 1964. – Сб. 1. – С. 70–115.

Чукина Н. В., Филимонова Е. И., Файрузова А. И., Борисова Г. Г. Морфофизиологические особенности листьев *Betula pendula* Roth на золоотвалах Среднего Урала // Ученые записки петрозаводского гос. ун-та. Общая биология, 2016. – № 6 (159). – С. 68–75.

Cunningham S. A., Summerhayes B., Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients // Ecology, 1999. – Vol. 69(4). – P. 569–588.

Haynes R. J. Reclamation and revegetation of fly ash disposal sites – Challenges and research needs // J Environ Manage, 2009. – Vol. 90(1). – P. 43–53.

Niinemets Ü. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants // New Phytologist, 1999. – Vol. 144. – P. 35–47.

Poorter H., Niinemets Ü., Poorter L., Wright I. J., Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis // New Phytologist, 2009. – Vol. 182. – P. 565–588.

Pyankov V. I., Kondratchuk A. V., Shipley B. Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan / New Phytologist, 1999. – Vol. 143. – P. 131–142

Wright I. J., Westoby M., Reich P. B. Convergence towards higher leaf mass per unit area in dry and nutrient poor habitats has different consequences for leaf life span // J. of Ecology, 2002. – Vol. 90. – P. 534–543.

УДК 58.02:631.4(571.16)

Влияние почв и минеральных удобрений на рост сеянцев разных видов кедровых сосен на юге Томской области

Effect of soils and mineral fertilizers on the growth of seedlings of stone pine in the south of the Tomsk region

Калмыкова Н. Г.^{1,2}

Kalmykova N. G.^{1,2}

¹ Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия.
E-mail: nadezhda.kalmykova.92@mail.ru

² Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук, г. Томск, Россия

¹ Tomsk State University, Tomsk, Russia

² Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia

Реферат. Сеянцы трех видов кедровых сосен, произрастающих в России, имеющие разные требования к почвенным условиям, высажены на контрастные по свойствам типы почв в условиях юга Томской области. В самой бедной почве испытаны три варианта комплексного минерального удобрения. Кедр корейский (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) даже при наличии подходящих по свойствам типов почв растет очень медленно, по-видимому, из-за климата, не соответствующего его требованиям. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour.) лучше всего растет на свежих, хорошо дренированных, богатых почвах. С улучшением минерального питания рост его хвои закономерно увеличивается. Кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) хорошо чувствует себя на любых почвах данной территории, но отрицательно относится к внесению минеральных удобрений.

Summary. Seedlings of three species of stone pine growing in Russia, having different requirements for soil conditions, are planted on contrasting properties of soil types in the conditions of the south of the Tomsk region. On the poorest soil three types of complex mineral fertilizers have been examined. Korean cedar pine, even with suitable soil types, is growing very slowly in this area, perhaps, due to the climate conditions. Siberian cedar grows best on fresh, well-drained, fertile soils. Creeping cedar feels well on any soils of the given territory, but it negatively concerns the introduction of mineral fertilizers.

Введение

На территории России произрастают 3 вида кедровых сосен: кедр корейский (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.), кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour.) и кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel). Все они относятся не только к одному роду *Pinus*, но и к одной его подсекции *Strobus*. Данные виды перспективны для интродукции в подтаежную зону, как для создания орехоплодных плантаций, так и для развития ландшафтной архитектуры, создания общественных рекреационных зон и приусадебных участков, в том числе с использованием объектов с закрытой корневой системой. Каждый из этих видов имеет свой ареал, ограниченный природными условиями, в том числе, почвенными.

Лучшие условия для роста и развития кедра корейского имеются в долинах рек и на пологих склонах гор с постоянной влажной, но не заболоченной и богатой питательными веществами почвой. Избегает холодных почв. Наивысшая продуктивность на свежих дренированных и легких суглинках, подстилаемых гравием или хрящом. Наиболее оптимальная кислотность почв в диапазоне от 5 до 7 pH (Колесников, 1955).

Кедр сибирский предпочитает свежие супесчаные и суглинистые почвы, но растет и на сильно каменистых почвах, и на сфагновых болотах. Наилучшая продуктивность на слабокислых и нейтраль-

ных почвах с диапазоном рН = 6–7. (Быков, 1960), однако избыточная влажность и трофность почв негативно сказывается на всхожести семян и росте сеянцев (Велисевич и др., 2011).

По наблюдениям различных авторов (Колесникова, 1955; Выводцев и др., 2011) среди древесных пород кедровый стланик считается лидером по отношению к экстремальным условиям произрастания: может расти на каменистых россыпях, торфяно-глеевых и песчаных почвах, выходах горных пород, на речных и морских отложениях, на равнине и высоко в горах (до 2000 м н. у. м.), где образует сплошные труднопроходимые заросли. Однако этот вид адаптирован к холодным почвам в зоне вечной мерзлоты и плохо переносит хорошо прогреваемые почвы. Оптимальная для стланика кислотность колеблется от 3 до 6 рН.

Учитывая эту особенность мы использовали контрастные по свойствам типы почв, встречающиеся на юге Томской области для выращивания трехлетних сеянцев и наблюдения за их ростом и развитием. Цель работы – анализ влияния почвенных свойств и минеральных удобрений на рост и развитие сеянцев разных видов кедровых сосен в условиях юга Томской области.

Материалы и методы

Исследования проходили на территории научного стационара «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук. Админи-

Таблица 1

Химические, физические и физико-химические показатели почв

Горизонт	Глубина, см	KW	Гумус		рН		Гидрол. Кисл-ть	ΣCa ²⁺ и Mg ²⁺	P ₂ O ₅ подв.	N легкогидр.
			%	Водн.	Сол.	Мг.экв/100 гр.почвы				
Серая глееватая среднесуглинистая										
Ad	0–10	1,13	4,23	6,91	6,78	1,19	32,87	10,01	4,126	
AУ	10–35	1,10	5,22	7,14	7	2,27	38,81	11,54	2,359	
AEL	35–60	1,05	1,02	7,08	5,9	0,92	16,36	9,89	2,453	
Слабодерново-подзолистая псевдофибровая супесчаная										
Ao	0–8	-	-	-	-	-	-	-	-	
AУ	8–22	1,01	3,45	5,36	4,22	5,49	30,70	6,08	2,776	
AEL	22–38	1,01	2,34	5,77	4,33	2,83	29,25	8,11	2,243	
EL	38–55	1,01	1,64	5,6	4,22	1,75	28,80	7,59	2,392	
Перегноино-гумусовая легкосуглинистая										
АН	0–30	1,21	19,67	5,86	5,28	9,75	29,92	20,90	5,088	
AУ fe,g	30–57	1,02	2,93	5,82	5,39	2,69	46,54	23,63	2,071	
AB fe,g	57–80	1,02	0,36	5,63	5,07	1,25	42,04	13,88	2,360	
Образцы для посадки										
АН п-г	0–30	1,08	17,55	5,93	5,41	9,315	28,62	20,029	5,4264	
AУ серая	10–35	1,03	5,21	6,74	6,35	2,884	35,85	10,714	2,1533	
AУсд-подз.	8–22	1,00	3,19	5,53	4,41	4,757	30,02	7,632	2,5089	
+20мг/м ²	8–22	1,01	3,06	5,87	5,04	4,352	31,20	7,687	2,5392	
+40мг/м ²	8–22	1,01	3,08	5,64	5,26	4,703	30,65	8,129	2,7788	
+60мг/м ²	8–22	1,01	3,09	5,97	4,94	4,527	30,54	8,843	2,8507	

Стративно стационар находится на юго-востоке Томской области, на северной окраине пос. Курлек, 30 км к югу от г. Томска. Географически же, стационар располагается на Западно-Сибирской равнине в пределах Обь-Томского междуречья и прилегает к левому берегу р. Томи.

Для того, чтобы увидеть, как будут чувствовать себя разные виды кедровых сосен в условиях юга Томской области, нами был поставлен вегетационный опыт, в котором были использованы трехлетние сеянцы кедра сибирского (*Pinus sibirica*), кедра корейского (*Pinus koraiensis*) и кедрового стланика (*Pinus pumila*), помещенные в контейнеры с разным субстратом. В качестве субстрата выступали верхние гумусовые горизонты трех контрастных по свойствам типов почв, встречающихся на данной территории, а именно: слабодерново-подзолистая псевдофибровая супесчаная почва под сосново-мелкотравным лесом, серая глееватая среднесуглинистая и перегнойно-гумусовая легкосуглинистая почвы под берёзово-осиновым высокотравным лесом. Так же для расширения опыта был использован верхний горизонт слабодерново-подзолистой почвы, как самой бедной питательными элементами с добавлением разных доз минерального комплексного гранулированного удобрения «Нитрофоска» с дозой НРК 16–16–16. Дозы удобрения: 60 мг/м²; 40 мг/м²; 20 мг/м².

Таблица 2

Показатели замеров сеянцев кедровых сосен на разных типах почв (Средние значения)

Образец	Ø ствола, мм	Высота растения, мм	Длина побега 2017 г, мм	Длина хвои до опыта, мм	Длина хвои после опыта, мм	Длина прошлого побега, мм	Прирост нового побега, %	Прирост новой хвои, %
Перегнойно-гумусовая почва легкосуглинистая								
корейский	5	137,1	30,8	68,8	35,8	40,4	-23,7	-47,9
сибирский	4,3	102,8	23,7	36,0	47,6	24,8	-4,5	32,1
стланик	3,7	114,2	33,3	35,8	40,8	17,5	90,5	14,0
Серая глееватая почва среднесуглинистая								
корейский	4,9	113,9	22	66,7	38,9	35,7	-38,4	-41,8
сибирский	4,4	102,4	19,9	35,7	48,7	23,1	-14,0	36,3
стланик	3,4	100,3	30,1	35,0	34,2	21,7	38,8	-2,4
Слабодерново-подзолистая псевдофибровая супесчаная почва								
корейский	4,8	129,5	28,8	71,2	31,8	34,0	-15,4	-55,3
сибирский	4,5	104,2	21,6	40,5	40,8	24,9	-13,2	0,8
стланик	3,1	90,7	21,4	39,8	32,5	15,4	39,3	-18,3
Слабодерново-подзолистая псевдофибровая почва+20мг/м ²								
корейский	4,8	128,9	29,2	75,0	37,2	38,1	-23,4	-50,4
сибирский	4,6	116,8	28,8	45,6	48,5	31,0	-7,1	6,3
стланик	3,1	88,6	21,7	40,0	33,6	16,8	29,3	-15,9
Слабодерново-подзолистая псевдофибровая почва+40мг/м ²								
корейский	4,6	120,8	35	74,1	42,3	40,3	-13,1	-42,9
сибирский	4,5	114,8	27,2	40,2	49,4	27,6	-1,4	22,9
стланик	3,2	101,8	27,2	42,3	37,6	22,5	20,8	-11,0
Слабодерново-подзолистая псевдофибровая почва+60мг/м ²								
корейский	4,5	113,8	21,2	63,2	39,5	38,5	-45,0	-37,5
сибирский	4,9	118,7	26,4	39,7	48,6	30,8	-14,3	22,3
стланик	3,2	98,7	19,7	40,3	42,4	18,5	6,1	5,3

Схема опыта представляет собой 18 вариантов (3 вида кедровых сосен по 6 вариантов каждый) в 25 повторностях, в общем счете было высажено 450 контейнеров с саженцами кедровых сосен и разделено на блоки по типам почв. Почвенные свойства анализировались по общепринятым показателям: гранулометрический состав, коэффициент гигроскопической влаги (KW), содержание гумуса, кислотность и содержание подвижных питательных элементов (табл. 1). У сеянцев проводили замеры длины хвои и осевого побега до и после пересадки в контейнеры (табл. 2).

Результаты

Все проанализированные почвы (табл. 1) относятся к слабокислым и нейтральным (диапазон pH водной вытяжки 5,36–7,14) и хорошо дренированным почвам. По содержанию гумуса, подвижных питательных элементов и влажности особо выделяется перегнойно-гумусовая легкосуглинистая почва.

Согласно литературным данным (Колесников, 1955; Гладкова и др., 2009) кедр корейский предпочитает богатые, легкосуглинистые свежие почвы с pH = 5–7. Однако ни на одном из представленных типов почв кедр корейский не дал положительных результатов: во всех вариантах опыта новый побег и хвоя оказались почти в половину меньше, чем в предыдущем году. Очевидно, что даже при наличии подходящих свежих легкосуглинистых богатых перегнойно-гумусовых почв (табл. 1), климатические условия юга подтаежной зоны неблагоприятны для данного вида.

У кедрового сибирского прирост побега в год опыта также во всех вариантах был меньше, чем в предшествующем году. Лучше всего он чувствовал себя в песчаном образце со средним содержанием комплексного минерального удобрения и в легкосуглинистой богатой перегнойно-гумусовой почве. Из этого следует, что саженцы кедрового сибирского лучше всего себя чувствуют в хорошо дренированных, богатых почвах, однако стресс при пересадке растений все же внес свои коррективы. В то же время анализ роста хвои кедрового сибирского идет, четко следуя гипотезе: практически во всех вариантах новая хвоя оказалась больше прошлогодней и увеличение длины идет плавно от простого песчаного образца до почвы с высоким содержанием органических веществ. В образцах с удобрением видна четкая зависимость увеличения длины хвои от повышения дозы удобрений.

Кедровый стланик показал себя как самый непритязательный. Прирост нового побега во всех вариантах опыта положительный. Максимальный рост отмечен в легкосуглинистой перегнойно-гумусовой почве. В серой глееватой и слабодерново-подзолистой почвах идет закономерное, но небольшое уменьшение этого показателя. Нужно отметить, что у этого вида высокие дозы удобрений негативно сказываются на росте побега, т.к. с увеличением дозы удобрения этот показатель постепенно уменьшается. Однако положительный прирост хвои наблюдается только в образцах с относительно высоким содержанием гумуса и питательных веществ.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. Доминанты растительного покрова советского союза. Том 1. – Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1960. – 313 с.

Велисевич С. Н., Бендер О. Г., Читоркина О. Ю. Влияние происхождения семян и качества почвенного субстрата на развитие сеянцев сосны кедровой сибирской // Хвойные бореальной зоны, 2011. – XXIX, № 3 – 4. – С. 193–200.

Выводцев Н. В., Джумаев М. А., Тагильцев Ю. Г., Колесникова Р. Д. Кедровый стланик: распространение, экология, использование // Вестник ТОГУ, 2011. – №1(20). – С. 115–124.

Гладкова Г. А., Бутовец Г. Н., Кудинов А. И., Манько Ю. И. Лесорастительная характеристика почв широколиственно-кедровых лесов Уссурийского заповедника // Вестник КрасГАУ, 2009. – № 1. – С. 19–25.

Колесников Б. П. Очерк растительности Дальнего Востока. – Хабаровск: Хабаровское книжное издательство, 1955. – 104 с.

УДК 581.412+581.524.323.73(571.5)

**Экологические разновидности модификаций деревьев сосны и
лиственницы, формирующихся на подвижных песках острова Ольхон
(озеро Байкал)**

**Ecological versions of tree modifications pines and larches, formed on the mobile
sands of island Olkhon (Lake Baikal)**

Касьянова Л. Н.

Kasyanova L. N.

ФГБУ «Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН», г. Иркутск, Россия.
E-mail: kasyanova_lyubov@inbox.ru

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of RAS, Irkutsk, Russia

Реферат. Приведены результаты исследования морфоструктуры необычных форм деревьев сосны (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.), произрастающих на подвижных эоловых песках. Показано, что в основе перестройки жизненной формы лежит адаптивная изменчивость вегетативных органов, позволяющая индивидуам поддерживать жизнеспособность организма после разрушения. По габитусу и форме кроны выделено десять разновидностей экологических форм модификантов.

Summary. The results of the morphostructure analysis of unusual forms of pine trees (*Pinus sylvestris* L.) and larch trees (*Larix sibirica* Lebed.) growing on aeolian sands are presented. It is established that adaptive change lies in the origin of modifications of vegetative organs that helps plants to live in unfavorable ecological situations. Ten types of ecological forms of modifiacnts have been revealed due to habit and canopy form.

Дюнные (подвижные) пески на побережье Байкала являются уникальным природным явлением. По своему генезису они близки береговым песчаным дюнам, формирующимся на морских и океанических побережьях. На берегах Байкала дюнные пески встречаются очагами различной мощности и протяженности. На острове Ольхон они располагаются небольшими участками вдоль побережья пролива Байкала – Малое Море. История развития дюнных песков на острове неразрывно связана с геологическими процессами, действующими на всем побережье Байкала в прошлом и в настоящее время, а также климатическими особенностями свойственными всей котловине озера.

В статье рассматриваются экологическое разнообразие модификаций деревьев на острове Ольхон и факторы внешней среды дюнных песков, обуславливающие реконструкцию типичной жизненной формы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica*).

Рельеф современных дюнных песков на Ольхоне характеризуется определенным сочетанием эоловых форм: дюн, ложбин, коридоров продува, бугров, дефляционных плоскостей, останцев, создающих в песчаном пространстве экотопическую неоднородность. По отношению к растительности экотопическая неоднородность порождает пространственную разнородность состава и структуры фитоценозов на всей территории песков (Касьянова, 2015).

Растительность, развивающаяся на дюнных песках острова Ольхон, а также на других песчаных участках побережья Байкала, является азональным природным явлением. По своему облику и составу видов она разительно отличается от зональной растительности Прибайкалья, окружающей ее. В рассматриваемом нами случае, ведущими экологическими факторами, оказывающими влияние на растительный покров, являются подвижный песчаный субстрат, мощность песка осаждаемого из воздушного потока, особенности ветрового режима и недостаточное атмосферное увлажнение территории. Для растений, произрастающих на песках, большую роль в их развитии имеет положение экотопа относи-

тельно господствующего направления ветра, поскольку направление движения дюн и максимальный перенос песчаного материала совершается этими воздушными потоками. Все названные абиотические факторы, действующие извне и внутри песчаной экосистемы дюнных песков, формируют ее специфическую природную среду.

На дюнных песках острова выявлено два комплекса растительных сообществ, степного и лесного типов. Степной комплекс растительных сообществ, образуют псаммофитные фитоценозы, представляющие собой структуры разных стадий развития. Теоретически, они группируются в эколого-фитоценологические ряды, которые отображают трансформацию состава видов растений в ценозах и смену доминант в них во времени и в пространстве (Касьянова, 2015). Лесной комплекс фитоценозов образуют две категории структур. Во-первых, это остепененные сосновые сообщества из *Pinus sylvestris*, с участием *Larix sibirica*, которые занимают небольшие участки в пространстве дюнных песков. По своему сложению эти структуры представляют собой фрагменты остепенённых сосновых лесов, развивающиеся в восточной горной части острова. Во-вторых, это группы деревьев из *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica* и их одиночные особи, имеющие модифицированную жизненную форму.

Рассмотрим особи сосны обыкновенной и лиственницы сибирской нетипичной (модифицированной) жизненной формы. Имеющиеся в литературе данные по морфологической изменчивости растений, свидетельствуют о том, что деревья с изменённой вегетативной сферой, образуются в результате длительного воздействия факторов внешней среды, которые не соответствуют оптимальным условиям обитания характерным для вида (Корчагин, 1964). Эти изменения являются приспособительной реакцией растения. На дюнных песках острова причиной образования необычных внешних форм деревьев является воздействие специфических и экстремальных факторов внешней среды песчаного пространства. У всех зарегистрированных нами деревьев измененных форм в облике ствола и кроны ясно выражены отклонения от типичной структуры. По нашему мнению, главными факторами, вызывающими изменения жизненной формы деревьев растущих на дюнах, являются движущийся и летящий по воздуху песок, сильный ветер и мокрый снег. От воздействия этих факторов, особи сосен и лиственниц наклоняются, падают, их ветви закручиваются или свисают вертикально вниз, корневая система оголяется или разрушается. При этом основания многолетних деревьев и подроста, стоящих на пути движущихся дюн, засыпаются песком. Со временем их нижняя часть стволов оказывается укрытой мощной толщей песка. При этом надземные части этих стволов и некоторые ветви кроны, не засыпанные песком, продолжают расти вверх и в стороны.

В изучении измененных жизненных форм древесных растений на острове мы придерживались общепризнанных понятий. Согласно классификации жизненных форм высших растений Серебрякова И. Г. (Серебряков, 1962), рассматриваемые виды древесных растений, являются одноствольными прямостоячими деревьями лесного типа, образующими один ствол. По определению разных авторов растения, трансформировавшие свой облик под воздействием среды обитания, именуется модификациями, модификантами, формами или морфами. Такие изменения жизненной формы являются ненаследственными (фенотипическими) (Корчагин, 1964; Сосна..., 2013). По нашему мнению частично повреждённые особи сосны и лиственницы в специфических условиях среды подвижных песков, путем долговременной реконструкции своих вегетативных органов, образуют многочисленные модификации жизненной формы прямостоящего дерева, которые мы рассматриваем как экологические разновидности адаптивных форм (Касьянова, 2016).

Полевые исследования по изучению необычных форм сосны и лиственницы, на песчаных образованиях Ольхона проводились в течение 2002–2015 гг. При сборе данных по деревьям модификантам учитывались следующие признаки: положение ствола в пространстве, его размеры и сохранность, форма кроны, структура ветвей, степень погруженности особи в субстрат, наличие поросли, вегетативная подвижность особи, положение экотопа изучаемой особи относительно господствующего направления ветра, скрытость корневой системы. Всего было описано 150 особей необычных форм. В результате анализа данных вегетативной сферы модифицированных деревьев сосны и лиственницы, было выявлено 10 моделей экологических форм. Кратко рассмотрим каждую из них.

Флагообразная форма образуется у деревьев, местообитания которых приурочены к береговой полосе, открытой навстречу ветру.

Кустовидная форма формируется в результате многолетней реконструкции типичного прямоствольного дерева в дерево-куст. Такая реорганизация обычно характерна для подростка, особи которого засыпаются песком почти до верхушки.

Однoboкая форма создается у прямоствоящих или слегка наклонившихся деревьев с неравномерным расположением ветвей и отчетливыми следами корразии на них. У таких деревьев боковые скелетные ветви кроны сильно различаются.

Приземистая форма присуща деревьям небольшой высоты с плотной и широкой кроной, начинающейся от субстрата. Верхушечная ось ствола у таких особей обычно разрушена.

Распростертая форма свойственна лежащим деревьям, рухнувшим на землю от сильного ветра.

Стланцевая форма создается многочисленными ортотропными побегами, образующимися из спящих почек лежащего ствола, засыпанного почти полностью песком.

Шатровая форма наблюдается у деревьев, крупные ветви которых круто наклонены к субстрату.

Склоненная форма присуща деревьям с наклонами стволов, достигающими 50°. Для них характерна обычная форма кроны и вскрытая корневая система. Особи подобного облика растут на маломощных песках, покоящихся на грунтах глинистого состава.

Куртинообразующая форма развивается у поваленных на землю особей лиственницы. Ветви кроны этого дерева распростерты по субстрату и присыпаны песком. Они растут вверх, образуя вокруг материнского ствола дочерние деревца.

Порослеобразующая форма характерна для особей лиственниц, имеющих один прямоствоящий ствол и вегетативную поросль разного возраста.

Таким образом, широкий спектр моделей деревьев-модификантов, обнаруженный нами, свидетельствует о том, что под воздействием факторов внешней среды дюнных песков, типичная для сосны обыкновенной и лиственницы сибирской жизненная форма у некоторых особей частично разрушается. При этом их жизнь на этом не заканчивается. Обычно, поврежденный организм постепенно реконструирует свои вегетативные органы, образуя со временем различные адаптивные экологические формы – модификации.

Следует отметить, что песчаный ландшафт острова, уникальность которого выражается в большом разнообразии экологических форм деревьев сосны и лиственницы и редкостной по распространению в регионе псаммофитной растительности, имеет научное и культурно-эстетическое значение. Поскольку в последние годы, природные комплексы острова, испытывают большой антропогенный пресс, по причине усиления хозяйственной деятельности населения и большого числа неорганизованных туристов, существует опасность утраты уникальных форм деревьев, псаммофитной растительности и песчаного ландшафта в целом. Поэтому в настоящее время постановка вопроса о сохранении ботанических объектов на заповедных территориях острова – природных ландшафтных парках, актуальна.

ЛИТЕРАТУРА

Касьянова Л. Н. Растительность современных дюнных песков острова Ольхон на Байкале // Успехи современного естествознания, 2015. – № 4. – С. 123–128.

Касьянова Л. Н. Разнообразие морфоструктуры деревьев на дюнных песках острова Ольхон (озеро Байкал) // География и природные ресурсы, 2016. – № 2. – С. 78–84.

Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. – М.:Л., Наука, 1964. – Т. 3. – С. 63–131.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М.:Л., Наука, 1964. – Т. 3. – С. 146–205.

Сосна степных и лесостепных боров Сибири. / Ред. Е. Н. Муратова. – Новосибирск: «Гео», 2013. – 127 с.

УДК 581.132

Изучение сезонных особенностей фотохимической активности внелистных пигментов в коре побегов древесных и кустарниковых форм

Study of seasonal features of out-leaf pigments' distribution in bark from tree and bush forms

Китаева Т. Ю., Гаевский Н. А.

Kitayeva T. Y., Gaevsky N. A.

Сибирский федеральный университет, г. Красноярск, Россия. E-mail: t_kitayeva@mail.ru; nikgna@gmail.com

Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

Реферат. Статья посвящена сравнению фотохимической активности пигментов коры деревьев и кустарников в различные сезоны. Было отмечено снижение показателей интенсивности флуоресценции и квантового выхода фотосистемы 2 при наступлении зимнего покоя по сравнению с временем вегетации. Сделаны выводы о наличии сезонных и видовых особенностей в функционировании внелистных пигментов.

Summary. The article deals with the comparison of bark pigments' photochemical activity from trees and shrubs in different seasons. A decrease in the fluorescence intensity and quantum yield of photosystem 2 was noticed when winter dormancy was occurrence as compared with the time of the growing season. Conclusions about the existence of seasonal and specific features in out-leaf pigments' functioning have been made.

В середине XX века появились работы о фотосинтетической активности внелистных пигментов, в которых высказывалось мнение о неспособности хлоропластов коры к фотосинтезу. Позднее было показано, что внелистовой хлорофилл вносит заметный вклад в фотосинтез всего растения. Этот вклад важен для растений полупустынь и пустынь, площадь листвы которых относительно невелика по сравнению с корой, или листва которых отсутствует значительную часть сезона. Были предположения о возможности внелистового фотосинтеза в средних широтах зимой. Появились исследования, где сравнивалась активность внелистных и листовых пигментов (Харук, Терсков, 1982).

Эта тема по-прежнему встречается в современных работах, хотя подход к проблеме со временем стал более комплексным. Согласно исследованию D. Johnstone и его коллег (Johnstone et al., 2014), снижение функционирования фотосистемы 2 (ФС2) коры указывает на возможное обширное повреждение тканей ксилемы деревьев. Ими же было показано, что можно судить о жизнеспособности деревьев *Eucalyptus saligna* Sm. по флуоресценции коры этих растений (Johnstone et al., 2012). Изменение условий внешней среды также отражается на работе пигментов. Флуоресценция листьев *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn, *L. tatarica* L. и *Syringa josikaea* Jacq. fil. отражала сезонное понижение температуры, также наблюдалась суточная цикличность Y(II) (Кашулин и др., 2015). Однако одних показателей флуоресценции может быть недостаточно. Например, без визуальной регистрации повреждения листьев оценка толерантности *Alstonia scholaris* (L.) R. Br. и *Eucryphia lucida* (Labill.) Baill. к перепадам температур была не точной (Cunningham et al., 2006).

Целью работы было определение сезонных особенностей фотохимической активности внелистных пигментов при помощи визуализирующего РАМ-флуориметра.

В качестве объектов исследования использовали древесные и кустарниковые формы следующих видов: *Acer negundo* L., *Betula pendula* Roth, *Syringa josikaea* Jacq. fil., *Populus nigra* L. Сбор материала проходил в лесном массиве на территории Академгородка г. Красноярск в различные периоды годового цикла развития растений (покоя и вегетации). Ранее было установлено, что среди прочих тканей кора наиболее чувствительна к изменениям внешней среды (Китаева, Гаевский, 2015), поэто-

му сравнение проходило в рамках этой ткани. Со свежесрезанных побегов отделяли фрагмент высотой ~ 4 мм. Регистрацию параметров, характеризующих работу фотосинтетического аппарата (квантового выхода ФС2 и интенсивности флуоресценции), проводили на флуориметре Imaging-PAM, модуле MINI (Walz, Германия). Обработка результатов осуществлялась с помощью полнофункционального программного обеспечения WinControl.

В ответ на вспышку света после темновой адаптации коры, происходит немонотонное изменение интенсивности флуоресценции хлорофилла. Начальная флуоресценция фотосинтезирующего объекта является первой точкой на индукционной кривой флуоресценции хлорофилла *a*, которая характеризует излучение флуоресценции возбуждённых молекул хлорофилла *a* в антенне ФС2, когда все компоненты фотосистем полностью окислены. В нашей работе мы рассматривали такую начальную флуоресценцию, потому что она позволяет оценить способность системы к фотосинтезу. Согласно гипотезе Дюйзенса и Свирса (Duysens, Sweers, 1963) флуоресценция и фотосинтез являются конкурирующими процессами. При комнатной температуре энергия возбуждения хлорофилла в светособирающих комплексах ФС1 и ФС2 передается в реакционные центры фотосистем 1 и 2 и используется в реакциях первичного разделения зарядов. Поэтому выход флуоресценции хлорофилла, входящего в ФС1 и ФС2, очень мал. Однако на ярком свете происходит снижение фотохимической активности и возрастание флуоресценции в 4–5 раз. Зимой, когда деревья и кустарники находятся в состоянии вынужденного покоя, они подвергаются воздействию высоких интенсивностей света и низких температур. В таких условиях клетки не способны к фотосинтезу, начинается разрушение пигментов, а интенсивное освещение вызывает у них ингибирование фотосистем. Для снижения этого эффекта ФС2 переходит в состояние, характеризующееся низким выходом флуоресценции. При этом максимальная флуоресценция (при закрытых реакционных центрах) низка, по сравнению с другими сезонами, и составляет 0,02–0,10 (рис. 1). Затем, когда растение переходит к активному метаболизму, наблюдается рост интенсивности флуоресценции 0,05–0,23. В отношении сирени и березы во время вегетации можно однозначно говорить о возрастающей динамике. В осенний период, когда растения переходят в состояние покоя, интенсивность флуоресценции еще некоторое время возрастает (30 сентября и 10 октября) до 0,39 у клена, а затем начинает у него же понижаться до 0,08.

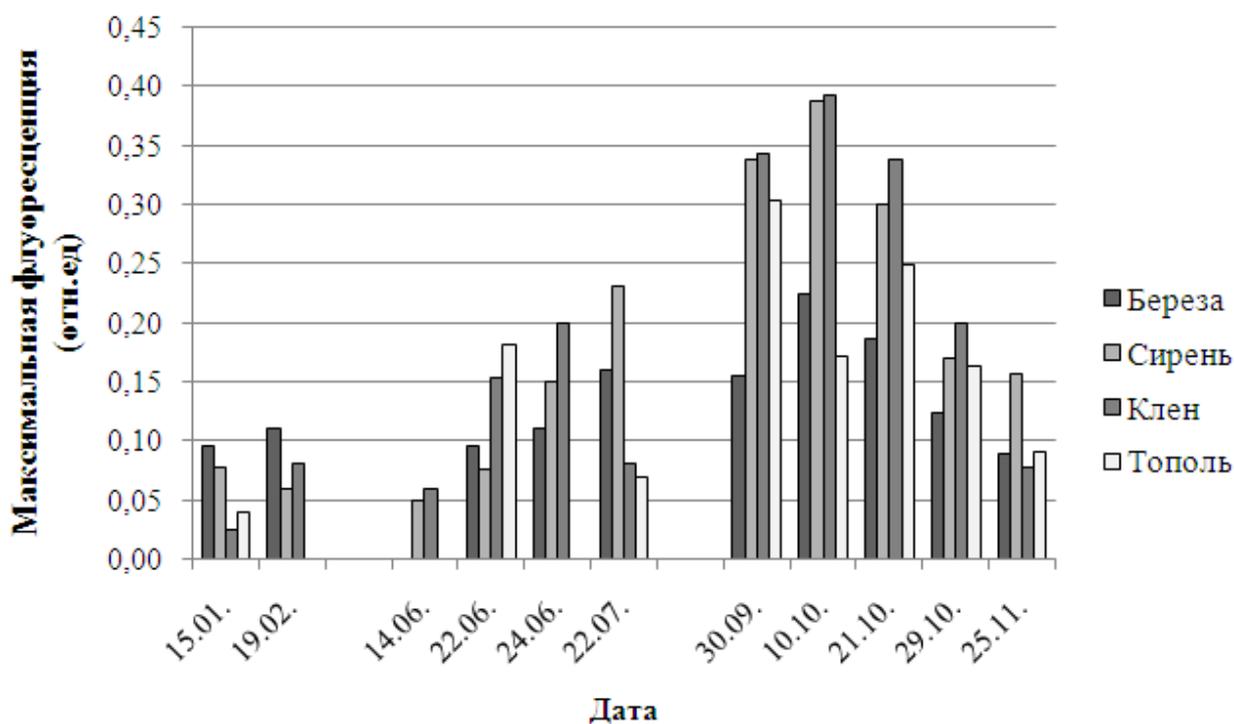


Рис. 1. Динамика максимальной флуоресценции в коре березы, сирени, клена и тополя.

Сезонные различия наблюдались по данным не только флуоресценции, но и квантового выхода фотосистемы 2. Эффективный квантовый выход фотохимии ФС2 в условиях светового насыщения показывает долю использованной энергии. В январе у всех видов этот параметр был равен 0, за исключением березы, у которой он был низок (по сравнению с другими сезонами) и составлял 0,11 (рис. 2). В феврале показатели квантового выхода ФС2 регистрировали уже у всех исследованных видов (тополь не был исследован в этом месяце) и они составляли 0,13–0,19. В июне и июле, в разгар вегетации, были отмечены самые высокие результаты – до 0,66 у клена, 0,62 у сирени, 0,44 у березы и 0,44 у тополя. По сравнению с максимальной флуоресценцией, для квантового выхода ФС2 в этот период возрастающая динамика не выражена так однозначно. Осенью, когда происходила смены вегетации покоем, квантовый выход ФС2 коры растений был ниже, чем летом: 0,07–0,041, но выше, чем зимой. Показатель 0,041 у клена в сентябре был наибольшим. Квантовый выход ФС2 этого вида равномерно уменьшался с постепенным замедлением метаболических процессов.

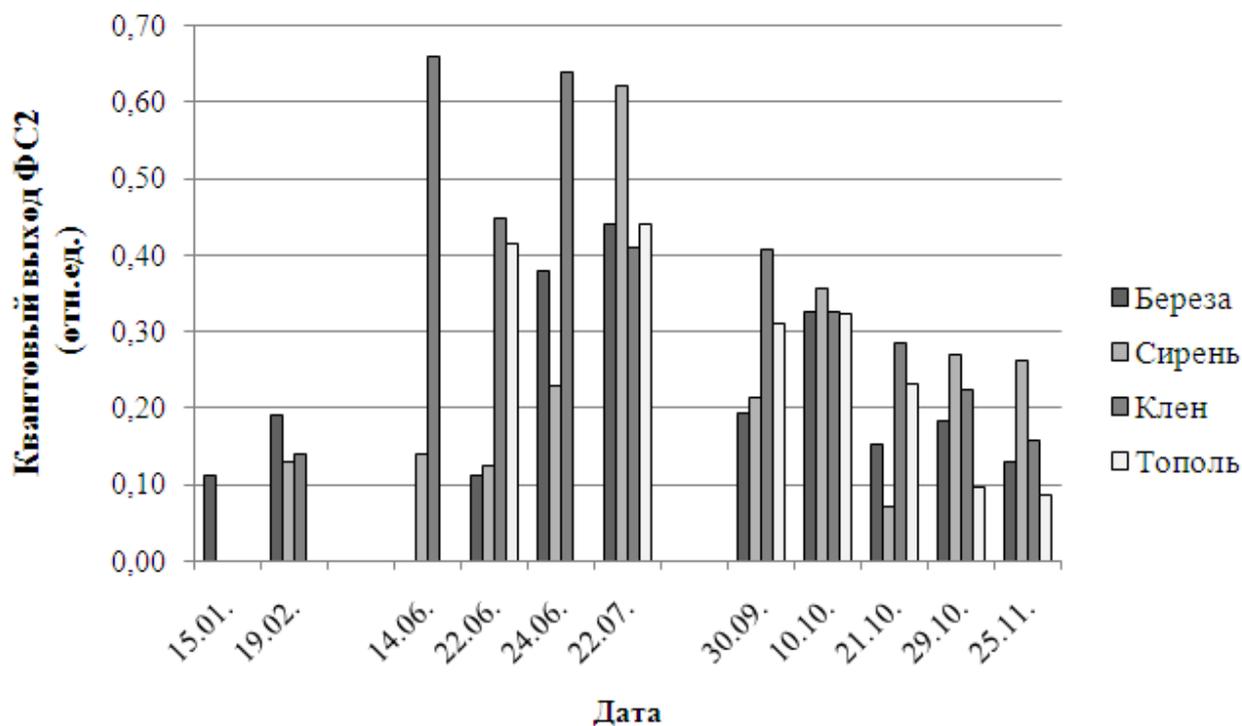


Рис. 2. Динамика квантового выхода ФС2 в коре березы, сирени, клена и тополя.

Таким образом, установлено, что интенсивность флуоресценции и квантовый выход ФС2 изменяются в разные периоды годового цикла развития растений, но эти изменения не синхронны. Интенсивность флуоресценции возрастает от зимы к лету и продолжает возрастать до середины осени, до тех пор, по-видимому, пока не начнутся дневные заморозки (Китаева, Гаевский 2015). У исследуемых объектов с этого момента формировалось состояние зимнего стресса, который прекращался только с началом новой вегетации. В свою очередь, квантовый выход ФС2 также возрастает при переходе от покоя к вегетации, но наибольших значений достигает летом, а в осенний период показатели постепенно снижаются. Это снижение не такое равномерное, как у флуоресценции, потому что квантовый выход ФС2 у большинства видов (березы, сирени и тополя), чутко отзывался на изменения температуры среды, которые были прерывистыми: 21 октября наступили дневные заморозки, но 29-го числа температура днем снова была положительной. Полученные результаты нельзя объяснить изменением содержания хлорофилла в коре в разные сезоны, так как ранее сообщалось об отсутствии прямой положительной связи между интенсивностью флуоресценции внелистных пигментов и их количеством (Китаева, 2013).

Закономерности динамики фотосинтетических параметров коры древесных и кустарниковых форм подтверждают наличие сезонных и видовых особенностей фотохимической активности внелистных пигментов.

ЛИТЕРАТУРА

Кашулин П. А., Калачёва Н. В. Суточные ритмы фотосинтеза и холодоустойчивость растений // Вестник кольского научного центра РАН, 2015. – № 1. – С. 85–91.

Китаева Т. Ю. Особенности фотосинтеза внелистных хлорофиллсодержащих тканей у ряда древесных и кустарниковых растений // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: сб. научн. ст. по материалам XVII междунар. науч. школы-конф. студентов и молодых ученых (13–15 октября 2013, г. Абакан). – Абакан, 2013. – Т.1. – С. 20–21.

Китаева Т. Ю., Гаевский Н. А. Особенности фотосинтеза внелистных пигментов в побегах некоторых представителей древесных и кустарниковых форм растений юга Сибири при переходе от активной вегетации к покою // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : сб. науч. ст. по материалам Четырнадцатой междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 25–29 мая 2015 г.). – Барнаул, 2015. – С. 426–428.

Харук В. И., Терсков И. А. Внелистные пигменты древесных растений. – Новосибирск: Наука, 1982. – 88 с.

Cunningham S. C., Read J. Foliar temperature tolerance of temperate and tropical evergreen rain forest trees of Australia // Tree Physiology, 2006. – Vol. 26, № 11. – P. 1435–1443.

Duysens L. N. M., Sweers H. E. Mechanism of two photochemical reactions in photosynthesis as studied by means of fluorescence. In Studies on Microalgae and Photosynthetic Bacteria // University of Tokyo Press, 1963. – P. 353–372.

Johnstone D., Tausz M., Moore G., Nicolas M. Chlorophyll fluorescence of the trunk rather than leaves indicates visual vitality in *Eucalyptus saligna* // Trees-Structure and Function, 2012. – № 26. – P. 1565–1576.

Johnstone D., Tausz M., Moore G., Nicolas M. Bark and leaf chlorophyll fluorescence are linked to wood structural changes in *Eucalyptus saligna* // AoB Plants, 2014. – Vol. 6. – P. 1–10.

УДК 58.032.3(571.150)582.782.736(571.150)

Оценка засухоустойчивости *Astragalus cicer* L. в лабораторных условиях Assessment of drought resistance of *Astragalus cicer* L. in laboratory conditions

Корниевская Т. В., Силантьева М. М.

Kornievskaya T. W., Silanteva M. M.

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: galtsovaw@yandex.ru; msilan@mail.ru

Altai State University, Barnaul, Russia

Реферат. Статья посвящена оценке засухоустойчивости астрагала нутового косвенным лабораторным методом. Подобраны и рассчитаны концентрации растворов сахарозы с разным осмотическим давлением, оптимальные для проращивания семян астрагала нутового. Изучена устойчивость астрагала к дефициту влаги на начальных этапах онтогенеза.

Summary. The article is devoted to the evaluation of drought resistance of *Astragalus cicer* indirect laboratory method. Concentrations of sucrose solutions with different osmotic pressure, optimal for seed germination of *Astragalus cicer* were selected and calculated. The stability of *Astragalus* to moisture deficiency at the initial stages of ontogenesis is studied.

Введение

При интродукции травянистых видов бобовых в условиях недостатка влаги возникает ряд проблем, связанных с низкой полевой всхожестью возделываемых культур и высоким процентом гибели ювенильных растений. Успешная интродукция бобовых трав в засушливых агроклиматических условиях должна базироваться на засухоустойчивых видах и сортах, способных адаптироваться к водному дефициту и высоким температурам воздуха и почвы.

На протяжении пяти лет на территории Михайловского района Алтайского края ведутся работы по интродукции малораспространенных степных многолетних трав семейства бобовые, перспективных в качестве кормовых культур (Гальцова, 2013; Силантьева и др., 2015; Корниевская, Михайлова, 2016; Корниевская, Силантьева, 2017).

Опытные делянки находятся в условиях сухостепной зоны Кулунды. Для вегетационного периода характерно обилие тепла и света с суммой активных температур 2000–2600° С и недостаточным увлажнением. Годовая сумма осадков не превышает 230–350 мм. Распределение осадков происходит неравномерно. Начало вегетационного сезона (май–июнь) совпадает с периодом засухи, в июле выпадает до 50 % осадков летнего сезона, которые имеют преимущественно ливневый характер (Атлас..., 1978).

П. А. Генкель (1982) в своей работе рассматривает засуху как биометеорологическое явление, которое характеризуется бездождевым периодом, повышенной температурой и увеличенным дефицитом влажности воздуха, что вызывает повышенное испарение и транспирацию у растений, в результате чего происходит их обезвоживание и перегрев. Засуха приводит к снижению продуктивности растений, и может вызывать их гибель.

По П. А. Генкелю (1946) засухоустойчивыми считаются растения, способные в течение своего онтогенетического развития приспосабливаться к действию недостатка влаги без ущерба для себя и своего воспроизведения.

Оценка засухоустойчивости осуществляется в комплексе с учетом физиологических параметров, которые зависят от экологических условий произрастания вида и биологических особенностей культуры.

С целью ускорения селекционного процесса в последнее время все чаще используют косвенные оценки засухоустойчивости с использованием лабораторных методов. Одним из самых эффективных лабораторных методов является оценка засухоустойчивости по способности семян к проращению на

концентрированных растворах сахарозы. Этот метод имеет немаловажные достоинства: простота и доступность исполнения, низкая трудоемкость и независимость от погодных условий, что позволяет проводить исследования круглый год.

Семена и проростки культивируются в осмотических растворах, имитирующих недостаток влаги. Высокие концентрации растворов сахарозы вытягивают воду из живых клеток. Засухоустойчивые растения обладают высокой водоудерживающей способностью, поэтому, чем больше семян прорастает на растворе сахарозы, тем большей устойчивостью к засухе обладает растение (Дымина, Баяндина, 2010). Такой подход позволяет судить об особенностях прорастания семян при недостатке влаги и контролировать процесс устойчивости растений к дефициту воды на ранних этапах онтогенеза.

Материалы и методы

Объектами исследования послужили семена астрагала нутового (*Astragalus cicer* L.) 2016 и 2017 гг., интродуцируемого в условиях сухой степи юго-западной Кулунды (Михайловский район, Алтайский край). В качестве контроля взяты семена люцерны посевной (*Medicago sativa* L.) того же места, репродукции 2016 г.

У всех исследуемых семян была определена жизнеспособность и количество твердых семян экспресс-способом по методике Ю. Д. Ахламова (2013). Отбор исходного материала включал 4 пробы по 100 семян в каждой, размещенные на фильтровальной бумаге и залитые до полной влагоемкости 1%-ным раствором аммиака. На первом этапе оценивалась жизнеспособность семян, на втором этапе – содержание твердых семян в посевном материале. Оценка производилась по количеству изменивших окраску семян в коричневый цвет. Продолжительность между первым и вторым этапом составляла 40–45 мин.

Для оценки засухоустойчивости отбирались здоровые, нормально выполненные семена, с блестящей желтой семенной оболочкой, имеющие всхожесть не менее 68–93 %. Проращивание семян проводилось в чашках Петри.

Чашки Петри стерилизовали в течение 2 часов в сушильном шкафу при температуре 150° С. В 100 мл дистиллированной воды растворяли подобранное количество сахарозы (2,85 и 5,69 г), что обуславливало осмотическое давление 2 и 4 атмосферы соответственно.

Предварительно скарифицированные концентрированной серной кислотой семена (в течение 60 мин. – астрагал нутовый, 30 мин. – люцерна посевная) по 50 шт. раскладывались в чашки Петри на увлажненную фильтровальную бумагу в четырехкратной повторности и проращивались при комнатной температуре (20–22° С) в течение 7 дней. Контрольное проращивание семян осуществлялось в двукратной повторности на дистиллированной воде.

Процент проросших семян подсчитывали по формуле: $P = a/b \times 100 \%$,

где a – среднее число семян, проросших в растворе сахарозы, b – среднее число семян, проросших в контроле (на дистиллированной воде).

По количеству семян, проросших в растворах сахарозы, определялся уровень засухоустойчивости образца.

Результаты исследования

Метод позволил оценить физиологическую особенность семян неодинаково прорасти в растворах с различным осмотическим давлением.

В опытах использовались семена растений первичной репродукции, выращенные на интродукционном семенном участке в условиях сухостепной зоны Кулунды (табл. 1). Использование в качестве контроля люцерны посевной связано с тем, что дикорастущие популяции *Medicago sativa* в Казахстане и Средней Азии обладают высокой засухоустойчивостью (Гашкова, 2009).

Для расчета времени скарификации проведен анализ семян на твердость семенных оболочек. Все отобранные семена обладали высоким процентом твердосемянности 78,3 % (*M. sativa*) – 98,3 % (*A. cicer*, 2016 г.). Экспресс-диагностика семян показала, что астрагалы разных лет репродукции и люцерна посевная в условиях интродукции сухостепной зоны Кулунды производят качественные жизнеспособные семена (табл. 2). Доля нежизнеспособных семян незначительна 0,75 % – 2,75 %.

Таблица 1

Происхождение семян, используемых в эксперименте

Название	№ по каталогу ВИР	Происхождение
<i>Medicago sativa</i> L. (люцерна посевная)	33468	Казахстан
<i>Astragalus cicer</i> L. (астрагал нутовый)	48630	США

Таблица 2

Жизнеспособность и твердосемянность интродуцируемых в условиях сухой степи

Medicago sativa и *Astragalus cicer*

<i>Medicago sativa</i> L., 2016 г.						
Повторности	Нежизнеспособные семена, шт.	Ср. знач., %	Жизнеспособные семена, шт.	Ср. знач., %	Твердосемянность, шт.	Ср. знач., %
I	1	2,75	99	97,25	77	78,25
II	1		99		82	
III	5		95		77	
IV	4		96		77	
<i>Astragalus cicer</i> L., 2016 г.						
I	2	0,75	98	99,25	98	98,25
II	1		99		99	
III	0		100		98	
IV	0		100		98	
<i>Astragalus cicer</i> L., 2017 г.						
I	1	2,5	99	97,5	97	96,25
II	3		97		96	
III	3		97		97	
IV	3		97		95	

Сравнение количества проросших семян астрагала нутового 2016 и 2017 гг. в растворах сахарозы разной концентрации показало, что чем выше концентрация сахарозы (и выше осмотическое давление раствора, соответственно), тем ниже всхожесть семян (табл. 3).

Лабораторная всхожесть астрагала нутового на контроле (дистиллированная вода) оценивалась на 5-е сутки и в среднем составила 68 % у *A. cicer*, 2016 г. и 93 % у *A. cicer*, 2017 г.

Прорастание семян астрагала нутового на растворах сахарозы с разным осмотическим давлением было затруднено. В среднем, при осмотическом давлении 2 атм. проросло 25,7 % семян, а при осмотическом давлении 4 атм. – 2,6 %. У семян, полученных в разные годы разница процентного соотношения проросших семян мало отличалась. Возможно, это объясняется сходными климатическими условиями двух лет. Период 2016–2017 гг. является «нетипичным» для условий Михайловского района Алтайского края. Два последних года отличались высокой влагообеспеченностью вследствие достаточного количества осадков в летний вегетационный период. Доля осадков мая – июня 2016 г. составила 38 %, июля – 49 %, августа – сентября – 13 % (Майсснер и др., 2017). Как полагает Б. А. Кужахметов (2010), формирование семян в засушливых условиях повышает их всхожесть при водном стрессе. Чем засушливее условия, тем выше устойчивость семян к дефициту влаги при прорастании.

Взятый в качестве контроля вид *M. sativa* был устойчивее к водному стрессу в сравнении с *A. cicer*. Прорастание семян люцерны посевной при концентрации сахарозы, соответствующей осмотическому давлению 2 атм. составило в среднем 97,5 %, что в 26 раз больше, чем у астрагала нутового.

Таблица 3

Лабораторная всхожесть семян астрагала нутового (2016, 2017 гг.) в растворах сахарозы с различным осмотическим давлением в сравнении с контрольным образцом – люцерной посевной (2016 г.)

<i>Medicago sativa</i> L., 2016 г.										
Повторности	Контроль: к-во проросших семян, шт. при $P_{осм} = 0$ атм.	Ср. знач., шт.	К-во проросших семян (P), %	Ср. знач., %	К-во проросших семян, шт. при $P_{осм} = 2$ атм.	Ср. к-во проросших семян, шт.	К-во проросших семян (P), %	К-во проросших семян, шт. при $P_{осм} = 4$ атм.	Ср. к-во проросших семян, шт.	К-во проросших семян (P), %
I	42	39,5	84	79	45	38,5	97,5	19	20,5	51,9
II	37		74		35			37		
III					42			16		
IV					32			10		
<i>Astragalus cicer</i> L., 2016 г.										
I	36	34	72	68	0	10,5	30,9	4	1,5	4,4
II	32		64		22			2		
III					3			0		
IV					17			0		
<i>Astragalus cicer</i> L., 2017 г.										
I	46	46,5	92	93	14	9,5	20,4	2	3,75	8,1
II	47		94		8			2		
III					11			4		
IV					5			7		

С повышением концентрации сахарозы до осмотического давления 4 атм. количество проросших семян люцерны снизилось и составило 30,9 %.

Таким образом, выявлены различия между интродуцируемыми видами бобовых – астрагала нутового и люцерны посевной по устойчивости к засухе на начальных этапах онтогенеза растений. По показателю всхожести семян на осмотических растворах сахарозы астрагал нутовый является неустойчивой к засухе культурой (1,5–10,5 % проросших семян в условиях осмотического давления). Люцерна посевная устойчива к дефициту влаги, поскольку образует 51,9–97,5 % проростков при осмотическом давлении (2–4 атм.).

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Алтайского края. – М.-Барнаул: ГУКК, 1978. – Т. 1. – 222 с.

Ахламов Ю. Д. Способ определения жизнеспособности и количества твердых семян бобовых трав: 2477595 С2 МПК А01С 1/00, А01G 7/00 / патентообладатель Государственное научно-исследовательское учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт кормов имени В. Р. Вильямса Российской академии сельскохозяйственных наук. – № 2011118596/13 ; заявл. 11.05.2011 ; опубл. 20.03.2013, Бюл. № 8. – 4 с.

Гальцова Т. В. Астрагал нутовый – новый вид кормовых культур в условиях сухостепной зоны Кулунды // Сборник научных статей международной молодежной школы-семинара «Ломоносовские чтения на Алтае». – Барнаул, 2013. – С. 229–232.

Гашикова И. В. Основные сельскохозяйственные культуры. *Medicago sativa* L. Люцерна синяя (посевная). Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения. – 2009. URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/cultural/Medicago_sativa_K/index.html (дата обращения 27.02.2018).

Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения // Труды Института физиологии им. К. А. Тимирязева АН СССР. – М.-Л., 1946. – 236 с.

Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – М.: – Наука, 1982. – С. 20.

Дымина Е. В., Баяндина И. И. Практические занятия по физиологии и биохимии растений: Учебное пособие. – Новосибирск, 2010. – С. 101–104.

Корниевская Т. В., Михайлова С. И. Семенная продуктивность и качество семян астрагала нутового на юге Западной Сибири // Acta Biologica Sibirica, 2016. Т. 2., № 4. – С. 5–10.

Корниевская Т. В., Силантьева М. М. Сезонный ритм развития астрагалов в условиях сухой степи Западной Кулунды // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2017. № 16. – С. 117–120.

Кужахметов Б. А. Оценка засухоустойчивости яровой мягкой пшеницы по способности семян к прорастанию на концентрированных растворах сахарозы // Вестник мясного скотоводства, 2010. – Т. 4, № 63. – С. 117–125.

Майсснер Р., Рупп, Х., Шмидт Г., Бондарович А. А., Щербинин В. В., Понькина Е. В., Мацюра А. В., Рудев Н. В., Кожанов Н. А., Пузанов А. В., Балыкин Д. Н. Агроклиматический мониторинг сухой степи Алтайского края // География и природопользование Сибири, 2017. – С. 121–139.

Силантьева М. М., Терехина Т. А., Сперанская Н. Ю., Гальцова Т. В., Шапина М. М., Елесова Н. В., Гребенникова А. Ю. Новые перспективные виды и сорта кормовых трав для реставрации пастбищ сухостепной зоны Кулунды // Вестник Алтайской науки, 2015. – С. 50–54.

УДК 582.491+252.5(581.522.5+574.24)(517.3)

**Изменение листовых параметров *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh.
вдоль градиента аридности климата**

**Shifts in leaf parameters of *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh.
along the gradient of the climate aridity**

Мигалина С. В., Иванова Л. А., Калашникова И. В.

Migalina S. V., Ivanova L. A., Kalashnikova I. V.

Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: Fterry@mail.ru

Institute Botanic Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

Реферат. Изучены листовые параметры двух видов берез из южно-таежной, лесостепной и степной зон Южного Зауралья. Показано, что с усилением аридности климата у исследованных видов увеличивается толщина листа, уменьшаются размеры клеток и число хлоропластов в клетке, возрастает отношение поверхность/объем клеток мезофилла, а также суммарный объем хлоропластов в клетке. Данные структурные изменения листа направлены на снижение мезофильного сопротивления и увеличение скорости диффузии CO₂ при адаптации берез к условиям водного дефицита.

Summary. Leaf parameters of two birch species from southern taiga, forest-steppe and steppe zones of the Southern Trans-Urals were studied. It was shown that the cell sizes and the number of chloroplasts in the cell decrease, while leaf thickness, the surface/volume ratio of mesophyll cells and also the total chloroplast volume in the cell increase with the enhancing in the climate aridity. These structural changes in the leaf are aimed at reducing the diffusion resistance to CO₂ and increasing the diffusion rate of CO₂ when adapting birch trees to the conditions of water deficiency.

В условиях глобальных изменений климата все более актуальной становится необходимость изучения механизмов адаптации древесных видов, являющихся основным компонентом лесных сообществ. Одним из важных механизмов адаптогенеза растений является изменение структуры и функции фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации (Мокроносов, 1978; Иванова, Пьянков, 2002), обеспечивающее регуляцию фотосинтетической способности при смене внешних условий. В этой связи изучение листовых параметров близких таксонов вдоль климатических градиентов является эффективным методом определения эволюционно обусловленных изменений структуры фотосинтетического аппарата под воздействием климата. Целью данной работы было определение направления структурных изменений листа двух таксономически близких видов берез при усилении аридности климата.

Выбранные в качестве объектов *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. относятся к основным лесообразующим видам и имеют протяженный совместный ареал в Северной Евразии. Исследования проводили в течение трех вегетационных сезонов в популяциях берез из южно-таежной, лесостепной и степной зон Южного Зауралья. Климатические условия районов исследования характеризовали на основе средних многолетних значений температуры воздуха (T), количества осадков (P) (Matsuura, Willmott, 2007) и индекса аридности Э. де Мортонна (I), $I = P/(T+10)$ (Encyclopedia of Earth Sciences, 1987). Кроме того, оценивали погодные условия года. В каждой популяции для анализа с 20–25 деревьев отбирали полностью сформированные листья в нижней трети кроны южной экспозиции. Определяли толщину и удельную поверхностную плотность листа, размеры клеток мезофилла, определяли число хлоропластов в клетке и количество клеток. На основе этих показателей рассчитывали интегральные параметры мезоструктуры листа. Толщину листа определяли на поперечных срезах. Размеры клеток, их количество и число хлоропластов определяли после мацерации высечек листьев с использованием

системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (Россия, г. Екатеринбург). Анализ климатических параметров показал, что в лесостепной и степной зонах, где при положительных среднегодовых температурах резко снижается количество осадков, дефицит влаги является основным лимитирующим фактором (табл. 1).

Таблица 1

Местоположение, ботанико-географическая зона и климатические условия районов исследования

Географическое положение	Ботанико-географическая зона (подзона)	<i>I</i>	<i>P</i> , мм	<i>T</i> , °С
Южный Урал, Челябинская область	степь	26	300	2,3
Южный Урал, Челябинская область	лесостепь	31	425	1,5
Средний Урал, Свердловская область	южная тайга	43	530	0,9

Примечание: *P* – среднемноголетнее количество осадков; *T* – среднемноголетняя температура воздуха; *I* – индекс аридности.

На основе полученных результатов установлено, что у исследованных видов толщина листа определялась географическим положением популяции и не зависела от погодных условий вегетационного сезона (табл. 2). Минимальные значения данного параметра зафиксированы в популяциях берез из лесостепной подзоны, максимальные – в крайней южной точке трансекты (рис.). Утолщение листовой пластинки в степных популяциях берез обеспечивает увеличение диффузионного сопротивления между межклеточным пространством и центрами карбоксилирования (Terashima et al., 2011), что можно рассматривать как адаптацию исследованных видов к усилению аридности климата. Во всех случаях популяции *B. pubescens* отличались более высокими величинами толщины листа.

Таблица 2

Влияние климата на изменение структурных параметров листа берез по результатам ANOVA

Параметры листа	<i>Betula pendula</i>	<i>Betula pubescens</i>
Толщина листа	$F_{\text{геогр}}(2; 269) = 6.6, P < 0.01$ $F_{\text{год}}(2; 269) = 2.2, P = 0,11$	$F_{\text{геогр}}(6; 256) = 17.3, P < 0.0001$ $F_{\text{год}}(2; 256) = 0.5, P < 0.63$
УППЛ	$F_{\text{геогр}}(2; 89) = 14.2, P < 0.0001$ $F_{\text{год}}(2; 89) = 2.5, P = 0.09$	$F_{\text{геогр}}(2; 89) = 18.5, P < 0.0001$ $F_{\text{год}}(2; 89) = 2.9, P = 0.06$
Объем клетки мезофилла	$F_{\text{геогр}}(2; 269) = 9.2, P < 0.001$ $F_{\text{год}}(2; 269) = 0.4, P = 0.69$	$F_{\text{геогр}}(2; 269) = 17.8, P < 0.0001$ $F_{\text{год}}(2; 269) = 0.1, P = 0.94$
Число хлоропластов в клетке	$F_{\text{геогр}}(2; 269) = 14.0, P < 0.0001$ $F_{\text{год}}(2; 269) = 0.06, P = 0.94$	$F_{\text{геогр}}(2; 269) = 3.7, P < 0.05$ $F_{\text{год}}(2; 269) = 0.04, P = 0.96$
$S/V_{\text{кл}}$	$F_{\text{геогр}}(2; 269) = 7.5, P < 0.001$ $F_{\text{год}}(2; 269) = 1.0, P = 0.38$	$F_{\text{геогр}}(2; 269) = 24.5, P < 0.0001$ $F_{\text{год}}(2; 269) = 2.37, P = 0.1$

Примечание: $F_{\text{геогр}}$ – критерий Фишера при анализе фактора географического положения популяции; $F_{\text{год}}$ – критерий Фишера при анализе фактора влияния погодных условий текущего вегетационного сезона. В скобках приведено число степеней свободы. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа; $S/V_{\text{кл}}$ – отношение поверхность/объем клетки мезофилла.

Удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) также зависела от климатических условий произрастания берез (рис., табл. 2). При этом виды различались по направлениям изменения данного параметра в градиенте аридности. Максимальные значения плотности листа у *B. pendula* отмечены в популяциях из южной тайги, у *B. pubescens* – в степной зоне.

Структурные параметры мезофилла у *B. pendula* и *B. pubescens* изменялись сходным образом и не зависели от погодных условий сезона (рис., табл. 2). С увеличением аридности района произраста-

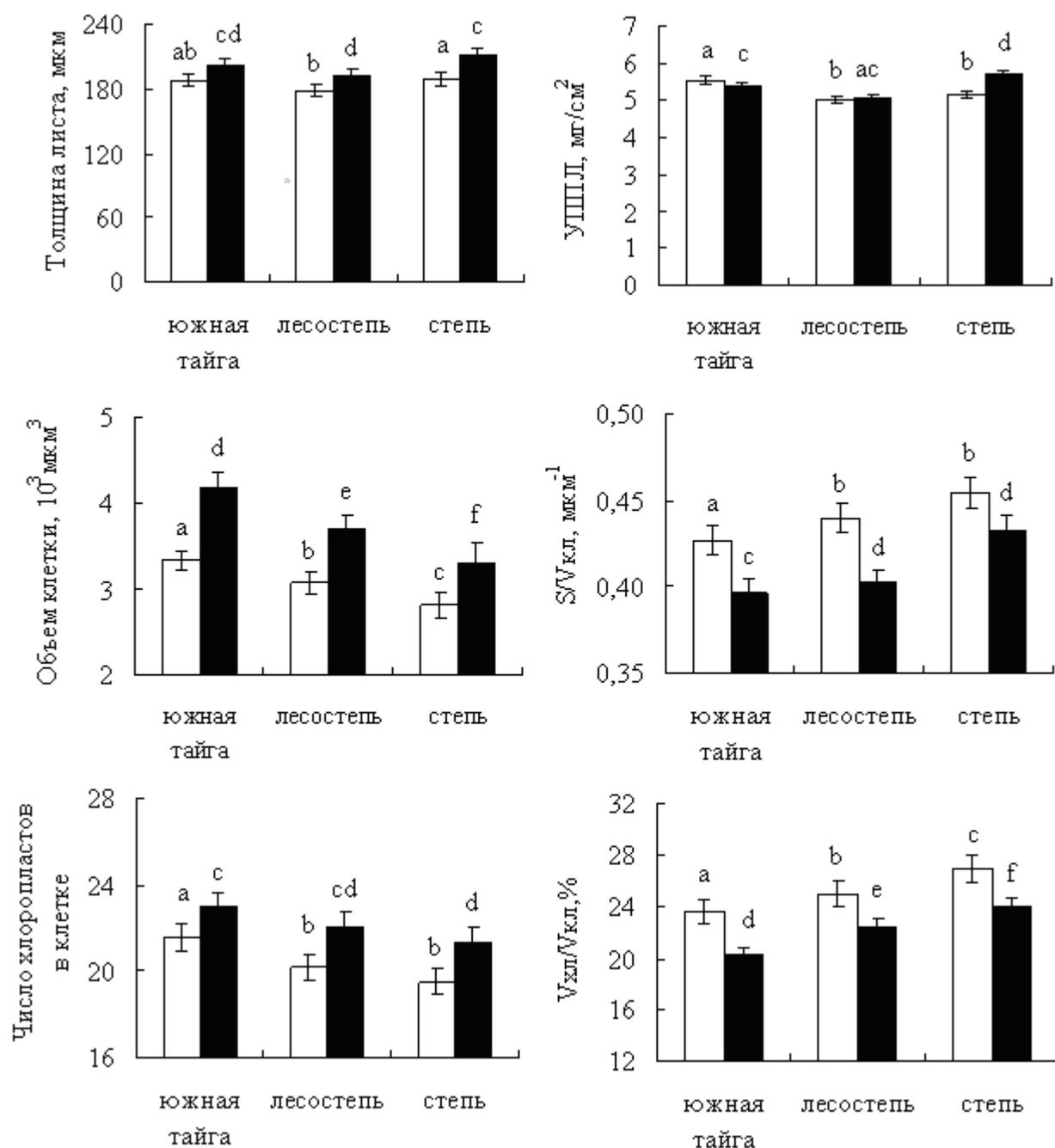


Рис. Параметры листа берез в районах Южного Зауралья с разной степенью аридности климата. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа; $S/V_{кл}$ – отношение поверхность/объем клетки мезофилла; $V_{хл}/V_{кл}$ – суммарный объем хлоропластов в клетке. □ – *Betula pendula*, ■ – *Betula pubescens*. Буквами a, b, c, d, e, f обозначены значимые различия ($p < 0.05$)

ния уменьшались размеры клеток мезофилла (рис.). В популяциях *B. pubescens* объем клетки в среднем на 20 % превышал объем клетки *B. pendula* (Migalina et al., 2014). Уменьшение размеров клеток вдоль зонально-климатической трансекты в направлении южных широт сопровождалось увеличением отношения поверхность/объем (S/V) клеток мезофилла. Поскольку S/V мезофилла прямо влияет на скорость диффузии CO_2 из межклеточных пространств внутрь клеток (Иванова и др., 2006), увеличение значений данного параметра в южных популяциях берез способствует усилению диффузии CO_2 из внутрилистных пространств к центрам карбоксилирования. Влияние температурных условий района

произрастания на размеры клеток мезофилла берез подтверждается высокой корреляцией объема клетки со среднемноголетней температурой воздуха ($r = 0.9$, $P < 0.001$). Число хлоропластов в клетке было тесно связано с объемом клетки ($r = 0.95$, $P < 0.001$) и достоверно уменьшалось в районах с более засушливым климатом (рис.). Суммарный объем хлоропластов в объеме клетки мезофилла, напротив, линейно увеличивался вдоль градиента аридности.

Таким образом, полученные результаты показали, что с усилением аридности климата у исследованных видов берез увеличивается толщина листа, уменьшаются размеры клеток и число хлоропластов в клетке, при этом возрастает S/V клеток и объемная доля хлоропластов в клетке. Все эти структурные изменения листа направлены на снижение мезофилльного сопротивления и увеличение скорости диффузии CO_2 при адаптации берез к условиям водного дефицита.

Благодарности. Работа выполнена в рамках бюджетной темы ФГБУН Ботанического сада Уральского отделения Российской академии наук.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванова Л. А., Пьянков В. И.** Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Ботан. журн., 2002. – Т. 87, № 12. – С. 17–28.
- Иванова Л. А., Петров М. С., Кадушников Р. М.** Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трехмерной реконструкции клеточной упаковки листа // Физиология растений, 2006. – Т. 53, № 2. – С. 354–363.
- Мокронос А. Т.** Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. –Свердловск: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1978. – 147 с.
- Encyclopedia of Earth Sciences, Encyclopedia of World Climatology /J. E. Oliver and R. W. Fairbridge. Eds. –New York: Van Nostrand Reinold, 1987.– Vol. 11.
- Matsuura K., Willmott C. J.** Terrestrial air temperature: 1900–2006 Gridded Monthly Time Series. Terrestrial Precipitation: 1900–2006 Gridded Monthly Time Series Ver. 1.01., – 2007. –URL:<http://climate.geog.udel.edu/climate>.
- Migalina S. V., Ivanova L. A., Makhnev A. K.** Genetically determined volume of mesophyll cells of birch leaves as an adaptation of the photosynthetic apparatus to climate // Doklady Biological Sciences, 2014. – Vol. 459. – P. 354–357.
- Terashima I., Hanba Y. T., Tholen D., Niinemets U.** Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis // Plant Physiology, 2011. – Vol. 155. – P. 108–116.

УДК 581.19

Влияние осмотического стресса на динамику аминокислот *Stipa krylovii* Roshev

The influence of osmotic stress on the dynamic of amino acid of *Stipa krylovii* Roshev

Пляскина И. Н., Бондаревич Е. А.

Plyaskina I. N., Bondarevich E. A.

ФГБОУ ВО «Читинская государственная медицинская академия» Минздрава России, г. Чита, Россия.
E-mail: thebestdamnthing@mail.ru

Chita State Medical Academy, Chita, Russia

Реферат. Проведено исследование вклада свободных аминокислот в процесс адаптации *S. krylovii* к недостатку влаги. В оптимальных условиях и при небольшом осмотическом стрессе происходит интенсивная мобилизация протеиногенных аминокислот, что обеспечивает большую всхожесть семян. При увеличении осмотического стресса тенденция динамики свободных аминокислот сохраняется, но происходит с небольшой задержкой.

Summary. The contribution of free amino acids to the adaptation of *S. krylovii* to lack of moisture was studied. Intensive mobilization of proteinogenic amino acids occurs in optimal conditions and with a small osmotic stress, that provides high germination of seeds. With increasing osmotic stress, the trend of the dynamics of free amino acids is preserved, but occurs with a slight delay.

Введение

На территории Восточного Забайкалья распространены растения ксероморфной природы, устойчивые к условиям обитания с недостатком влаги. Одним из таких растений является *Stipa krylovii* Roshev – центральноазиатский – южносибирский вид, встречающийся в степях и харганатах (Галанин, 2009). Вид может быть доминантом и выполнять средообразующую функцию (Касьянова, 2004). Таким образом, исследуемый злак обладает рядом адаптаций, обеспечивающих произрастание и семенное размножение в аридных условиях. Одним из механизмов, обеспечивающих устойчивость к стрессам различной природы, является накопление свободных аминокислот (Кузнецов, Шевякова, 1999; Яхин и др., 2012). Свободные аминокислоты являются структурными единицами вновь синтезируемых белков, участвуют в биосинтезе вторичных соединений и регулируют многие биохимические процессы, а в условиях стресса участвуют в процессах детоксикации ксенобиотиков (Хелдт, 2014). Поэтому изучение влияния условий, имитирующих физиологическую засуху, на динамику свободных аминокислот может внести вклад в определение механизмов адаптации дикорастущих злаков Восточного Забайкалья.

Материалы и методы

Материалом для исследования являлись зрелые очищенные зерновки *S. krylovii*, собранные в 2013 году в Оловянинском районе Забайкальского края и проростки (24, 48 и 72 ч.). Семена проращивали на растворах сахаров с высоким осмотическим давлением (маннит), имитирующих условия физиологической засухи (Назарова и др., 2005). Использовали дифференцирующие растворы осмолитика – с осмотическим давлением 5 и 10 атм., контроль – дистиллированная вода. Также каждые сутки определяли количество проросших семян (в %). Для определения свободных аминокислот использовали навески зерновок злаков (сухие и пророщенные) массой $50 \pm 0,2$ мг. Экстракцию свободных аминокислот проводили 0,89 %-ным раствором хлорида натрия. Водно-солевую вытяжку растворяли в ацетонитриле (соотношение 1:1). Содержание свободных аминокислот определяли методом высокоэффективной

жидкостной хроматографии (Teerlink, 1994). Определено содержание 20 аминокислот (18 протеиногенных (кроме пролина и цистеина) и 2 непротеиногенных – таурина и орнитина). Полученные данные подвергнуты статистической обработке с помощью пакета программ Microsoft Excel 2010 и PAST 3.0 (Hammer et al., 2001).

Результаты

В исследуемых условиях прорастание семян *S. krylovii* во всех пробах отмечается на вторые сутки (рис.). В контроле уже на вторые сутки всхожесть составила 90 %. Осмотическое давление в 5 атм. замедлило процесс прорастания зерновок (всхожесть на вторые сутки 43 %), но на третьи сутки исследуемый вид уже имел всхожесть 91 %. В условиях осмотического давления в 10 атм. прорастание заметно замедляется (26 %). Также осмотический стресс повлиял и на динамику свободных аминокислот в проростках злака. Такой показатель как общее количество аминокислот в первые 24 ч. от начала прорастания в контроле вырос с 1112,2 мкг/г сырой массы до 7853,7 мкг/г сырой массы, т.е. примерно в 7 раз (рис.). В условиях действия осмолитика (5 атм.) произошло ещё большее выделение свободных аминокислот, и составило 11176,3 мкг/г (увеличение в 10 раз). Это может быть связано с гидролизом запасных белков. Образующиеся в первые сутки свободные аминокислоты включаются в синтез полипептидов, необходимых для процесса прорастания, и как показало исследование, начало видимого прорастания (2 сутки) в контроле и при 5 атм. характеризуется снижением концентрации свободных аминокислот. Однако при увеличении осмотического давления до 10 атм. повышение уровня свободных аминокислот происходит на вторые сутки, и это может быть связано с недостатком воды в условиях, имитирующих засуху.

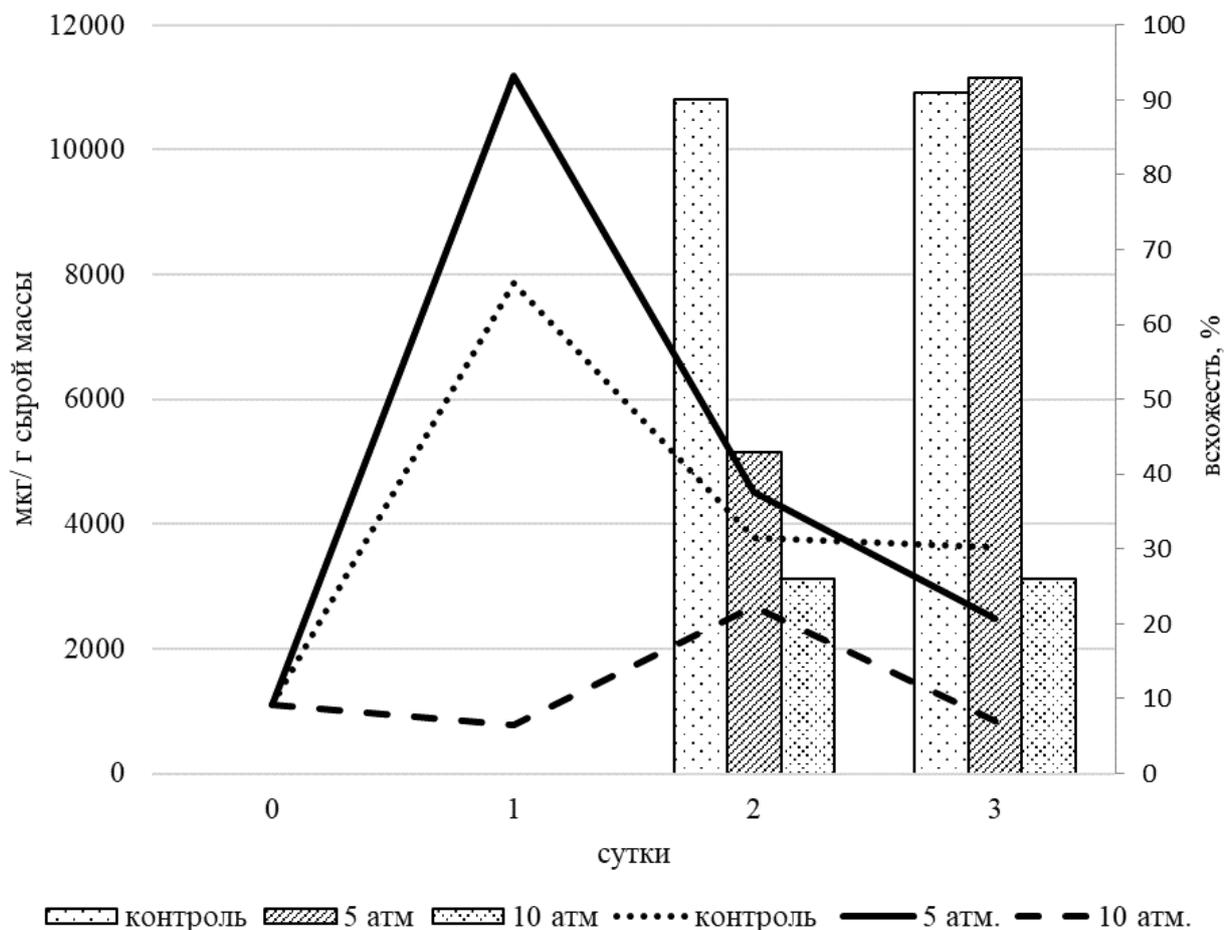


Рис. Всхожесть (в %) и изменение суммы свободных аминокислот при прорастании семян *S. krylovii* в условиях осмотического стресса.

Также был проведен анализ содержания отдельных аминокислот и их групп (кислые аминокислоты и их амиды; гидрофильные нейтральные; основные; ароматические; гидрофобные; непротеиногенные) (табл.). Глутамат и глутамин являются основными метаболитами в клетках растений, участвующими в связывании аммиака и переносе аминокрупп (Хелдт, 2011). Во время набухания семян (1 сутки) в контроле и при 5 атм. значительно повышается уровень глу и глн, а с началом видимого прорастания происходит уменьшение концентрации этих аминокислот в 3–5 раз. Осмотическое давление 10 атм. задерживает образование глу и глн на сутки, и пик выделения этих аминокислот приходится на 48 часов. В целом динамика этих аминокислот и их суммарное содержание в условиях контроля и низкого осмотического давления (5 атм.) характеризуется большими абсолютными значениями, что, по-видимому, связано с активным образованием, ресинтезом и выделением из резервных белков глу и глн, включающихся в процессы азотистого обмена. В растворе маннита (10 атм.) были значительно меньшие изменения количества глу и глн, что может быть объяснено действием дефицита доступной воды и замедлением процессов прорастания семян *S. krylovii*.

Таблица

Динамика свободных аминокислот (в мкг/г сырой массы) в семенах и проростках *S. krylovii* в условиях осмотического стресса

Аминокислоты	Сухие семена	Контроль			5 атм.			10 атм.		
		24ч	48ч	72ч	24ч	48ч	72ч	24ч	48ч	72ч
Асп	29,6	260,73	278,34	107,55	629,9	217,4	65,95	37,7	69,24	20,46
Глу	105,5	729,1	242,5	300,8	1309,4	469,3	235,1	76,5	235,3	71,36
Асн	68,0	915,3	142,8	377,6	2621,3	617,4	151,5	68,2	256,9	59,6
Глн	219,1	1336,3	277,6	944,1	1182,5	292,9	488,2	7,3	442,7	164,5
Σ кислых а/к и их амидов	422,22	3241,5	941,24	1730	5743,1	1597	940,7	189,7	1004,2	315,9
Сер	89,04	731,01	307,9	301,5	608,5	343,1	198,4	9,6	46,8	75,5
Гли	80,80	564	253,3	232,6	1282,9	346,3	180	12,58	164,7	61,9
Тре	20,77	163,73	18,6	67,54	208,84	142,3	46,3	20,22	261,3	21,33
Ала	95,6	591,5	116,52	244	282,9	97,4	213	12,6	26,8	75,7
Σ гидрофильных нейтральных а/к	286,21	2050,2	696,32	845,64	2383,1	929,1	637,7	55	499,6	234,4
Гис	42,67	264,3	275,6	109	599	196,9	95,06	324	244,95	31,1
Лиз	19,4	147,7	12,4	60,9	144,2	60,4	43,2	17,8	154,6	12,7
Арг	21,2	166,01	21,7	68,5	75,64	43,9	47	4,1	57,31	16,5
Σ основных а/к	83,27	578,01	309,7	238,4	818,87	301,2	185,3	345,9	456,9	60,33
Три	20,68	178,1	634,9	73,4	314,8	223,7	46,1	32,1	62,9	15,9
Фен	19,1	192,4	383,4	79,4	479,4	335,6	42,55	32,1	161,27	22,04
Тир	25,9	300	281,5	123,7	219,2	230,1	57,7	21,7	82,4	31,1
Σ ароматических а/к	65,68	670,47	1299,8	276,5	1013,3	789,4	146,3	85,94	306,5	68,99
Мет	3,6	486,64	91,9	200,7	155,63	171,6	8,05	9,9	40,6	7,2
Вал	48,72	1,9	89,9	0,8	393,5	37,5	108,5	36,4	127,9	47,4
Иле	26,7	189,3	135,51	78,09	270,01	259,5	59,5	20,62	91,52	21,2
Лей	46,7	354	45,99	146	329,6	251,8	103,9	21,1	72,5	41,5
Σ гидрофобных а/к	125,67	1031,8	363,3	425,6	1148,7	720,4	279,9	87,99	332,5	117,3
Таурин	123,1	217,3	101,9	89,6	44,6	25,6	274,2	2,1	38,5	45,9
Орнитин	6,2	64,6	56,6	26,6	24,6	151,5	13,7	4,2	33,1	7,7
Σ непротеиногенных а/к	129,2	281,8	158,5	116,3	69,2	177,2	287,9	6,3	71,6	53,6

Содержание асп и асн в контроле на момент 24 ч. от начала прорастания увеличивалось в 9 и 13 раз соответственно, при этом к 48 ч. концентрация асп практически не изменилась, тогда, как асн уменьшалось в 6 раз (табл.). К моменту 72 ч. от начала прорастания динамика для асп продолжала быть отрицательной, тогда как асн напротив имела положительную динамику. В растворе маннита (10 атм.) в первые сутки от начала прорастания концентрация асп и асн практически не изменилась по сравнению с сухими зерновками, к 48 ч. увеличивалось в 1,8 и 3,7 раза соответственно. К 72 ч. динамика этих аминокислот была отрицательной (табл.). В сравнении с другими условиями проращивания содержание асп и асн в растворе с большим значением осмотического давления имело меньшие колебания и к 72 ч. оказалась чрезвычайно низкой. Таким образом, изменение концентрации отдельных кислых аминокислот и их амидов коррелирует с ростовыми процессами. Сохраняется подобная тенденция и для динамики гидрофильных нейтральных аминокислот (табл.). Выделение сер, гли, ала и тре в контроле и при 5 атм. происходит в первые сутки, а ко вторым суткам данные аминокислоты включаются в обмен и концентрация их падает. При повышении осмотического давления раствора до 10 атм. в первые 24 ч. от начала прорастания количество сер, гли и ала заметно уменьшалось (в 6–9 раз), однако содержание тре не изменялось. На момент 48 ч. от начала эксперимента происходило увеличение количества аминокислот этой группы, однако к 72 ч. их содержание приближалось к параметрам соответствующим сухим зерновкам (табл.).

Динамика содержания основных аминокислот характеризовалась значительным увеличением концентрации гис, максимум отмечен при 5 атм. Однако во всех пробах содержание этой аминокислоты к 72 ч. уменьшалось, особенно при 10 атм. При этом содержание арг и орнитина коррелирует друг с другом, что вероятно связано с активностью орнитинового цикла, метаболитами которого являются эти аминокислоты. Повышенное выделение ароматических аминокислот наблюдается при 5 атм. в первые сутки, особенно возрастает количество фен (концентрация увеличивается в 25 раз). К 72 часам в этих условиях эта группа аминокислот быстрее утилизируется по сравнению с контролем. Тир и фен (аминокислоты шикиматного пути) являются предшественниками многих фенольных соединений, обладающих антиоксидантными свойствами и таким образом, могут обеспечивать устойчивость исследуемого злака в условиях осмотического стресса.

Из группы гидрофобных аминокислот следует отметить увеличение концентрации мет в первые сутки в контроле и при 5 атм. (в 135 и 43 раза соответственно). При 10 атм. увеличение происходит только 2,75 раз. Метионин является одной из ключевых аминокислот, выполняя центральную роль в инициации трансляции, в процессах работы C_1 -трансфераз, в обмене серина, глицина, цистеина. Таким образом, осмотическое давление в 10 атм. значительно замедляет синтетические процессы у исследуемого злака. Непротеиногенные аминокислоты (орнитин и таурин) являются промежуточными продуктами метаболизма протеиногенных аминокислот: орнитин образуется в орнитиновом цикле из арг, таурин – производное цис. Содержание орнитина в первые сутки от начала прорастания увеличивалось в контроле и при 5 атм., что вероятно связано с активацией процессов дезаминирования аминокислот, участвующих в энергетическом обмене, процессах распада нуклеотидов и пр. К 72 ч. от начала прорастания количество орнитина уменьшается. Динамика содержания таурина оказалась более сложной. В контроле в первые 24 ч. его количество увеличивалось, однако к 72 ч. резко уменьшалось. В условиях стресса в первые 24 ч. концентрация соединения была ниже, чем в контроле и в сухих зерновках, однако постепенно происходило увеличение его количества. Вероятно, эта аминокислота участвует в реализации адаптационных биохимических механизмов, позволяющих семенам переживать водный стресс.

Заключение

Осмотический стресс приводит к замедлению поступления воды в семя, это отражается на процессах, обеспечивающих переход к запуску роста. Изучение динамики свободных аминокислот у *S. krylovii* показало, что осмотический стресс при 10 атм. существенно замедляет выделение протеиногенных аминокислот. Это в свою очередь выражается в замедлении прорастания и уменьшении всхожести семян.

ЛИТЕРАТУРА

Галанин А. В. Флора Даурии. Том II. Злаки, Ирисовые (Poaceae, Iridaceae). – Владивосток: Дальнаука, 2009. – С. 119–120.

Касьянова Л. Н. Экология растений Прибайкалья (водный обмен). – М.: Наука, 2004. – 288с.

Кузнецов В. В., Шевякова Н. И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений, 1999. – Т. 46. – С. 321–336.

Назарова Г. Д., Илли И. Э., Половинкина С. В., Парыгин И. Э. Методическое пособие для лабораторных занятий студентов агрономического факультета. – Иркутск: ИрГСХА, 2005. – С. 96–98.

Хелдт Г. В. Биохимия растений. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. – С.234–246.

Яхин О. И., Лубянов А. А., Калимуллина З. Ф., Батраев Р. А. Влияние регуляторов роста на стресс-индуцированное накопление свободных аминокислот в растениях пшеницы // Известия Оренбургского государственного аграрного университета, 2012. – Т. 33, № 11. – С. 38–40.

Hammer Ø., Harpe D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica, 2001. – Vol. 4, №1. – 9 p.

Teerlink T. Plasma amino acids determined by liquid chromatography within 17 minutes // Clinical Chemistry, 1994. – Vol. 40/2. – P. 245–249.

УДК 58.071+58.073(56)

Оценка санитарного состояния дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в лесах Национального парка «Бузулукский бор»

Assessment of the sanitary condition of the oak tree in the forests of the National Park “Buzuluksky Bor”

Симоненкова В. А.¹, Сагидуллин В. Р.²

Simonenkova V. A.¹, Sagidullin V. R.²

¹Оренбургский государственный аграрный университет, г. Оренбург, Россия. E-mail: simon_yik@mail.ru

²Филиал ФБУ Рослесозащита ЦЗЛ Оренбургской области, Россия

¹Orenburg State Agrarian University, Orenburg, Russia

²Branch of the FBU Roslesozashchita CZL Orenburg region, Russia

Реферат. Статья посвящена актуальной на сегодняшний день проблеме усыхания дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на территории Богатовского лесничества национального парка «Бузулукский бор». В статье анализируются причины ухудшения санитарного состояния насаждений, пораженности ложным дубовым трутовиком, а также другие факторы ослабления дубрав. Выявлена зависимость произрастания дуба на территории Оренбургской области от относительной влажности воздуха и ГТК. Автором предложена организация крупных гидрологических мероприятий, направленных на подъем межи в реках лесостепной и степной зон.

Summary. The article is devoted to the actual problem of the oak tree drying on the territory of the Bogatovsky forest in the national park “Buzuluksky Bor”. The article analyzes the causes of the deterioration of the sanitary state of plantings, their damages by false oak tinder and other factors of weakening oak groves. The dependence of the growth of oak in the territory of the Orenburg region on the relative humidity of air and the SCC was revealed. The author proposed the organization of large hydrological measures aimed on raising the rivers of the forest-steppe and steppe zones.

Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) в преданиях многих народов, населяющих территорию современной России, всегда имел особую значимость, что послужило привлечению к нему особого внимания, в тоже время наложило отпечаток на санитарное состояние дубрав. Деградация и массовое усыхание дубрав отмечены в странах Европы, Азии и Америки.

В настоящее время существуют две главные гипотезы, которые разработаны в результате многочисленных исследований первичных причин усыхания дубов в зарубежных странах. Согласно одной из них, усыхание дуба происходит вследствие синергетического действия вредных абиотических и биотических факторов. Наиболее вредными из них являются: глобальные изменения климатических условий, в основном, появление периодов засухи и сильных морозов; газообразные и пылевые промышленные загрязнения воздуха и почвы; разрушительное влияние, оказываемое грибковыми заболеваниями и вредными насекомыми.

Комплексные причины усыхания дубрав в настоящее время широко изучаются. Как отмечал в своих трудах А. И. Воронцов, периодическое усыхание дубрав является следствием солнечно-обусловленных преобразований атмосферы, которые определяют течение длительных засух и засушливых периодов, суровых зим, паводкового режима рек, изменения уровня грунтовых вод (Воронцов, 1971, 1972).

В своей научной работе П. А. Положенцев и др. отмечали первопричину катастрофических усыханий дубрав в подорванности основных способов их защиты от давления факторов смертности, выработанных дубравами за тысячелетия (Положенцев, Савин, 1974). Воздействие всех остальных факто-

ров, в том числе и засух, он рассматривал как механизм этого явления. Устойчивость девственных дубрав была значительно выше устойчивости современных антропогенных дубрав.

Известно, что чаще и интенсивнее усыхают пойменные дубравы (Полянская, 1991). В период засушливых лет уменьшаются величина и продолжительность весенних паводков и высота уровня рек, что приводит к колебанию уровня грунтовых вод поймы и окружающих территорий. Древесная растительность поймы приспосабливается к режиму реки, развивая тот или иной тип корневой системы. Резкое нарушение привычного режима засухой влечет ослабление или гибель леса.

Исследования в лесостепном Поволжье показали, что старовозрастные дубовые древостои сложного строения хорошо выполняют защитные и водоохранные функции. В целях непрерывности лесопользования старовозрастные древостои, в зависимости от их назначения (группы, категории), целесообразно вовлекать в рубку постепенно или вообще не рубить. В последнем случае задача хозяйства состоит в том, чтобы сохранять сложную структуру старовозрастных дубовых древостоев.

При проведении исследований влияния экологических факторов на радиальный прирост дуба черешчатого на территории Абдулинского лесничества было отмечено большое количество деревьев пораженных ложным дубовым трутовиком (*Phellinus robustus* Bourd et Galz.). Из 120 проб без признаков гнили были только 32 дерева, что составляет 26,7 %. Остальные 73,3 % (88 деревьев) были с разными степенями гнили ствола. Гриб поражает в основном нижнюю половину ствола. Встречается в древостоях не моложе 14–24 лет, с возрастом пораженность увеличивается. Отмечена частичная сухокронность деревьев (Симоненкова, Кулагин, 2014).

В 2016 г. при обследовании дубрав на территории Богатовского лесничества были выявлены различные факторы ослабления дубрав, но в большей степени на это оказало влияние почвенно-климатических факторов, особенно засушливый период 2010–2015 гг. Усыхание дубрав наблюдалось и в другие годы, но на сравнительно небольших территориях и в меньших объемах. Усыхали пойменные и колочные дубравы различного состава, возраста и полноты.

Практически повсеместно происходит деградация ранее высокопродуктивных дубрав до порослевых насаждений седьмой, восьмой генерации низкой продуктивности и качества. На рост и развитие дубовых лесов оказывают отрицательное влияние периодически повторяющиеся сильные продолжительные морозы, а также засухи, ветры, обильные снегопады и ливневые дожди. Прослеживается зависимость прироста дуба в текущем году от того, насколько благоприятным для роста был предыдущий год. В сухом типе леса после особенно засушливых и жарких лет может наблюдаться депрессия прироста в течение нескольких последующих лет. Так, на радиальный прирост дуба влияет только вспышка массового размножения непарного шелкопряда, при которой наблюдается сильная дефолиация кроны, что приводит к снижению прироста на следующий год. Незначительное по площади увеличение численности непарного шелкопряда существенного воздействия на прирост не оказывает. Также отмечено влияние солнечной радиации на радиальный прирост дуба черешчатого, которое в большей степени проявляется только через один или два года после воздействия.

Произрастание дуба на территории Оренбургской области зависит от относительной влажности воздуха и ГТК. Отмечено, что сильнее на радиальный прирост дуба влияет ГТК августа, так как в последние несколько лет на территории Южного Предуралья отмечаются засухи в июле и начале августа. ГТК в текущем году не оказывает влияния на радиальный прирост дуба черешчатого, на следующий год вероятность взаимосвязи существенно увеличивается, спустя два года зависимость радиального прироста дуба и ГТК отрицательная. Выявленная взаимосвязь солнечной активности и радиального прироста прослеживается в течение текущего года, следующего года и через два года.

Снижение резистентности дубрав на территории национального парка «Бузулукский бор» от почвенно-климатических факторов по всей площади происходит периодически, нередко повторяясь в одних и тех же лесничествах. Рассматривая массовое усыхание дубрав, как следствие засух, необходимо отграничить комплекс причин, вызывающих ослабление дубрав от ведущего ключевого фактора, которым является смена засушливых и влажных периодов, возникающая под влиянием солнечно обусловленных циркуляционных преобразований в атмосфере. Антропогенные и биотические воздействия на территории национального парка приводят к непрерывному ухудшению состояния дубрав, но не вызывают катастрофических усыханий на больших площадях. Поэтому не следует смешивать общее

ослабление насаждений под влиянием комплекса причин с периодами их катастрофических усыханий.

Немало важное влияние вследствие снижения резистентности на состояние дубрав на территории парка оказывают заболевания, вызываемые такими грибами как трутовик ложный дубовый и т. дуболюбивый (*Inonotus dryophilus* (Berk) Murr.). Дуб черешчатый в Богатовском лесничестве произрастает в составе смешанных лиственных насаждений, тип леса – дубняк пойменный свежий (Дпсв) и дубняк пойменный влажный (Дпвл), средний возраст – 70 лет, полнота – 0,6, бонитет – 3, средний запас – 200 м³. При обследовании дубрав в возрасте от 40 до 90 лет было выявлено, что 75 % дубов были повреждены трутовиками в слабой или средней степени, категория состояния колеблется от 1,52 (ослабленных) до 2,53 (сильно ослабленных) (рис.).

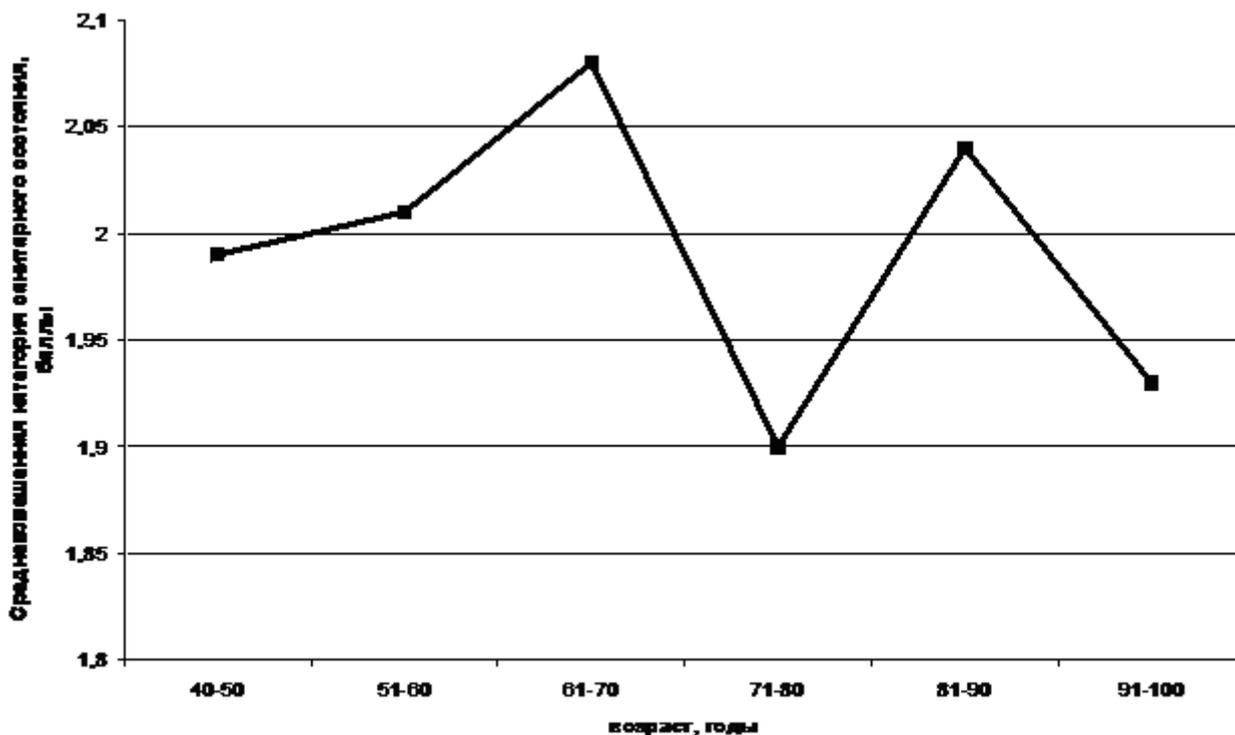


Рис. Усредненная категория санитарного состояния дуба черешчатого в Богатовском лесничестве НП «Бузулукский бор» в зависимости от возраста.

Наличие периодических массовых усыханий дубрав ставит перед лесными органами вопрос об организации крупных гидрологических мероприятий, направленных на подъем межени в реках лесостепной и степной зон.

ЛИТЕРАТУРА

Воронцов А. И. Новая волна усыхания дуба (в ряде областей юго-востока РСФСР) // Науч. тр. МЛТИ, 1971. – Вып. 38. – С. 197–198.

Воронцов А. И. Роль лесопатологических факторов в усыхании дубрав на Русской равнине // О мерах по улучшению состояния дубрав в Европейской части РСФСР: Тез. докл. науч.-практ. совещ. – Пушкино, ВНИИЛМ, 1972. – С. 9–13.

Положенцев П. А., Саввин И. М. О некоторых причинах отмирания дубрав в Чувашской АССР // Лесн. хозво, 1974. – № 1. – С. 75–76.

Полянская А. В. О причинах деградации дубрав // Лесоведение, 1991. – № 5. – С. 60–66.

Симоненкова В. А., Кулагин А. Ю. Влияние экологических факторов на радиальный прирост дуба черешчатого в очагах массового размножения непарного шелкопряда // Аграрная Россия, 2014. – № 3. – С. 18–21.

УДК 574.21

Изменение травяного покрова березняков Салаирского кряжа на склонах разных экспозиций

Change in the grass cover of the birch forests of the Salair ridge on the slopes of different exposures

Соколова Г. Г.

Sokolova G. G.

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: sokolova-gg@mail.ru

Altai state university, Barnaul, Russia

Реферат. Рассматриваются особенности формирования травяного покрова березовых лесов Салаирского кряжа на склонах разных экспозиций в пределах Ельцовского района Алтайского края. Охарактеризованы закономерности распределения видов травяного яруса на склонах разных экспозиций, проведен эколого-биологический анализ и выявлены группы видов, приуроченные к склонам определенных экспозиций.

Summary. The peculiarities of the formation of the grass cover of birch forests of the Salair ridge on the slopes of different exposures within the Eltsovsky district of the Altai Territory are considered. The regularities in the distribution of grass species on the slopes of different exposures have been characterized, ecological-biological analysis has been carried out, and groups of species associated with the slopes of certain exposures have been identified.

Ельцовский район, по классификации В. Д. Александровой и др. (1958), относится к поясу березовых лесов и остепненных лугов западного склона Салаирского кряжа, району березовых лесов и остепненных лугов. Этот район протягивается по западному склону Салаира, занимая предсалаирскую подгорную холмисто-увалистую равнину, глубоко расчлененную густой сетью долин и балок с темно-серыми лесными почвами, выщелоченными и оподзоленными черноземами. Коренным типом растительности являются березовые леса, иногда с примесью осины, на темно-серых лесных почвах (Крылов, 1961).

В настоящее время площадь лесов сильно сократилась вследствие вырубок и раскорчевок их под пашни. Оставшиеся березняки представлены небольшими рощами, которые местами тянутся полосами по склонам долин и балок. Склоны разной экспозиции отличаются по интенсивности эрозионных процессов, распределению и накоплению снегового покрова и влаги, температурному режиму почвы и воздуха, характеризуются различным микроклиматом. Интенсивность освещенности, влажности и температуры воздуха и почвы на склонах холмов (особенно южных и северных) оказывают влияние на экологию и биоэкоморфологию растений, прохождение ими жизненного цикла развития; способствуют формированию различной по составу флоры; определяют характер и типологию растительности; влияют на вертикальную структуру, проективное покрытие и продуктивность травостоя (Буторина, 1958; Одум, 1975; Горышина, 1979; Миркин, 2002).

Целью нашей работы явилось изучение видового состава травостоя березовых лесов Ельцовского района Алтайского края и закономерностей его изменения на склонах разных экспозиций.

Все березовые леса в районе исследования делятся на 2 группы: березняки с преобладанием луговых и луговостепных видов и березняки с крупнотравными видами, характерными для черневых лесов. Последние тяготеют к склонам северной экспозиции. Для обеих групп характерно присутствие в подлеске *Caragana arborescens* Lam., *Rosa majalis* Herm., *R. acicularis* Lindl., *Spiraea media* F. Schmidt и др. Травяной покров березняков первой группы слагается видами *Dactylis glomerata* L., *Calamagrostis arundinacea* (L) Roth., *Trifolium lupinaster* L., *Bupleurum aureum* Fisch. Ex Hoffm., *Vicia unijuga* A. Br.,

Polygonatum odoratum (Mill.) Druce, *Rubus saxatilis* L., *Crepis sibirica* L., *Pedicularis sibirica* Vved., *Origanum vulgare* L., *Serratula coronata* L., *Phlomis tuberosa* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuch. L. и др., со средней высотой 50–80 см.

В травостое березняков второй группы характерно присутствие *Dactylis glomerata*, *Vicia sylvatica* L., *Crepis sibirica*, *Heracleum dissectum* Ledeb., *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Euphorbia pilosa*, *Pteridium aquilinum*, *Lathyrus gmelinii* Fritsch., *Carex pallescens* L., достигающих 120–150 см высоты (Соколова, 2013, 2014).

Анализ видового состава травяного покрова березовых лесов Ельцовского района показал, что в травостое насчитывается 108 видов травянистых растений, относящихся к 38 семействам и 87 родам.

Общее проективное покрытие травостоя на склонах разных экспозиций варьирует от 33–44 (северные склоны) до 65 % (западные, южные и восточные склоны). Видовая насыщенность травостоя составляет от 24,7 до 29,0 видов на 100 м². Наибольшее количество видов отмечается на южных, восточных и западных склонах, наименьшее количество видов наблюдается на склонах северной экспозиции (табл. 1).

Таблица 1

Изменение фитоценологических показателей травяного покрова березняков на склонах разных экспозиций

Параметры	Экспозиция склона			
	юг	север	восток	запад
Общее проективное покрытие, %	62,5 ± 5,0	33,7 ± 11,9	62,5 ± 3,5	65 ± 1,0
Общее количество видов, шт.	27,2 ± 3,4	24,7 ± 8,9	29,0 ± 1,4	28,0 ± 5,6
Количество сорных видов, %	12,5 ± 7,7	14,5 ± 13,1	12,05 ± 1,9	13,6 ± 7,3
Количество редких и исчезающих видов, %	3,8 ± 2,8	5,4 ± 4,3	5,8 ± 4,6	4,6 ± 3,2

Количество сорных видов составляет от 12 до 14 % от общего количества видов. Этот показатель слабо отличается на склонах разных экспозиций.

Анализ участия в составе травостоя редких и исчезающих видов выявил, что их доля в травостое на склонах всех экспозиций составляет в среднем 4,2 % (табл. 1).

По приуроченности к склонам разных экспозиций все виды в травостое разделились на следующие группы:

1. Виды, приуроченные только к одному склону: на северных склонах встречаются *Calamagrostis arundinacea*, *Helictotrihon pubescens* (Huds.) Pilg., *Vicia sylvatica*, *Lathyrus pisiformis* L., *Chelidonium majus* L., *Heracleum dissectum*, *Allium microdictyon* Prokh., на южных склонах – *Poa pratensis* L., *Melica nutans* L., *Vicia craca* L., *Equisetum arvense* L., *Dianthus versicolor* Fisch. Ex Link, *Berteroa incana* (L.) DC, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Alchemilla vularis* L. s.l., *Potentilla argentea* L., *Origanum vulgare* L., *Achillea asiatica* Serg., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., на западных склонах – *Hypopitys monotropa* Crantz., на восточных склонах – *Festuca pratensis* Huds., *Lathyrus vernus* (L.) Benh., *Phlomis tuberosa*.

2. Виды, встречающиеся на склонах всех экспозиций: *Lathyrus gmelinii*, *Melilotoides platycarpus* (L.) Sojak, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Dactylis glomerata*, *Carex pallescens*, *Equisetum pratense* Ehrh., *Pteridium aquilinum*, *Trollius asiaticus* L., *Thalictrum simplex* L., *Urtica dioica* L., *Fragaria vesca* L., *Geranium pratense* L., *Bupleurum aureum*, *Aegopodium podagraria* L., *Seseli strictum* Ledeb., *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch., *Veronica chamaedrys* L., *Erythronium sibiricum* (Fisch. Et May) Kryl., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Paris quadrifolia* L., *Iris ruthenica* Ker-Gawl.

Ботанический анализ травяного покрова березовых лесов Ельцовского района показал, что на склонах всех экспозиций доминирует группа разнотравья (81–89 %), достигая своего максимального разнообразия на склонах северных экспозиций. Доля злаков варьирует от 4 (северные склоны) до 10 % (восточные склоны). Бобовые и осоки распределяются по всем склонам примерно одинаково (табл. 2).

Экологический анализ выявил, что на всех склонах преобладает группа мезофитных видов, их доля составляет от 77,4 до 89,9 %. На северных, восточных и западных склонах, в травостое, кроме мезофитов, присутствуют мезоксерофиты и мезогигрофиты (табл. 3).

Таблица 2

Соотношение ботанических групп растений на склонах разной экспозиции

Ботаническая группа	Экспозиция склона			
	юг	север	восток	запад
Разнотравье, %	84,2 ± 10,2	89,4 ± 8,3	81,2 ± 6,4	83,3 ± 5,9
Злаки, %	8,6 ± 3,2	4,4 ± 3,5	10,2 ± 4,4	7,3 ± 1,4
Бобовые, %	4,9 ± 4,8	5,2 ± 3,6	6,9 ± 0,3	7,3 ± 1,4
Осоки, %	2,3 ± 2,3	1,0 ± 1,1	1,6 ± 2,3	2,1 ± 2,9

Таблица 3

Соотношение экологических групп на склонах разной экспозиции

Экологическая группа	Экспозиция склона			
	юг	север	восток	запад
Мезоксерофиты, %	9,1 ± 1,1	8,1 ± 1,1	8,7 ± 2,9	12,5 ± 0,0
Мезофиты, %	89,9 ± 1,1	77,4 ± 9,6	89,6 ± 0,5	83,8 ± 0,8
Мезогигрофиты, %	–	14,5 ± 9,5	1,7 ± 1,7	2,1 ± 1,1

На склонах южной экспозиции мезогигрофиты состава травостоя выпадают, так как гидрологические условия не подходят для представителей данной группы. Доля мезогигрофитов составляет 12 % на северных склонах, а мезоксерофиты в большом количестве разрастаются на южных и западных склонах.

Анализ жизненных форм травяного покрова березовых лесов Ельцовского района показал, что на склонах всех изучаемых экспозиций преобладают многолетние виды, их доля колеблется в интервале от 96,7 до 97,8 % (табл. 4). Доля однолетних и двулетних видов больше на восточных и южных склонах (3,3 % и 2,9 % соответственно).

Таблица 4

Анализ жизненных форм травянистых растений на склонах разной экспозиции

Жизненная форма травянистых растений	Экспозиция склона			
	юг	север	восток	запад
Многолетние, %	97,1 ± 3,1	97,5 ± 5,0	96,7 ± 4,7	97,8 ± 3,1
Одно- и двулетние, %	2,9 ± 3,1	2,5 ± 5,0	3,3 ± 3,3	2,2 ± 2,1

Анализ характера подземных органов растений травяного покрова березовых лесов Ельцовского района выявил преобладание на склонах всех экспозиций корневищных видов, на которые приходится от 94,1 до 95,7 %. Группа стержнекорневых растений насчитывает 0,8–2,2 %, но на склонах южной экспозиции они выпадают из состава травостоя. На склонах западной экспозиции доля стержнекорневых видов самая высокая и составляет 2,2 %. Луковичные растения представлены только на южных, северных и восточных склонах, где их доля составляет от 1,6 до 5,1 %. На склонах западной экспозиции они выпадают из состава травостоя. Клубнеобразующие виды встречаются на склонах всех экспозиций с приблизительно одинаковой частотой, их доля колеблется в интервале от 0,8 до 2,1 % (табл. 5).

Таблица 5

Соотношение видов растений по характеру подземных органов на склонах разной экспозиции

Характер подземных органов	Экспозиция склона			
	юг	север	восток	запад
Стержнекорневые, %	–	0,8 ± 1,5	1,7 ± 1,6	2,2 ± 2,2
Корневищные, %	94,1 ± 4,3	94,1 ± 4,4	95,2 ± 2,1	95,7 ± 0,1
Луковичные, %	5,1 ± 3,0	3,4 ± 2,9	1,6 ± 1,6	–
Клубнеобразующие, %	0,8 ± 1,4	1,7 ± 1,9	1,6 ± 1,6	2,1 ± 2,1

Таким образом, исследования показали, что видовое разнообразие травостоя березовых лесов в Ельцовском районе Алтайского края отличается на склонах разных экспозиций. Ряд видов тяготеет только к склонам одной экспозиции, а часть видов распространены на всех склонах. На склонах всех экспозиций доминируют *Aegopodium podagraria*, *Dactylis glomerata*, *Pteridium aquilinum*, на склонах северных экспозиций к ним добавляется *Angelica decurrens*

В травостое на всех склонах преобладает мезофильное корневищное разнотравье, доля злаков наиболее значительна на склонах южной и восточной экспозиций; бобовые и осоки распределяются по склонам разных экспозиций примерно одинаково. В травостое северных, восточных и западных склонов присутствуют мезогигрофиты, которые выпадают на южных склонах.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д., Гуричева Н. П., Иванина Л. И. Растительный покров и природные кормовые угодья Алтайского края / Природное районирование Алтайского края. – Т.1. – М., 1958. – С. 126–152.

Буторина Т. Н. Основные закономерности растительного покрова заповедника / Труды заповедника «Столбы». – Красноярск, 1958. – 387 с.

Горышина Т. К. Экология растений. – М.: Высшая школа, 1979. – 368 с.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. – М.: Наука, 1961. – 242 с.

Миркин Б. М. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2002. – 406 с.

Одум Ю. Основы экологии. – М.: Изд-во Мир, 1975. – 738 с.

Соколова Г. Г. Влияние сельскохозяйственных палов на травяной покров березовых лесов Ельцовского района Алтайского края // Известия АГУ, 2014. – № 3/1. – С. 84–88.

Соколова Г. Г. Пространственная дифференциация кустарников на склонах разной экспозиции // География и природные ресурсы, 2014. – № 17. – С. 178–184.

УДК 547(470.57)

Оценка стабильности развития клена ясенелистного в разных условиях произрастания

Evaluation of the stability of *Acer negundo* development under different growth conditions

Соколова Г. Г.

Sokolova G. G.

Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия. E-mail: sokolova-gg@mail.ru

Altai State University, Barnaul, Russia

Реферат. Рассматривается стабильность развития клена ясенелистного (*Acer negundo*) в разных условиях произрастания в Целинном районе Алтайского края. Выявлены изменения параметрических и непараметрических признаков, степень флуктуирующей асимметрии. Проведен биохимический анализ листьев клена, выявлены закономерности уменьшения содержания хлорофилла и увеличение содержания фенольных соединений в листьях клена, растущего в условиях повышенного загрязнения воздуха.

Summary. The stability of *Acer negundo* development under different growth conditions in the Tselinny District of the Altai Territory is considered. Changes in parametric and nonparametric characteristics, the degree of fluctuating asymmetry, are revealed. Biochemical analysis of *Acer negundo* leaves has been carried out, regularities of decreasing chlorophyll content and an increase in the content of phenolic compounds in *Acer negundo* leaves growing under conditions of increased air pollution have been revealed.

Acer negundo L. (клен ясенелистный) – листопадное дерево родом из Северной Америки, интродуцированное в Европу в XVII веке и попавшее в Россию в 1796 г. В настоящее время в России клен ясенелистный является опасным инвазионным видом, который широко распространился, вышел из парков и активно внедряется в естественный растительный покров. Присутствие этого клена ведет к существенному изменению лесных экосистем, снижению их хозяйственной ценности, вытеснению аборигенных видов, ухудшению кормовой базы крупных копытных животных (Губанов, 2003; Костина и др., 2013).

Клен ясенелистный неприхотлив к почвенным условиям, но лучше растет на хорошо освещенных местах, зимостоек, обладает высокой скоростью роста и устойчив к загрязнению воздуха (Костина и др., 2013). Опыляется ветром, распространяется пневой порослью и семенами, причем процесс расселения идет очень быстро (Виноградова, 2006; Виноградова и др., 2009). В стадию плодоношения он вступает в возрасте 6–7 лет, средняя продолжительность жизни – 60–80 лет, в городских экосистемах – около 30 лет.

В пойменных лесах может полностью останавливать возобновление тополей и ив. Обладает сильными аллелопатическими свойствами, ингибируя прорастание семян других растений (Еременко, 2012). Имеются сведения (Силаева, 2013) о том, что *Acer negundo*, произрастающий в городах и у дорог, окисляет вещества, содержащиеся в выхлопах автомобилей, до более ядовитых.

Целью наших исследований была оценка стабильности развития клена ясенелистного в условиях повышенного загрязнения воздуха. Исследования проведены в Целинном районе Алтайского края, где внедрение вида в природные экосистемы происходит достаточно быстро. Для проведения исследований были заложены 5 пробных площадей в районе расположения котельных, у автодороги и в парке. В качестве контроля взят участок произрастания клена на опушке леса.

Сбор листовых органов клена проводился после завершения интенсивного роста листьев в июле–августе. Растения выбирали с четко выраженными видовыми признаками, растущие на откры-

тых участках, во избежание стрессового влияния условий затенения. Листья собирали с одновозрастных особей, достигших генеративного состояния, из нижней части кроны, на уровне поднятой руки, с максимального количества доступных веток, направленных условно на север, запад, восток и юг. На каждой площадке отбирали листья с 3–5 деревьев. Каждая выборка включала в себя минимум от 100 до 200 средних по размеру неповрежденных листьев.

Исследования листьев древесных растений по морфологическим и биохимическим параметрам проводились стационарно в лаборатории кафедры экологии, биохимии и биотехнологии Алтайского государственного университета. Содержание хлорофилла определялось спектрофотометрическим методом, содержание фенолов – титрованием.

Результаты исследования морфологических признаков листьев клена ясенелистного в разных условиях произрастания выявили следующие изменения листовых органов. Длина листовой пластинки на контрольном участке составила в среднем 10 см, ширина – 6,7 см, площадь листа – 58 см². Достоверное увеличение длины, ширины и площади листа клена отмечено при произрастании его в районе котельных, около автодороги и в парке. Наибольшее увеличение по сравнению с контролем всех морфологических параметров характерно для кленов, произрастающих в районах котельных и автодороги, наименьшее – в парке (табл. 1).

Таблица 1

Изменение морфологических параметров листьев клена в разных условиях произрастания

Точки отбора проб	Морфологические параметры листьев клена ясенелистного		
	длина листа, мм	ширина листа, мм	площадь листа, мм ²
Контроль	100,0 ± 0,1	67,4 ± 0,2	5796,4 ± 3,0
Парк	108,0 ± 1,1*	68,3 ± 0,2*	6510,8 ± 1,9*
Автодорога	110,0 ± 1,1*	70,0 ± 0,1*	6527,4 ± 1,8*
Котельная 1	111,0 ± 0,5*	69,6 ± 0,1*	6644,0 ± 1,6*
Котельная 2	115,0 ± 0,5*	70,1 ± 0,3*	6675,7 ± 2,6*

Примечание: * различие с контрольным значением достоверно, при $p < 0,05$.

Оценка параметрических признаков листьев клена, произрастающего в районе котельных и около автодороги, показала, что достоверное увеличение (по сравнению с контролем) как справа, так и слева, таких морфологических показателей, как угол между главной и второй от основания жилкой второго порядка, расстояние между концами первой и второй жилок второго порядка, длина второй от основания жилки второго порядка и ширина листа справа и слева. У кленов, растущих в парке, достоверно увеличиваются, как слева, так и справа, длина второй от основания жилки второго порядка и угол между главной и второй от основания жилкой второго порядка (табл. 2).

Таблица 2

Изменение морфологических параметров жилок листьев клена в разных условиях произрастания

Морфологические параметры листьев клена ясенелистного		Точки отбора проб				
		контроль	парк	автодорога	котельная 1	котельная 2
Угол между жилками, гр.	справа	37,1 ± 0,1	38,6 ± 0,2*	39,8 ± 0,1*	51,2 ± 1,3*	56,8 ± 1,4*
	слева	36,6 ± 0,2	39,3 ± 0,3*	40,1 ± 0,2*	53,4 ± 0,9*	55,9 ± 0,7*
Расстояние между концами жилок, мм	справа	16,7 ± 0,1	16,7 ± 0,1	17,5 ± 0,1*	18,5 ± 0,1*	17,5 ± 0,1*
	слева	16,7 ± 0,2	19,1 ± 0,1*	18,3 ± 0,1*	19,5 ± 0,1*	19,3 ± 0,1*
Расстояние между основаниями жилок, мм	справа	7,5 ± 0,1	7,6 ± 0,2	7,8 ± 0,2	7,7 ± 0,1	8,0 ± 0,3
	слева	6,3 ± 0,2	6,5 ± 0,1	6,3 ± 0,1	7,6 ± 0,1*	6,9 ± 0,1*
Длина второй от основания жилки, мм	справа	41,2 ± 0,4	43,5 ± 0,1*	44,3 ± 0,2*	46,4 ± 0,2*	51,4 ± 0,5*
	слева	41,6 ± 0,1	44,2 ± 0,4*	45,1 ± 0,4*	46,3 ± 0,5*	56,3 ± 0,2*
Ширина листа, мм	справа	33,8 ± 0,1	33,8 ± 0,2	34,6 ± 0,2*	34,9 ± 0,1*	35,0 ± 0,3*
	слева	33,6 ± 0,2	33,7 ± 0,1	34,4 ± 0,1*	34,7 ± 0,2*	35,1 ± 0,3*

Примечание: * различие с контрольным значением достоверно, при $p < 0,05$.

Величина флуктуирующей асимметрии листьев клена ясенелистного составила от 0,040 до 0,045 (табл. 3), что соответствует разной степени развития. На контроле развитие листьев клена соответствует норме, около автодороги и в парке отмечено слабое угнетение, а в районе котельных – среднее угнетение развития листьев (табл. 3).

Таблица 3

Оценка стабильности развития клена в разных условиях произрастания

Точки отбора проб	Величина флуктуирующей асимметрии	Баллы	Оценка стабильности развития
Контроль	0,040 ± 0,01	I	нормальное развитие
Парк	0,042 ± 0,03	II	слабое отклонение от нормы
Автодорога	0,043 ± 0,03	II	слабое отклонение от нормы
Котельная 1	0,042 ± 0,02	II	слабое отклонение от нормы
Котельная 2	0,045 ± 0,06	III	среднее отклонение от нормы

Содержание хлорофилла в листьях клена ясенелистного на контроле составило в среднем 0,29 мг/г. По сравнению с контролем во всех точках произрастания клена отмечается достоверное снижение содержания хлорофилла в листьях, причем наиболее значительное уменьшение (более, чем в 2 раза) отмечено в листьях кленов, растущих в районе котельных (табл. 4).

Уменьшение содержания хлорофилла сопровождается увеличением площади листьев клена, что в условиях повышенного загрязнения воздуха объясняется механизмами физиологической устойчивости и адаптации к загрязнению (Косулина, 1993; Романова, 2005; Соколова, 2008; Павлова, 2010).

Оценка накопления фенольных соединений в листьях клена ясенелистного показала четкую тенденцию увеличения его содержания по сравнению с контролем в 2–3 раза при произрастании в районе котельных. На территории парка и около автодороги содержание фенолов в листьях клена достоверно выше по сравнению с контролем на 15–30 % (табл. 4).

Таблица 4

Изменение содержания хлорофилла и фенольных соединений в листьях клена в разных условиях произрастания

Точки отбора проб	Содержание хлорофилла, мг/г	Содержание фенолов, мг/г
Контроль	0,29 ± 0,02	3,32 ± 0,03
Парк	0,19 ± 0,40*	3,78 ± 0,30*
Автодорога	0,20 ± 0,50*	4,57 ± 0,20*
Котельная 1	0,13 ± 0,55*	8,82 ± 0,70*
Котельная 2	0,13 ± 0,56*	9,07 ± 0,50*

Примечание: * различие с контрольным значением достоверно, при $p < 0,05$

Таким образом, длина, ширина и площадь листьев клена ясенелистного достоверно увеличивается при повышении уровня загрязнения атмосферного воздуха, а ширина листьев исследуемых растений достоверно не изменяется. Также достоверно увеличивается степень флуктуирующей асимметрии листьев клена, произрастающих в районе котельных и автодороги. В условиях повышенного загрязнения в листьях клена достоверно снижается по сравнению с контролем содержание хлорофилла и увеличивается содержание фенолов. Листья клена ясенелистного, произрастающего в условиях повышенного загрязнения атмосферного воздуха, характеризуются средней и слабой степенью отклонения от стабильного развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова Ю. К.** Формирование вторичного ареала и изменчивость инвазионных популяций клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Бюл. Гл. ботан. сада, 2006. – Вып. 190. – С. 25–47.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В.** Черная книга флоры Средней России. – М.: ГЕОС, 2009. – 496 с.

Губанов А. И. *Acer negundo* L. (*Negundo aceroides* Moench) – клен ясенелистный или американский. – М.: КМК, 2003. – 539 с.

Еременко Ю. А. Аллелопатические свойства адвентивных видов древесно-кустарниковых растений // Промышленная ботаника, 2012. – Вып. 12. – С. 188–193.

Ефимова И. В., Антонова И. С. Развитие однолетних проростков *Acer negundo* L. в разных климатических и экологических условиях // Вестник СПбГУ. Сер. 3: Биология, 2012. – Вып. 3. – С. 31–37.

Костина М. В., Минькова Н. О., Ясинская О. И. О биологии клена ясенелистного в зеленых насаждениях Москвы // Российский журнал биологических инвазий, 2013. – № 4. – С. 32–43.

Косулина Л. Г. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1993. – 240 с.

Павлова Л. М. Состояние фотосинтетических пигментов в вегетативных органах древесных растений в городской среде // Экологическая экспертиза: оценка и прогноз, 2010. – № 2. – С. 98–103.

Романова А. К. Физиолого-биохимические признаки и молекулярные механизмы адаптации растений к повышенной концентрации CO₂ в атмосфере // Физиология растений, 2005. – Т. 52. – №1. – С. 123–132.

Силаева Т. Б. О Красной книге и других «цветных» (или «разноцветных») книгах // Russian scientific world, 2013. – №1 (1). – С. 101–107.

Соколова Г. Г. Биоиндикация загрязнения воздуха // Известия Алтайского гос. ун-та, 2008. – №8. – С. 19–21.

УДК 574.472(571.17)

Использование индексов биологического разнообразия для характеристики естественных и техногенных территорий

Use of biodiversity indices for characterizing natural and technogenic territories

Стрельникова Т. О.¹, Платонова С. Г.², Скрипко В. В.³

Strelnikova T. O.¹, Platonova S. G.², Skripko V. V.³

¹ Институт экологии человека СО РАН, г. Кемерово, Россия. E-mail: strelnikova21@yandex.ru

² Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул, Россия. E-mail: sgplatonova@mail.ru

³ Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: skripko@inbox.ru

¹ Institute of Human Ecology, SB RAS, Kemerovo Russia

² Institute for Water and Environmental Problems, SB RAS, Barnaul, Russia

³ Altai State University, Barnaul, Russia

Реферат. Статья содержит результаты изучения растительного покрова лесных низкотерриторий Кузнецкого Алатау. Полевые исследования выполнены в 2008–2015 гг. Проведен анализ биологического разнообразия природных и техногенных ландшафтов. Разнообразие экосистем исследуемой территории представлено 22 ландшафтными местностями. Для каждой из них рассчитан индекс редких видов (показатели индекса варьируют от 0 до 14,7). В качестве индикаторов таксономического разнообразия флоры хорошо работают индекс видового богатства, индекс редких видов и доля адвентивных видов.

Summary. The article contains the results of studying the vegetation cover of the forest low mountains of the Kuznetskij Alatau. Field research was carried out in 2008–2015. The analysis of the biological diversity of natural and man-made landscapes is carried out. The diversity of ecosystems in the study area is represented by 22 landscapes. For each of them, the index of rare species is calculated (index values range from 0 to 14.7). As an indicator of the taxonomic diversity of the flora, the index of species richness, the index of rare species and the proportion of alien species work well.

Биологическое разнообразие природной среды, тенденции и факторы его изменения – особо актуальная проблема для регионов с развитой промышленностью. Основным антропогенный фактор, преобразующий структуру природных сообществ Кемеровской области – добыча полезных ископаемых. Особенностью региона является то, что наряду с большими площадями нарушенных угледобычей земель, здесь сохранились редкие и уникальные для Сибири экосистемы. Важным инструментом осуществления мониторинга биологического разнообразия признается использование индикаторов – качественных и количественных характеристик биоты, позволяющих оценивать ее состояние, степень нагрузок на нее со стороны хозяйственной деятельности, проводить сравнительный анализ в пространстве и во времени, выявлять тенденции изменений и принимать адекватные управленческие решения. Основные требования, предъявляемые к индикаторам: простота для понимания, возможность проведения количественных оценок, возможность подбора значимых критериев или пороговых значений, научная обоснованность и статистическая достоверность.

Нами проведена оценка уровня биологического разнообразия Новокузнецкого угледобывающего района, основанная на выявлении таксономического и ландшафтного разнообразия. Материалами послужили видовые списки, составленные по полевым наблюдениям 2008–2015 гг. и литературные данные (Ландшафтная ..., 1991; Артемов и др., 2009; Стрельникова, 2013). В качестве методической основы взяты рекомендации, выполненные для Алтае-Саянского экорегиона (Яшина, 2011). В Новокузнецком угледобывающем районе выбраны и опробованы следующие индикаторы, характеризующие таксономическое разнообразие флоры: видовое богатство; индекс концентрации видового богатства;

количество редких видов; индекс редких видов (ИРВ); уровень эндемизма; число чужеродных видов (адвентов); доля адвентивных видов. В качестве показателя разнообразия экосистем выбран показатель количество ландшафтных выделов; на субрегиональном уровне (в нашем случае Новокузнецкий муниципальный район) основной структурной единицей накопления информации для последующего целевого (в частности, экологического) использования выступает ландшафтная местность. Для сравнения естественных и техногенных территорий использовали индексы флористического разнообразия. Протестирована серия, включающая 375 геоботанических описаний, выполненных в горно-лесной подзоне Новокузнецкого района. Далее была сделана выборка по трем участкам, локализованным в лесных низкогорьях Кузнецкого Алатау; каждая группа описаний включает три варианта: естественные лесные ценозы, участки рекультивации; участки самозарастания на отвалах. Накопление и обработку данных производили в программах IBIS (Зверев, 2007) и Microsoft Excel.

Разнообразие экосистем Новокузнецкого района представлено 22 ландшафтными местностями в пределах трех провинций – Кузнецко-Алатауской, Салаирской и Кузнецкой межгорно-котловинной. Наиболее распространенными по площади (46 % от площади района) являются лесные ландшафты низкогорий (с абсолютными отметками 300–600 м), и долинные ландшафты крупных и малых рек (29,1 %). Уникальными не только для исследуемой территории, но и для всей Сибири являются пихтовые с примесью липы (1,3 %) и чистые липовые леса (0,5 %), расположенные в Кузнецком Алатау на высотах 500–700 м. Редкими в пределах муниципального района – степные ландшафты Кузнецкой межгорно-котловинной провинции (1,0 %). Для каждой из 22 ландшафтных местностей рассчитан ИРВ (показатель учитывает количество и категорию статуса в региональной Красной книге). Значения ИРВ флоры исследуемой территории варьируют от 0 до 14,7. Низкие ИРВ (от 0 до 0,5) в ландшафтах расчлененных водоразделов и склонов пологих и средней крутизны, а так же долин мелких рек и ручьев Кузнецкой межгорно-котловинной провинции; максимально высокие ИРВ (8,2–14,7) в лесных ландшафтах низкогорий Кузнецко-Алатауской провинции. ИРВ и серия специальных карт были использованы для выделения экологически уязвимых территорий (участков, расположенных в зонах воздействия угледобывающих предприятий, которым угрожает опасность уничтожения или деградации ландшафтов) и центров концентрации видового разнообразия. При этом в среде ArcGIS проводилось совмещение отдельных слоев ГИС-проекта – картосхемы экологической уязвимости ландшафтов с рассчитанными для них ИРВ (Платонова и др., 2017; Стрельникова и др., 2017).

В низкогорьях Кузнецкого Алатау проведен анализ флористического разнообразия на старовозрастных (30 и более лет) отвалах Красногорского, Сибиргинского, Калтанского угольных разрезов и прилегающих к ним условно не нарушенных лесных территориях. На отвалах сформировались лесные ценозы: сосновые (*Pinus sylvestris* L.), с примесью березы (*Betula pendula* Roth), кедра (*Pinus sibirica* Du Tour), пихты (*Abies sibirica* Ledeb.) на полях рекультивации; ивово-березовые (*Betula pendula*, *Salix caprea* L., *S. cinerea* L., *S. dasyclados* Wimm.) на участках самозарастания. Не нарушенные горными работами территории покрыты черневой тайгой (*Abies sibirica*, *Betula pendula*, *Populus tremula* L.). На примере отвалов Калтанского разреза (Осинниковское поле) и лесных участков «Липового острова», расположенных в окрестностях п. Кузедеево (табл. 1) хорошо видны различия сравниваемых параметров флористического разнообразия. На отвалах размещение растений по территории крайне неравномерное, плотность и выравненность проб по этому параметру, часто лучше, чем индекс видового богатства, характеризуют различие естественных и нарушенных местообитаний. Нарушенные участки могут иметь общий уровень богатства выше естественных, за счет случайных (редко встречающихся видов) или внедрения сорных (в том числе адвентивных) растений. Наличие редких и адвентивных видов в пробе достаточно хорошие маркеры степени нарушенности территории. Чернево-таежные леса Кузедеевского лесничества отличаются высоким уровнем видового богатства. Хорошо видно на примере представленной пары «Липовый остров» – Калтанский разрез, что практически одинаковые по площади участки различаются почти в 2 раза по индексу концентрации видового богатства. Индекс редких видов на нарушенных территориях равен нулю или очень низкий; малая площадь значительно снижает чувствительность этого индекса (это касается небольших выборок). Участки естественных лесов характеризуются низким количеством адвентивных видов. Дальнейшее сравнение выполнено по выборке, включающей 167 описаний (табл. 2–3). Основные сравниваемые параметры выборки, в целом по-

Таблица 1

Флористическое разнообразие природных и техногенных территорий (на основе генеральной совокупности данных пары «Липовый остров» – Калтанский разрез)

Сравниваемые параметры	Липовый остров (Кузедеево)	Калтанский разрез (Осинники)
Количество описаний, абс.	61	54
Общая площадь описаний, га	2,4	2,2
Средняя плотность, число видов в описании	31,7 ± 0,45	19,9 ± 0,76
Видовое богатство, абс.	361	196
Индекс концентрации видового богатства	82,3	45,2
Число редких видов, абс.	13	1
Индекс редких видов	6,3	0,3
Число адвентов, абс.	11	17
Доля адвентивных видов, %	3,0	8,7

Таблица 2

Флористическое разнообразие природных и техногенных (на основе выборки по вариантам)

Название участка	Красногорский			Сибиргинский			Осинниковский		
	Ке	Кр	Кс	Се	Ср	Сс	Ле	Ор	Ос
Вариант									
Количество описаний	17	20	20	20	20	20	20	10	20
Видовое богатство, абс.	118	143	164	166	127	153	140	107	124
Индекс концентрации видового богатства	30,8	36,6	42,0	42,5	32,5	39,2	35,9	29,7	31,8
Число редких видов, абс.	2	4	3	5	2	2	8	1	0
Индекс редких видов	0,7	1,3	1	1,8	1,3	1,3	2,3	0,3	0
Число эндемиков	3	3	2	5	1	2	3	1	2
Уровень эндемизма, %	2,5	2,1	1,2	3,0	0,8	1,3	2,1	0,9	1,6
Число адвентов, абс.	2	11	12	3	17	17	1	12	14
Доля адвентивных видов, %	1,7	7,7	7,3	1,8	13,4	11,1	0,7	11,2	11,3

Таблица 3

Индексы инвентаризационного разнообразия (на основе выборки по вариантам)

Название участка	Красногорский			Сибиргинский			Осинниковский		
	Ке	Кр	Кс	Се	Ср	Сс	Ле	Ор	Ос
Вариант									
Индекс разнообразия Макинтоша	4,0	3,9	3,2	3,6	3,0	2,9	4,3	3,8	2,8
Индекс разнообразия Шеннона-Уивера	6,4	6,5	6,8	6,9	6,4	6,7	6,5	6,4	6,5
Индекс разнообразия Симпсона (x 10)	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Индекс разнообразия Реньи-Рао	6,1	6,1	6,3	6,5	6,1	6,3	6,2	6,1	6,2

вторяют значения генеральной совокупности из 375 описаний. Видовое богатство выборки по участкам рекультивации и самозарастания (при уменьшении количества описаний 2–4 раза по сравнению генеральной совокупностью вариантов) снижается на $21 \pm 2,8\%$. Выборка из 20 описаний вполне репрезентативно представляет видовое богатство нарушенных угледобычей территорий, которое в генеральной совокупности составляет в среднем $188 \pm 5,4$ видов на вариант. Все показатели таксономического богатства вариантов самозарастания выше, по сравнению с полями рекультивации. Выборка из 20 опи-

саний не отражает видового богатства естественных лесных ландшафтов, где этот показатель составляет порядка $370 \pm 9,8$ видов. При помощи программы IBIS (Зверев, 2007) рассчитаны индексы (табл. 3), наиболее часто используемые для характеристики инвентаризационного разнообразия. Динамика изменения индексов разнообразия может сигнализировать о предполагаемой неоднородности видовой структуры сообществ или обозначить границы биотопов, однако не дает ответа, за счет каких конкретно групп это произошло. Индекс Шеннона-Уивера в общем повторяет тенденции изменения показателей видового богатства и индекса концентрации видового богатства. Для целей исследования, тем более на малых выборках эти индексы обладают низкой информативностью.

Таким образом, индексы биологического разнообразия, предложенные для Алтае-Саянского экорегиона, могут быть использованы для сравнения естественных и нарушенных угольной промышленностью территорий и последующего мониторинга. Помимо показателя видового богатства хорошо работают даже на незначительных площадях (малой выборке) индекс редких видов и индекс доля адвентивных видов. Индекс редких видов был использован для обоснования предложений по оптимизации сети особо охраняемых природных территорий Новокузнецкого района Кемеровской области.

ЛИТЕРАТУРА

Артемов И. А., Королюк А. Ю., Лащинский Н. Н., Куприянов А. Н., Анкипович Е. С., Буко Т. Е., Воронина М., Голяков П. В., Давыдов Е. А., Киприянова Л. М., Красников А. А., Красноборов И. М., Курбатская С. С., Липаткина О. О., Ломоносова М. Н., Макунина Н. И., Мальцева Т. В., Маслова О. М., Пронькина Г. А., Пяк А. И., Сарбаа Д. Д., Смелянский И. Э., Стрельникова Т. О., Усик Н. А., Хрусталева И. А., Шауло Д. Н., Шереметова С. А., Яковлева Г. И. Ключевые ботанические территории Алтае-Саянского экорегиона: опыт выделения. – Новосибирск: Академическое изд-во Гео, 2009. – 272 с.

Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. – 304 с.

Ландшафтная карта Кемеровской области. М-б 1: 500 000 / отв. ред. Ю. И. Винокуров, В. Л. Гросс. – Барнаул: ИВЭП СО РАН, 1991.

Платонова С. Г., Скрипко В. В., Стрельникова Т. О., Адам А. А. Методические подходы к сохранению биоразнообразия в зоне влияния угольных месторождений // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии: Тр. III Всероссийской науч. конф. с междунар. участием: в 4 т. (28 августа – 1 сентября 1917 г., Барнаул). – Барнаул, 2017. – Т. 3. – С. 257–265.

Стрельникова Т. О. Чужеродные виды во флоре Кемеровской области // Ботанические исследования Сибири и Казахстана, 2013. – Вып. 19. – С. 114–122.

Стрельникова Т. О., Платонова С. Г., Скрипко В. В. Использование расчетных индексов в качестве индикаторов биоразнообразия популяционно-видового и экосистемного уровней // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы VI Междунар. науч. конф. (24–26 октября 2017 г., Томск). – Томск: Издательский Дом ТГУ, 2017. – С. 92–94.

Яшина Т. В. Индикаторы оценки биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях Алтае-Саянского экорегиона. Руководство по использованию. – Красноярск, 2011. – 56 с.

УДК 581.056:502.754(571.63)

Мозаика климатопов как условие выживания дубравного комплекса на юге Дальнего Востока

Mosaic of climatops as a condition for the survival of the oak forest complex in the south of the Far East

Урусов В. М.¹, Варченко Л. И.²

Urusov V. M.¹, Varchenko L. I.²

¹ Дальневосточный федеральный университет, г. Владивосток, Россия. E-mail: semkin@tig.dvo.ru

² Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия. E-mail: semkin@tig.dvo.ru

¹ Far East Federal University, Vladivostok, Russia

² Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia

Реферат. Условия выживания неморальных теплолюбивых юга Дальнего Востока – мозаика микроклиматов, обусловленная экспозициями склонов, защита от северных ветров незамерзающими водотоками, горячими источниками. Маркёры климатических оптимумов: нижнее Приамурье – *Quercus mongolica* Fisch. ex Lebed., *Vitis amurensis* Rupr., *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.; Приморье – *Quercus dentata* Thunb., *Quercus wutaishanika* Mayr, *Quercus aliena* Blume; Сахалинская область – *Magnolia*, *Ash trees*, *Phellodendron sachalinense* (Fr. Schmidt) Sarg., *Actinidia*, экзотические лианы.

Summary. The conditions for the survival of nemoral thermophilous plants in the south of the Far East are a mosaic of microclimates, caused by exposure of slopes, protection from northern winds by nonfreezing watercourses, hot springs. Markers of climatic optimums: the lower Priamurye – *Quercus mongolica* Fisch. ex Lebed., *Vitis amurensis* Rupr., *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.; Primorye – *Quercus dentata* Thunb., *Quercus wutaishanika* Mayr, *Quercus aliena* Blume; Sakhalin Region – *Magnolia*, *Ash trees*, *Phellodendron sachalinense* (Fr. Schmidt) Sarg., *Actinidia*, exotic lianas.

На юге российского Дальнего Востока (РДВ) отмечается, на первый взгляд, странное усложнение экосистем по совокупности видов и жизненных форм сосудистых растений и энтомофауны на различных высотах (от 40–60 м до 400–600 м над ур. м.) вблизи берегов в горах Сихотэ-Алиня по крайней мере по низовья рек Нельма, Ботчи, Коппи, Тумнин и в Де-Кастрии на юго-востоке Хабаровского края, присутствие теплолюбивых и экзотов на довольно высоко поднятых над морем террасах Сахалина и Больших Курил, наконец, реликтовых тундростланиковых группировок: на небольших высотах по обоим берегам Татарского пролива на 25–40-метровых террасах охотского берега Итурупа и 80–120-метровой высоте над ур. м. в районе вулкана Берутарубе и села Рыбаки. Маркёром этих консолидантов мы считаем *Sabina sargentii* Nakai и *Miscanthus purpurascens* Anderss. Пожалуй, следует указать на наличие здесь – по крайней мере, в дальних окрестностях г. Курильска на о-ве Итуруп – наряду с видами *Sasa* как субальпийского, так и таёжного генезиса *Taxus nana* (Rehd.), *Pinus pumila* (Pall.) Regel, *Juniperus sibirica* Burgsd., *Acer tschonoskii* Maxim., *Rhododendron tschonoskii* Maxim.; подтаёжных и дубравных *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *Cerasus sargentii* (Rehd.) Pojark., *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz., *Acer mayrii* Schwer., видов *Ilex*, *Rhus*, *Schisandra*, *Chinensis* (преимущественно на самых высоких уровнях морских террас и с высоты 350–400 м над ур. м., а в каньонах у моря и на 20–25-метровой террасе *Vitis cognatae* Pulliat ex Planch., *Lespedeza bicolor* Turcz., *Miscanthus purpurascens*, что превращает экосистемы как низких, так и 80-метровых террас в консолидант субальпийско-таёжно-дубравных флороценофитов (Урусов, 1988).

В какой-то мере аналогичным этим почти застепнённым террасам Курильского Приохотья мы считаем сообщества с *Sophora flavescens* Soland., *Partenocissus tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch., *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi, *Cynanchum amplexicaule* (Siebold et Zucc.), *Rhaponticum satzyperovii* Sockov на границе предстепья и боров *Pinus densiflora* Siebold et Zucc. и *P. × funebris* Kom. или их древних дериватов в Приморье.

Эти факты более всего увязываются с инверсией температур и мозаикой микроклиматов. Оптимальными для растений и животных оказываются участки или значительно поднятые над холодным морем, или приуроченные к южным и западным, лучше прогреваемым склонам [материковый юг РДВ или к склонам, закрытым от выноса холодных воздушных масс и туманов (Курилы)].

Микроклиматические исследования (Таранков, 1974; Туркения, 1984, 1991; Урусов, 1999) позволили получить сравнительные характеристики температуры воздуха в сосняках, дубняках, на полянах склонов разных экспозиций, речных долинах. Так, южные склоны материковой части РДВ теплее северных примерно на 3,5–4° с мая по октябрь на высоте 2 м над поверхностью почвы на полянах и открытых пространствах, западные склоны – на 6–11°. Поверхность почвы на южном склоне прогревается до 40–42° в мае, до 60–62° в июле, до 42° в октябре; на северном соответственно 31°, 34° и 22° (в бассейне р. Илстой). В бассейне р. Комиссаровки прогревание почвы и приземного слоя воздуха на южных и западных склонах существенней, а пересыхание почвы и гибель подроста сосны погребальной именно здесь теперь становится правилом. Ночью со склонов в долины спускаются потоки тёплого воздуха: в сомкнутых лесах они концентрируются под пологом крон и на опушках. В холодный сезон склоны теплей долин на 1,7°. В целом инсолируемые склоны теплей долин на 20–25 % от суммы активных температур (юг Приморья) и на 5–8 % в Сахалинской области.

Автохтонность популяций, довольно требовательных к теплу сосен густоцветковой *Pinus densiflora*, а тем более густоцветковой-Тунберга *P. × densi-thunbergii* Uyeki (гибрид неморального и субтропического видов), уцелевшей в урочище Суворовка в верховьях р. Артёмовки и в верховьях р. Барабашевки близ государственной границы РФ с КНР, погребальной *Pinus × funebris* и погребальной-Тунберга *P. × funebri-thunbergiana* Urussov [неморальный ценоэлемент *P. × funebris* × субтропический ценоэлемент *P. thunbergiana* Franco (в основном это падь Краева в верховьях р. Комиссаровка, Пограничный район Приморья)] доказана (Урусов, 1975, 1999, 2002; Урусов и др., 2007). Это свидетельствует о соответствии, по крайней мере, ряда экотопов юга Приморья биологии арборифлоры, выполняющей переход к зимнеголым предсубтропическим лесам при соседстве с ними перегреваемых и иссушаемых экотопов юго-запада Приморья (рис. 1). Последние и были зоной оптимума для неморальных и ультранеморальных экосистем в стадиалы.

Тогда, в стадиалы, среднегодовая температура была на 4–5° С ниже современной и приближалась к 0°. По данным д.г.н. А. М. Короткого (1984) было ещё холодней: до –1, –3°: на 5–8° С ниже современных 4–5°, хотя инсолируемые склоны на 44–42° с.ш. и тогда входили в зону положительных среднегодовых температур и, по нашему мнению, маркируются *Armeniaca mandshurica* (Maxim.) В. Skvortz. (Куренцова, 1968; Харкевич, Качура, 1981; Елифанова, 1999, 2004), *A. sibirica* (L.) Lam., *Ulmus macrocarpa* Hance, *Juniperus rigida* Siebold et Zucc. И в то же время максимумы биологического разнообразия стадиала связаны с изолятами *Prinsepia sinensis* (Oliv.) Oliv. ex Bean, *Actinidia polygama* (Siebold et Zucc.) Mig., *Hepatica asiatica* Nakai, *Oxalis obtriangulata* Maxim., *Brachybotrys paridiformis* Maxim. ex Olivier, приуроченными теперь к речным долинам и пологим склонам, на которых обычны *Abies holophylla* Maxim. или следы её относительно недавнего пребывания (рис. 2). Разумеется, и в стадиалы здесь уцелели *Abies holophylla* и её разнообразные спутники.

Нельзя не отметить и то, что на юге Хасанского района Приморья крутосклоны и скалы приютили таких теплолюбивых, как пуэрария дольчатая и девичий виноград триостренный именно там, где особенно заметно прогревание воздуха на высоте 0,2 м над почвой.

В низкогорьях юга Приморья микротермные условия характерны долинам северной ориентации и примыкающим к ним мощным холодным водотокам, включая проливы, и тенистым склонам. Здесь и сохраняются бореальные, а отчасти, субальпийские виды, унаследованные, по меньшей мере, от последнего стадиала (на юге Приморья – это тополь Максимовича *Populus maximowiczii* А. Henry, черёмуха Маака *Padus maackii* (Purp.) Kom. и др.). Иное дело проливы, окружающие о-ва Рейнеке и Попо-

ва в заливе Петра Великого, выхолаживающее влияние которых на сушу практически не проявляется, о чём свидетельствует состав и структура береговых экосистем. Исключение – луга с крупнотравьем и рябчиком камчатским *Fritillaria camschatcensis* (L.) Ker.-Gawl. на о-ве Попова, что связано с выхолаживанием ветрами.

Наличие особенно теплолюбивых видов трав, например, крупных ценопопуляций карпензия крупноголового *Carpesium macrocephalum* Franch et Savat. в долинах рек Екатериновки, Артёмовки, на высоте 60 м над ур. м., на северных склонах о-ва Русский в зоне Канал – Поспелово, клёна ложнозибольдова *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom. на высоте 400–600 м на хр. Пржевальского и около 400 м на склонах Сихотэ-Алиня в Лазовском районе Приморья в окрестностях с. Глазковка, впрочем, как и наличие лука охотского *Allium ochotense* Prokh. (черемша) на небольших высотах лазовского побережья и островов в зПВ обусловлено многими причинами, влияющими как на повышенную теплообеспеченность, так и на выхолаживание. В их числе и близость холодных морских вод, и лучшая обеспеченность теплом закрытых от ветров инсолируемых склонов, частично сберегающих субтропические виды, и более стабильный микроклимат внутри лесов. В обжитом в течение всего голоцена Приморье в долинах крупных рек и на бортах долин эти виды как раз и подвержены мощному антропогенному прессу, отчасти сдерживаемому географическими барьерами.

По нашему мнению, на лазовском побережье синузии *Allium ochotense*, характерные сейчас дубнякам, как отчасти и деревья и рощи *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. et Endl., являются маркёрами пе-

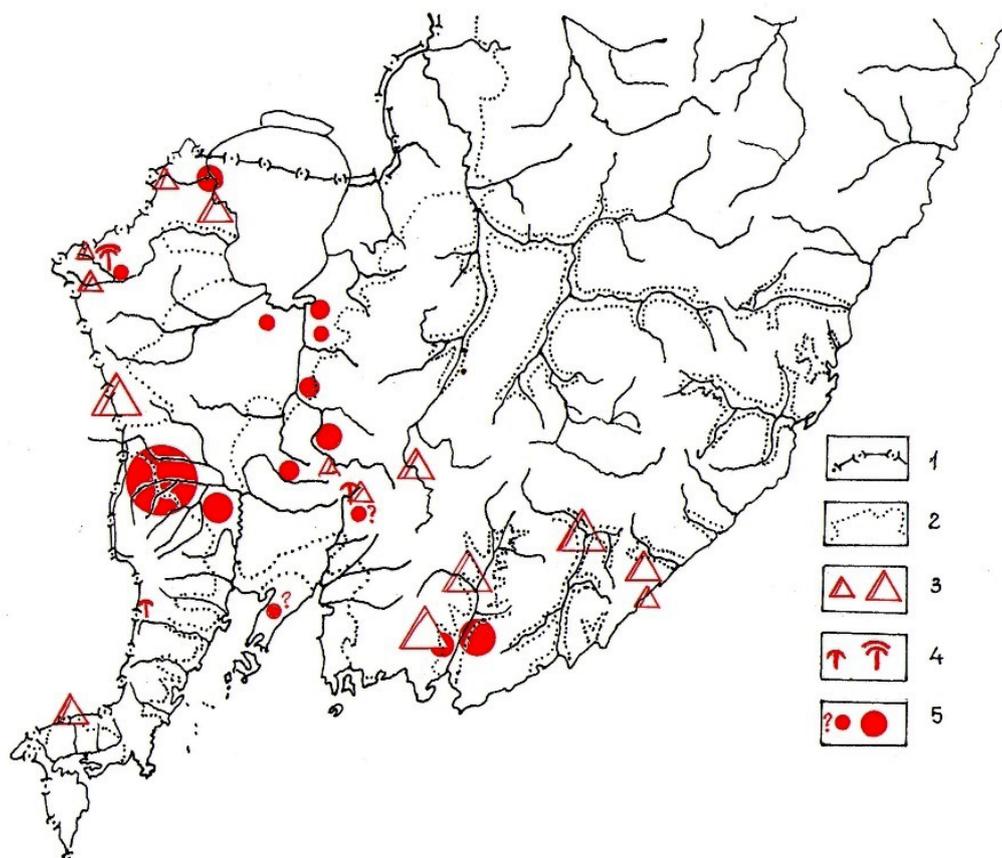


Рис. 1. Маркёры наиболее тёплых микроклиматов юга Приморья. В этих урочищах возможно введение требовательных к теплу с/х культур и интродуцентов, но только вне перегреваемых крутых южных и юго-западных склонов:

1 – граница РФ; 2 – вторичные леса (древние и современные), луга, а также сельхозугодья, дороги, селительные зоны; 3 – рощи и деревья *Juniperus rigida*, древовидного подвида; 4 – сосны *Pinus* × *densi-thunbergii* и *P.* × *funebri-thunbergiana*; 5 – рощи *Armeniaca mandshurica*.

реживших стадиалы консолидированных неморально-бореальных экосистем. Пусть это и не согласуется с мнением д.г.н. А. М. Короткого (Короткий и др., 1996). А когда мы говорим о *Microbiota decussata* Kom. на малых абсолютных высотах, практически в низкогорьях и даже их нижней зоне (Ольгинский, Дальнегорский и в небольшой мере северо-восток Лазовского района Приморья), мы имеем в виду вот что: дробление на мелкие блоки окраины материка обеспечило неравномерность в погружение бывших высокогорий с их субальпийским населением и только отчасти поддержано микротермностью урочищ (Урусов и др., 2007).

На Сахалине и на юге Курил факторы минимизации тепла – холодное море и неблагоприятный режим ветров и туманов, а поэтому наиболее насыщенные дубравными представителями флоры и фауны леса вне горячих источников и особенно узких каньонов, приютивших *Acer mayrii*, *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz., *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz., бореальные высокорослые *Sasa kurilensis* (Pur.) Makino et Shibata, *S. paniculata* (Fr. Schmidt) Makino et Shibata, избегают выхолаживаемых морских террас и отступают от линии берега, оставляя его *Sabina sargentii*, *Rhodiola rosea* L. и др., мало изменившимся с рубежа голоцена. Поэтому далеко не праздный вопрос о наличии тундр на Сахалине, волновавший поколения геоботаников АТР, авторы объясняют через поддержанные холодным микроклиматом берегов реликты пришедших с северо-востока тундр. Это наступление тундр случилось в эпохи позднеплейстоценовых оледенений и субконтинентализации Сахалина.

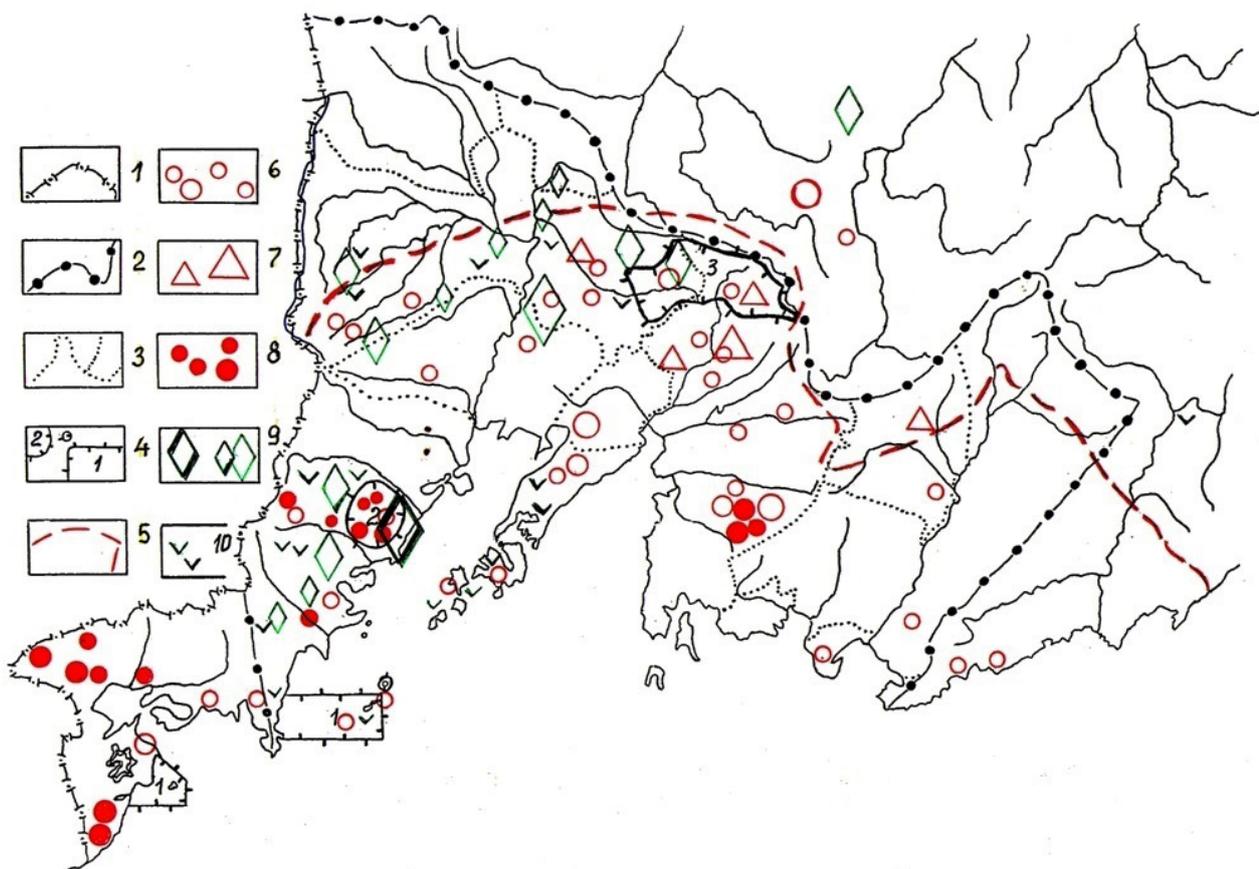


Рис. 2. Маркёры мезофильных макротермных лесов дубравного генезиса, в т.ч. переживших стадиалы: Границы: 1 – РФ; 2 – водосбора залива Петра Великого Японского моря; 3 – административных районов и муниципалитетов; 4 – государственных заповедников ДВ морского (1), «Кедровой Пади» (2), Уссурийского (3); 5 – ареала *Abies holophylla* (генерализовано). Ареалы сосудистых растений: 6 – *Actinidia polygama*; 7 – *Prinsepia sinensis*; 8 – *Hepatica asiatica*; 9 – *Brachybotrys paridiformis* – популяции разной плотности; 10 – *Oxalis obtriangulata*.

ЛИТЕРАТУРА

- Епифанова Т. Ю.** Популяции абрикоса маньчжурского в Приморском крае // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке: материалы междунар. конф. – Владивосток: 1999. – С. 183–184.
- Епифанова Т. Ю.** Абрикос маньчжурский в лесах Приморского края (лесоводственное значение и хозяйственное использование): автореф. дис.... канд. с.-х. наук. – Усурийск: ПГСХА, 2004. – 25 с.
- Короткий А. М.** Оледенение и псевдогольцовые образования юга Дальнего Востока СССР // Плейстоценовые оледенения востока Азии. – Магадан: Северо-Вост. Комплексный НИИ АН СССР, 1984. – С. 174–185.
- Короткий А. М., Гребенникова Т. А., Пушкарь В. С., Разжигайева Н. Г., Волков В. Г., Ганзей Л. А., Мохова Л. М., Базарова В. Б., Макарова Т. Р.** Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцен). – Владивосток: ДВО РАН, 1996. – 57 с.
- Куренцова Г. Э.** Реликтовые растения Приморья. – Л.: Наука, 1968. – 72 с.
- Таранков В. И.** Микроклимат лесов Южного Приморья. – Новосибирск: Наука, 1974. – 223 с.
- Туркень В. Г.** Агроклиматическая оценка территории по условиям перезимовки плодовых растений в западных предгорьях Сихотэ-Алиня: автореф. дис. ...канд. геогр. наук. – Л.: Гл. геофиз. обсерв. им. А. И. Воейкова, 1984. – 16 с.
- Туркень В. Г.** Биологические аспекты микроклимата муссонной зоны Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. – 203 с.
- Урусов В. М.** Эколого-биологические особенности и внутривидовая изменчивость сосны погребальной (*Pinus funebris* Kom.) в Приморском крае: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: ГБС АН СССР, 1975. – 32 с.
- Урусов В. М.** Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – 356 с.
- Урусов В. М.** Сосны и сосняки Дальнего Востока. – Владивосток: ВГУЭС, 1999. – 386 с.
- Урусов В. М.** Экологический комплекс района Владивостока. – Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 2002. – 86 с.
- Урусов В. М.** Гибридизация в природной флоре Дальнего Востока и Сибири (причины и перспективы использования). – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 230 с.
- Урусов В. М., Лобанова И. И., Варченко Л. И.** Хвойные российского Дальнего Востока – ценные объекты изучения, охраны, разведения и использования. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – 440 с.
- Харкевич С. С., Качура Н. Н.** Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. – М.: Наука, 1981. – 234 с.

УДК 581.522.4(571.6)

Исследование микроморфологии пойменных эфемеров Нижнего Амура в связи с экологией видов

Micromorphological studies of flood-plain ephemeral species of the Lower Amur basin in their relation to specie's ecology

Цыренова Д. Ю.

Tzyrenova D. Ju.

Тихоокеанский государственный университет, г. Хабаровск, Россия. E-mail: Duma@mail.ru

Pacific National University, Khabarovsk, Russia

Реферат. В статье представлены результаты микроморфологических исследований пойменных эфемеров бассейна реки Амур в связи с экологией видов. Изучено семь видов: *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (сем. Poaceae), *Dichostylis micheliana* (L.) Nees (сем. Cyperaceae), *Gratiola japonica* Miq., *Limosella aquatica* L., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (сем. Scrophulariaceae), *Symphyllocarpus exilis* Maxim. и *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. (сем. Asteraceae). У видов обнаружено сочетание типичных гидроморфных и специфических адаптивных микропризнаков. Адаптация видов к песчано-илистым меженным местообитаниям осуществляется благодаря гистологическим преобразованиям тканей растения. При этом узкая специализация видов не затрагивает типичного строения органов растений и не вызывает упрощения их внутренней структуры. Изученным видам свойственны в большей степени признаки сухопутной микроморфологии (склерификация, суберинизация и кутинизация тканей), нежели гидрофитной. Предположено, что специфический комплекс пойменных эфемеров сложился преимущественно из сухопутных видов.

Summary. The study presents results of micromorphological studies of flood-plain ephemeral species of the Amur basin in their relation to specie's ecology. The seven species were examined: *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (family Poaceae), *Dichostylis micheliana* (L.) Nees (family Cyperaceae), *Gratiola japonica* Miq., *Limosella aquatica* L., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (family Scrophulariaceae), *Symphyllocarpus exilis* Maxim. and *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers (family Asteraceae). A combination of typical hydromorphic and specific adaptive microscopic features is revealed. Adaptation of the species to the sandy and muddy habitats takes place through histological transformations of the plant's tissues. At the same time, narrow specialization of the species does not influence the typical organization of the plant organs and does not cause the simplification of their inner structure. The examined species exhibit more terrestrial micromorphological features (sclerification, suberization and cutinization of tissues) than hydrophytic ones. It was suggested that specific shoal complex has been mostly formed by terrestrial species.

Научный интерес к пойменным эфемерам бассейна Амура существует давно. Многие исследователи (Максимович, 1859; Комаров, 1908; Нечаев, 1970; Нечаев, Гапека, 1970; Нечаев А. П., Нечаев А. А., 1973; Ворошилов, 1986; Кожевников, 2001; Крюкова, 2005) подчеркивали флористическую и экологическую оригинальность этой группы, связанную, прежде всего, с влиянием муссонного климата Восточной Азии. Авторы обращали внимание на видовое разнообразие, ярко выраженную эфемерность, высокий эндемизм видов, присутствие тропических видов. Жизненный цикл видов связан с короткими меженными уровнями воды в реках между летними муссонными паводками. Из-за частых затоплений местопрорастаний некоторые виды то исчезают на несколько лет, то снова появляются.

В настоящее время актуальность изучения амурских пойменных эфемеров сохраняется. Требуются дальнейшая инвентаризация биоразнообразия, детальные исследования экологии видов, структуры и динамики локальных популяций, а также оценка антропогенной трансформации флоры, в том числе после катастрофического наводнения 2013 г. на р. Амуре. Аутоэкологические исследования микроморфологии пойменных эфемеров бассейна Амура ранее не проводились.

Цель исследования – анализ микроморфологии вегетативных органов некоторых видов пойменных эфемеров с целью выявления их устойчивости и адаптированности к условиям существования. Задачи: характеристика микроструктуры корня, стебля и листа видов; оценка конституционных признаков типового строения органов; выявление адаптивных признаков; сравнительный анализ микроморфологических адаптаций видов к условиям существования.

Для сравнительно-анатомического исследования были взяты живые образцы с левобережья Амура в районе железнодорожного моста и ст. Тельмана и Покровки в 2012 г., также сухие гербарные образцы, собранные в 2001 г. в окрест. г. Хабаровска, пос. Петропавловского и Князе-Волконского и хранящиеся в кабинете ботаники Дальневосточного государственного гуманитарного университета. Изучено семь видов: *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (сем. Poaceae), *Dichostylis micheliana* (L.) Nees (сем. Cyperaceae), *Gratiola japonica* Miq., *Limosella aquatica* L., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (сем. Scrophulariaceae), *Symphyllocarpus exilis* Maxim. и *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. (сем. Asteraceae). Названия таксонов даны по сводке «Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения» (2012).

Анализ литературных источников (Пробатова, 1985; Кожевников, 1988; Иванина, 1991; Баркалов, 1992) показывает, что объекты наших исследований представляют собой узкоспециализированные стенотопные виды, заселяющие самую низкую и узкую полосу песчано-илистых отмелей вдоль пойменных озер и стариц в период межени. Лишь некоторые из них, кроме меженных отмелей пресноводных водоемов, встречаются по морскому побережью и как сорное растение – по окраинам рисовых полей, а также по обочинам дорог (*Centipeda minima*) или в локальных периодически затопляемых понижениях поймы (*Limosella aquatica*). По жизненной форме они – низкорослые однолетники с эфемерным типом вегетации. Большинство изученных видов – *Coleanthus subtilis*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* и *Centipeda minima* – характеризуются широким плюрирегиональным распространением, причем на всем протяжении ареала виды имеют преимущественно отмельную экологию. Среди изученных видов имеется эндем бассейна Амура – *Symphyllocarpus exilis* – вид, находящийся в «*locus classicus*». Также имеется редкий и нуждающийся в охране вид на территории России и Хабаровского края – *Coleanthus subtilis* (Крюкова, 2008).

Исследования проведены по общепринятой в анатомии растений методике (Фурст, 1979). Препараты анализировали с помощью микроскопа «Микромед-2». Фотографирование срезов производили с использованием программного обеспечения «ScopePhoto», камеры DCM 130. Измерения выполнены с помощью окуляр-микрометра.

Исследования микроморфологии вегетативных органов у некоторых пойменных эфемеров бассейна Амура выявили сохранение типичного строения вегетативных органов, свойственного однодольным и двудольным растениям. Отклонений в общем плане строения органов, обусловленных эфемерностью и терофитностью растений, не обнаружено. Также не обнаружены признаки микроструктурного упрощения, связанные со специфическими отмельными условиями существования. Анатомические различия между двумя исследованными видами связаны с видоспецифичностью. Однако гистологические особенности органов подвержены, как мы считаем, адаптивным преобразованиям.

I. Строение листа

1. Функционирование эпидермы листа в качестве дополнительной ассимиляционной ткани.

У видов *Centipeda minima* и *Symphyllocarpus exilis* эпидермальные клетки содержат хлоропласты. Экологическое значение – сохранение фотосинтеза при кратковременных затоплениях экотопа.

2. Равнозначность верхней и нижней эпидермы (амфистоматическая эпидерма).

3. Очертания антиклинальных стенок одинаково извилистые. Лист амфистоматный с устьицами на верхней и нижней стороне листа. Например, у видов *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*. Экологическое значение – усиление транспирации и газообмена.

4. Поверхностные устьица. У всех изученных видов наблюдаются поверхностные устьица, замыкающие клетки их расположены вровень с основными клетками эпидермиса. На поперечном срезе листа видны крупные подустьичные пространства. Устьичные щели открыты. Экологическое значение – усиление транспирации и газообмена.

5. Форма эпидермальных клеток. Эпидермальные клетки однослойные, крупные бесцветные б.м. склерифицированные и пузыревидные. Например, у видов *Coleanthus subtilis* и *Dichostylis micheliana*. Экологическое значение – усиление поверхностного водообмена. Крупные бесцветные эпидермальные клетки, по-видимому, создают экран, уменьшающий интенсивность проникающего в лист света. Они же, возможно, могут обводняться при затоплениях растений, сохраняя листовым пластинкам их форму под водой.

6. Секретия эпидермы. У видов *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* на обеих сторонах листовой пластинки имеются эфирно-масличные железки с четырех-, восьми- и десятиклеточными головками. Экологическое значение – обеспечение несмачиваемости листьев.

7. Признаки кранц-анатомии. У вида *Dichostylis micheliana* хлоренхима мезофилла листа веером окружают проводящие пучки, образуя кранцевую обкладку вокруг них. Подобная связь хлоренхимы с проводящими пучками встречается у растений с C_4 -путем фотосинтеза, и установлено, что у C_4 -видов высокая фотосинтезирующая активность проявляется при высоком уровне освещенности и в засушливых местах обитания (Полевой, 1989). На прибрежных отмелях, где постоянно присутствуют такие факторы среды, мы отмечаем присутствие высоко адаптивного C_4 -пути фотосинтеза у отмельных растений.

II. Строение стебля

1. Кутинизация эпидермы. Кутикула у представителей норичниковых (*Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*) очень толстая и мелко гофрированная. Экологическое значение – защита от намокания внутренних тканей.

2. Наличие в первичной коре схизогенных воздушных полостей, отграниченных друг от друга живыми ненарушенными клетками паренхимы. У видов *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*. Экологическое значение – предохраняют органы растения от проникновения внутрь воды.

3. Суберинизация эндодермы. У *Symphyllocarpus exilis* эндодерма отчетливо выражена и хорошо заметна по суберинизированным клеточным стенкам. Экологическое значение – защита центрального цилиндра от выщелачивающего воздействия воды.

4. Наличие воздушных полостей в сердцевине стебля. У видов *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* здесь наблюдается образование рексигенной воздушной полости. Экологическое значение – функционирование в качестве опорной системы и системы плавучести при затоплении водой.

III. Строение корня

1. Суберинизация кортикальных тканей. У *Dichostylis micheliana* суберинизированные клетки располагаются радиальными рядами, образуя опорный каркас наподобие колесных спиц; у *Coleanthus subtilis* суберинизируются 1–2 паренхимных слоя, близлежащих к эндодерме, т. е. внутренние слои коровой паренхимы; у *Lindernia procumbens* опробковывают поверхностные клетки 1–2 слоя. Экологическое значение – защита от намокания внутренних тканей и сохранение целостности структуры органа в стенобионтных условиях существования.

2. Присутствие аэренхимы. У *Coleanthus subtilis* и *Dichostylis micheliana* выявлена первичная аэренхима с рексигенными или схизогенными воздушными полостями; у *Lindernia procumbens* отмечается вторичная аэренхима со схизогенными воздушными полостями. Экологическое значение – помощь при газообмене, функционирование в качестве опорного каркаса.

3. Склерификация центрального цилиндра. У *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* центральный цилиндр сплошной и выполнен развитой вторичной ксилемой. Паренхимные лучи склерифицированы и почти неразличимы от сосудов ксилемы; у *Coleanthus subtilis* центральный цилиндр также сплошь склерифицированный. Экологическое значение – закоривание растения в подвижном аллювиальном субстрате прибрежных отмелей.

Проведенные нами исследования выявили у изученных видов целый комплекс типичных и специфических адаптивных микропризнаков как гигроморфной, так и гелиоморфной природы. Несомненно, микроморфологические структуры составляют существенную часть адаптивной системы видов и способствуют выживанию их в особых условиях существования.

По стратегии выживания пойменные эфемеры – пациенты, приспособляющиеся к условиям среды с помощью специальных адаптаций. Пациентная стратегия, по-видимому, является первичной по происхождению, поскольку она поддерживается консервативными и эволюционно устойчивыми микроморфологическими структурами. Приобретение же эксплерентности, т. е. адаптаций к нарушениям, скорее всего, явление более позднее, и поддерживается оно макроморфологическими преобразованиями жизненной формы. При этом вторичная стратегия не вызывает перестроек во внутреннем строении растений.

У изученных видов обнаружено больше признаков сухопутной микроморфологии (склерификация, суберинизация и кутинизация тканей, наличие секретизирующих структур листа и большая извилистость эпидермальных клеток), нежели гидрофитной. На этом основании мы предполагаем, что специфический комплекс пойменных эфемеров сложился преимущественно из сухопутных видов.

Благодарности. Автор благодарит А. П. Касаткину за помощь в сборе материала, микроскопировании и изготовлении фотографий.

ЛИТЕРАТУРА

- Баркалов В. Ю.** Симфолокарпус – *Symphyllocarpus* Maxim., Стоножка – *Centipeda* Lour. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. – Л.: Наука, 1992а. – Т. 6. – С. 164–165.
- Ворошилов В. Н.** Об отшельной флоре умеренных областей муссонного климата // Бюл. Главн. ботан. сада АН СССР. – М., 1986. – Вып. 68. – С. 45–48.
- Иванина Л. И.** Авран – *Gratiola* L., Линдерния – *Lindernia* All., Лужница – *Limosella* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. – Л.: Наука, 1991. – Т. 5. – С. 289–292.
- Кожевников А. Е.** Род Дихостилис – *Dichostylis* Beauv. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. – Л.: Наука, 1988. – Т. 3. – С. 220–223.
- Кожевников А. Е.** Сытевые (семейство Сурегасеae Juss.) Дальнего Востока России (современный таксономический состав и основные закономерности его формирования). – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 275 с.
- Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / Л. И. Малышев [и др.]; под ред. К.С. Байкова; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Центр. сиб. бот. сад. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 640 с.
- Комаров В. Л.** Введение к флорам Китая и Монголии // Тр. имп. СПб бот. сада, 1908. – Т. 29, вып. 2. – С. 179–388.
- Крюкова М. В.** Флора водоемов Нижнего Амура. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 160 с.
- Крюкова М. В.** Влагалищцветник тонкий – *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Siedel // Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных: официальное издание / Министерство природных ресурсов Хабаровского края, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН. – Хабаровск: Издательский дом «Приамурские ведомости», 2008. – С. 193–195.
- Максимович К. И.** (Maximowicz C. J.). Primitiae Florae Amurensis. St.-Petersburg, 1859. – 504 pp.
- Нечаев А. П., Гапека З. И.** Эфемеры меженной полосы берегов нижнего Амура // Бот. журн., 1970. – Т. 55, № 8. – С. 1127–137.
- Нечаев А. П.** Симфилокарпус тощий на берегах Амура // Учен. зап. Хабаровского пед. ин-та. Серия естественных наук. Хабаровск, 1970. – Т. 26. – С. 94–99.
- Нечаев А. П., Нечаев А. А.** *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. в приамурской части ареала // Бот. журн., 1973. – Т. 58, № 5. – С. 404–446.
- Полевой В. В.** Физиология растений: учебник для биол. спец. вузов. – М.: Высш. шк., 1989. – 464 с.
- Пробатова Н. С.** Влагалищцветник – *Coleanthus* Seidl // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / С. С. Харкевич (ред.). – Л.: Наука, 1985. – Т. 1. – С. 325–327.
- Фурст Г. Г.** Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. – М., 1979. – 159 с.

УДК 581.(5+8):581.45:582.736

Сравнительный анализ строения листа *Glycyrrhiza aspera* (Fabaceae), распространенных в двух различных экологических условиях

Comparative analysis of leaf structure *Glycyrrhiza aspera* (Fabaceae) common in two different environmental conditions

Шарипова В. К.

Sharipova V. K.

Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан, г. Ташкент, Республика Узбекистан. E-mail: vasil_82@mail.ru

Institute of Botany Academy of Sciences of the Republic Uzbekistan, Tashkent, Uzbekistan Republic

Реферат. Изучены особенности структуры листьев *Glycyrrhiza aspera* Pall., произрастающих в различных экологических условиях. Выявлены галоксероморфные признаки большей степени у растений, произрастающих в аридных условиях Устюрта. У растений, произрастающих в умеренных условиях Ташкента, определены более мезоморфные признаки.

Summary. The features of the structure of the leaves of *Glycyrrhiza aspera* Pall., growing in different ecological conditions have been studied. Haloxeromorphic signs have been mostly revealed in the plants growing in the arid conditions of Ustyurt. Mesomorphic signs have been identified in the plants growing in moderate conditions of Tashkent.

В аридных условиях морфогенез растений происходит в напряженных условиях водного, температурного и солевого режимов и имеет свои особенности. На аридных территориях Средней Азии сосредоточен уникальный генофонд ксерофитов, представляющий ценный природный резерв для повышения засухоустойчивости растения и нуждающийся в охране.

На основе изучения особенности структуры листьев *Glycyrrhiza aspera*, произрастающей в различных экологических условиях: в аридных условиях Устюрте (Восточный чинк) и в умеренных условиях Ташкента, в сравнительном аспекте будут выявлены механизмы адаптации видов к аридным условиям обитания.

Анатомо-морфологические исследования остаются весьма актуальными, позволяющими определить степень адаптации растения в целом и его отдельных органов к изменяющимся условиям среды.

Объектом исследования является *Glycyrrhiza aspera*, произрастающий в аридных условиях Устюрта (Восточный чинк) и умеренных условиях Ташкента. Материал собран из 2-х разных местобитаний. Изучены листья с растений, находящихся в фазе цветения. Листья фиксированы в 70%-м этиловом спирте. Эпидерму изучали на парадермальных и поперечных срезах. Поперечные срезы сделаны через середину доли листа. Препараты окрашены метиленовой синью, заклеены в глицерин-желатину. Количественные показатели признаков измеряли винтовым окуляр-микрометром МОВ–15 по общепринятой методике (Барыкина и др., 2005). Математическая обработка проведена по методике Г. Н. Зайцева (1991). Микрофотографии сделаны компьютерной микрофотонасадкой с цифровым фотоаппаратом Samsung.

Солодка (*Glycyrrhiza* L.) – одна из древнейших лекарственных растений, известная более пяти тысяч лет в китайской и тибетской медицине. Данное растение изучено фармакологически как противовоспалительное, антиоксидантное, противомикробное и противовоспалительное.

А. А. Ашурметовым (1987) проведено исследование репродуктивной сферы видов родов *Glycyrrhiza* L. и *Meristotropis* Fisch. et. Mey. и *Alhagi gageb*. Обоснованы пути повышения семенной продуктивности растений.

Ж. В. Менкнасуновой и В. И. Дорджиевой (2013) изучено анатомическое строение и морфометрический анализ листа *Glycyrrhiza glabra* L. Установлены показатели коэффициента корреляции между параметрами сложного листа и листочков. Однако тип мезофилла описан авторами как дорсивентральный, а по другим литературным и собственным данным тип мезофилла изолатерально-палисадный.

А В. Яницкой и др., (2015) проведен микроскопический анализ трав солодки голой и выявлены основные анатомо-диагностические признаки растительного сырья: парацитный тип устьичного аппарата, простые 3–4-клеточные волоски, округлые железки, состоящие из 16–18 клеток, кристаллоносная обкладка вдоль крупных жилок и идиобласты с призматическими кристаллами оксалата кальция вдоль мелких жилок.

В работе Л. А. Шамсувалиевой (1999) выявлена специфика и закономерности формирования растений видов родов *Glycyrrhiza* L. и *Meristotropis* Fisch. et. Mey. в ксерогалофильных условиях обитания. Определены эволюционные связи и адаптивные свойства видов на основе изучения морфогенеза и анатомического строения плодов и вегетативных органов в онтогенезе растений. На основании анатомических признаков всех органов выявлены родственные связи отдельных таксонов, а также даны предложения о возможных путях соматической эволюции видов родов *Glycyrrhiza* L. и *Meristotropis* Fisch. et. Mey.

Листья *Glycyrrhiza aspera* непарноперистые с 2 парами листочков, очередные, на коротких опушенных черешках. Форма листочков обратно яйцевидная или овальная, пластинка листа длиной 1,5–2,5 см, шириной 1,5–2 см, покрыта кроющими и железистыми трихомами. Лист ксероморфного строения. Эпидерма однорядная, с утолщенной наружной стенкой, опушена одноклеточными волосками и железистыми трихомами. Адаксиальная эпидерма более толстостенная, крупноклеточная, чем абаксиальная сторона. Стенки эпидермальных клеток прямые. Устьица многочисленные на адаксиальной стороне, непогруженные, аномоцитные и анизокитные (табл.). Мезофилл изолатерально-палисадный, состоит из 6–8 рядов палисадной паренхимы: 4–5 рядов на адаксиальной стороне, 3–4 ряда на абаксиальной стороне. Адаксиальные клетки палисады высокие, плотно сомкнутые с индексом палисадности 4–5 (рис. 1). Под эпидермой с адаксиальной стороны листа находятся очень крупные секреторные вместилища (идиобласты). Центральная жилка заметно выступает с абаксиальной стороны. В центральной жилке расположен 1 крупный коллатеральный проводящий пучок. С обеих сторон под эпидермой, под главной жилкой и над нею расположены группы клеток колленхимы. С абаксиальной стороны проводящую систему охватывает склеренхима. Сосуды расположены цепочками и разделены одно-двухрядными паренхимными лучами. В проводящем пучке встречаются более округлые секреторные вместилища.

Таблица

Количественные показатели листа видов *Glycyrrhiza aspera* в разных экологических условиях ($n = 30$)

Показатели		Устьюрт	Ташкент
Длина, мм		18,8 ± 0,20	20,2 ± 0,20
Ширина, мм		14,2 ± 0,15	15,4 ± 0,15
Толщина листа, мкм		345,3 ± 3,04	279,6 ± 2,42
Толщина наружной стенки эпидермы, мкм	Адаксиальная	8,2 ± 0,10	6,9 ± 0,08
	Абаксиальная	6,7 ± 0,08	6,5 ± 0,07
Высота эпидермы, мкм	Адаксиальная	27,1 ± 0,22	27,7 ± 0,20
	Абаксиальная	25,4 ± 0,22	24,3 ± 0,20
Палисадная паренхима	Высота клетки, мкм	43,1 ± 0,40	37,1 ± 0,37
	Ширина, мкм	8,5 ± 0,10	7,7 ± 0,09
	Индекс	5,07 ± 0,08	4,8 ± 0,08
	Ряд	6,4 ± 0,06	7,6 ± 0,07
Сосуды в главной жилке	Число сосудов	43,7 ± 0,49	39,1 ± 0,37
	d – сосудов, мкм	12,8 ± 0,12	11,1 ± 0,11
Число устьиц на 1 мм ² эпидермы	Адаксиальная	126,8 ± 1,08	123,6 ± 1,08
	Абаксиальная	249,9 ± 2,31	236,8 ± 2,30

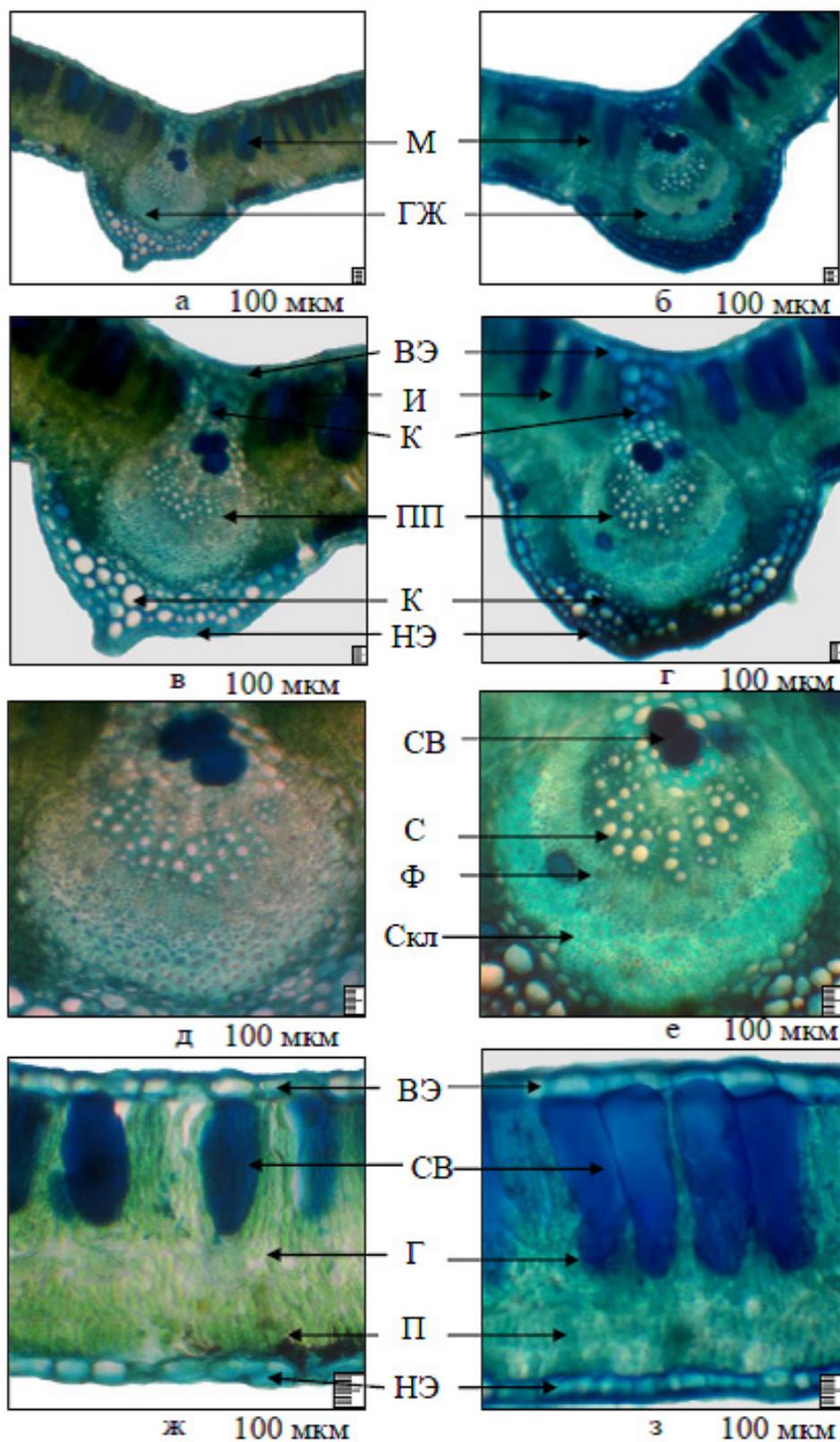


Рис. 1. Строение листа вида *Glycyrrhiza aspera* из разных экологических условиях: а, в, д, ж – Ташкент; б, г, е, з – Уstyurt. а, б – главная жилка; в, г – мезофилл; д, е – медианный пучок; ж, з – устьица. Условные обозначения: ВЭ – верхняя эпидерма; Г – губчатая паренхима; ГЖ – главная жилка; К – колленхима; М – мезофилл; НЭ – нижняя эпидерма; П – палисадная паренхима; ПП – проводящий пучок; С – сосуд; СВ – секреторные вместилища; Скл – склеренхима; Т – трихома; У – устьица; Ф – флоэма.

Таким образом, в строении листьев у исследованных образцов наряду с мезоморфными признаками отмечены и ксероморфные черты. Усиление или ослабление того или иного признака зависит от многообразия условий обитания.

Длина и ширина листа *Glycyrrhiza aspera* крупнее в умеренных условиях Ташкента.

У растений, произрастающих в Устюрте, усилены ксероморфные признаки: утолщение листа и наружной стенки эпидермы с адаксиальной стороны, эпидермальные клетки прямые, палисадная паренхима высокая, многорядные палисадные клетки (7–8) и высокий процент индекс палисадности, железистые трихомы, главная жилка сильно склерифицирована.

Мезоморфные признаки: непогруженные устьица, большее количество устьиц на абаксиальной стороне.

Толщина эпидермы наружной стенки с абаксиальной стороны, высота эпидермы с адаксиальной и абаксиальной стороны и число устьиц одиноковые в разных местообитаниях. Отмечено уменьшение всех показателей листа в условиях Ташкента.

Таким образом, экологическая лабильность *Glycyrrhiza aspera* позволяет растениям этого вида иметь широкий ареал и достаточно легкое приспособление к условиям обитания. *Glycyrrhiza aspera* – ксерофитизованные мезофиты – обладают широкой экологической приспособляемостью и представляют особый интерес для интродукции. При сравнении морфо-анатомического строения листьев видов *Glycyrrhiza* выделены преобладающие ксероморфные признаки у растений, произрастающих в Устюрте.

ЛИТЕРАТУРА

Ашурметов А. А. Репродуктивная биология видов родов *Glycyrrhiza* L. и *Meristotropis* Fisch. et. Mey. и *Alhagi gagneb*: Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. – Ташкент, 1987. – 47 с.

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Большой практикум по экологической анатомии цветковых растений. – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2005. – 77 с.

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. – Москва: Наука, 1991. – 296 с.

Менкнасунова Ж. В., Дорджиева В. И. Анатомическое строение и морфометрический анализ сложного листа *Glycyrrhiza glabra* L. // Вестник АГУ, 2013. – Вып. 1. – С. 40–46.

Шамсувалиева Л. А. Формирование структуры вегетативных и генеративных органов видов родов *Glycyrrhiza* L. и *Meristotropis* Fisch. et. Mey. В онтогенезе растений и в связи с галофактором: Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. – Ташкент, 1999. – 40 с.

Яницкая А. В., Землянская И. В., Недилько О. В. Выявление основных анатомических диагностических признаков травы Солодки голой // Вестник ВГУ, 2015. – № 3, – С. 103–106.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ИССЛЕДОВАНИИ РАСТЕНИЙ И ХЕМОСИСТЕМАТИКА

УДК 582.998:577.21+631.527.5

Гибридогенная активность рода *Erigeron* sect. *Conyza* Hybridogenic activity of genus *Erigeron* sect. *Conyza*

Галкина М. А., Виноградова Ю. К.

Galkina M. A., Vinogradova Yu. K.

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, г. Москва, Россия. E-mail: mawa.galkina@gmail.com, gbsad@mail.ru

Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of Russian Science Academy, Moscow, Russia

Реферат. Была изучена гибридогенная активность представителей рода *Erigeron* sect. *Conyza* в Южной Европе молекулярно-генетическим методом с использованием ISSR-анализа. Инвазионный *E. bonariensis* имеет очень низкую гибридогенную активность, а *E. sumatrensis* и *E. canadensis* могут гибридизировать друг с другом. Представленность гибридов и бэккроссов пока незначительна.

Summary. Hybridogenic activity of plants of the genus *Erigeron* sect. *Conyza* in Southern Europe was studied by a molecular genetic method using ISSR-analysis. Invasive *E. bonariensis* has very low hybridogenic activity, and *E. sumatrensis* and *E. canadensis* can hybridize with each other. The representation of hybrids and backcrosses is still insignificant.

В Европе натурализовались несколько видов секции *Conyza* рода *Erigeron*. Это *E. bilbaoanus* (Remy) Cabrera, *E. blakei* Cabrera, *E. bonariensis* L. (= *E. ambiguus* DC), *E. canadensis* L., *E. sumatrensis* Retz., *E. floribundus* (Kunth) Sch. Bip.) и как эфемерофит отмечен *E. trilobus* (Decne) Boiss (Виноградова, 2012). *E. canadensis*, согласно базам данных DAISIE и GT IBMA, входит в первую десятку наиболее агрессивных инвазионных видов Европы. Центром распространения видов рода *Erigeron* однозначно можно назвать Центральную и Южную Америку, а все таксоны секции *Conyza* на территории бассейна Средиземного моря являются чужеродными.

В 2017 г. нами были изучены морфологические особенности и экологическая приуроченность *E. canadensis*, *E. bonariensis* и *E. sumatrensis* в Италии, Испании и Португалии. На основании анализа морфологических признаков (формы соцветия, диаметра корзинок, характера опушения побегов и листьев) несколько растений не удалось отнести к какому-либо виду, поскольку они имели промежуточные параметры (чаще всего с сочетанием признаков двух видов – *E. canadensis* и *E. sumatrensis*, очень широко распространенных в Южной Европе). Вероятнее всего, данные особи являются гибридами или возвратными гибридами (бэккроссами) инвазионных видов *E. canadensis* и *E. sumatrensis*. Ранее уже был описан гибрид этих видов – *Conyza* × *rouyana* Sennen (= *C.* × *mixta* Fouc. et Neyr). Однако нельзя исключать, что морфологическое отличие нескольких особей могло быть вызвано влиянием неблагоприятных экологических условий или механическими воздействиями (например, повреждением растения или сильным загрязнением местообитаний). Что касается вида *E. bonariensis*, то нетипичным было одно растение, собранное в Италии в Помпеях: эта особь имела розовые, а не белые цветки в корзинах и произрастала поблизости от местообитаний других видов *Erigeron*, поэтому теоретически можно предположить его гибридогенное происхождение.

Для уточнения причин морфологических отличий мы провели молекулярно-генетические исследования с использованием фрагментного анализа межмикросателлитных участков ДНК (Inter Simple Sequence Repeats – ISSR). Выделение ДНК проводилось СТАВ-методом (Rogers, Bendich, 1985) из 34 гербарных образцов (табл.). Оценку гибридной природы образцов проводили с использованием фрагментного анализа. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе DNA En-

gine Dyad Peltier Thermal Cycler (Biorad, США). Для каждого праймера использовалась разная температура отжига. Предварительная денатурация проходила в течение 3 мин при 94 °С. Элонгация длилась 30 с при 94 °С, потом 30 с при 55 °С с (CAG)5 [M7], при 45 °С с (GA)8 YG [UBC 841], при 50 °С в случае с праймером (AC)8 (C/T)G [M2] и при 60 °С – с праймером DBD(AC)7 [UBC 889]. Затем элонгация проходила в течение 1 мин при 72 °С. Описанный процесс повторялся 35 раз, причем в каждый последующий раз элонгация длилась на 2 с дольше при 72 °С. Завершающей стадией была элонгация 3 мин при 72 °С. Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в 1,7%-м агарозном геле с добавлением бромида этидия в 1×TBE-буфере в течение 1 ч. Затем фрагменты ДНК были сфотографированы в ультрафиолетовом свете (рис. 1). Для определения их длин использовался маркер молекулярной массы 100bp+. Обработку полученных данных производили в программе Cross Checker (Buntjer, 2000). Полученные данные были представлены в виде матрицы бинарных признаков, в которых наличие или отсутствие определенного фрагмента рассматривалось как 1 или 0 соответственно. Полученная матрица была обработана в программе Structure 2.2, и дополнительно был проведен анализ данных методом Байеса (MCMC – Markov Chain Monte Carlo) в программе NewHybrids. Программа оценивает гибридный статус анализируемых растений по соответствию распределения фрагментов ДНК у предполагаемых родительских видов, гибридов первого и второго поколений и возвратных гибридов (бэкриссов). В качестве внешней группы для анализа использованы особи *Erigeron canadensis* с территории Главного ботанического сада РАН в г. Москве.

Таблица

Местонахождения изученных растений рода *Erigeron* секции *Conyza*

Номер образца	Таксон	Страна	Местонахождение	
1 (a, b, c)	<i>E. bonariensis</i>	Италия	остров Искья	
2 (a, b)			Геркуланум	
3	<i>E. sumatrensis</i>		Помпеи	
4	<i>E. bonariensis</i> (розовые цв.)		остров Искья	
5 (a, b, c)	<i>E. sumatrensis</i>		Геркуланум	
6			Москва, ГБС РАН	
7 (a, b)	<i>E. canadensis</i>	Россия	Москва, ГБС РАН	
8 (a, b)	<i>E. canadensis</i> (?) или <i>E. sumatrensis</i> × <i>canadensis</i> (?)	Италия	Неаполь	
9 (a, b)	<i>E. bonariensis</i>		Помпеи	
10 (a, b)	<i>E. sumatrensis</i> × <i>canadensis</i> (?)		Рим	
11 (a, b)	<i>Erigeron</i> sp. или <i>E. sumatrensis</i> × <i>canadensis</i> (?)		Помпеи	
12	<i>E. sumatrensis</i> × <i>canadensis</i> (?)		остров Искья	
13 (a, b)	<i>E. canadensis</i> (?)		Рим	
14	<i>E. sumatrensis</i>		Португалия	Лиссабон
15	<i>E. bonariensis</i>			Лиссабон, трасса в Белем
16	<i>E. sumatrensis</i>	Испания	Мадрид, городской парк	
17 (a, b)	<i>E. bonariensis</i>			
18	<i>E. canadensis</i>			
19	<i>E. sumatrensis</i> (?) (колосовидное соцвет.)			
20	<i>E. canadensis</i>			
21	<i>E. bonariensis</i>			
22	<i>E. sumatrensis</i> × <i>canadensis</i> (?) или <i>E. sumatrensis</i> (?)			

Примечание: буквами a, b, c показаны разные особи из одной и той же популяции.

Программа Structure (рис. 2) с оптимальным числом $k = 3$ (при $k = 2 \ln P(D) = -1475,4$, при $k = 3 \ln P(D) = -1333$, при $k = 4 \ln P(D) = -1365,5$) проиллюстрировала четкое выделение трех групп: 1) все образцы, которые и по морфологическим, и по молекулярным данным относятся к *E. bonariensis*, включая одну особь с нетипичными розовыми краевыми цветками, собранную в Помпеях (Италия); 2) все образцы, по морфологии не отличающиеся от типичного *E. canadensis*, за исключением образца

19, собранного в городском парке в г. Мадриде, который имел признаки *E. sumatrensis* и не отмеченное ни у одного из трех видов колосовидное соцветие; 3) все образцы *E. sumatrensis* и предположительные гибриды *E. sumatrensis* × *E. canadensis*. Несмотря на оптимальное значение $k = 3$, мы приняли во внимание и результаты с большим и меньшим k . В случае $k = 2$ подряд расположены образцы *E. bonariensis*, но в ту же группу вошли и два других вида, и предполагаемые гибриды, а во вторую группу вошли также все таксоны за исключением *E. bonariensis* (т.е. данный результат не информативен). В случае с $k = 4$ сохранились те же группы особей, что и с $k = 3$, но разделились образцы *E. bonariensis* по территориальному признаку: в одну группу вошли особи, произраставшие в Италии, а в другую – в Испании и Португалии. Эти внутривидовые генетические различия оказались более значимы, чем различия между предполагаемыми гибридами и одним из родительских видов – *E. sumatrensis*, что подтверждают морфологические данные о высоком полиморфизме вида *E. sumatrensis*, но для выяснения происхождения предполагаемых гибридов требуются дальнейшие исследования.

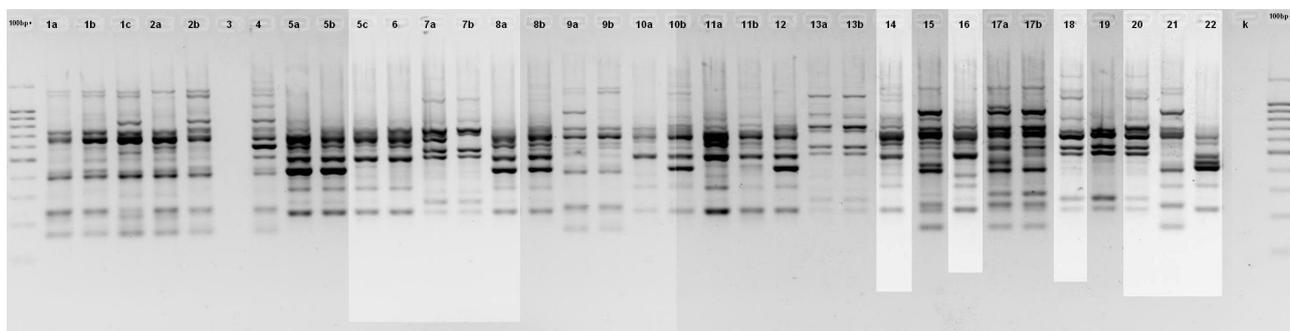


Рис. 1. Результаты ПЦР с праймером M2.

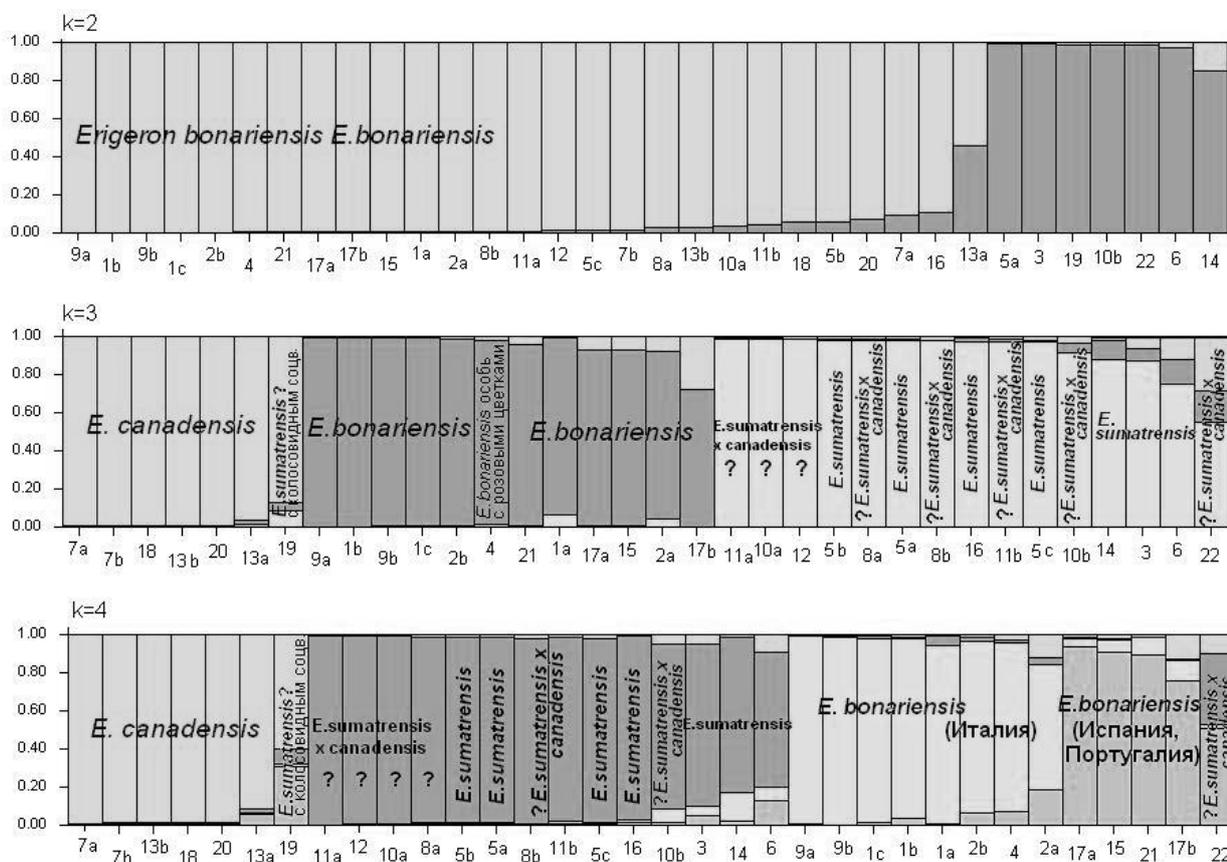


Рис. 2. Распределение различных таксонов секции *Conyza* рода *Erigeron* в зависимости от сходства их ДНК по результатам анализа данных в программе Structure.

Дальнейший анализ в программе NewHybrids показал (рис. 3), что 2 образца (6 и 22) имеют гибридогенное происхождение с вероятностью более 80 %, причем только у образца 22 морфологические признаки носили промежуточный характер, тогда как образец 6 по морфологии не отличался от типичного *E. sumatrensis*. Пять образцов (3, 5с, 8b, 10b и 19) являются гибридами с вероятностью 25 % и более, однако только два из них (10b и 22) мы по промежуточным морфологическим признакам отнесли к гибридам, а три образца, собранные в Италии, были нами первоначально отнесены к *E. sumatrensis*. Образец 19 (*E. sumatrensis* с колосовидным соцветием), по всей видимости, также является гибридом *E. sumatrensis* × *E. canadensis* (вероятность составляет 36 %). Таксоны неопределенного статуса из секции *Conyza* (по морфологическим признакам которых невозможно точно сказать, какие виды являются родительскими), также обозначенные на рис. 2 как *E. sumatrensis* × *E. canadensis*, попали в одну группу с *E. sumatrensis*. Образцы 8a и 8b, вошедшие в эту же группу, обладают более выраженными признаками *E. canadensis* (так, они имеют очень слабо выраженное опушение – в среднем менее 5 трихом на 1 мм² верхней и нижней стороны листа). Но ни один предположительный гибрид не был с высокой вероятностью отнесен к какому-либо одному гибриднему классу (к F1, F2 или бэккроссам), поэтому точно говорить о происхождении предполагаемых гибридов можно будет после дальнейших исследований и анализа последовательностей нуклеотидов с помощью ITS-метода, который мы планируем провести в ближайшее время.

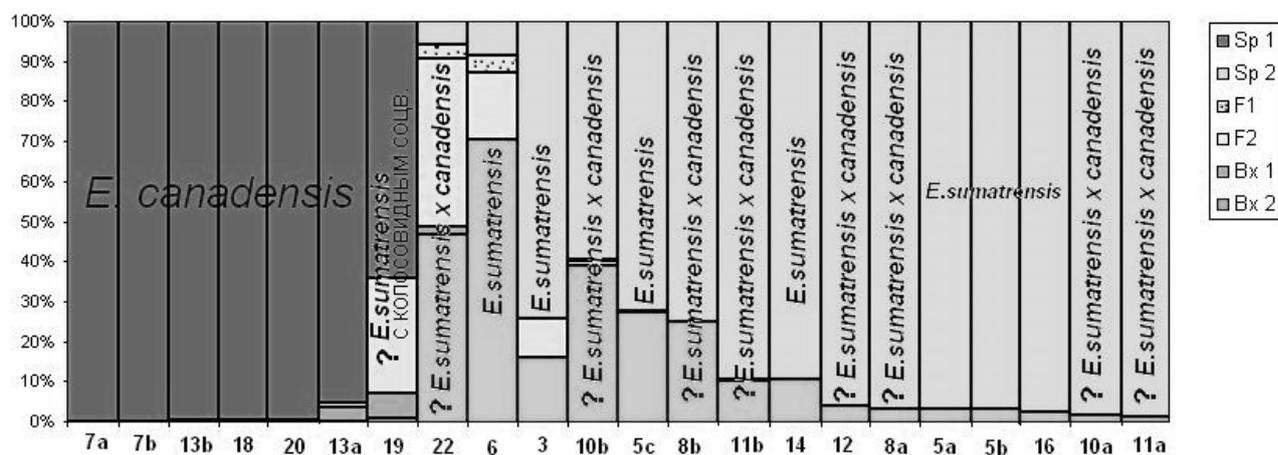


Рис. 3. Вероятность отнесения различных таксонов секции *Conyza* к видам, гибридам и возвратным гибридам (бэккроссам).

Таким образом, в Южной Европе инвазионный *E. bonariensis* не имеет или имеет очень низкую гибридогенную активность, тогда как *E. sumatrensis* и *E. canadensis* могут гибридизировать друг с другом. Представленность и гибридов, и бэккроссов пока незначительна, но, несомненно, дальнейшее изучение гибридогенной активности в секции *Conyza* рода *Erigeron* необходимо для прогнозирования расширения их вторичного ареала и возможной угрозы биоразнообразию стран Средиземноморского региона. Первые полученные данные молекулярно-генетических исследований неоднозначны и требуют продолжения изучения данной проблемы.

Благодарности. Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ 18-04-00411.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова Ю. К.** Сравнительный анализ биоморфологических признаков инвазионных видов рода *Conyza* Less. // Бюл. Гл. ботан. сада, 2012. – № 3. – С. 46–50.
- Buntjer J. B.** Cross Checker: computer assisted scoring of genetic AFLP data // *Plant, Animal Genome*. – VIII Conf. S. Diego, CA, January 9–12, 2000. URL: <http://wheat.pw.usda.gov/jag/papers99/paper599/indexp599.html>.
- Rogers S. O., Bendich A. J.** Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // *Plant Mol. Biol.*, 1985. – № 5. – P. 69–76.

УДК 57.088:582.675.1

Современные данные о родственных взаимоотношениях рода *Paeonia* (Paeoniaceae)

Phylogenetic relationships of the genus *Paeonia* (Paeoniaceae): current understanding

Дегтярева Г. В.¹, Ефимов С. В.¹, Терентьева Е. И.¹, Самигуллин Т. Х.¹, Вальехо-Роман К. М.²

Degtjareva G. V.¹, Efimov S. V.¹, Terentieva E. I.¹, Samigullin T. H.¹, Valiejo-Roman C. M.²

¹Ботанический сад биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: degavi@mail.ru; efimov-msu@yandex.ru; el.terentieva@mail.ru; samigul@belozersky.msu.ru

²НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ, г. Москва, Россия. E-mail: vallejo@genebee.msu.ru

¹Lomonosov's Moscow State University, Botanical garden of the Biological Faculty, Moscow, Russia

²A.N. Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology MSU, Moscow, Russia

Реферат. Статья освещает современное состояние по вопросу изучения родственных связей рода *Paeonia*, дополненное нашими данными по анализу нуклеотидных последовательностей полных пластидных геномов. Ввиду наличия полимерного андроеца и спирального заложения частей цветка, предполагалось родство *Paeonia* с семействами Ranunculaceae или Dilleniaceae. Молекулярные данные помещают *Paeonia* в порядок Saxifragales, внутри которого родственные связи рода пион устанавливаются пока недостаточно однозначно, что может быть связано как с древней быстрой радиацией порядка, так и с конфликтом данных. Положение пиона в порядке Saxifragales заставляет пересмотреть взгляды на эволюцию морфологических признаков и свидетельствует в пользу специализации рода, а не сохранения архаичного состояния.

Summary. The article highlights the current understanding of phylogenetic relationships of the enigmatic genus *Paeonia*, supplemented by our data based on analysis of nucleotide sequences of complete plastid genomes. Due to the numerous stamens and the spiral initiation of flower organs, the *Paeonia* was assumed to be closely related to Ranunculaceae or Dilleniaceae. Molecular data have placed *Paeonia* in the order Saxifragales, but the exact position of the genus is not clear. This could be caused both by the ancient rapid radiation within the order and by the presence of conflict in the data. The position of *Paeonia* in Saxifragales indicates that condition of morphological characters is derived and not primitive.

Введение

Морфологическое своеобразие определенной группы растений помогает очертить ее границы, но одновременно с этим затрудняет установление взаимоотношений с другими таксонами и, как следствие, таксономического положения в системе в целом. Молекулярные данные, служащие хорошим подспорьем в решении проблем современной систематики растений, тем не менее, нередко не могут дать четкого ответа на все вопросы, интересующие систематиков. Для таксонов, которые не находят однозначного места в системе по данным сравнительной морфологии, часто не удается однозначно выявить родственные связи и по молекулярным данным.

Одной из таких групп, при изучении которой проявился весь комплекс очерченных проблем, является род *Paeonia* L. Существует много неясного в систематике рода, как в отношении понимания объема видов, так и в вопросах установления родственных связей с другими семействами цветковых растений. Не возникало сомнений только в осознании целостности рода как такового. Если первый круг проблем может быть связан с широко распространенными среди растений процессами межвидовой гибридизации и полиплоидизации, подтвержденными у пионов также и молекулярными данными (например, Sang et al., 1997), то второй круг основан на исключительном своеобразии этого загадочного рода. В настоящей публикации мы постарались отразить основные достижения в изучении родственных связей рода *Paeonia*, дополнив эти сведения нашими новыми данными, полученными при анализе нуклеотидных последовательностей полных пластидных геномов.

Материалы и методы

Для молекулярно-филогенетического анализа был использован набор нуклеотидных последовательностей полных пластидных геномов, включающий 16 видов, 5 из которых относятся к роду *Paeonia*, а остальные представляют группы разной степени филогенетической близости к этому роду (AP-web: Stevens, 2001 onwards).

Нуклеотидные последовательности пластидных геномов были выровнены с помощью программы MAUVE (Darling et al., 2004), позволяющей выявлять возможные крупные структурные перестройки, такие как инверсии, затрудняющие выравнивание. Для корректной работы программы, фрагменты, соответствующие второму инвертированному повтору (IRa) и содержащие дублирующую информацию, предварительно были удалены. Фрагменты выравнивания, богатые вставками и делециями, были удалены как области неоднозначного выравнивания с помощью программы GBLOCKS (Castresana, 2000). Филогенетический анализ проводили с применением метода максимальной экономии, реализованного в пакете RAUP* 4.0b8 (Swofford, 2003), и метода Байеса с помощью программы MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012), используя модель нуклеотидных замен GTR+G, выбранную в качестве наиболее подходящей для анализируемого массива данных программой MrModeltest 2.3 (Nylander, 2004). Поиск синапоморфий в нуклеотидных последовательностях осуществляли с помощью пакета программ RAUP* 4.0b8.

Результаты

Длина нуклеотидных последовательностей пластидных геномов исследуемых видов варьирует от 150 448 до 165 945 пар нуклеотидов (п.н.). У *Paeonia* размер генома составляет 152 682–154 405 п.н. Длина анализируемых последовательностей после удаления второго инвертированного повтора составила 125 756–137 198 п.н. Набор из 16 выровненных последовательностей содержит 161 120 позиций, из которых 30 124 позиции были удалены из анализа, поскольку представляли собой области неоднозначного выравнивания. Таким образом, в анализ было включено 130 996 позиций. На рисунке 1 показаны деревья, построенные двумя методами. Как можно видеть, топологии деревьев различаются, и различия затрагивают положение представителей рода пион.

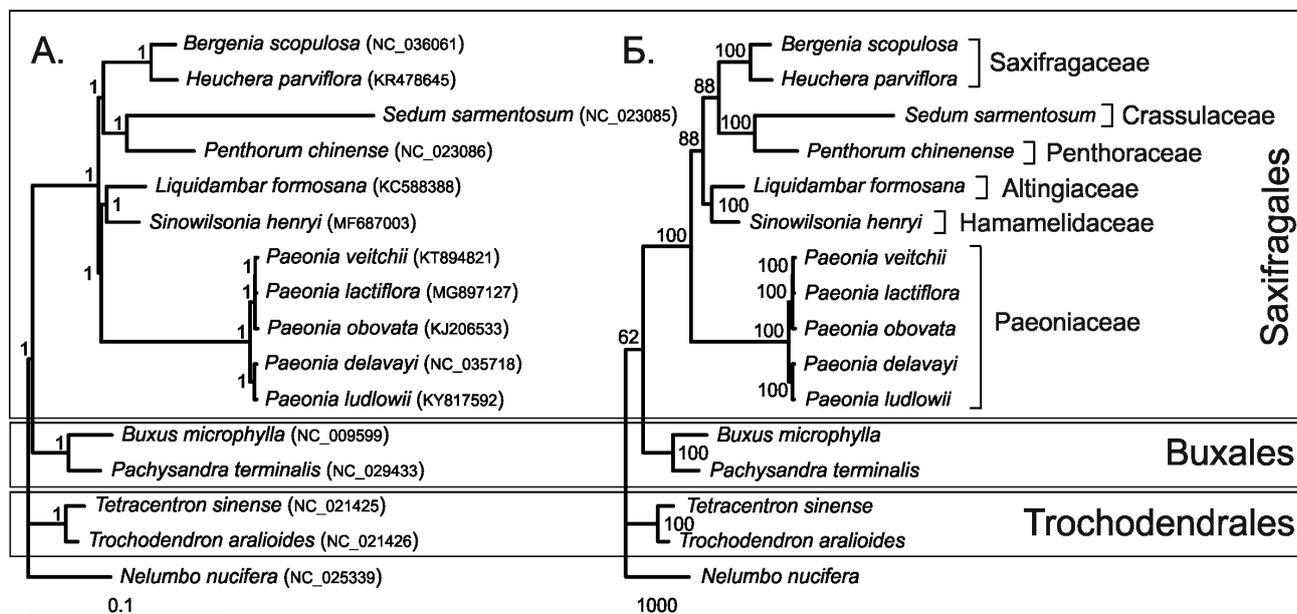


Рис. 1. Молекулярно-филогенетические деревья, полученные при анализе нуклеотидных последовательностей полных пластидных геномов. (А) Байесовское дерево. Числа около узлов представляют значения апостериорной вероятности. (Б) Единственное найденное максимально экономное дерево. Длина дерева составляет 56448 шага. Числа около узлов представляют поддержку бутстрепа, полученную в ходе бутстреп-анализа и нанесенную на соответствующие узлы единственного максимально экономного дерева.

Обсуждение

В настоящее время род *Paenonia* насчитывает около 35 видов, распространенных в умеренной зоне Северного полушария (Hong, 2010). Среди видов преобладают многолетние травы, но есть и небольшие кустарники. Цветки пионов крупные терминальные, обоеполые, с большим числом тычинок и варьирующим числом чашелистиков, лепестков и плодолистиков.

Из-за внешнего сходства в строении цветка пион долгое время помещали в семейство Ranunculaceae или, выделяя в самостоятельное семейство Paeniaceae, сближали с семейством Dilleniaceae (Тахтаджян, 1966). Наиболее ярко сходство с лютиковыми проявилось в наличии большого числа тычинок. Однако тычинки пионовых развиваются не центростремительно, как у большинства Ranunculaceae, а центробежно. По этой причине пионовые стали сближать с другими двудольными, имеющими центробежное развитие андроеца, в том числе с Dilleniaceae. Сейчас показано, что такой тип строения и развития андроеца возникал неоднократно в эволюции двудольных (например, Endress, 2010). Можно отметить, что по морфологическим признакам *Paenonia* имеет неопределенные связи не только по отношению к семействам Ranunculaceae и Dilleniaceae, но также к любому другому семейству цветковых растений. Особое своеобразие рода проявляется в эмбриогенезе, на первых этапах которого деление ядер не сопровождается цитокинезами. Подобное явление у других цветковых не известно.

В настоящее время согласно молекулярным данным род *Paenonia* помещается в порядок Saxifragales (APG, 2016), не родственной порядку Ranunculales. С одной стороны, молекулярные данные подтверждают выделение пионовых из лютиковых и обособление их в качестве самостоятельного семейства. С другой стороны, порядок Saxifragales располагается в так называемом ядре высших двудольных, для представителей которого наблюдается тенденция к формированию пентамерных цветков с круговым расположением частей (Endress, 2011). В роде пион мы наблюдаем спиральное заложение частей цветка, часто без ясных границ между брактееми, чашелистиками и лепестками, что больше свойственно наиболее архаичным цветковым растениям. Существует мнение (Ronse De Craene, 2010), что у пионовых наблюдается не сохранение примитивного состояния признака, а скорее продвинутое состояние, связанное с нарушением генетических границ между различными кругами, вызванное увеличением числа тычинок. Более того, вторичность полимерного андроеца пионовых доказывают тем, что он закладывается в виде 5 первичных примордиев, на которых затем возникают зачатки отдельных тычинок. Интересно отметить, что многотычинковые андроецы есть и у некоторых гамамелисовых, также входящих в порядок Saxifragales.

В пределах порядка Saxifragales молекулярные данные не позволяют однозначно выявить родственные связи пионовых (Fishbein et al., 2001, Soltis et al., 2013). Следует отметить, что по молекулярным данным представители рода *Paenonia* также отличаются своеобразием, образуя на филогенетическом дереве очень длинную ветвь. Возможно, отчасти это объясняет, почему разные молекулярные маркеры свидетельствуют в пользу разных родственных связей рода.

На филогенетических деревьях, представленных на рисунке 1, родственные связи рода пион зависели от способа реконструкции дерева. На дереве, построенном с помощью метода Байеса, представители Namamelidaceae + Altingiaceae группируются вместе с кладой, объединяющей виды рода пион, в то время как на дереве, построенном с помощью метода максимальной экономии, Namamelidaceae + Altingiaceae примыкает к группе, включающей *Bergenia*, *Heuchera*, *Sedum* и *Penthorum*, при этом пион занимает изолированное положение, образуя сестринскую группу к остальным представителям порядка Saxifragales. Поиск возможных синапоморфий в нуклеотидных последовательностях полных пластидных геномов для альтернативных групп показал, что выделение клады, включающей виды рода пион, поддержано 4 602 позициями. В то же время, группировка Paeniaceae + Namamelidaceae + Altingiaceae, реализуемая на Байесовском дереве, поддержана только 186 позициями, тогда как присоединение Namamelidaceae + Altingiaceae к группе *Bergenia* + *Heuchera* + *Sedum* + *Penthorum*, реализуемой на максимально экономном дереве, поддержано 275 позициями выравнивания. Возможной причиной, объясняющей, почему Байесовский подход поддерживает топологию, основанную на меньшем числе синапоморфий, является то, что при сопоставлении последовательностей программа учитывает гетерогенность скоростей накопления замен. Это особенно важно в том случае, когда объекты различаются по длинам ветвей, как в данном случае, когда ветвь, ведущая к пиону достаточно длинная.

Таким образом, по молекулярным данным родственные связи рода пион устанавливаются пока недостаточно однозначно. Ранее предполагали, что это связано с древней быстрой радиацией порядка Saxifragales (Fishbein et al., 2001; Soltis et al., 2013). Однако полученные нами данные свидетельствуют в пользу того, что также может иметь место конфликт данных. Положение рода в порядке Saxifragales свидетельствует в пользу того, что такие характерные признаки пиона, как спиральное заложение частей цветка и полимерный андроцей, не следует рассматривать как архаичное состояние, а скорее как производное, представляющее собой адаптацию к определенным условиям.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

ЛИТЕРАТУРА

- Taxmadzhan A. L.* Система и филогения цветковых растений. – М.: Наука, 1966. – 612 с.
- Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Bot. J. Linn. Soc., 2016. – Vol. 181. – P. 1–20.
- Castresana J.* Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis // Mol. Biol. Evol., 2000. – Vol. 17. – P. 540–552.
- Darling A. C., Mau B., Blattner F. R., Perna N. T.* Mauve: multiple alignment of conserved genomic sequence with rearrangements // Genome Res., 2004. – Vol. 14. – P. 1394–1403.
- Endress P. K.* Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades // Ann. Missouri Bot. Gard., 2010. – Vol. 97. – P. 541–583.
- Endress P. K.* Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // Amer. J. Bot., 2011. – Vol. 98. – P. 370–396.
- Fishbein M., Hibsich-Jetter C., Soltis D. E., Hufford L.* Phylogeny of Saxifragales (Angiosperms, Eudicots): Analysis of a rapid, ancient radiation // Syst. Biol., 2001. – Vol. 50. – P. 817–847.
- Hong D. Y.* Peonies of the world: taxonomy and phytogeography. – London, UK: Royal Botanic Gardens, Kew, 2010. – 302 p.
- Nylander J. A. A.* MrModeltest v2. Program distributed by the author. – Uppsala University: Evolutionary Biology Centre, 2004.
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M. A., Huelsenbeck J. P.* MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. // Syst. Biol., 2012. – Vol. 61. – P. 539–542.
- Ronse De Craene L. P.* Floral Diagrams. An Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution. – Cambridge: Cambridge University Press., 2010. – 441 p.
- Sang T., Crawford D. J., Stuessy T. F.* Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae) // Am. J. Bot., 1997. – Vol. 89. – P. 1120–1136.
- Soltis Douglas E., Mort M. E., Latvis M., Mavrodiev E. V., O'Meara B. C., Soltis P. S., Burleigh J. G., Rubio De Casas R.* Phylogenetic relationships and character evolution analysis of Saxifragales using a supermatrix approach // Amer. J. Bot., 2013. – Vol. 100. – P. 916–929.
- Swofford D. L.* PAUP*: version 4.0. – Sunderland, Massachusetts: Inc. Publishers, Sinauer Associates, 2003.

УДК 582.675.1

Исследования молекулярной филогении семейства *Ranunculaceae* Juss. на основе внутренних транскрибируемых спейсерных последовательностей (ITS1-ITS2)

Studies of the molecular phylogeny of the family *Ranunculaceae* Juss. based on internal transcribed spacer sequences (ITS1-ITS2)

Евдокимов И. Ю.

Evdokimov I. Yu.

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: ivan.evdokimov.92@mail.ru

Altai State University, Barnaul, Russia

Реферат. Семейство *Ranunculaceae* содержит важные лекарственные растения. Чтобы получить новые эволюционные свидетельства в отношении систематики растений изучаемого семейства, мы использовали данные молекулярной биологии (последовательности ДНК) для проверки взаимосвязей, основанных на области внутреннего транскрибируемого спейсера. В данной статье приводятся результаты филогенетического анализа 127 видов *Ranunculaceae*, и в качестве Outgroup взяты представители семейств *Paeoniaceae* и *Berberidaceae*. Результаты анализа не только поддерживали монофилию каждого из этих родов, но также указывали на ряд дополнительных моментов, что, в свою очередь, подтверждает данные наших предыдущих исследований.

Summary. The family *Ranunculaceae* contains important medicinal plants. To obtain new evolutionary evidence on the systematics of plants in the family under study, we used molecular data (DNA sequences) to test the relationships based the internal transcribed spacer. This article presents the results of a phylogenetic analysis of 127 species from family *Ranunculaceae*, and representatives of the families *Paeoniaceae* and *Berberidaceae* are taken as Outgroup. The results of the analysis not only supported the monophyly of each of these genera, but also indicated a number of additional points, which in turn confirms the data of our previous studies.

Ranunculaceae – семейство цветковых растений, которое включает в свой состав 61 род и около 2500 видов (Евдокимов, 2015). Хотя представители изучаемого семейства распространены во всем мире, растения наиболее распределены в умеренных и холодных районах северного полушария. В Китае виды семейства *Ranunculaceae* в основном сосредоточены на юго-западе. Численно, самыми крупными родами в этом семействе являются *Ranunculus* (около 600 видов), *Delphinium* (около 370 видов), *Thalictrum* (около 340 видов), *Clematis* (около 335 видов) и *Aconitum* (около 310 видов). Изучаемое семейство содержит много декоративных растений, некоторые из них имеют подтвержденную важность и ценность как лекарственные. Некоторые виды используются для лечения желтухи, в качестве лекарств против малярии, против раковых заболеваний. Во многих странах растения этого семейства входят в состав лекарственных средств из-за их антибиотических и противовоспалительных свойств (Serkedjieva, Velcheva, 2003; Wang et al., 2004). Растения, входящие в состав семейства, имеют сложные химические компоненты, многие из которых представляют важные таксономические признаки, и одни и те же химические компоненты распределяются между разными родами (Peng et al., 2006). Это, в свою очередь, также является филогенетически важным признаком (Ro et al., 1997). Исследователи использовали различные таксономические признаки для определения важности связей между филогенезом, химическим составом и даже фармакологическими свойствами. Однако, сведения о филогенетических связях между родами в семействе *Ranunculaceae*, особенно принадлежность к нескольким родам, противоречива. Ориентируясь на М. Tamura, выделяется пять подсемейств: *Hydrastidoideae*, *Thalictroideae*, *Isopyroideae*, *Ranunculoideae* и *Helleboroideae* (Tamura, 1993). Результаты фармафилогенетических ис-

следований некоторых других ученых соответствовали филогенетической схеме, представленной Тамурой (Peng et al., 2006). Химические характеристики подтверждают отделение группы *Isopyroideae* от *Thalictroideae*, представляющего собой самостоятельное подсемейство *Isopyroideae* (Peng et al., 2006). Многие ученые использовали цитологические исследования, серологические подходы, кладистические анализы разного рода для представления филогенетических связей в семействе. Некоторые результаты были совместимы с существующей классификацией семейства, но все исследования были разрозненными и даже противоречивыми. Поэтому необходимо тщательно пересмотреть отношения в свете независимых филогенетических оценок. В последние годы ряд ученых (Cai et al., 2009; Ro et al., 1997; Wang et al., 2004 и др.) использовали методы молекулярной систематики для восстановления систематики растений и решения систематических проблем, которые трудно решить с помощью классической таксономии.

Опираясь на последовательности хлоропластной ДНК (*rbcL*, *trnL-F*), нами уже были проведены исследования (Евдокимов, 2017). Последовательности внутреннего транскрибированного спейсера (ITS) (включая последовательности ITS1 и ITS2) и 5,8S рРНК сохраняя свою длину и высокую степень вариабельности, хорошо подходят для классификационных исследований. Последовательности ядерной рДНК ITS использовались при анализе покрытосеменных растений у разных авторов, в том числе и в изучении семейства *Ranunculaceae*. В статье мы сообщаем о последовательностях и анализе последовательностей ITS *Ranunculaceae* и родственных растений *Paeoniaceae* и *Berberidaceae* и обсуждаем важность классификации растений на молекулярном уровне. Результаты дают новую информацию относительно молекулярных филогенетических отношений в семействе *Ranunculaceae* и растений близкородственных семейств *Paeoniaceae* и *Berberidaceae*.

В качестве материалов для построения филогенетических деревьев были взяты уже имеющиеся в общедоступных крупнейших генетических базах данных последовательности ядерной ДНК, основанных на отрезке ITS1-ITS2. Были взяты 130 последовательностей разных видов представителей семейства *Ranunculaceae* и 2 представителя Outgroup по одному из семейств *Paeoniaceae* и *Berberidaceae*.

Материалы и методы

В работе использовалась программа BLAST для поиска и сравнения нуклеотидных последовательностей на веб-сайте Национального центра биотехнологических исследований (NCBI) для анализа целевого гена. Последовательности, содержащие отсутствующие данные или большое количество пробелов, были исключены из всех анализов. Анализ соседей и Максимального правдоподобия проводили с использованием программы MEGA 7. Для анализа соседства и максимального правдоподобия использовалось программное обеспечение MEGA, данная программа использовалась для реализации эвристической процедуры поиска с 1000 повторами случайного добавления таксонов, чтобы минимизировать возможное смещение от входного порядка.

Результаты

Ряд исследований, проводимых группами ученых из разных стран ранее (Зиман, 1985; Tamura, 1995 и др.), показывают, что основная часть родов была распределена в разные группы на основе сравнительно-морфологического анализа. Для исследования филогении семейства нами строились дендрограммы на основе данных молекулярной биологии. Наши деревья, построенные на основе последовательностей ядерных участков ДНК, наглядно разделяются на группы (рис 1,2). Генетическая поддержка разделения на клады различна, но вполне достаточна для определения их в разные филогенетические группы. На их основе мы предлагаем выделить эти группы в ранг подсемейств. Это такие группы, как *Coptidoideae*, *Isopyroideae*, *Thalictroideae*, *Aconitoideae*, *Callianthemoideae*, *Trollioideae*, *Calthoideae*, *Actaeaceae*, *Helleboroideae*, *Nigelloideae*, *Anemonoideae*, *Ranunculoideae*. Часть из них ранее была выделена другими авторами на основе морфологического, цитотаксономического и других анализов: *Isopyroideae*, *Trollioideae*, *Calthoideae*, *Anemonoideae*, *Ranunculoideae*, *Thalictroideae* (Зиман, 1985; Tamura, 1995 и др.). На основе молекулярно-генетического анализа помимо ранее выделенных групп, у нас появились новые. Так, например, исходя из дендрограмм на основе ITS участков видно обособление с минимальной поддержкой от остальных групп видов р. *Helleborus*, остальные, построенные нами де-

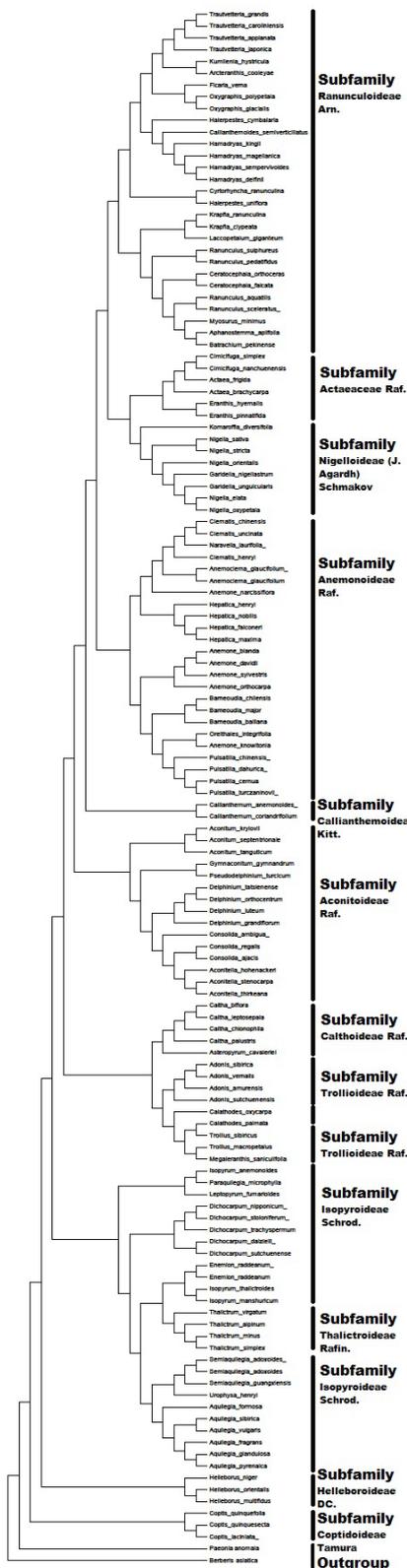


Рис. 1. Филогенетическое дерево, построенное на основе ITS1-ITS2 фрагментов ядерной ДНК. Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae просчитаны программой MEGA 7, методом Максимального правдоподобия.

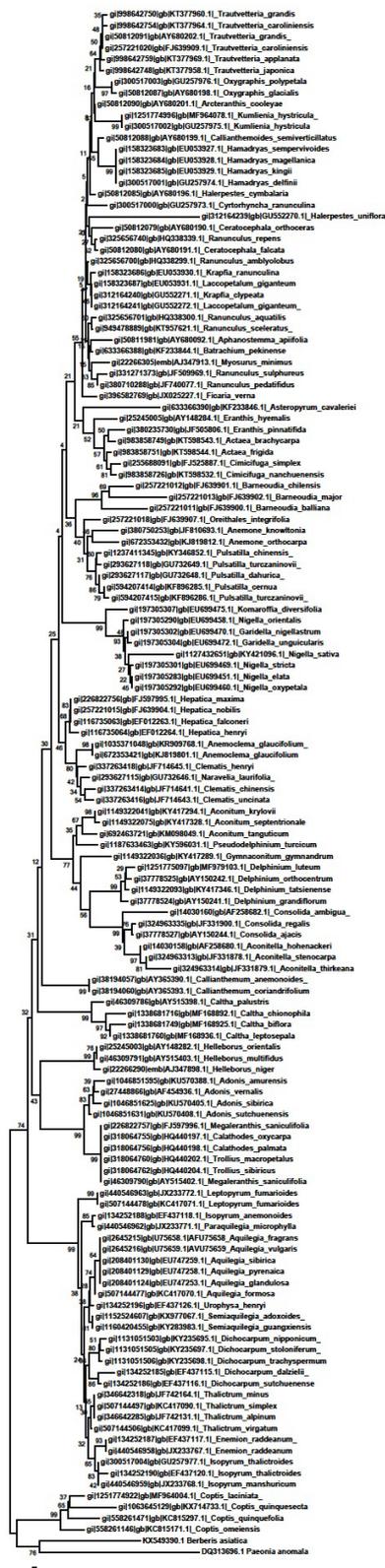


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное на основе ITS1-ITS2 фрагментов ядерной ДНК. К названию каждого организма добавлен номер из генетического банка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae просчитаны программой MEGA 7, методом Ближайших соседей.

ревья по разным фрагментам ДНК демонстрируют то же самое. Группа с родом *Callianthemum* таким же образом отделяется от всех других групп, поэтому опираясь на данные филогенетического анализа можно определить ее самостоятельным подсемейством.

Ying-fan Cai с сотрудниками ранее проводили подобные работы по использованию внутреннего транскрибируемого спейсерного участка для изучения филогенетических отношений в семействе Ranunculaceae для установления необходимых свойств этого гена и доказательства его успешного применения для исследования работ, связанных с филогенетическими отношениями между родами семейств (Cai et al., 2009). Во многом наши исследования по результатам применения схожи с ними и взаимодополняют друг друга. Большинство групп, определившихся в наших анализах, могут быть охарактеризованы морфологическими или кариологическими особенностями, описанными в литературе ранее. Многие виды Ranunculaceae имеют интересную морфологию и химическую структуру, которые в свою очередь можно с полной уверенностью сопоставить в полученной топологии из последовательностей используемых в данной исследовательской работе генов. Анализ последовательностей ядерной ДНК с внутригрупповыми и внешними группами оказался полезным для их классификации.

Исходя из наших современных накопленных знаний и наработок о морфологических, кариологических, химических и молекулярных свойствах, мы показали, что систематика и классификация семейства Ranunculaceae должна быть пересмотрена и система семейства должна включать в себя иное количество подсемейств, чем установлено ранее. Наши исследования молекулярной филогении показывают, что применение молекулярной генетики не только очень полезно для установления таксономических групп, но также отражает эволюционную историю цветковых растений и предоставляет важную информацию об их развитии.

ЛИТЕРАТУРА

Евдокимов И. Ю. Обзор систем семейства Ranunculaceae Juss. в хронологической последовательности // Сб. науч. статей по материалам XIV междуна. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2015. – С. 140–144.

Евдокимов И. Ю. Молекулярная филогения семейства Ranunculaceae на основе *rbcl* и *trnL-f* последовательностей хлоропластной ДНК // Сб. науч. статей по материалам XVI междуна. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2017. – С. 240–245.

Зиман С. Н. Морфология и филогения семейства лютиковых. Киев: Наукова думка, 1985. – 248 с.

Cai Ying-fan, Li Sheng-wei, Liu Yi, Quan Sun, Chen Min, Xie Yong-fang, Jiang Huai-zhong, Wei En-zhao, Yin Neng-wen, Wang Ling, Zhang Rui, Huang Cheng-lin, He Xiao-Hong, Jiang Ming-feng. Molecular phylogeny of Ranunculaceae based on internal transcribed spacer sequences // African Journal of Biotechnology, 2009 – Vol. 8, № 20. – P. 5215–5224.

Peng Y., Chen S. B., Chen S. L., Xiao P. G. Preliminary pharmaphylogenetic study on Ranunculaceae China // J. Chin. Materia Medica, 2006. – Vol. 31. – P. 1124–1128.

Ro K. E., Keener C. S., McPherson B. A. Molecular phylogenetic study of the Ranunculaceae: Utility of the nuclear 26S ribosomal DNA in inferring intrafamilial relationships // Mol. Phyl. Evol., 1997. – Vol. 8. – P. 117–127.

Serkedjjeva J., Velcheva M. In vitro anti-influenza virus activity of the pavin alkaloid (-)-thalimonine isolated from *Thalictrum simplex* L. // Antiviral Chem. Chemother, 2003. – Vol. 14. – P. 75–80.

Tamura M. The Families and Genera of Vascular Plants // Kubitzki K. et al. (eds). Berlin. Springer – Verlag, 1993. – Vol. 2. – P. 563–583.

Tamura M. Angiospermae. Ordnung Ranunculales. Fam. Ranunculaceae. Systematic Part. II // Natürliche Pflanzenfamilien, second Hiepkop P. (ed.). Berlin. Duncker and Humblot, 1995. – 17a, IV. – P. 223–519.

Wang R. F., Yang X. W., Ma C. M., Cai S. Q., Li J.N., Shoyama Y. A bioactive alkaloid from the flowers of *Trollius chinensis* // Heterocycles, 2004. – Vol. 63. – P. 1443–1448.

УДК 582.26

Heterotetracystis-подобные водоросли (Chlorophyta) из горно-таежных экосистем юга Сибири

Heterotetracystis-like algae (Chlorophyta) from the mountain taiga ecosystems of South Siberia

Егорова И. Н.¹, Минчева Е. В.², Болдина О. Н.³

Egorova I. N.¹, Mincheva E. V.², Boldina O. N.³

¹Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск, Россия. E-mail: egorova@sifibr.irk.ru, galina93shambueva@mail.ru

²Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Россия. E-mail: elenakuznetsova01@gmail.com

³Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: olgab1999@mail.ru

¹Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

²Limnological Institute Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

³Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia

Реферат. Приводятся данные о зеленых неподвижных *Heterotetracystis*-подобных водорослях, выявленных в ассоциациях с мохообразными в горной тайге на юге Сибири. Изолировано и изучено несколько штаммов. Обсуждаются данные результатов исследований при помощи световой микроскопии и методами молекулярной филогении.

Summary. Nonmotile green *Heterotetracystis*-like algae are registered in South Siberia. The samples were collected in forests biogeocenosis. The study area has a mountainous character. Algae were studied by means of light microscopy and methods of molecular phylogeny.

Род *Heterotetracystis* с типовым видом *H. akinetos* установлен в 1968 г. Е. Р. Сох и Т. Р. Deason. Виды рода отличает способность продуцировать одиночные клетки и клеточные комплексы, обычно окруженные слизью. В клетках содержится один пристенный хлоропласт с пиреноидом; одно ядро. Известны акинеты. Размножение бесполое: вегетативным делением (десмосхизис), аплано- и зооспорами (элеутеросхизис). Зооспоры с оболочкой, не округляющиеся после прекращения движения со жгутиками слегка неравной длины (Сох, Deason, 1968; Андреева, 1976; Ettl, Gärtner, 1988). Размножение половым путем не наблюдалось.

Е. Р. Сох и Т. Р. Deason (1968) описали три вида в составе рода: *H. akinetos*, *H. intermedia* и *H. macrogranulosa*. Описания видов основаны на результатах наблюдений при помощи световой микроскопии изолятов из одного местообитания. Образцами для описаний послужили водоросли, обнаруженные в почве кедрового леса Северной Америки (США, штат Теннесси). Впоследствии *Heterotetracystis* регистрировали в почвах и грунтах Антарктики и Евразийского континента, однако, в настоящее время их находки в целом немногочисленны.

В ходе исследований водорослей в ассоциациях с мохообразными нами был обнаружен представитель отдела Chlorophyta, зарегистрированный как *Heterotetracystis intermedia* Сох et Deason (Егорова, Коновалов, 2013). Впоследствии из ассоциаций со мхами были изолированы еще несколько морфологически сходных штаммов, которые поддерживаются в коллекции культур водорослей Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (СИФИБР СО РАН) – ИРК–А. Водоросли подобной морфологии впервые найдены в составе наземной альгофлоры изучаемого региона. Наблюдения продолжительный период за культивируемыми штаммами выявили, что они обнаруживают призна-

ки, свойственные как сарциноидным организмам, к которым принадлежат виды *Heterotetracystis* Cox et Deason, так и гемимонадным, образующим колонии *Chlamydocapsa* Fott или *Palmellopsis* Korshikov.

Исследуемые нами водоросли по наличию одиночных клеток и клеточных комплексов, которые окружены слизью, строению клеточных комплексов, типу положения хлоропласта и его форме, наличию зооспор с жесткой оболочкой соответствуют представителям рода *Heterotetracystis*. По размерам вегетативных клеток, наличию слизи и типу зооспор водоросли сходны с *H. intermedia*. Однако у исследуемых водорослей отмечены и некоторые специфические черты. Возможно, это проявление внутривидовой изменчивости. Или речь может идти о самостоятельном таксономическом статусе выявленных представителей.

Для анализа родственных отношений для двух изолированных штаммов нами были получены фрагмент последовательности 18S рДНК и последовательность внутреннего транскрибируемого спейсера ITS.

Сравнение между собой последовательностей ядерных генов 18S рДНК и ITS двух местных представителей выявило, что они идентичны друг другу.

Поиск сходных последовательностей в базе данных GenBank обнаружил, что 18S рДНК близка к таковым представителей клады Reinhardtinia (по Nakada et al., 2008), к которой принадлежит *Heterotetracystis akinetos* (типовой штамм вида, и тип рода). В GenBank сейчас имеются данные только для этого вида и они ограничены 18S.

На основе фрагмента последовательности 18S рДНК были построены филогенетические деревья байесовским методом в программе MrBayes 3.2.1. (Ronquist et al., 2012) и методом максимального правдоподобия (ML) (Felsenstein, 1981) с помощью программы Phym1 (Bevan et al., 2005). Положение на дереве анализируемых нами последовательностей местных штаммов дает основания для предположения о самостоятельном таксономическом статусе исследуемых водорослей, а их принадлежность к роду *Heterotetracystis* маловероятна. Для окончательного решения вопроса филогенетических отношений необходимы дополнительные исследования.

Благодарности. Авторы выражают глубокую признательность А. Г. Благодатновой за информацию о находках *Heterotetracystis*, М. С. Коновалову за помощь при проведении полевых исследований и сборе образцов, В. М. Андреевой за консультации по определению водорослей. Исследования выполнены при поддержке проекта РФФИ 12-04-01365-а и проекта Гос. задания РФ 52.1.10.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева В. М.** О некоторых новых и пересмотренных родах порядков *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales* (*Chlorophyta*) // Ботанический журнал, 1976. – Т. 61, № 9. – С. 1309–1325.
- Егорова И. Н., Коновалов М. С.** К флоре наземных водорослей Сохондинского заповедника (Забайкальский край) // Материалы Междун. науч.-практ. конф. «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных территорий». – Чита, 2013. – С. 25–28.
- Bevan R. B., Lang B. F., Bryant D.** Calculating the evolutionary rates of different genes: a fast, accurate estimator with applications to maximum likelihood phylogenetic analysis // Systematic biology, 2005. – Vol. 54, № 6. – P. 900–915.
- Cox E. R., Deason T. R.** *Axilosphaera* and *Heterotetracystis*, new chlorophycean genera from Tennessee soil // Journal of Phycology, 1968. – Vol. 4, №3. – P. 240–249.
- Ettl H., Gärtner G.** Chlorophyta II: Tetrasporales, Chlorococcales, Gloeodendrales. – Jena, 1988. – B. 10. – 436 S.
- Felsenstein J.** Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach // Journal of molecular evolution, 1981. – Vol. 17, № 6. – P. 368–376.
- Nakada T., Misawa K., Nozaki H.** Molecular systematics of Volvocales (Chlorophyceae, Chlorophyta) based on exhaustive 18S rRNA phylogenetic analyses // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2008. – Vol. 48. – P. 281–291.
- Ronquist F., Teslenko M., Van der Mark P., Ayres D. L., Darling A., Höhna S., Huelsenbeck J. P.** MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Systematic biology, 2012. – Vol. 61, № 3. – P. 539–542.

УДК 58.085:582.639

Особенности формирования придаточных корней у сортов роз, относящихся к разным садовым группам

Peculiarities of adventitious roots forming of *Rosa* cultivars from different garden groups

Креницына А. А., Чурикова О. А.

Krinitcina A. A., Churikova O. A.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Биологический факультет, г. Москва, Россия.
E-mail: ochurikova@yandex.ru

Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Moscow, Russia

Реферат. При сравнительном анализе анатомических изменений базальной части микропобегов легко ('Nina Weibull', группа флорибунда) и трудно ('Rosarium Uetersen', группа плетистые) укореняемых сортов роз при воздействии экзогенного ауксина (в стерильной культуре) было показано, что сорт 'Nina Weibull' отличается более ранним и интенсивным, по сравнению с другим сортом, заложением корней. При этом именно у этого сорта наблюдается увеличение уровня экспрессии гена *PIN2*, связанного с транспортом ауксинов, в период интенсивного роста зачатков придаточных корней. Изменений в экспрессии гена *PIN1* нами обнаружено не было.

Summary. The comparative analysis of the anatomical changes in the basal part of the microshoots of easily rooted ('Nina Weibull' group of floribunda roses) and difficultly rooted ('Rosarium uetersen', group of climbing roses) *Rosa* cultivars when exposed to exogenous auxins (in sterile culture) showed earlier and more intensive rooting of the 'Nina Weibull' microshoots, in comparison with other cultivar. Just in this cultivar the increasing in the level of expression of the *PIN2* gene associated with the transport of auxins occurs during the period of intensive growth of adventitious roots primordia. Expression of the *PIN1* gene did not change.

Для многих декоративных видов растений на сегодняшний день выведено большое количество сортов, генотип которых может довольно сильно отличаться между собой. Так, многочисленные сорта роз (*Rosa* L.) подразделяют на несколько садовых групп, которые имеют разные формы (плетистые, флорибунда, миниатюрные и др.). Современный сортимент роз создавался в течение нескольких столетий, скрещивание отдельных видов и сортов происходило многократно, и сорта роз очень разнородны не только по своим ботаническим признакам, но и нередко отличаются способностью к черенкованию, укоренению и др. Способность к укоренению черенков у разных садовых групп и сортов роз различна и колеблется в достаточно широких пределах. Высокий процент укоренения характерен для миниатюрных, плетистых и полуплетистых роз (90–100 %), удовлетворительный – для сортов группы флорибунда, полиантовых, чайно-гибридных и ремонтантных, а также гибридов *Rosa alba* L. и *R. rugosa* Thunb., низкий (5–20 %) – для большинства других парковых роз (Юдинцева, 1965).

Сохранение наиболее ценных сортов роз проводят при помощи культивирования их *in vitro* (Алехно, Высоцкий, 1986). Оно может считаться успешным только при условии укоренения получаемых регенерантов, что является важной предпосылкой и необходимым условием переноса полученных путем микроклонального размножения растений в почву: в природные популяции или в коллекции ботанических садов. Способность к корнеобразованию, в том числе и в культуре *in vitro*, зависит от генотипа растения, внешних (условия культивирования) и внутренних факторов, а также их взаимодействия между собой.

Формирование придаточных корней, в том числе и в стерильной культуре, тесно связано с гормонами ауксинового ряда. Важным фактором является перенос гормонов внутри растений, на что влияют различные гены, продукты которых участвуют в транспорте ауксинов. К ним относится семейство

генов *PIN* (Da Costa et al., 2013). Для *Rosa canina* L. были определены последовательности двух генов, получивших названия *PIN1* и *PIN2*, кодирующих белки, которые непосредственно связаны с корнеобразованием и транспортом ауксина (Jung et al., 2014).

Объектами наших исследований, связанных с особенностями формирования придаточных корней, послужили сорта, относящиеся к различным садовым группам, согласно Международной классификации (Былов и др., 1988): ‘Nina Weibull’ (флорибунда) и ‘Rosarium Uetersen’ (плетистые) – из коллекции розария Ботанического сада МГУ. В качестве первичных эксплантов использовали вегетативные почки с участком стебля длиной 3–4 мм, которые отбирали со взрослых растений в октябре–ноябре. Подробно режим стерилизации материала, состав питательных сред, условия культивирования и особенности размножения описаны ранее (Чурикова, 2016). Для укоренения побеги размером 2,0–2,5 см отделяли и помещали на питательную среду MS с половинным содержанием макросолей (Murasige, Skoog, 1962), с добавлением 20 г/л сахарозы, 1 мг/л индолилуксусной кислоты (ИУК) и 0,5 г/л активированного угля. Температура культивирования составляла 21–23° С, фотопериод 16 ч день/8 часов ночь. Фиксацию растительного материала проводили каждые 7 дней в течение четырех недель: для анатомических исследований – в фиксаторе Кларка (3 части 96 % этилового спирта: 1 часть ледяной уксусной кислоты), для анализа экспрессии – в RNA-later (Sigma, Япония).

Срезы базальной части микропобегов изготавливали вручную, окрашивали водным раствором метиленового синего. Полученные препараты анализировали при помощи светового микроскопа (Carl Zeiss, Германия). Выделение тотальной РНК из участков микропобегов проводили при помощи набора реагентов для выделения РНК RNeasy Plus Mini Kits (Qiagen, США) согласно инструкции производителя. Растирание образцов растительной ткани проводили вручную в лизирующем буфере из указанного набора реактивов. Для удаления остатков геномной ДНК полученные препараты РНК непосредственно перед синтезом кДНК обрабатывали DNase I (Thermo Fisher Scientific, USA) согласно инструкции производителя. Синтез кДНК проводили с использованием набора Reverta-L (ИнтерЛабСервис, Россия) в течение 30 минут при 37 °С.

Уникальные праймеры для оценки уровня экспрессии генов *PIN1* и *PIN2* подбирали с использованием гомологичных последовательностей мРНК *R. canina* [KF543362] и [KF543363] соответственно при помощи сервиса Primer-BLAST (Ye et al., 2012). Праймеры для гена *PP2A* (protein phosphatase 2A) синтезировали согласно работе (Klie, Debener, 2011).

Количественное содержание мРНК генов *PIN1* и *PIN2* с нормализацией относительно гена *PP2A* определяли путем ПЦР в реальном времени с использованием в качестве интеркалирующего красителя EvaGreen (Biotium, США), который добавляли в реакцию смесь, содержащую dNTP, ПЦР-буфер, MgCl₂ и Taq F-полимеразу с ингибирующими активностью фермента антителами (ИнтерЛабСервис, Россия) и праймеры, комплементарные участку мРНК целевого гена или гена *PP2A* (Евроген, Россия). В качестве матрицы использовали кДНК, получение которой описано выше. Температурный профиль реакции: 95 °С – 600 с.; 40 циклов: 95 °С – 10 с., 56 °С – 10 с., 72 °С – 10 с. Уровень флуоресценции регистрировался в конце каждого цикла с использованием автоматического анализатора LightCycler 96 Instrument (Roche, USA).

При сравнении регенерационной способности изученных сортов роз была отмечена различная их реакция на условия *in vitro*. Проведенный сравнительный анализ ризогенеза в эксплантах сортов ‘Nina Weibull’ и ‘Rosarium Uetersen’ из разных садовых групп показал, что укоренение их было возможно после 4–5 пассажа. Ранее было показано, что использование среды с ИУК, а не с ИМК (индолилмасляной кислотой) было предпочтительнее для всех сортов; спустя один месяц было отмечено формирование большего числа корней. Тогда как при использовании ИМК в базальной части эксплантов обоих сортов образовывался каллус 5–8 мм; у сорта ‘Nina Weibull’ формирование корней происходило в единичных эксплантах, а у сорта ‘Rosarium Uetersen’ при этом корнеобразования вообще не наблюдалось (Чурикова, 2016).

Так, спустя 1 месяц культивирования микропобегов сорта ‘Nina Weibull’ на среде для индукции ризогенеза (с добавлением ИУК) среднее количество формирующихся придаточных корней было $5,5 \pm 0,5$ при средней их длине $20 \pm 3,5$ мм. У сорта ‘Rosarium Uetersen’ (группа плетистые розы) эти же показатели были $2,72 \pm 0,4$ и $8,5 \pm 0,45$ мм соответственно.

Анатомический анализ базальной части микропобегов показал, что уже спустя 7 дней после начала культивирования микропобегов сорта ‘Nina Weibull’ на среде для укоренения с добавлением ИУК формируются 1–3 зачатка придаточных корней размером от 0,2 до 0,5 мм. На 14-й день культивирования микропобегов их число увеличивается до 2–4, а их длина находится в диапазоне 0,83–3,7 мм. У сорта ‘Rosarium Uetersen’ на срезах, сделанных через 7 дней никаких зон меристематической активности клеток не было обнаружено, а зачатки корней в числе 1–2 и длиной до 3,5 мм наблюдали на срезах базальной части микропобегов лишь спустя 14 дней.

При анализе экспрессии гена *PIN1* было показано наличие невысокого уровня транскрипта, сходного во всех изученных образцах обоих сортов. Тогда как продукт гена *PIN2* детектировался в ряде образцов сорта ‘Nina Weibull’. Особенно высокий уровень экспрессии этого гена был обнаружен в образце, в котором наблюдали одновременно заложение и развитие зачатков придаточных корней. Самый низкий уровень экспрессии был показан в базальных частях побегов без видимых анатомических изменений, связанных с процессами ризогенеза. В остальных образцах, где наблюдали заложение зачатков придаточных корней уровень экспрессии гена *PIN2* оказался несколько выше. Причем, у тех образцов, у которых рост придаточных корней уже был виден при внешнем осмотре эксплантов, экспрессии этого гена не наблюдали. В образцах, полученных из базальных частей микропобегов сорта ‘Rosarium Uetersen’, транскрипт гена *PIN2* практически отсутствовал.

Fett-Neto et al. (2011) наблюдали увеличение уровня экспрессии гена *PIN1* в базальной части черенков *Eucalyptus globulus* Labill. в первые 24 часа после обработки их ИМК. Небольшое количество транскриптов этого гена в изученных нами образцах скорее всего связано с тем, что *PIN1* регулирует транспорт ауксинов на ранних стадиях формирования придаточных корней.

Таким образом, сравнительный анализ процессов корнеобразования в микропобегах двух сортов роз из разных садовых групп показал, что сорт ‘Nina Weibull’ (группа флорибунда) отличается более ранним и интенсивным, по сравнению с другим сортом, заложением корней. При этом именно у этого сорта наблюдается увеличение уровня экспрессии гена *PIN2*, связанного с транспортом ауксинов, в период интенсивного роста примордиев придаточных корней. Экспрессия гена *PIN1* при этом практически не меняется. Проведенный анализ корнеобразования у сортовых роз подтверждает значительное влияние генотипа растения на успех размножения *in vitro*.

Благодарности. Работа выполнена в рамках гостемы НИР: АААА-А16-116021660105-3.

ЛИТЕРАТУРА

- Алехно Г. Д., Высоцкий В. А. Клональное микроразмножение роз // Филогения и биохимия культурных растений, 1986. – Т.18, №5. – С.489–493.
- Былов В. Н., Михайлов Н. Л., Сурина Е. И. Розы. Итоги интродукции. – М.: Наука, 1988. – 431 с.
- Чурикова О. А. Размножение некоторых сортов роз *in vitro* // Плодоводство и ягодоводство России, 2016. – Т. 47. – С. 359–363.
- Юдинцева Е. В. Культура корнесобственных роз // Опыт выращивания роз. – М., 1965. – С. 125–139.
- Da Costa C., De Almeida M., Ruedell C., Schwambach J., Maraschin F., Fett-Neto A. When stress and development go hand in hand: main hormonal controls of adventitious rooting in cuttings // Frontiers in Plant Science, 2013. – Vol. 4. – P. 133.
- Fett-Neto A., De Almeida M., Ruedell C. Expression of auxin carrier genes during adventitious rooting in *Eucalyptus globulus* // BMC Proceedings, 2011. – Vol. 5 (Suppl. 7) – P. 64.
- Jung S., Ficklin S., Lee T., Cheng C.-H., Blenda A., Zheng P., Yu J., Bombarely A., Cho I., Ru S., Evans K., Peace C., Abbott A. G., Mueller L. A., Olmstead M. A., Main D. The genome database for Rosaceae (GDR): year 10 update // Nucl. Acids Res., 2014. – Vol. 42, No. 1. – P. 1237–1244.
- Klie M., Debener T. Identification of superior reference genes for data normalization of expression studies via quantitative PCR in hybrid roses (*Rosa hybrida*) // BMC Res. Notes, 2011. – Vol. 28, No. 4. – P. 518.
- Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. // Physiol. Plant., 1962. – Vol. 15. – P. 473–497.
- Ye J., Coulouris G., Zaretskaya I., Cutcutache I., Rozen S., Madden T. Primer-BLAST: A tool to design target-specific primers for polymerase chain reaction // BMC Bioinformatics, 2012. – Vol. 13. – P. 134.

УДК 582.32/.998(571.150/.1)

Молекулярно-филогенетическое исследование ковылей Алтайского края и Республики Алтай

Molecular-phylogenetic study of feather grasses of the Altai Krai and the Altai Republic

Матейкович П. А.^{1,2}, Носов Н. Н.², Гудкова П. Д.^{3,4}, Гнутиков А. А.⁵, Пунина Е. О.², Родионов А. В.^{1,2}

Mateikovich P. A.^{1,2}, Nosov N. N.², Gudkova P. D.^{3,4}, Gnutikov A. A.⁵, Punina E. O.², Rodionov A. V.^{1,2}

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: sandhani@yandex.ru

² Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: elizaveta_punina@mail.ru, nnosov2004@mail.ru, avrodionov@mail.ru

³ Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия. E-mail: pdgudkova2017@yandex.ru

⁴ Томский государственный университет, Томск, Россия

⁵ ФИЦ Всероссийский институт растительных ресурсов им. Н. И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: alexandr2911@yandex.ru

¹ St. Petersburg State University, StPetersburg, Russia

² Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russia

³ Altai State University, Barnaul, Russia

⁴ Tomsk State University, Tomsk, Russia

⁵ N. I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St-Petersburg, Russia

Реферат. Секвенированы последовательности ITS1–5.8S рДНК–ITS2 у 13 алтайских видов ковылей. Длина региона ITS1-5.8SRNA-ITS2 составила 596 п. н. Участок, кодирующий 5.8S рРНК, высоко консервативен и не содержит нуклеотидных замен. При анализе внутренних транскрибируемых спейсеров были выявлены 14 сайтов variability и SNP в ITS1, и 16 - в ITS2; часть из которых оказалась видоспецифична. Выявлены также локусы, variability в пределах вида, и полиморфные сайты, свидетельствующие о неоднородности кластера последовательностей рибосомальных генов. Показано, что ITS-последовательности могут быть использованы как маркер для идентификации групп близкородственных видов *Stipa*, и, в ряде случаев, отдельных видов.

Summary. The sequences ITS1-5.8S rDNA-ITS2 were obtained for 13 Altaic species of feather grass. The total length of the ITS1-5.8SRNA-ITS2 region was 596 bp. The region encoding 5.8S rRNA is highly conserved and does not contain nucleotide substitutions. In the analysis of internal transcribed spacers, 20 sites of variability and SNP in ITS1 and 25 in ITS2 were identified; some of which was species-specific. Loci, variable within the species, and polymorphic sites, indicating the heterogeneity of the sequence cluster of ribosomal genes, have also been identified. It is shown that ITS-sequences can be used as a marker for identification of groups of closely related *Stipa* species, and, in some cases, separate species.

Начиная с Карла Линнея, в 1753 г. описавшего 3 вида рода *Stipa* L., и по настоящее время в мире разными исследователями описано около 2000 видов злаков, относимых сейчас к трибе Stipeae Dumort. До конца XIX века род *Stipa* понимался широко, и в него включались в ранге подродов или секций такие ныне признаваемые многими самостоятельные рода, как *Lasiagrostis* Link, *Oryzopsis* Michx., *Ptilagrostis* Griseb., *Achnatherum* P. Beauv., *Jarava* Ruiz & Pav. и другие. В работах отечественных агро-стологов, изучавших эту группу, также не сразу сложилось единое мнение об объеме и составе трибы. Так, ряд видов *Achnatherum*, а в некоторых случаях и виды *Ptilagrostis*, рассматривались в составе рода *Stipa* (Крылов, 1928, Смирнов, 1928, Рожевиц, 1934, Цвелев, 1976). Только в роде *Stipa* sensu stricto и только в Евразии за всю историю изучения описано более 1000 видов. Очевидно, что при всем разнообразии их намного меньше, и, тем не менее, разными исследователями признается от 100 до 200 видов

уже в мировой флоре. Высокая степень внутривидового полиморфизма, с одной стороны и относительно малое количество значимых морфологических признаков с другой делает род *Stipa* предметом дискуссий многих поколений ботаников. Применение молекулярно-филогенетических методов позволило решить ряд вопросов о количестве и взаимном родстве родов, входящих в трибу Stipeae (Jacobs et al., 2007, Hamasha, von Hagen, Röser, 2012, Romaschenko et al., 2012 и др.), однако вопрос о взаимоотношениях видов внутри крупнейшего рода трибы – *Stipa* – остается открытым. Показано, что при построении филогенетических деревьев по нескольким хлоропластным генам виды рода *Stipa* всегда образуют неразрешимую кладу (Hamasha, von Hagen, Röser, 2012 и др.). Секвенированные нами хлоропластные последовательности спейсера trnL-trnF у 10 видов ковылей также оказались полностью идентичны. Некоторые исследователи полагают, что дивергенция широко применяемой в молекулярной систематике ядерной последовательности ДНК района ITS1–5.8S рДНК–ITS2 также недостаточна для разграничения видов рода *Stipa* (Hamasha, von Hagen, Röser, 2012, Romaschenko et al., 2012, Krawczyk et al., 2017); и этот район может быть использован только для разграничения секций в пределах рода, и лишь в редких случаях – видов в пределах секции. Однако, район ITS1–5.8S рДНК–ITS2, у ковылей флоры России изучен недостаточно. Только на территории республики Алтай и Алтайского края согласно «Флоре Сибири», произрастает 14 видов *Stipa* (Ломоносова, 1990), и немногие из них были изучены зарубежными авторами. Неясные морфологические границы ряда видов и секций и наши собственные новые находки заставляют пересмотреть видовой состав и филогенетические связи ковылей на территории региона.

Последовательности ДНК ITS1–5.8S рДНК–ITS2 для 13 алтайских видов ковылей: *S. pulcherrima* K. Koch; *S. borysthenica* Klokov ex Prokudin; *S. dasyphylla* (Lindem.) Czern. ex Trautv.; *S. zaleskii* Wilensky; *S. orientalis* Trin. ex Ledeb.; *S. glareosa* P.A.Smirn.; *S. consanguinea* Trin. & Rupr.; *S. krylovii* Roshev.; *S. lessingiana* Trin. & Rupr.; *S. praecapillata* Alechin; *S. korshinskyi* Roshev.; *S. grandis* P.A.Smirn.; *S. capillata* L. (всего 31 образец) были секвенированы нами по Сэнгеру. Эти образцы были собраны авторами во время экспедиций 2007-2016 гг. Общая длина региона ITS1-5.8SRNA-ITS2 составила 596 п. н., где нуклеотиды с 1 по 217 позицию принадлежали ITS1, с 218 по 377 – 5.8SRNA, а с 378 по 596 – ITS2. Участок, кодирующий 5.8S рРНК, оказался высоко консервативен и не содержал нуклеотидных замен. При анализе внутренних транскрибируемых спейсеров нами были выявлены 14 сайтов вариабельности и SNP в ITS1, и 16 - в ITS2; часть которых оказалась видоспецифична. Молекулярно-филогенетический анализ проводился по методу Байеса с помощью программы Mr. Bayes 3.1 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Индели в выравнивании были кодированы с помощью программы SeqState 1.4.1 (Müller, 2005) и добавлены как двоичные данные. В анализ мы включили также некоторое количество последовательностей ITS1-5.8SRNA-ITS2 из GenBank <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>.

На построенном нами филогенетическом древе (рис.) видно, что все алтайские (Alt*), а также взятые нами дополнительно в анализ тывинские (Ту*) и хакасские (Kha*) образцы видов рода *Stipa* составляют монофилетическую кладу и хорошо дифференцированы от других родов алтайских представителей трибы Ковылевых. Внутри этой клады можно выделить три субклады и два отдельных вида, занимающих неопределенное положение. Так, все виды, имеющие длинные, ясно-перистые ости, и относимые многими исследователями, и, в частности, Н.Н. Цвелевым (2011) к типовой секции *Stipa*, группируются в единой субкладе.

Виды с не-перистыми остями, традиционно относимые к секции *Leiostipa* Dumort., также в целом образуют хорошо дифференцированную субкладу, однако здесь имеются исключения. В частности, в эту же кладу попадает гибридогенный вид *S. consanguinea*, относимый Н. Н. Цвелевым (2011) к выделенной им недавно секции *Hemibarbatae* Tzvelev, у которого один из предполагаемых родителей – *S. krylovii* из секции *Leiostipa*. Также к секции *Hemibarbatae* Н. Н. Цвелев относил и *S. korshinskyi*. Оба этих вида морфологически занимают промежуточное положение между видами других секций. Однако по нашим данным *S. korshinskyi* занимает неопределенное положение в кладе рода *Stipa*, аналогично виду *S. lessingiana*, который, в свою очередь, был отнесен в секцию *Subbarbatae* Tzvelev (Цвелев, 2011). В кладе, соответствующей секции *Leiostipa*, хорошо обособлен вид *S. grandis*; исследованные нами три образца из двух удаленных местонахождений, оказались идентичны. Их последовательности содержали несколько видоспецифичных замен в ITS1 и ITS2.

У *S. krylovii* выявлен незначительный внутривидовой полиморфизм последовательностей ITS1 и ITS2, однако в целом все исследованные нами образцы из разных местонахождений попадают в еди-

ную субкладу, соответствующую секции *Leiostipa*, так же, как и образец FN434558 из GenBank. Исключение составил единственный морфологически нетипичный образец из Тывы, с молекулярной точки зрения обнаруживший большее сходство с морфологически типичными образцами *S. capillata*. Мы полагаем, что подобные образцы требуют дополнительных исследований.

Неожиданными для нас оказались результаты исследования собранных нами образцов *S. capillata*. Этот широко распространенный вид в разных частях ареала демонстрирует морфологический полиморфизм: довольно часто отмечаются экземпляры с открытыми узлами генеративных побегов и/или слаборазвитыми щетинками коронки на нижней цветковой чешуе у основания ости, в то время как у типичных экземпляров стеблевые узлы всегда скрыты влагалищами, а коронка полностью отсутствует. Все три исследованных нами таких «нетипичных» образца из Алтайского края и Хакасии попадают в субкладу, соответствующую секции *Leiostipa*, и обнаруживают родство с образцами *S.*

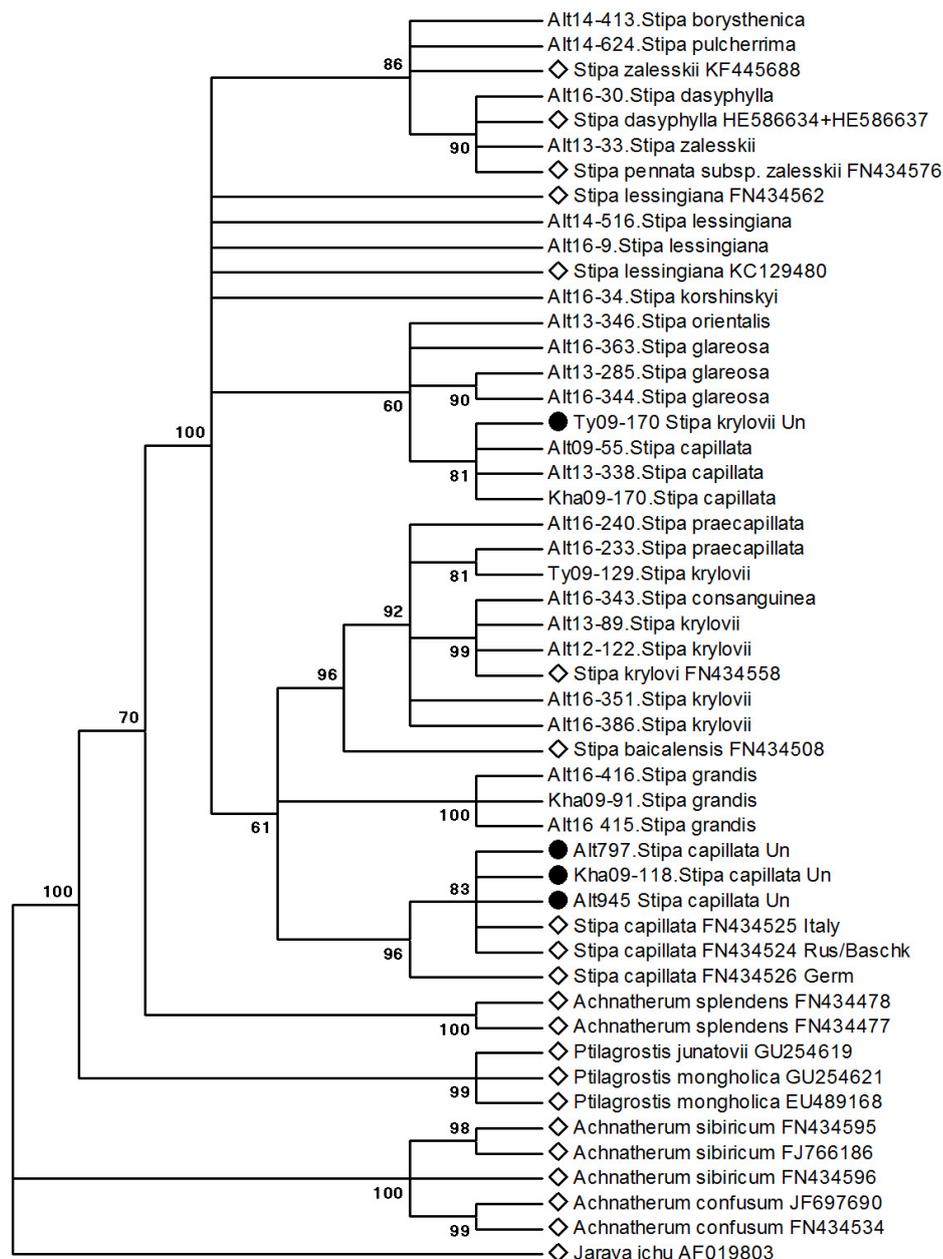


Рис.. Филогенетическое дерево алтайских представителей трибы *Stipeae*, построенное методом байесовского анализа последовательностей ядерной ДНК района ITS1–5.8S рДНК–ITS2. ● – нетипичные по морфологии образцы. ◇ – последовательности, взятые из GenBank.

capillata из GenBank из разных частей ареала. Вместе с тем типичные образцы *S. capillata* из Горного Алтая и Хакасии, обнаруживая почти идентичные друг другу ITS-последовательности ДНК, попадают в иную субкладу, где располагаются виды, относимые Н.Н. Цвелевым (2011) к секциям *Smirnovia* Tzvelev и *Barbatae* Junge. Мы планируем дальнейшие молекулярно-филогенетические и морфолого-географические исследования этого вида.

Виды *S. glareosa* и *S. orientalis* по молекулярно-филогенетическим данным оказались весьма близки, несмотря на то, что такой морфологический признак как наличие соответственно одного или двух колен ости давал основание отнести эти виды к разным секциям: *Smirnovia* и *Barbatae* (Цвелев, 1976). Однако на молекулярно-филогенетическом древе они попадают в одну субкладу.

Недавно группа польских исследователей (Krawczyk et al., 2017) изучила возможность применения для молекулярно-филогенетического анализа ковылей иной ядерной последовательности ДНК – межгенного спейсера IGS, полагая, что межвидовой полиморфизм последовательностей ДНК этого участка должен быть выше, чем у районов ITS. В число анализируемых польскими учеными видов вошли 9 таксонов из числа исследованных нами, сравнение результатов по ITS-последовательностям вполне согласуются с молекулярно-филогенетическое древом по IGS. В частности, анализ последовательностей участка IGS подтверждает обособленность видов традиционных секций *Stipa* и *Leiostipa*, неопределенное положение *S. lessingiana* и родство видов *S. glareosa* и *S. orientalis*, также попадающих в единую обособленную субкладу.

Полученные нами молекулярно-филогенетические данные свидетельствуют о том, что анализ ITS-последовательностей у ковылей может и должен быть использован при изучении таксономии этого рода, в частности при решении вопроса о его секционном делении, а в ряде случаев – и для разграничения видов.

Благодарности. Работа выполнена с использованием ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН (Санкт-Петербург); при поддержке Программы фундаментальных исследований РАН I.2.41 «Биоразнообразии природных систем и биологические ресурсы России», и грантов РФФИ № 16-34-60195 мол_а_дк. № 18-04-01040. Авторы благодарят А. И. Шмакова, А. П. Шалимова, А. Н. Черепанова и А. В. Кораблина за неоценимую помощь в экспедиционных работах.

ЛИТЕРАТУРА

- Крылов П. Н. *Stipa* // Флора Западной Сибири. – Томск, 1928. – Т. 2. – С. 139–376.
- Ломоносова М. Н. *Stipa* // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1990. – Т. 2. – С. 222–230.
- Рожевиц Р. Ю. *Lasiagrostis*, *Ptilagrostis*, *Stipa* // Флора СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1934. – Т. 2. – С. 71–112.
- Смирнов П. А. *Stipa* // Флора юго-востока европейской части СССР. – Л., 1928. – Вып. 2. – С. 98–117.
- Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. М.: Наука, 1976. – 788 с.
- Цвелев Н. Н. Заметки о трибе Ковылевых (*Stipeae* Dumort., *Poaceae*) // Новости сист. высш. раст., 2011. – Т. 43. – С. 20–29.
- Hamasha, H.R., von Hagen, K.B. & Röser, M. *Stipa* (*Poaceae*) and allies in the Old World: molecular phylogenetics realigns genus circumscription and gives evidence on the origin of American and Australian lineages // *Plant Syst. Evol.*, 2012. – Vol. 298, №2. – P. 351–367.
- Huelsenbeck J.P., Ronquist F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny // *Bioinformatics*, 2001. – Vol. 17. – P. 754–755.
- Jacobs, S., R. Bayer, J. Everett, M. Arriaga, M. Barkworth, A. SabinBadereau, A. Torres, F. Vazquez, N. Bagnall. Systematics of the tribe *Stipeae* (*Gramineae*) using molecular data // *Aliso*, 2007. – Vol. 23. – P. 349–361.
- Krawczyk K., Nobis M., Nowak A., Szczecińska M., Sawicki J. Phylogenetic implications of nuclear rRNA IGS variation in *Stipa* L. (*Poaceae*) // *Scientific Reports*, 2017. – Vol. 7. – 11506 p. doi.org/10.1038/s41598-017-11804-x
- Müller K. SeqState: primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA datasets // *Appl. Bioinformatics*, 2005. – Vol. 4, №1. – 659 p.
- Romaschenko K., Garcia-Jacas N., Susanna A., Peterson P.M., Soreng R.J., Futorna O. Systematics and evolution of the needle grasses (*Poaceae*: *Pooideae*: *Stipeae*) based on analysis of multiple chloroplast loci, ITS, and lemma micromorphology // *Taxon*, 2012. – Vol. 61, №1. – P. 18–44.

УДК 575.1/.8+577.2+58

Роль межвидовой гибридизации и полногеномных дупликаций в эволюции растений: взгляд через призму геномики

Role of interspecific hybridization and full genome duplication in plant evolution: a view through the prism of genomics

Родионов А. В.^{1,2}, Шнейер В. С.¹, Гнутиков А. А.³, Муравенко О. В.⁴, Лоскутов И. Г.^{2,3}

Rodionov A. V.^{1,2}, Shneyer V. S.¹, Gnutikov A. A.³, Muravenko O. V.⁴, Loskutov I. G.^{2,3}

¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: avrodionov@mail.ru

² Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

³ ФИЦ «Всероссийский институт генетических ресурсов растений РАН», г. Санкт-Петербург, Россия

⁴ Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта, г. Москва, Россия

¹ Komarov Botanical Institute, Saint-Petersburg, Russia

² Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia

³ N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Saint-Petersburg, Russia

⁴ Moscow, Engelhardt Institute of Molecular Biology RAS, Moscow, Russia

Реферат. Статья посвящена генетическим последствиям межвидовой гибридизации и обсуждению ее роли в видообразовании и повышении генетического разнообразия растений, в том числе разнообразии сортов и видов сельскохозяйственных культур и садовых растений.

Summary. In the report, we focus on genetic consequences of interspecific hybridization and also its impact on the speciation process and genetic diversity of plants including variability within species and cultivars of agricultural crops and garden plants. The joining of parental genomes having different origins in a single nucleus is typically accompanied by genomic shock in first-generation hybrids, which results in various genetic and epigenetic changes.

В 1917 г. Øyvind Winge (Winge, 1917) высказал гипотезу, что попарное расположение хромосом в мейозе I – важнейший этап в жизни размножающихся половым путем организмов. Он предположил, что за время соматической жизни в хромосомах накапливаются мутации, утрачивается часть генетического материала, но в мейозе, во время попарной конъюгации хромосом благодаря взаимодействию гомологов происходит репарация мутаций по «нормальной» копии. Это умозрительное построение, с одной стороны, объясняло нарушения плодовитости при инцухте (репарация невозможна из-за того, что гомологи несут одинаковые дефекты) и при отдаленных скрещиваниях (хромосомы различны, не могут конъюгировать и потому репарация не происходит). Отсюда можно было сделать вывод, что если у отдаленного гибрида произойдет удвоение хромосом (полиплоидизация), то восстановится конъюгация гомологов, появится возможность для репарации мутаций, а значит, отдаленный гибрид будет фертильным – так могут возникать новые гибридогенные виды. Идея Winge о том, что полиплоидизация есть путь к преодолению стерильности отдаленных гибридов нашла блестящее подтверждение в работах Г. Д. Карпеченко, получившего плодовитый межродовой полиплоидный гибрид *Raphanobrassica* (Karpechenko, 1924).

Как часто встречаются гибридогенные таксоны в природе? Определить, какой вид произошел в результате отдаленной гибридизации, можно с помощью трудоемкого, но эффективного метода геномного анализа, предложенного Н. Кihара (Kihara, Ono, 1924), или с помощью современных методов кариогеномики (Зеленин и др., 2016). Однако в рамках каждого из таких исследований удастся обосновать гибридное происхождение только одного, двух, нескольких видов. Положимся на мнение флористов, устанавливающих гибридное происхождение того или иного вида по габитусу. Сводка данных подоб-

ного рода сделана (Witney et al., 2010): среди 37 тысяч видов флоры Европы, Сев. Америки и части Австралии, относящихся к 3212 родам 282 семейств сосудистых растений, виды гибридного происхождения были отмечены в 40 % семейств и 16 % родов со средней частотой 9 видов гибридогенного происхождения на 100 видов негибридного происхождения. Большинство зарегистрированных гибридов были гибриды между видами одного рода, межродовых гибридов зарегистрировано 3,5 %. Чаще других гибриды отмечаются в семействах Poaceae, Asteraceae и Orchidaceae.

По Winge (1917) и Karpechenko (1924), перспективные акты межвидовой гибридизации должны сопровождаться полиплоидизацией генома. Попробуем определить, как часто встречаются полиплоиды в природе? Разумный критерий был предложен Wood et al. (2009) – они предложили подсчитывать долю полиплоидных видов только в тех родах, где наблюдаются полиплоидные ряды, в том числе и диплоиды. Такой расчет показал, что 15 % видов цветковых растений – полиплоиды. У папоротников доля полиплоидов была еще выше и достигала 31 %. В родах Покрытосеменных, основное число x у которых было низким (2–7), доля полиплоидных видов возрастала до 50 %.

Большое число полиплоидных видов, особенно среди растений, обитающих в экстремальных условиях, на краю ареалов, может означать, что именно с полиплоидами связана прогрессивная эволюция растений и освоение новых экологических ниш. Несколько обстоятельств способствуют широкому распространению такого мнения. Прежде всего, в соответствии с синтетической теорией эволюции, репродуктивная изоляция является непременным условием дивергенции геномов (Айала, Каргер, 1988), а полиплоиды, как известно, часто репродуктивно изолированы от «родителей» (Segraves, Anneberg, 2016). У полиплоидов гибридного происхождения (аллополиплоидов) разнообразие аллелей теоретически должно быть выше, чем у каждой из родительских форм, а значит больше материала для отбора. Для аллополиплоидных гибридов характерен гетерозис, механизмы которого требуют изучения, и, наконец, наличие нескольких аллелей одного гена в геноме у аллополиплоидов создает условия для дивергенции генов и приобретения ими новых функций, что существенно, если мы говорим о прогрессивной эволюции (Soltis et al., 2016).

С другой стороны, то, что полиплоидов в природе много, совсем не значит, что они играют выдающуюся роль в эволюции растений. Вполне возможно, что их много потому, что они легко возникают при межвидовой гибридизации, но не дают ничего принципиально нового, являясь терминальными ветвями, такими «*evolutionary dead-ends*» на филогенетическом древе (Arrigo, Barker, 2012). Прямым подтверждением этого, как кажется, являются характеристики синтетических алло- и автополиплоидов, полученных в эксперименте, – в большинстве случаев они не отличаются принципиально от своих диплоидных предков, не имеют перед ними преимуществ (Sotis et al., 2014). Наличие нескольких копий генов в одном геноме должно вести к тому, что мутации в геномах полиплоидов «забуферены» и не могут быть подхвачены отбором – поэтому у полиплоидов должен быть ограниченный эволюционный потенциал. Особенно неперспективны в плане эволюционного успеха автополиплоиды, так как у них серьезные проблемы с правильным расхождением хромосом в мейозе I из-за высокого числа поливалентов.

Результаты полногеномного секвенирования геномов представителей всех основных ветвей цветковых растений развеяли сомнения в той роли, какую сыграли полногеномные дубликации геномов в прогрессивной эволюции цветковых растений. Оказалось, что все цветковые растения прошли через один или несколько раундов дубликации геномов, дубликации аллополиплоидной или автополиплоидной (Spoelhof et al., 2017; Van de Peer et al., 2017). Время, когда имели место многие из зарегистрированных актов полиплоидизации генома в разных филогенетических ветвях растений, примерно соответствует границе мелового периода и палеогена. Вероятно, это означает, что аллополиплоиды имели больше шансов выжить в изменившихся экологических условиях (Van de Peer et al., 2017). На важное обстоятельство обратили внимание Schranz et al. (2012). Они показали, и дальнейшие расчеты (Tank et al., 2015; Clark, Donoghue, 2017; Clarkson et al., 2017) подтвердили их умозаключение, что период, когда в филогенетических ветвях происходили полногеномные дубликации генома, как правило, отстоит от этапа сальтационного видообразования (диверсификации) на несколько десятков миллионов лет.

В докладе будут рассмотрены те генетические и цитологические процессы, которые сопровождают процессы полногеномной дубликации (полиплоидизации) геномов растений, процессы, кото-

рые предшествуют и/или способствуют сальтационному видообразованию у растений. Показано, что геномы и кариотипы неополплоидов крайне нестабильны. В них часто происходит экспансия транспозонов, потеря значительной части генов, изменения активности генов, изменение паттерна сплайсинга некоторых из дублицированных генов, транслокации между субгеномами, хромосомы одного из родителей могут теряться или замещаться гомеологичными хромосомами другого родителя. Постепенно кариотип неополплоида перестраивается за счет делеций и транслокаций, но так, чтобы для отдельных комплексов генов сохранялось правильное численное сочетание, соблюдалась «доза генов». В гибридогенном геноме полиплоида происходят неаддитивные изменения транскриптома, протеома и метаболома в сравнении с родительскими видами, изменения, направление которых, в общем, коррелирует с отклонениями в морфологии гибрида в ту или иную сторону (обзоры: Родионов, 2013; Soltis et al., 2014, 2016; Segreves, Anneberg, 2016; Spoelhof et al., 2017). Постепенная утрата части генов и части хромосом одного из субгеномов неополплоида стабилизирует геном гибрида. На этой стадии кариотип аллополиплоида выглядит, как кариотип типичного полиплоида, у которого можно более или менее надежно идентифицировать гомологичные и гомеологичные хромосомы. Мы называем такие кариотипы эуполплоидами (Родионов и др., 2010). У эуполплоидов разные судьбы. Некоторые из них могут участвовать в следующих актах отдаленных скрещиваний, сопровождающихся полногеномной дубликацией второго и следующих порядков, как это произошло, например, при формировании генома *Triticum aestivum* ($2n = 42$, $x = 7$) или происходило и происходит с геномами видов рода *Brassica*. Но возможна и иная судьба эуполплоида. Со временем некоторые хромосомы эуполплоида вовлекаются в хромосомные перестройки (транслокации и инверсии). Постепенно или сальтационно, но за счет транслокаций и инверсий кариотип перестраивается, идет редукция числа хромосом. При этом в геноме можно выделить горячие точки хромосомных перестроек в центромерных и субтеломерных районах и такие районы, где группы сцепления (геномные блоки) относительно константны. Наиболее часты транслокации, захватывающие целое плечо хромосомы и инсерции целых хромосом в центромерные районы других хромосом (Salse, 2016). Постепенная или сальтационная диплоидизация генома эуполплоида за счет транслокаций и инсерций превращает его в кариотип, с кариологической точки зрения не отличимый от диплоидного, с некоторым, характерным для рода, относительно низким базисным основным числом хромосом. Смотря на такой кариотип, например, на типичный для злаков кариотип *Avena longiglumis* с $2n = 14$, $x = 7$, на кариотип *Deschampsia* с $2n = 26$, 52 , $x = 13$ или кариотип *Zingiber biebersteiniana* с $2n = 4$, $x = 2$, трудно себе представить, что геномы всех этих видов прошли через 4-5 событий полногеномных дубликаций. Полиплоидная природа таких кариотипов может быть выявлена только в сравнительных геномных исследованиях. Такие геномы и такие кариотипы называют палеополплоидными. Достигшие уровня эуполплоида или уровня палеополплоида группы родства вновь вступают в гибридизацию, и цикл может повториться вновь. По всей видимости, всплеск изменчивости в период геномного шока является тем этапом, на котором возникают те новые состояния генома и кариотипа, которые определяют, обречены ли носители именно этих геномов в складывающихся экологических условиях на судьбу эволюционно-стазисной филогенетической ветви или среди их потомков пойдут активные процессы адаптивной радиации и таксонообразования. Можно допустить, что в части случаев именно вторичная диплоидизация генома и кариотипа является пусковым механизмом видообразования, с некоторой вероятностью связанного с достижением принципиально нового состояния фенотипа (специфического комплекса морфологических и физиологических признаков, характерных, скажем, для семейства). В другом случае хромосомные расы, более или менее высокие полиплоиды, будут давать новые формы, заслуживающие статуса новых видов, подвидов или форм, но в течение десятков миллионов лет сохраняющих фенотипы без очевидных признаков эволюции, именуемой прогрессивной.

Благодарности. Работа выполнена по грантам РФФИ № 18-04-01040, 17-00-00340, 17-00-00337, а также в рамках Государственного задания №0126-2014-0028 «Кариологическое и молекулярно-филогенетическое исследование дивергенции таксонов цветковых растений».

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф., Кайгер Дж.** Современная генетика. В трех томах. Т. 3. – М.: Мир, 1988. – 206 с.
- Зеленин А. В., Родионов А. В., Большева Н. Л.** и др. Истоки «генома»: происхождение и эволюция термина // Молекулярная биология, 2016. – Т. 50, № 4. – С. 611–620.
- Родионов А. В.** Межвидовая гибридизация и полиплоидия в эволюции растений // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2013. – Т. 17, № 4(2). – С. 916–929.
- Родионов А. В., Носов Н. Н., Ким Е. С.** и др. Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между Северной Пацификой и суб-антарктическими островами // Генетика, 2010. – Т. 46, № 12. – С. 1598–1608.
- Arrigo N., Barker M. S.** Rarely successful polyploids and their legacy in plant genomes // Current Opinion in Plant Biology, 2012. – Vol. 15. – P. 140–146.
- Clark J. W., Donoghue P. C.** Constraining the timing of whole genome duplication in plant evolutionary history // Proc. R. Soc. Ser. B., 2017. – Vol. 284, No. 1858. – P. 20170912.
- Clarkson J. J., Dodsworth S., Chase M. W.** Time-calibrated phylogenetic trees establish a lag between polyploidisation and diversification in *Nicotiana* (Solanaceae) // Plant Systematics and Evolution, 2017. – Vol. 303, No. 8. – P. 1001–1012.
- Karpechenko G. D.** Hybrids of *Raphanus sativus* L. x *Brassica oleracea* L. // J. of Genetics, 1924. – Vol. 14. – P. 375–396.
- Kihara H., Ono T.** Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten // Zeitschr. fur wiss. Biologie, 1927. – Abt. B. – Т. 4, No. 3. – S. 475–481.
- Salse J.** Deciphering the evolutionary interplay between subgenomes following polyploidy: A paleogenomics approach in grasses // American Journal of Botany, 2016. – Vol. 103. – P. 1–8.
- Schranz M. E., Mohammadin S., Edger P. E.** Ancient whole genome duplications, novelty and diversification: the WGD radiation lag-time model // Current Opinion in Plant Biology, 2012. – Vol. 15. – P. 147–153.
- Segraves K. A., Anneberg T. J.** Species interactions and plant polyploidy // American Journal of Botany, 2016. – Vol. 103, No. 7. – P. 1326–1335.
- Soltis D. E., Visger C. J., Marchant D. B., Soltis P. S.** Polyploidy: pitfalls and paths to a paradigm // American Journal of Botany, 2016. – Vol. 103. – P. 1146–1166.
- Soltis D. E., Visger C. J., Soltis P. S.** The polyploidy revolution then... and now: Stebbins revisited // American Journal of Botany, 2014. – Vol. 101, No. 7. – P. 1057–1078.
- Spoelhof J. P., Soltis P. S., Soltis D. E.** Pure polyploidy: closing the gaps in autopolyploid research // J. Systematics and Evolution, 2017. – Vol. 55, No. 4. – P. 340–352.
- Tank D. C., Eastman J. M., Pennell M. W.** et al. Nested radiations and the pulse of angiosperm diversification: increased diversification rates often follow whole genome duplications // New Phytologist, 2015. – Vol. 207. – P. 454–467.
- Van de Peer Y., Mizrachi E., Marchal K.** The evolutionary significance of polyploidy // Nature Reviews Genetics, 2017. – Vol. 18, No. 7. – P. 411.
- Whitney K. D., Ahern J. R., Campbell L. G.** et al. Patterns of hybridization in plants // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2010. – Vol. 12, No. 3. – P. 175–182.
- Winge, Ø.** The chromosomes: their numbers and general importance // Comptes Rendus des Travaux du Laboratoire Carlsberg, 1917. – Vol. 13. – P. 131–275.
- Wood T. E., Takebayashi N., Barker M. S.** et al. The frequency of polyploid speciation in vascular plants // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2009. – Vol. 106, No. 33. – P. 13875–13879.

УДК 582.572.225:581.92+575.858

Возможные пути эволюции видов секции *Rhizirideum* рода *Allium* (Amaryllidaceae)

Possible ways of evolution of *Allium* section *Rhizirideum* species (Amaryllidaceae)

Синицына Т. А.¹, Чухина И. Г.²

Sinitsyna T. A.¹, Chukhina I. G.²

¹ Алтайский Государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: t.sinitsyna@list.ru

² ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова», г. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: irena_wir@mail.ru

¹ Altai state university, Barnaul, Russia

² FRC The N. I. Vavilov all-russian institute of plant genetic resources, St. Petersburg, Russia

Реферат. Изучена филогения секции *Rhizirideum* рода *Allium* на основе совокупности морфологических признаков, экологической приуроченности, географического распространения и молекулярно-генетических данных (секвенирование маркерных участков хлоропластной и ядерной ДНК, а также фрагментный анализ RAPD – Random Amplified Polymorphic DNA). Сформулирована гипотеза о происхождении видов секции и вычислено примерное время расхождения видов. Высказаны предположения об основных путях формирования некоторых видов секции. Показано разделение видов на 2 группы: «европейскую» (евразийский тип ареала) и «азиатскую», – произошедшее около 4 млн лет назад (плиоцен). «Азиатские» виды начали дифференцироваться около 2,88 млн лет назад, а «европейские» позже – 1,13 млн лет назад. Дифференциация видов внутри секции происходила в плейстоцене. Область происхождения секции *Rhizirideum* находилась на территории Ангариды в пределах современной Южной Сибири и прилегающих горных районов Монголии и совпадает с центром видовой разнообразия секции.

Summary. The phylogeny of the *Allium* section *Rhizirideum* was studied on the basis of a set of morphological characters, ecological proximity, geographical distribution and molecular genetic data (sequencing of markers of chloroplast and nuclear DNA, as well as fragment analysis of RAPD – Random Amplified Polymorphic DNA). The hypothesis about the origin of the species is formulated and the approximate time of the species divergence is evaluated. The assumptions about the main ways of forming some species of section are suggested. The division of the species into two groups is shown: “european” (Eurasian type of area) and “asiatic”, which occurred about 4 million years ago (Pliocene). “Asian” species began to differentiate about 2.88 million years ago, and “european” species later – 1.13 million years ago. Differentiation of the species within the section occurred in the Pleistocene. The area of origin of the *Rhizirideum* section was located on the territory of Angarida within modern Southern Siberia and adjacent mountain regions of Mongolia and coincides with the center of species diversity of the section.

Введение

Секция *Rhizirideum* G. Don ex W.D.J. Koch представляет собой типовую секцию подрода *Rhizirideum* (G. Don f. ex W.D.J. Koch) Wendelbo, объединяющего корневищные луки. Секция включает 24 вида, в основном распространенных в Северной Азии (Синицына, Фризен, 2008; Sinitsyna et al., 2016; Sinitsyna, Friesen, 2018). Виды секции характеризуются наличием горизонтального корневища, оболочка луковиц пленчатые, бумагообразные, листья узкие желобчатые до плоских линейных, цвет околоцветника от белого и желтого до пурпурного. Большинство видов секции произрастает в степных сообществах. Основное число хромосом $2n = 16$.

Материалы и методы

В работе использовался как гербарный (OSBU, WIR, MW, LE, ALTB, NS, NSK, GAT), так и живой материал по видам секции, собранный авторами. Для исследования применялись как классические морфолого-географический и экологический методы, так и молекулярно-генетические методы систематики растений. Было проведено секвенирование *trnL*-intron и *trnL*-*trnF*, *trnQ*-5-*rps16* и *trnL*-*rpl32* фрагментов хлоропластной и ITS1-5,8S-ITS2 ядерной ДНК, а также фрагментный анализ RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA). Более подробно изученные образцы и методы исследования описаны в статьях (Синицына, Фризен, 2008; Sinitsyna et al., 2016).

Результаты и обсуждение

Молекулярно-генетическое изучение видов секции показало четкое разделение видов на 2 группы: «европейскую», куда входят виды с основной частью ареала в Европе, но некоторые доходят до Азии (евразиатский тип ареала), и «азиатскую», включающую виды, произрастающие только в Азии (Синицына, Фризен, 2008; Sinitsyna et al., 2016). Анализ ITS фрагментов 14 диплоидных видов секции с помощью программы BEAST, рассчитывающей примерное время дивергенции видов, показал, что разделение видов секции на 2 группы произошло около 4 млн лет назад (плиоцен), в то время, как примерное время расхождения секции и близкой *sect. Tenuissima* (Tzagolova) Hanelt – 7,15 млн лет назад. Азиатские виды начали дифференцироваться около 2,88 млн., а европейские позже – 1,13 млн лет назад. Таким образом, дифференциация видов секции происходила в плейстоцене (Sinitsyna et al., 2016).

Вероятнее всего, основное ядро таксономического разнообразия секции *Rhizirideum* начало формироваться в плейстоцене, скорее всего, от мезофильного диплоидного ($2n = 16$) палеотаксона, имеющего околоцветник с выраженной антоциановой (розовато-пурпурной) окраской.

Ареал палеотаксона находился на территории Северной Азии, а именно, в пределах так называемой Ангариды в понимании А. Н. Криштофовича (1955, 1958) и Г. А. Пешковой (2001). В своем распространении описываемый палеотаксон был связан с перигляциальными областями и «комплексом плейстоценовой лесостепи» в понимании И. М. Крашенинникова (1937, 1939) и Р. В. Камелина (1996, 1998). Изменения гидротермических условий, в первую очередь, повышение сухости (аридизация) и континентальности климата (ксерофитные условия, вследствие их жесткости, вызывают вспышку видообразования), а также наличие орографических факторов привели к активизации видообразовательных процессов в секции *Rhizirideum*. В целом, конец третичного – начало четвертичного периодов, когда в результате сначала орогенических процессов, а затем наступления и отступления ледника освобождались территории в Евразии, рассматриваются многими исследователями как основное время видообразования в горных районах Сибири, Центральной и Средней Азии, Европы (Криштофович, 1955, 1958; Попов, 1963; Черемушкина, 2004).

Таким образом, палеотаксон дифференцировался на азиатские диплоидные виды (*A. austrosibiricum* N. Friesen, *A. prostratum* Trev., *A. rubens* Schrad. ex Willd., *A. spirale* Willd., *A. tuvinicum* (N. Friesen) N. Friesen), разобщение которых было закреплено горообразовательными процессами на территории Южной Сибири, и евразиатские, в частности мезофильный *A. angulosum* L., по нашему мнению, наиболее близкий к предковой форме из ныне существующих видов секции (рис. 1).

Холодные и сухие фазы плейстоцена способствовали развитию степной растительности в среднегорных условиях, а в высокогорьях – альпийской флоры. Многие виды меняли свою экологию. Оледенение вызвало рождение новых видов, целых формаций и способствовало выработке у растений холодостойкости (Соболевская, Тимохина, 1976). Вероятно, в это время от близкого степного диплоида *A. rubens* отделился криофильный тетраплоидный ($2n = 32$) эндемик Южной Сибири *A. tythocephalum* Schult. et Schult. f.

Евразиатские *A. angulosum* и *A. flavescens* Bess., вероятно, дифференцировались от единого палеотаксона в результате реализации двух различных адаптивных стратегий – мезофильной и ксерофильной. Более мезофильные популяции, предшествующие *A. angulosum* сместились севернее, где данный вид встретил подходящие термогидроэдафические условия (Рис.). Отдельные популяции палеотаксона, приспособившиеся к ксерофитным условиям того времени, дали начало ксерофильному евразиатскому степному *A. flavescens* с желтым цветом околоцветника. *A. flavescens* широко распро-

странился по европейским равнинным степным провинциям. В настоящее время перекрываются только наиболее древние части ареалов этих двух видов, лежащие в пределах предгорных степей Южной Сибири, где оба этих вида произрастают в контрастных экологических условиях: *A. angulosum* – в поймах рек, *A. flavescens* – в различных степных сообществах. Если принять во внимание, что возникший за Уралом «комплекс плейстоценовой лесостепи» в плейстоцене же внедрился на территорию Европы и элементы этого комплекса прослеживаются вплоть до Центральной Франции (Камелин, 1996, 1998), то популяции палеотаксона из западной части его ареала могли дать начало собственно европейскому *A. lusitanicum* Lam. и северо-средиземноморскому *A. denudatum* F. Delarochе с беловатым цветом околоцветника. Диплоидные *A. lusitanicum* и *A. incensiodorum* произрастают в Средиземноморье только в предполагаемых ледниковых рефугиумах, что может означать, что тетраплоидная форма *A. lusitanicum* могла возникнуть после ледникового периода (Sinitsyna et al., 2016).

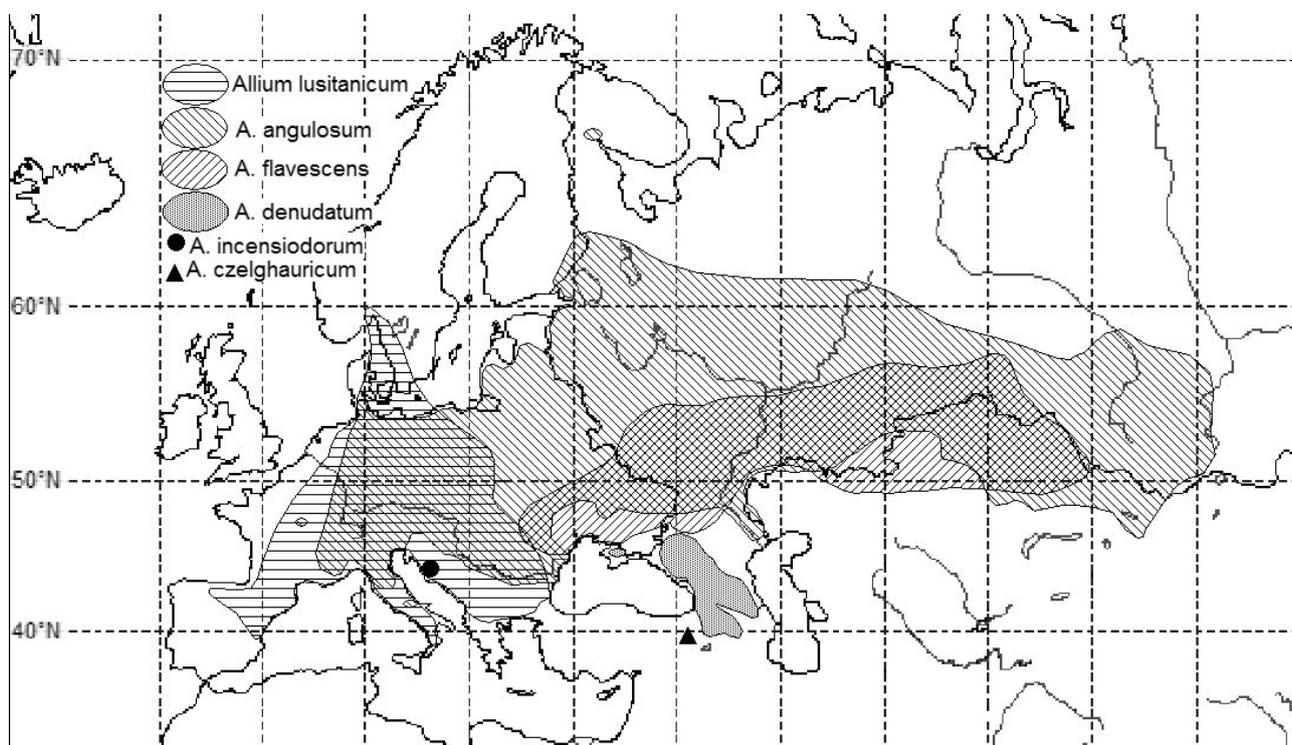


Рис. Ареалы видов «европейской» группы.

Вполне вероятно, климатические изменения в плейстоцене приводили к межвидовой гибридизации и полиплоидизации (алло- и автополиплоидизации) в секции. В результате возникли многие полиплоидные виды: в Европе – *A. lusitanicum* ($2n = 32$), а в Азии – *A. nutans* L. ($2n = 32$), *A. senescens* L. ($2n = 32, 48$), *A. stellerianum* Willd. ($2n = 32$), *A. burjaticum* N. Friesen ($2n = 32$), *A. spurium* G. Don ($2n = 32$).

В течение второй половины плейстоцена из-за общего похолодания климата, несмотря на сохраняющуюся периодичность эпох потепления и похолодания, началось сокращение степных пространств и увеличение территорий, занятых лесами. К концу плейстоцена все большее похолодание и гумидизация вели к расширению лесов, степи на севере Якутии как зональный тип исчезли, сохранились лишь отдельные степные участки, так называемые «степные острова» (Малышев, Пешкова, 1984). Это привело к формированию дизъюнкций в ареалах *A. prostratum* s. l., *A. stellerianum*, *A. spurium*. В результате генетического и морфологического обособления якутской популяции *A. prostratum* s. l. от основного ареала в Монголии, произошедшего примерно 0,91 млн лет назад, сформировался эндемичный *A. jakuticum* Sinitsyna et N. Friesen (Введенский, 1935; Фризен, 1988; Синицына, Фризен, 2008; Sinitsyna et al., 2016).

В более позднее время произошло обособление неоэндемиков: восточно-анатолийских *A. czelghauricum* Bordz., *A. pseudoalbidum* N. Friesen et Özhatay, хорватского *A. incensiodorum* Radic, алтае-джунгарского *A. azutavicum* Kotukhov, восточно-китайских *A. chiwui* F.T. Wang et Tang, *A. taishanense* J.M. Xu и *A. pseudosenescens* H.J. Choi et B.U. Oh.

По результатам молекулярно-генетического анализа в «европейской» и «азиатской» группах секции выделяются клады «белоцветковых» видов, у которых цвет околоцветника варьирует от белого до желтого (Sinitsyna et al., 2016). Это подтверждает наше предположение о том, что переход к бело-желтому цвету околоцветника в секции происходил в этих группах независимо (Синицына, Фризен, 2008). Виды секции с таким цветом околоцветника являются ксерофитами, возможно, этот переход был связан с формированием ксероморфного облика растений.

По мнению различных авторов (Фризен, 1987, 1988; Котухов, 2003; Камелин, 2004; Sinitsyna et al., 2016 и др.), в секции активно идут процессы гибридизации, с которыми связаны такие формообразовательные явления, как алло- и автополиплоидия, апомиксис, с помощью которого легко закрепляются появляющиеся мутации (Розанова, 1946). Р. В. Камелин (2004, с. 143) считал, что существование апомиксичных рас в изучаемой секции – это «результат одновременных гибридизаций, осложненных разными формами полиплоидии, а изоляционные механизмы в них связаны с половой дифференциацией особей, нестрого закрепленной генетически и представленной с основным факультативным апомиксисом в части популяций, с одновременным существованием и нормальных половых популяций как родительских видов, так и гибридогенных особей и популяций, размножающихся вегетативно».

Учитывая большое число неоэндемиков и процессы гибридизации, происходящие в секции, можно говорить, что секция молодая и находится на стадии формирования. По нашим последним данным (Sinitsyna et al., 2016), возраст секции около 7 млн. лет. Область происхождения секции *Rhizirideum* находилась на территории Ангариды в пределах современной Южной Сибири и прилегающих горных районов Монголии и совпадает с центром видового разнообразия секции.

Благодарности. Для построения карт ареалов были использованы материалы гербарных коллекций LE, WIR, ALTB, NS, NSK, MW, GAT, OSBU. Авторы благодарят их кураторов за помощь в работе.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 18-34-00445 мол_а.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский А. И.** Род 267. Лук – *Allium* L. // Флора СССР. Под ред. Комарова В. Л., Т. 4. – Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – С. 112–280.
- Камелин Р. В.** Азиатские горные элементы во флоре Кавказа // Флора и растительность Алтая (Тр. Южно-Сибирского ботанического сада). – Барнаул, 1996. – С. 5–22.
- Камелин Р. В.** Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 1998. – 240 с.
- Камелин Р. В.** Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. – Барнаул: Изд-во «АзБука», 2004. – 226 с.
- Котухов Ю. А.** Новые виды рода *Allium* L. (*Alliaceae* J. Agardh.) из Восточного Казахстана // *Turczaninowia*, 2003. – Т. 6, № 1. – С. 5–10.
- Крашенинников И. М.** Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботаника, 1937. – Вып. 4. – С. 16–45.
- Крашенинников И. М.** Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Сов. ботаника, 1939. – Вып. 6-7. – С. 67–99.
- Криштофович А. Н.** Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода // Вопросы геологии Азии. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 2. – С. 824–844.
- Криштофович А. Н.** Происхождение Ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – Вып. 3. – С. 7–41.
- Малышев Л. И., Пешкова Г. А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука, 1984. – 265 с.

Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2001. – 192 с.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. – М.: Изд. АН СССР, 1963. – 137 с.

Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 256 с.

Синицына Т. А., Фризен Н. В. Филогения секции *Rhizirideum* G. Don f. ex W.D.J. Koch рода *Allium* L. на основе молекулярно-генетических данных // Материалы VII международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». – Барнаул, 2008. – С. 323–326.

Соболевская К. А., Тимохина С. А. Эколого-исторические предпосылки биоморфологической изменчивости некоторых интродуцентов из флоры Алтая // Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Отв. ред. Соболевская К. А. – Новосибирск: изд-во «Наука», Сиб.отд-ние, 1976. – С. 21–29.

Фризен Н. В. Род *Allium* L. // Флора Сибири, Т. 4. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 55–96.

Фризен Н. В. Луковые Сибири: систематика, кариология, хорология. – Новосибирск: Наука, 1988. – 184 с.

Черемушкина В. А. Биология луков Евразии. – Новосибирск: Наука, 2004. – 280 с.

Sinitsyna T., Friesen N. Taxonomic review of *Allium senescens* subsp. *glaucum* (Amaryllidaceae). Feddes Repertorium, 2018. – Vol. 129, Iss. 1. – P. 9–12. DOI: 10.1002/fedr.201700008.

Sinitsyna T., Herden T., Friesen N. Dated phylogeny and biogeography of the Eurasian *Allium* section *Rhizirideum* (Amaryllidaceae). – Plant Syst Evol, 2016. – Vol. 302 (9). – P. 1311–1328. doi:10.1007/s00606-016-1333-3.

УДК 575.222.582.594.6(470)

**Таксономическая ревизия видов рода *Liparis* (Orchidaceae),
распространенных в Приморском крае и Сахалинской области, по
результатам анализа морфологических и молекулярных данных**

**Taxonomic revision of species of the genus *Liparis* (Orchidaceae) distributed in
Primorsky Krai and the Sakhalin region based on the analysis of morphological
and molecular data**

Терентьева Е. И.¹, Дегтярева Г. В.¹, Ефимов С. В.¹, Самигуллин Т. Х.², Варлыгина Т. И.¹

Terentieva E. I.¹, Degtjareva G. V.¹, Efimov S. V.¹, Samigullin T. H.², Varlygina T. I.¹

¹ Ботанический сад Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия.
E-mail: el.terenteva@mail.ru; degavi@mail.ru; efimov-msu@yandex.ru; tat-varlygina@yandex.ru

² НИИ Физико-Химической биологии имени А.Н. Белозерского МГУ, г. Москва, Россия.
E-mail: tagrai@mail.ru

¹ Botanical Garden, Moscow State University, Moscow, Russia

² Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. На территории Приморского края и Сахалинской области было проведено обследование популяций видов рода *Liparis* и первичное определение растений. Так как виды рода *Liparis* (*L. japonica*, *L. krameri*, *L. kumokiri*, *L. makinoana* и *L. sachalinensis*) морфологически трудно различимы, то для определения видовой принадлежности представителей природных популяций были взяты фрагменты растений для молекулярно-филогенетических исследований. В качестве молекулярных маркеров были выбраны внутренние транскрибируемые спейсеры ITS участка 18S-26S ярдНК и маркеры хлоропластного генома trnL-trnF и *ycf1*. Анализ морфологических признаков и молекулярных данных позволил нам провести видовую идентификацию представителей природных популяций рода *Liparis*. В данной работе получены предварительные результаты по микроструктуре поверхности семян отдельных видов *Liparis*.

Summary. The species of the genus *Liparis* were sampled on the territory Primorsky Krai and the Sakhalin region. In nature, initial definition of plants was conducted. Morphological characters are insufficient for the species delimitation of the genus *Liparis* (*L. japonica*, *L. krameri*, *L. kumokiri* and *L. makinoana*), so for to assess species identity of representatives of natural populations fragments of plants for molecular phylogenetic studies were taken. The internal transcribed spacers ITS of a region of 18S-26S nuclear ribosomal DNA and the markers of the chloroplast genome trnL-trnF and *ycf1* were selected as a molecular markers for molecular analysis. Analysis of morphological characters and molecular data allowed us to conduct species identification of representatives of natural populations of the genus *Liparis*. In this paper preliminary results on the microstructure of the seed surface of individual *Liparis* species are obtained.

Введение

Род *Liparis* Rich. из трибы *Malaxideae* Lindl. насчитывает около 250–300 видов, распространенных преимущественно в тропических областях Старого Света. На территории России произрастает 6 видов рода *Liparis* (*L. japonica* (Miq.) Maxim., *L. krameri* Franch. et Savat., *L. kumokiri* F. Maek., *L. makinoana* Schlechter, *L. loeselii* (L.) L.C. Rich. и *L. sachalinensis* Nakai), которые встречаются на юге Дальнего Востока, причем *L. sachalinensis* является эндемиком острова Сахалин (Вахрамеева и др., 2014), *L. loeselii* распространен в европейской части и в Сибири. Наблюдения в природе, изучение гербарных сборов и литературных данных (Шибнева, 2004; Ефимов, 2010) показывают значительную внутривидовую вариабельность морфологических признаков. Это затрудняет, а порою делает невозможным определение видовой принадлежности отдельных видов рода *Liparis* (*L. japonica*, *L. kumokiri*, *L. sachalinensis* и *L. makinoana*). Кроме того, ареалы этих видов перекрываются, что также вносит путаницу в их опреде-

ление. Поэтому, по-прежнему, остается актуальным поиск новых диагностических признаков для надежного разграничения видов рода *Liparis*. Цель нашего исследования – уточнение видового состава *Liparis* на территории Дальнего Востока (Приморского край и Сахалинская область) с использованием молекулярных и морфологических методов.

Материалы и методы

Проведено молекулярно-филогенетическое исследование 6 видов *Liparis* (*L. japonica*, *L. kumokiri*, *L. sachalinensis*, *L. krameri*, *L. makinoana* и *L. loeselii*), а также с помощью сканирующего электронного микроскопа была проведена видовая диагностика семян пяти образцов *Liparis*. Материалом для исследования послужили гербарные образцы, хранящиеся в гербариях (MW, МНА, LE, МАG), и образцы, собранные в ходе экспедиций в 2015–2016 гг. по территории Дальнего Востока (Приморский край и Сахалинская область). В качестве молекулярных маркеров были выбраны внутренние транскрибируемые спейсеры ITS участка 18S-26S ярдНК и маркеры хлоропластного генома *trnL-trnF* и *ycf1*. Молекулярно-филогенетические деревья были построены по комбинированным данным ITS – *trnL-trnF* и *trnL-trnF – ycf1* двумя методами: – байесовским методом в программе Mr. Bayes 3.1 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) и методом максимальной экономии в программе RAUP* 4.0b8 (Swofford, 2003). Полученные топологии деревьев не идентичны, но конгруэнтны в основных узлах. Название видов рода *Liparis* в молекулярно-филогенетических деревьях соответствует первичному визуальному определению, сделанному в природе по морфологическим признакам. Микроструктуру поверхности семян изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-6380LA (JEOL, Япония) (СЭМ).

Результаты и обсуждения

В построенных нами филогенетических деревьях по комбинированным данным ITS – *trnL-trnF* и *trnL-trnF – ycf1* анализируемые образцы из разных популяций видов рода *Liparis* формируют 4 хорошо поддержанные клады, что согласуется с результатами (Варлыгина и др., 2017). В статье мы приводим молекулярно-филогенетические деревья, построенные байесовским методом по комбинированным данным ITS – *trnL-trnF* и *trnL-trnF – ycf1* (рис. 1). Клада 1 объединяет 46 образцов (рис. 1а) и 42 образца (рис. 1б), собранных в разных точках на территории Приморского края и Сахалинской области – это самая большая клада, которая включает в себя высоко поддержанную субкладу А из 19 образцов (рис. 1а) и 15 образцов (рис. 1б), собранных в разных точках в Хасанском и Уссурийском районах Приморского края. Все образцы субклады А имеют идентичные нуклеотидные последовательности по ITS, *trnL-trnF* и *ycf1*. При сравнении нуклеотидных последовательностей по трем маркерам образцов *Liparis* субклады А с остальными образцами клады 1 были выявлены синапоморфные замены для ITS и *trnL-trnF*, а для *ycf1* синапоморфные замены отсутствуют. Полученные данные позволяют нам предположить, что образцы из субклады А представлены одним видом. Это может быть *L. japonica* (MW), выбранный нами в качестве реперного вида. Данный образец собран в Уссурийском районе и по морфологическим признакам соответствует описанию вида *L. japonica* (Miq.) Maxim. или *Liparis koreana* (Nakai) Nakai (данные Генбанка). Полученный результат требует дальнейшего комплексного анализа, так как в настоящее время существует проблема с идентификацией *L. japonica*. Российские образцы *L. japonica* (Miq.) Maxim. по морфологическим и молекулярным данным отличаются от образцов этого вида, собранных в Японии (*L. japonica* (Miq.) Maxim. var. *makinoana* (Schlechter) M. Hiroe). В нашей работе *L. japonica* (Япония) входит в одну кладу с *L. makinoana* (рис. 1а), что согласуется с морфологическими признаками и литературными данными (Tsutsumi et al., 2008). Образцы растений клады 1, не вошедшие в субкладу А, имеют идентичные нуклеотидные последовательности по ITS, *trnL-trnF* и *ycf1* с реперными образцами *L. kumokiri* из гербариев LE и MW с характерными для *L. kumokiri* морфологическими признаками и образцами *L. kumokiri* из Генбанка. Таким образом, мы можем предположить, что образцы клады 1 относятся к *L. kumokiri*. Полученные нами данные по трем маркерам (ITS, *trnL-trnF* и *ycf1*) не подтвердили самостоятельный статус *L. sachalinensis*. Все проанализированные образцы из гербариев LE, МНА и MW не сформировали отдельного кластера, а вошли в кладу 1 с образцами *L. kumokiri*. Это дает основание усомниться в самостоятельности данного вида. Образцы *L. krameri*, *L. loeselii* и *L. makinoana*, собранные в Хасанском и в Шкотовском районах Приморья по результа-

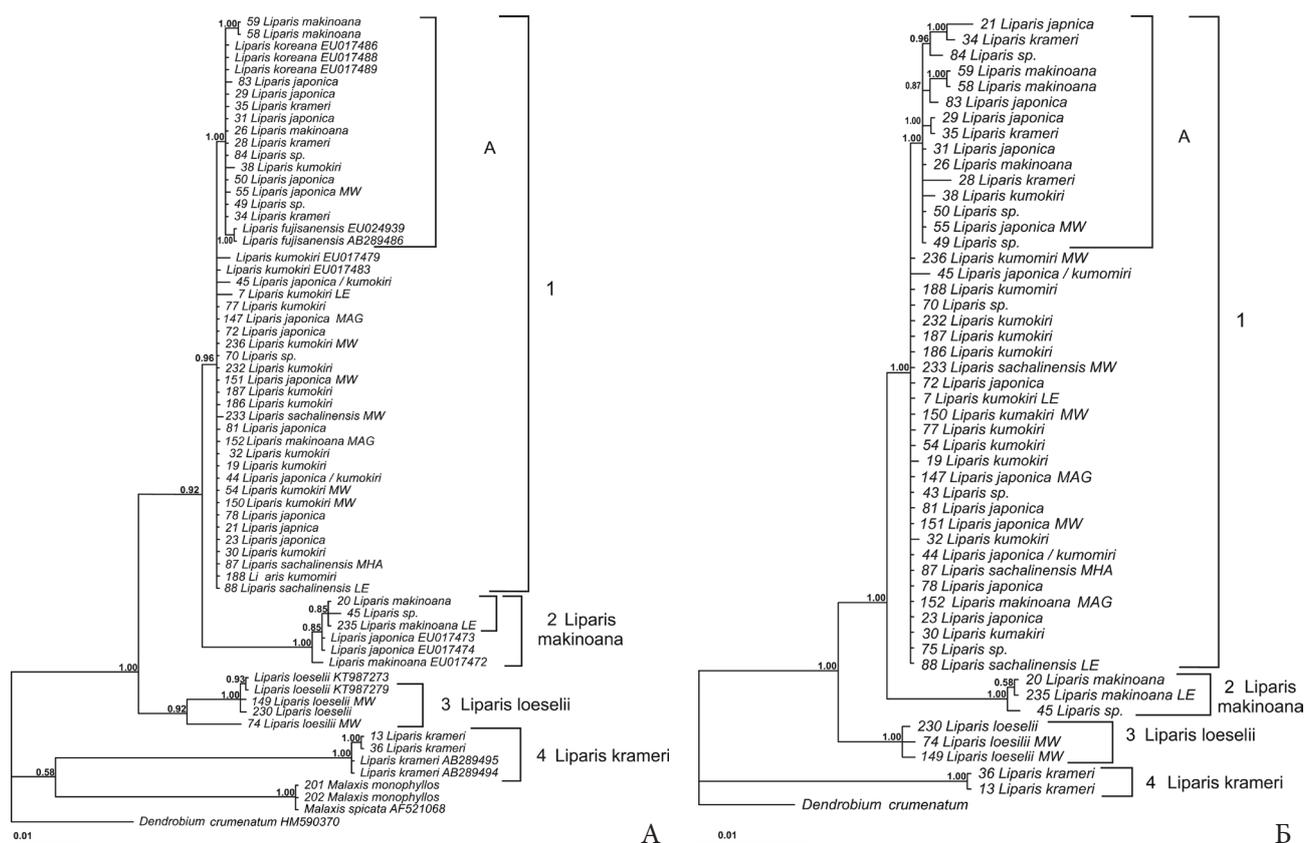


Рис. 1. Консенсусные деревья, полученные по результатам анализа последовательностей участков а) ITS и trnL-trnF; б) trnL-trnF и ycf1 для 61 образца видов *Liparis* с помощью байесовского метода в программе Mr. Bayes 3.1 на основании 5500000 деревьев. Числа около узлов представляют значения апостериорной вероятности. Узлы с поддержкой менее 0,50 не показаны.

там анализа нуклеотидных последовательностей по трем маркерам формируют отдельные хорошо поддержанные клады (рис.1), что согласуется с морфологическими и молекулярными данными (Варлыгина и др., 2017).

У пяти образцов из разных видов рода *Liparis* из гербариев MW и MAG была проведена диагностика семян при помощи СЭМ. По мнению отдельных авторов (Barthlott, 1976; Vij et al., 1992) особенности строения семенной оболочки у орхидей являются важным морфологическим признаком для характеристики таксонов. Плоды четырех образцов (*L. makinoana*, *L. kumokiri*, *L. japonica* (MAG) и *L. japonica* (MW 0047469) по форме, размеру и по особенностям клеточных стенок оказались однотипными. Это хорошо согласуется с результатами молекулярно-филогенетического анализа. Все четыре образца вошли в кладу 1, которую формируют образцы *L. kumokiri*. Семена *L. loeselii* по форме и размеру отличаются от других проанализированных образцов семян *Liparis*. Данные по микроструктуре поверхности семян *L. loeselii* хорошо согласуются с результатами молекулярно-филогенетического анализа. Полученные предварительные результаты по микроструктуре поверхности семян отдельных видов *Liparis* показывают необходимость продолжения дальнейшего исследования по диагностике семян видов *Liparis*.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФ № 14-50-00029: сбор материала на территории Приморского края и Сахалинской области, анализ материала морфологическими и молекулярными методами.

Работа выполнена на оборудовании ЦКП Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ, в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ.

ЛИТЕРАТУРА

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. // Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.

Варлыгина Е. И., Дегтярева Г. В., Ефимов С. В., Терентьева Е. И. Популяционные исследования орхидных в заповеднике «Кедровая падь» // Биота и среда заповедников Дальнего Востока, 2017. — Т. 1, № 10. – С. 67–83.

Ефимов П. Г. Род *Liparis* (Orchidaceae) на территории России // Бот. журн., 2010. – Т. 95, № 10. – С. 1458–1480.

Шибнева И. В. *Liparis kumokiri* (Orchidaceae) на Дальнем Востоке России // Бот. журн., 2004. – Т. 89, № 10. – С. 1633–1636.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plant: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nordic J. Bot., 1981. – Vol. 1. – No3. – P.345–355.

Ronquist F. R., Huelsenbeck J. P. MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics, 2003. – No. 19. – P. 1572–1574.

Swofford D. L. PAUP*: version 4.0. – Sunderland, Massachusetts: Inc. Publishers, Sinauer Associates, 2003.

Tsutsumi C. Yukawa T. Taxonomic status of *Liparis japonica* and *L. makinoana* (Orchidaceae); preliminary report // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser., 2008. – Vol. 34, No. 2. – P. 89–94.

Vij S. P., Kaur P., Kaur S., Kaushal P. S. The orchid seeds: taxonomic, evolutionary and functional aspects // J. Orchid Soc., India, 1992. – Vol. 6. – P. 91–107.

УДК 528.29 (571.54)

Хемотаксономический состав видов рода *Usnea* из Республики Бурятия Chemotaxonomic studies of species genus *Usnea* from Buryatia Republic

Харпухаева Т. М.

Kharpukhaeva T. M.

ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия. E-mail: takhar@mail.ru

Institute of General and Experimental Biology SB RAS (IGEB SB RAS), Ulan-Ude, Russia

Реферат. *Usnea* – один из самых распространенных родов бореальных эпифитных лишайников. Обсуждаются хемотаксономический состав видов рода *Usnea* на территории Республики Бурятия из гербария УУН. Состав вторичных метаболитов рода *Usnea* изучался при помощи высокоэффективной тонкослойной хроматографии. Большинство образцов принадлежат к широко распространенным хемотипам, но также выявлены и более редкие.

Summary. *Usnea* – one of the widely distributed genus of boreal ephyphitic lichens. Chemotaxonomical features of *Usnea* is considered according herbaria materials of IGEB SB RAS, Ulan-Ude (UUH). Samples studied by High Performance Thin Layer Chromatography. Most samples belong to common chemotypes, but some rare chemotypes have also been detected.

Род *Usnea* Dill. ex Adans. – один из самых распространенных родов бореальных эпифитных лишайников, характеризующийся морфологической и хемотаксономической изменчивостью – существует большое количество хемотипов, сопряженных с географическими расами, часто в одном регионе могут встречаться 2 или 3 хемотипа. На территории Бурятии, по результатам исследования с использованием гербарных материалов УУН (ИОЭБ СО РАН), LE (БИН РАН), встречается 9 видов рода. Изучение морфологии и анатомии проводилось методами световой микроскопии. Проведено изучение вторичных метаболитов методами тонкослойной хроматографии. Дана краткая информация о распространении, приведена современная синонимика. Все виды *Usnea*, встречающиеся в нашем регионе – бореальные, широко распространены в Голарктике, обитают на коре деревьев и древесине. Только один вид – *U. fragilescens* var. *fragilescens*, может встречаться на камнях и замшелых скалах. Протестированные образцы из гербария УУН принадлежат к распространенным в Голарктике хемотипам. Но также обнаружены и другие хемотипы, не столь распространенные.

Материал и методики

При изучении морфологии и анатомии лишайников анатомического строения применялись стандартные методики (световая микроскопия и цветные реакции), тонкослойная хроматография (ТСХ) выполнена по методике описанной Оранжем (Orange, 2001). Были изучены образцы из гербариев УУН (ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ) (100 образцов). Образцы сравнивались с хранящимися в LE (БИН РАН, Санкт-Петербург) (40 гербарных листов). Использовались световые микроскопы, сканирующий электронный микроскоп Hitachi TM-1000. Для определения цветных реакций использовались реактивы: парафенилендиамин (Pd), 10 % р-р КОН (К), раствор гипохлорита натрия (С) и др. Содержание вторичных метаболитов изучалось из гербарных образцов УУН. Бралось по меньшей мере 2 образца от каждого вида, из разных мест произрастания. Применялись пластины для высокоэффективной хроматографии производства «Sorbfil» и 2 системы растворителей А (толуол : диоксан : ледяная уксусная кислота) и С (толуол : ледяная уксусная кислота). Использовалась вытяжка из кусочков таллома в ацетоне.

Результаты

Распространение видов на территории Бурятии и перечень изученных образцов подробно были рассмотрены ранее (Харпухаева, 2011), поэтому ниже дается краткая информация о распространении. Районы даны по Определителю... (2000). Сокращения: С – Восточный Саян (в пределах Бурятии); Сб – Саяно-Байкальский р-н (хребты Хамар-Дабан, Малый Хамар-Дабан, Джидинский, Улан-Бургасы, Морской, Голодинский, Курбинский, Тункинская котловина); Нб – нагорье Байкальское (хребты Икатский, Южно- и Северо-Муйские, Баргузинский, Байкальский, Сынныр, Верхнеангарский, котловины Верхнеангарская, Баргузинская, Муйская); Нв – нагорье Витимское (Витимское плоскогорье (в пределах Бурятии), Худанский хребет, Ципинская (Баунтовская).

1. *Usnea barbata* (L.) F.H. Wigg. s. lat. (syn. *U. scabrata* Nyl., *U. scabrata* subsp. *nylanderiana*) – Сб, Нб. Образцы *U. barbata* не содержат вторичных метаболитов.

2. *Usnea cavernosa* Tuck. – С, Сб, Нб. В образцах вида *U. cavernosa* (Джергинский и Баргузинский заповедники) обнаружен хемотип с салациновой кислотой, широко распространенный в Европе и Северной Америке (Randlane et al., 2009).

3. *Usnea dasopoga* (Ach.) Nyl. (syn. *U. dasypoga* (Ach.) Nyl., *U. filipendula* Stirt.) – Сб, Нб.

Поскольку образец *U. dasopoga* (Джергинский заповедник) был единственный в УУН, то для контроля взят образец из Красноярского края. В них обнаружены протоцетраровая или/и салациновая кислота. Рандлане (Randlane et al., 2009) указывает, что данный хемотип распространен в Европе, встречается в Японии (Ohmura, 2001). На хроматограмме образец из Бурятии дает четкое пятно, а образец из Байкита (Красноярский край), взятый для контроля – следы. В Японии иногда встречаются следы протоцетраровой кислоты (Ohmura, 2001).

4. *Usnea fragilescens* Hav. ex Lynge – С, Сб, Нб, Нв, Сел. Вторичных метаболитов нет, как в var. *fragilescens*, так и в var. *mollis* (Vain.) P. Clerc (рис. 1а). Такой хемотип не отмечался для Европы и Северной Америки. В Европе и Северной Америке отмечались хемотипы со норстиктовой, псоромовой и салациновой кислотой (Clerc, 2007; Halonen, 2000; Randlane et al., 2009). В Японии в *Usnea fragilescens* обнаружены барбатовая, 4-О-деметилбарбатовая, следы протоцетраровой и салациновой кислоты (Ohmura, 2001). Однако в той же работе Ohmura описывает расу без химических веществ, которую счи-

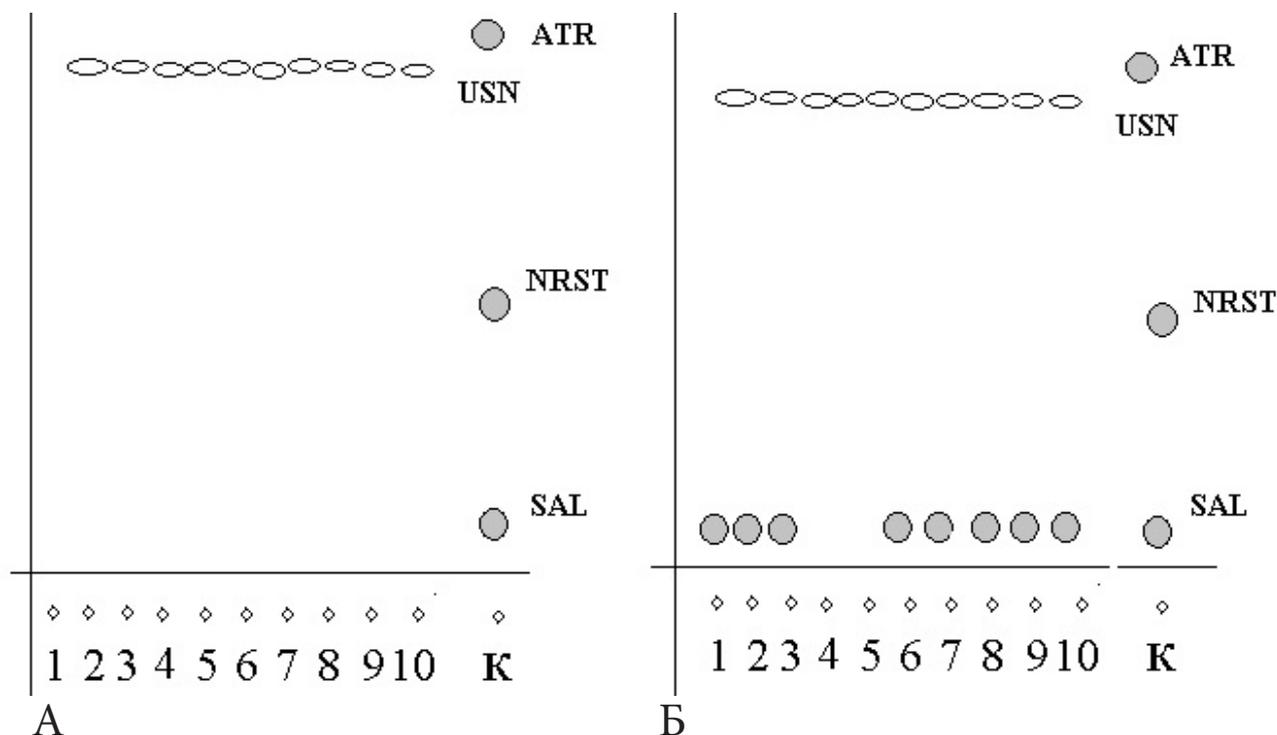


Рис. 1. Хроматограмма а) *U. fragilescens*; б) *U. glabrescens*. Условные обозначения: SAL – салациновая кислота, NRST – норстиктовая, ATR – атранорин, ТНА – тамноловая, SQU – скваматовая. К - контроль.

тает характерной и географически изолированной в Японии. Но теперь эта хемораса обнаружена в Сибири. Учитывая, что сибирские образцы рода хемотаксономически не исследованы, возможно, в дальнейшем будут обнаружены другие популяции с подобным хемотипом.

5. *Usnea glabrata* (Ach.) Vain. – Нб. В образцах *U. glabrata* не обнаружено сердцевинных веществ, подобный хемотип встречается в Европе и Северной Америке (Randlane et al., 2009).

6. *Usnea glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain. – С, Сб, Нб, Нв, Сел. В образцах выявлено 3 хемотипа: 1) с салациновой кислотой; 2) без вторичных метаболитов (рис.1 б); 3) один экземпляр с норстиктовой кислотой. Разные авторы отмечают, что первый хемотип широко распространен в Фенноскандии, второй только на востоке Фенноскандии (Halonen et al., 1999; Randlane et al., 2009). Хемотип с норстиктовой кислотой также нередкий.

7. *Usnea lapponica* Vain. – С, Сб, Нб, Нв, Сел. Среди образцов *U. lapponica* обнаружены хемотипы с салациновой кислоты и без веществ, выявляемых ТСХ; первый распространен в Европе, второй – как в Европе, так и в Северной Америке (Randlane et al., 2009). Среди изученных образцов в УУН преобладает второй хемотип (рис. 2).

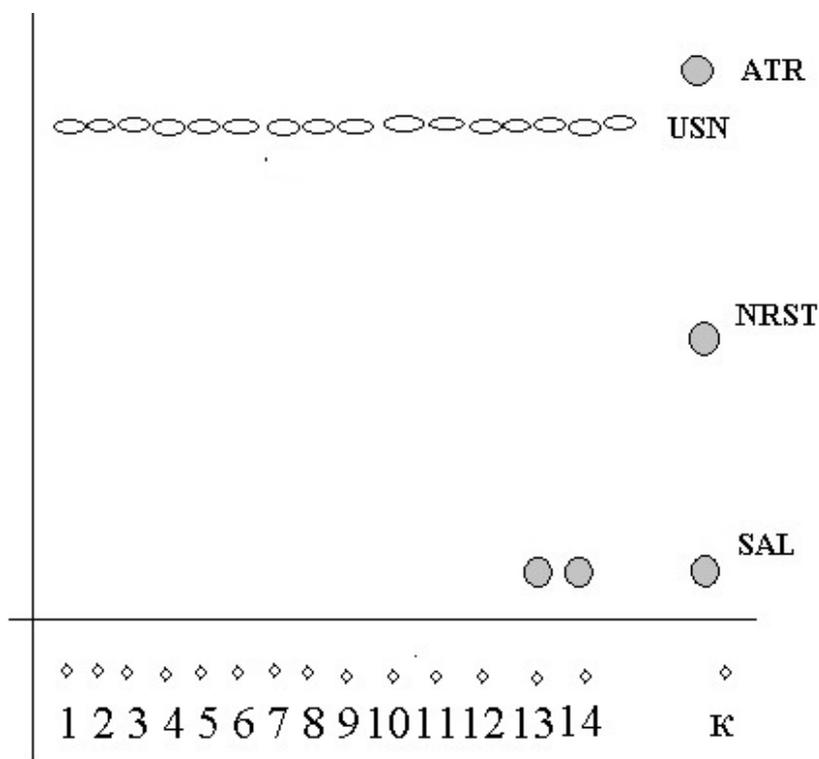


Рис. 2. Хроматограмма *U. lapponica*. Условные обозначения: SAL – салациновая кислота, NRST – норстиктовая, ATR – атранорин, ТНА – тамноловая, SQU – скваматовая. К - контроль.

8. *Usnea longissima* Ach. – С, Сб, Нб. В образце *U. longissima* из Баргузинского заповедника не выявлено сердцевинных веществ. В образце из Природного парка «Шумак» – обнаружены диффрактаевая и барбатовая кислоты.

9. *Usnea subfloridana* Stirt. – С, Сб, Нб, Нв, Сел. В образцах *U. subfloridana* обнаружено 5 хемотипов (рис. 3). Первые три – распространенные хемотипы: 1) со скваматовой и с тамноловой кислотой, 2) со скваматовой и 3) с тамноловой. Только со скваматовой кислотой – 1 экземпляр, собранный на склоне Тункинских гольцов (Восточный Саян), окрестности с. Тагархай. Данные хемотипы распространены в Европе и Северной Америке (Randlane et al., 2009; Halonen, 2000). В Японии выявлена 4-я хемораса с норстиктовой кислотой. Среди наших образцов также выявлен образец с норстиктовой кислотой (рис. 3), а также образцы без веществ, включая определенные Н. С. Голубковой. Пятый хемотип не содержащий в сердцевине вторичных метаболитов, указывался для Якутии (Gagarina et al., 2017).

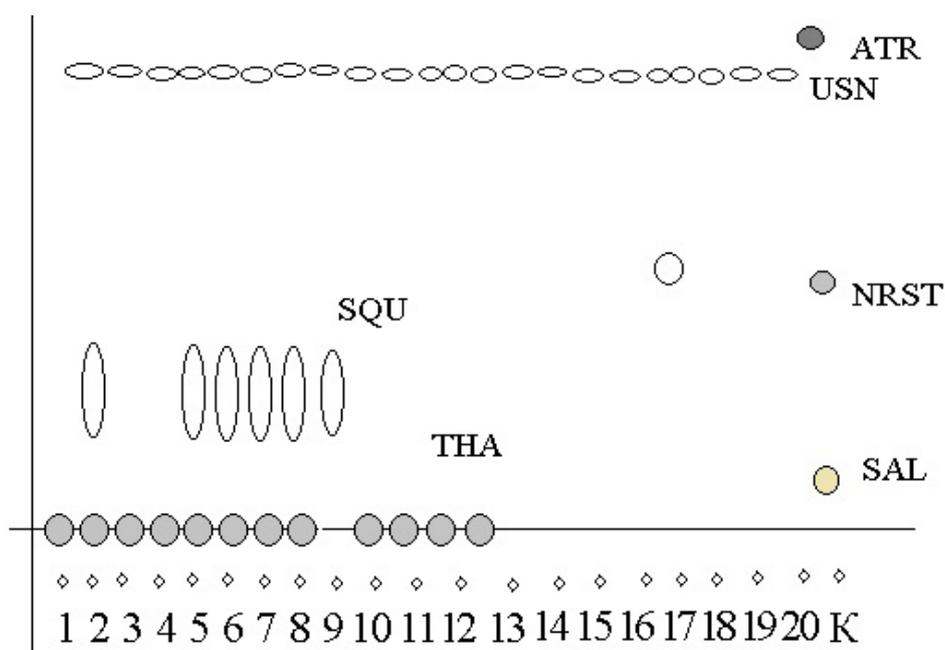


Рис. 3. Хроматограмма *U. subfloridana*. Условные обозначения: SAL – салициновая кислота, NRST – норстиктовая, ATR – атранорин, THA – тамноловая, SQU – скваматовая. К - контроль.

В образцах *U. hirta* auct. не обнаружено жирных кислот. Таким образом, подтверждается предположение (Харпухаева, 2011), что в Бурятии данный вид не встречается, а образцы являются экологическими модификациями других видов. По анатомо-морфологическим признакам образцы *U. fulvoreagens* и *U. substerilis* были переопределены как *U. subfloridana* (Харпухаева, 2011). Анализ данных образцов подтвердил переопределения: у *U. fulvoreagens* auct. анализ не показал наличия веществ в сердцевине, а у образца *U. substerilis* auct. выявлено наличие тамноловой кислоты, характерной для *U. subfloridana*.

Закключение

Это первое системное изучение хемотипов видов рода *Usnea* в Бурятии, которое показало большое разнообразие. Большинство хемотипов относятся к широко распространенным в Голарктике. Содержание веществ в сердцевине варьирует. У многих видов выявлены хемотипы с отсутствием вторичных метаболитов и количество экземпляров с таким хемотипом превышает количество экземпляров с другими хемотипами, как например, у *U. lapponica*, *U. fragilescens*. Морфологические видоизменения («щетковидные») экземпляры не показали изменения состава вторичных метаболитов, по сравнению с хорошо развитыми экземплярами тех же видов.

Обнаружен редкий хемотип *Usnea fragilescens*, приводимый из Японии. По мнению некоторых авторов, разнообразие хемотипов указывает на вероятность интрогрессии и межвидовой гибридизации (Mark et al., 2016), а также географических рас, так различается содержание метаболитов в североамериканских, японских и восточноазиатских, североамериканских образцах (Halonen, 2000; Randlane et al., 2009; Ohmura, 2001). Например, при наличии пяти хемотипов у *U. subfloridana*: три из них распространены циркумполярно, а два встречаются в Японии и Якутии. В том числе хемотип *Usnea fragilescens* без химических веществ, описанный для Японии (Ohmura, 2001).

Благодарности. Исследования выполнены в рамках бюджетного проекта ИОЭБ СО РАН № АААА-А17-117011810036-3; ФАНО 0337-2016-0001.

ЛИТЕРАТУРА

Определитель растений Бурятии / Аненхонов О. А. и др. – Улан-Удэ, 2001. – 672 с.

Харнухаева Т. М. Виды рода *Usnea* (Parmeliaceae) в Республике Бурятия / Нов. сист. низш. раст. – СПб, М.: КМК, 2011. – Т. 45. – С. 257–267

Clerc P. Systematics of the *Usnea fragilescens* aggregate and its distribution in Scandinavia // Nordic J. Bot., 2007. – Vol. 7, № 4. – P. 479–495.

Gagarina L. V., Poryadina L. N., Chesnokov S. V., Konoreva L. A. The lichen genus *Usnea* Dill. ex Adans. in the Sakha Republic (Yakutia) // Botanica Pacifica. – 2017. 6(1). – P. 31–36.

Halonen P. Studies on the genus *Usnea* in East Fennoscandia and Pacific North America / Acta Universitatis Ouluensis, A Scientiae Rerum Naturalium Vol. 240. – 2000. – P. 1–29.

Halonen P., Myllys L., Ahti T., Petrova O. The lichen genus *Usnea* in East Fennoscandia. III. The shrubby species. // Ann. Bot. Fennici.– Helsinki, 1999. – Vol. 36. – P. 235–256.

Mark K., Saag, L., Leavitt, S.D., Will-Wolf, S., Nelsen, M.P., Tõrra, T., Saag, A., Randlane, T., Lumbsch, H.T. Evaluation of traditionally circumscribed species in the lichen-forming genus *Usnea*, section *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycota) using a six-locus dataset. – Organisms Diversity & Evolution, 2016. – Vol. 16. – P. 497–524.

Ohmura Y. Taxonomic study of the genus *Usnea* (lichenized Ascomycetes) in Japan and Taiwan // J. Hattori Bot. Lab, 2001. – № 90. – P. 1–96.

Orange A., James P. W., White F. J. Microchemical Methods for the Identification of Lichens // British Lichen Society, 2001. – 101 p.

Randlane, T., Tõrra, T., Saag, A., Saag, L. Key to European *Usnea* species. The Diversity of Lichenology: Jubilee, 2009. – Vol. 100 (100) – P. 419–462.

РОЛЬ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ В ИЗУЧЕНИИ И СОХРАНЕНИИ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ. ОХРАНА РАСТЕНИЙ

УДК 581.48:581.526:635(74)

**Интродукция некоторых видов из рода опунция (*Opuntia* (Tourn.) Mill.)
в Челябинской области**

**Introduction of some species from the genus *Opuntia* (Tourn.) Mill.
in Cheiyabinsk region**

Агапов А. И.¹, Шакина Т. Н.²

Agapov A.I.¹, Shakina T. N.²

¹ Южно-Уральский государственный гуманитарно-педагогический университет, НИЛ «Интродукции растений»,
г. Челябинск, Россия. E-mail: agaplex11@mail.ru

² Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского, УНЦ «Ботанический сад», г. Саратов, Россия.
E-mail: shakinatn@mail.ru

¹ South Ural state University of Humanities and education, scientific laboratory of plant introduction, Chelyabinsk, Russia

² The Educational Centre «Botanical Garden» of N. G. Shernyshevsky Saratov State University, Saratov, Russia

Реферат. В статье рассмотрен опыт интродукции некоторых видов опунций *Opuntia phaeacantha* Engelm. var. *samanchica*; *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. × *phaeacantha*; *Opuntia fragilis* (Nutt.) Haw. × *humifusa*; *Opuntia fragilis* (Nutt.) Haw.; *Opuntia polyacantha* Haw. (желтая форма); *Opuntia aurea* E.M.Baxter cv. ‘Pony’ в Челябинской области. Представлены предварительные итоги интродукционного испытания опунций. Выделены два культивара, обладающие высокими адаптивными свойствами: *O. polyacantha* (желтая форма) и *O. aurea* cv. ‘Pony’. Определены факторы, которые лимитируют выращивание опунций в Челябинской области. Даны рекомендации, позволяющие ослаблять негативное влияние климатических условий в районе интродукции.

Summary. In the article experience of introduction of some species prickly pear *Opuntia phaeacantha* Engelm. var. *samanchica*; *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. × *phaeacantha*; *Opuntia fragilis* (Nutt.) Haw. × *humifusa*; *Opuntia fragilis* (Nutt.) Haw.; *Opuntia polyacantha* Haw. (yellow form); *Opuntia aurea* E.M.Baxter cv. ‘Pony’ in Chelyabinsk region is considered. The preliminary results of introduction test of the prickly pear are presented. Two cultivars with high adaptive properties are distinguished: *O. polyacantha* Haw. and *O. aurea* E.M.Baxter cav. ‘Pony’. The factors that limit the cultivation of prickly pear in the Chelyabinsk region are revealed. Recommendations are given to reduce the negative impact of climatic conditions in the area of introduction.

Род *Opuntia* (Tournef.) Mill. относится к семейству *Cactaceae* Juss. и насчитывает около 190 видов. Большинство представителей этого обширного семейства – своеобразные колючие растения, приспособившиеся к жизни в пустынных и малоплодородных плоскогорьях. Кактусы являются эндемичными растениями Америки, а самая богатая страна по числу видов кактусов – Мексика. Суккуленты занимают большие территории с самыми различными почвенно-климатическими условиями. Наименование рода дано по названию греческой местности Опунт (Opunt), куда впервые в Европу были завезены его виды. Во многих странах виды рода *Opuntia* используются как декоративные растения. Большинство представителей рода засухоустойчивые, малотребовательные к почве, переносят пониженные температуры. Опунции встречаются в крайне экстремальных условиях с резкими температурными колебаниями (от +50 до –40 С) благодаря большой экологической пластичности, так как лучше других суккулентов приспособлены к суровым зимам, поскольку перед наступлением холодов сами обезвоживаются. В этом сморщенном состоянии их зачастую принимают за засохшие или погибшие растения. С наступлением весеннего тепла опунции заново набирают тургор и уже к началу лета готовы к цве-

тению. В связи с этим виды рода *Opuntia* являются наиболее интересным объектом для интродукции в различных климатических зонах, так как обладают большой устойчивостью к изменению в новых экологических условиях (Васильева, Серов, 2009; Пирко, 2017; Тахмазова и др., 2017).

Целью работы было определить возможность интродукции видов опунций в зоне Южного Урала, выявить условия их успешного произрастания в суровых климатических условиях, установить декоративный период для использования в ландшафтном дизайне. Для исследования были взяты следующие виды зимостойких североамериканских опунций: *Opuntia phaeacantha* Engelm. var. *camanchica*; *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. × *phaeacantha*; *Opuntia fragilis* (Nutt.) Haw. × *humifusa*; *Opuntia fragilis* (Nutt.) Haw.; *Opuntia polyacantha* Haw. (желтая форма); *Opuntia aurea* E.M.Baxter cv. 'Pony'. Материал для исследования был получен от коллекционеров Московской и Воронежской областей в виде саженцев-члеников, без корневой системы.

Челябинская область расположена почти в центре громадного материка Евразии, к востоку от Уральского хребта, на большом удалении от морей и океанов, прежде всего от Атлантики. Климат области является умеренно континентальным. Количество и распределение осадков в течение всего года определяется главным образом прохождением циклонов над территорией области. Больше осадков выпадает в пределах горной части области (Златоуст–704 мм), меньше – в лесостепном Зауралье (Челябинск–439 мм), а еще меньше в степной зоне на юге области (Бреды–351 мм). Ветровой режим на территории области зависит от особенности размещения основных центров действия атмосферы и изменяется под влиянием орографии. Сложный рельеф, большая протяженность с севера на юг позволяют в области выделить 3 зоны, различающиеся как по рельефу, так и по климатическим характеристикам: горнолесная, лесостепная и степная. Район интродукции опунции находится в климатической зоне лесостепи. Постоянный снежный покров образуется 15–18 ноября и сохраняется 145–150 дней. Высота снежного покрова составляет 30–40 см, но в малоснежные зимы бывает на 10–15 см меньше. Метели наблюдаются в течение 30–35 дней, общей продолжительностью 220–270 часов. Глубина промерзания почвы до 170 см. Средняя температура января равняется минус 15,5–17,5 °С. В суровые зимы она может опускаться до –25–29 °С. Абсолютный минимум температуры воздуха достигал –42–49 °С. Средняя температура воздуха в июле равняется +18–19°С. Годовое количество осадков равняется 410–450 мм. Наибольшее количество осадков приходится на июль (Климатические условия...).

Интродукционное исследование проводилось с 2012 по 2017 гг. Для оценки адаптационной способности и прогнозирования успешности интродукции изучали биоэкологические характеристики, акцентируя внимание на морозо- и зимостойкость, а также особенности сезонного и онтогенетического развития. Исследования проводили с использованием общепринятых методик.

В результате проведенных испытаний установлено, что все образцы опунции были зимостойки и достаточно хорошо переносили климатические условия Челябинской области. Саженцы опунции были высажены весной 2012 г. в отдельные горшки с песчано-почвенной смесью для укоренения. В виду отсутствия приростов в весенний период растения сохранялись в условиях оранжереи при температуре +15 и были высажены весной следующего года. Опытные экземпляры высаживались в условиях лесостепной части города Челябинска. Посадка была проведена на приподнятую (10 см) гряду и альпийскую горку с поднятием в высокой точке 50 см. В первый год развитие изученных видов происходило увеличением общего количества члеников от 1 до 3-х. Размеры были как у исходных форм, взятых для изучения. Из всех изученных видов опунций цвели *O. polyacantha* (желтая форма) и *O. aurea* cv. 'Pony'. Цветение наступало через два месяца после схода снега и спустя полтора месяца после восстановления от осеннего обезвоживания. Цветение в 2014 и 2015 гг. практически совпало по датам (25 и 28.06), а вот цветение в затяжную и холодную весну 2017 г. наблюдалось 15.07. Повторного цветения в течение вегетационного периода отмечено не было. Повреждаемость болезнями и вредителями не зафиксирована. В 2015 г. в середине сентября были собраны семена с цветущих видов *O. polyacantha* и *O. aurea* cv. 'Pony', которые были высеяны без стратификации. На данный момент происходит нарастание семян. Остальные виды, участвовавшие в исследовании не доходят до генеративного этапа ввиду потери части растений из-за вымокания.

В результате интродукционных испытаний у изученных видов опунций выявлены специфические особенности культивирования:

1. осеннее обезвоживание наступает после первых заморозков, после которого растение сморщивается и полегает. Растение восстанавливает тургор в первой декаде мая и приступает к активному росту;

2. отмечено появление на растениях гнили весной при снеготаянии и в период сильных дождей, а также при вмерзании в лед сегментов опунций;

3. в весенний период зарегистрировано выгорание растений опунций.

Подгорание приводит к потере (загнивание и высыхание) части сегмента опунции, на полное обновление которого уходит 1–2 года (Агапов, 2016).

Для защиты от солнца использовали укрытие белым нетканым материалом, удаление которого проводилось после восстановления тургора. Благодаря применению укрытия происходила частичная потеря растения. В виду малого количества экземпляров участвовавших в исследовании видов опунций, на зиму они укрывались суховоздушным способом, с оставлением места для циркуляции воздуха. Фактически из всех наблюдаемых видов можно выделить два культивара, обладающие высокими адаптивными свойствами, так как они цветут и плодоносят, давая жизнеспособные семена – это *O. polyacantha* (желтая форма) и *O. aurea* сав 'Pony'. Остальные виды требуют дальнейшего изучения, так как за время испытания сильно повреждались в природно-климатических условиях региона. Одним из приоритетных направлений дальнейшей интродукции опунций на Южном Урале является изучение возможности их зимовки без использования укрытия.

Таким образом, предварительные интродукционные испытания видов рода *Opuntia* в

Челябинской области показали, что в целом в природно-климатических условиях рост и развитие исследуемых опунций проходили нормально. Главными факторами, которые оказывают негативное влияние на опунции, являются условия перезимовки (резкие колебания температуры, связанные с частыми оттепелями, застой воды в почве) и весеннее выгорание. Следует отметить, что в условиях района интродукции вредителями и болезнями опунции не повреждались. Для высадки можно рекомендовать более высокую высадку на каменистых композициях (альпийская горка, чешская скалка), чтобы избежать выпадения растений от подмокания, а также их укрытие на зиму для предотвращения выгорания.

ЛИТЕРАТУРА

Агапов А. И. Редкие суккуленты в садовой культуре Челябинска: опыт выращивания // Актуальные вопросы естествознания Южного Урала: мат. Всерос. науч. -практ. конф. с междунар. участ. (07 декабря 2016 г., Челябинск). – Челябинск: ЧелГУ, 2016. – С. 20–22.

Васильева И., Серов Д. Интродукции видов рода *Opuntia* (Tournef.) Mill. (Cactaceae) на северо-западе России и ограничивающие ее факторы // Интродукція та збереження рослинного різноманіття, 2009. – Вып 19/24. – С. 53–54.

Климатические условия Челябинской области. URL: <http://troitsk74.ru/> (дата обращения 1.05.2018)

Пирко И. Ф. Зимостойкие опунции в Донецком ботаническом саду // Проблемы и перспективы развития современной ландшафтной архитектуры: мат. всерос. науч. -практ. конф. с междунар. участ. (25–28 сентября 2017 г., Симферополь). – Симферополь, 2017. – С. 137–142.

Тахмазова Д. Н., Гасымов Ш. Н., Исламова З. Б. Выращивание некоторых видов кактуса в закрытом грунте ЦБС НАН Азербайджана // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования: Сб. мат. III междунар. науч.-практ. конф. (21–26 августа 2017 г., Астрахань). – Астрахань: индивидуальный предприниматель Сорокин Роман Васильевич, 2017. – С. 206–210.

УДК 582.542.1(571.56)

Дикорастущие злаки Якутии в интродукции Using of native grasses of Yakutia in introduction to the culture

Борисова С. З.

Borisova S. Z.

Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова, г. Якутск, Россия. E-mail: borisova_sz@mail.ru

M. K. Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russia

Реферат. Интродукция растений природной флоры является важной задачей ботанических садов. Флора Якутии насчитывает 216 видов, 46 родов сем. Poaceae. Виды родов *Poa*, *Elymus*, *Festuca*, *Calamagrostis*, *Puccinellia* и *Agrostis* составляют 53 % всех злаков Якутии. Преобладающей экологической группой по отношению растений к увлажнению является мезофитная (59 % от числа злаков Якутии), ксерофитная и гигрофитная группы представлены 18 и 23 % соответственно. Интродукционная изученность сем. Poaceae невысока и составляет 24,5 % от числа дикорастущих видов флоры Якутии. Успешно выращиваются и сохраняются в коллекциях ботанических садов Якутии редкие виды *Calamagrostis pseudophragmite*, *Cleistogenes squarrosa*, *Elytrigia villosa*, *Festuca komarovii*, *Helictotrichon krylovii*.

Summary. Plant introduction of natural flora is important task for the botanical gardens. Flora of Yakutia includes 216 species and 46 genera of the Poaceae family. Species of genera *Poa*, *Elymus*, *Festuca*, *Calamagrostis*, *Puccinellia* and *Agrostis* constitute 53 % of all cereals in Yakutia. Mesophytes account for 59 % of all species, xerophytes and hygrophytes account 18 and 23 %, respectively. Cultivated plants of the Poaceae family account for 25 % of all cereals. Rare species such as *Calamagrostis pseudophragmite*, *Cleistogenes squarrosa*, *Elytrigia villosa*, *Festuca komarovii*, *Helictotrichon krylovii* are successfully grown and preserved in the collections of the botanical gardens of Yakutia.

Семейство Poaceae Barnhart – одно из крупных во флоре Якутии. Интерес к этому семейству обусловлен, в первую очередь тем, что сельское хозяйство Республики Саха (Якутия) носит животноводческий характер и особое внимание уделяется кормовой базе. Интродукционные исследования кормовых растений были заложены в 60-е гг. прошлого столетия. Одним из ведущих направлений стало введение в культуру местных и инорайонных видов луговых растений и развитие лугового семеноводства (Тавровский, 1969; Травосеяние ..., 1989). На основе сбора и изучения в культуре генофонда луговых и степных растений выявлены виды с повышенной продуктивностью, выведены местные сорта для сельского хозяйства (Павлов и др., 2006). Многолетние исследования естественных сенокосов и пастбищ выявили особенности их продуктивности, флористический состав, биоэкологические особенности, а также химический состав кормовых растений. В ходе интродукции растений выделены местные виды злаков, которые могут использоваться в озеленении и рекультивации (Петрова, 1984; Кадастр ..., 2001; Каталог ..., 2012).

Во флоре Якутии насчитывается 216 видов и подвидов из 46 родов сем. Poaceae (Конспект ..., 2012). Виды родов *Poa*, *Elymus*, *Festuca*, *Calamagrostis*, *Puccinellia* и *Agrostis* составляют 53 % всех злаков Якутии, 23 рода включают от 2 до 9 видов (38 % всех злаков), одновидовых родов 20 (табл.).

Преобладающей экологической группой по отношению растений к увлажнению является мезофитная (59 % от числа злаков Якутии), ксерофитная и гигрофитная группы представлены 18 и 23 % соответственно.

Охране подлежат 20 видов (Красная книга ..., 2017). Это эндемичные злаки северо-востока России *Helictotrichon krylovii* (Pavlov) Henrard, Сибири и Дальнего Востока – *Hyalopoa lanatiflora* (Roshev.) Tzvelev s. str., Якутии – *Elytrigia villosa* (Drobov) Tzvelev, *Festuca karavaevii* E. Alexeev, *F. skrjabinii* E. Alexeev, *Koeleria karavajevii* Govor., *K. skrjabinii* Karav. et Tzvelev, *Poa trautvetteri* Tzvelev. Виды, встре-

Таблица

Таксономическое разнообразие злаков флоры Якутии и их интродукционная изученность

№	Род	Число видов		
		во флоре Якутии	в интродукции	редких растений Якутии
1	<i>Achnatherum</i> Beauv.	2	1	
2	<i>Agropyron</i> Gaertn.	2	1	
3	<i>Agrostis</i> L.	10	3	
4	<i>Alopecurus</i> L.	7	3	
5	<i>Apera</i> Adans.	1	0	
6	<i>Arctagrostis</i> Griseb.	2	0	
7	<i>Arctophila</i> (Rupr.) Anderss.	1	0	
8	<i>Avena</i> L.	1	0	
9	<i>Beckmannia</i> Host	2	1	
10	<i>Brachypodium</i> Beauv.	1	0	
11	<i>Bromopsis</i> Fourr	6	4	
12	<i>Calamagrostis</i> Adans.	16	1	2
13	<i>Cinna</i> L.	1	0	1
14	<i>Cleistogenes</i> Keng	1	1	1
15	<i>Deschampsia</i> Beauv.	9	0	
16	<i>Dupontia</i> R. Br.	3	0	
17	<i>Echinochloa</i> Beauv.	1	0	
18	<i>Elymus</i> L.	20	3	
19	<i>Elytrigia</i> Desv.	3	2	1
20	<i>Eragrostis</i> Wolf	2	0	
21	<i>Eriochloa</i> Kunth	1	0	
22	<i>Festuca</i> L.	18	6	4
23	<i>Glyceria</i> R. Br.	3	0	
24	<i>Helictotrichon</i> Bess.	3	3	1
25	<i>Hierochloe</i> R Br.	6	3	
26	<i>Hordeum</i> L.	3	2	
27	<i>Hyalopoa</i> (Tzvel.) Tzvel.	2	0	1
28	<i>Hystrix</i> Moench	1	0	
29	<i>Koeleria</i> Pers.	5	2	2
30	<i>Leymus</i> Hochst.	5	0	
31	<i>Limnas</i> Trin.	1	1	
32	<i>Melica</i> L.	3	0	2
33	<i>Millium</i> L.	1	0	
34	<i>Panicum</i> L.	1	0	
35	<i>Phalaris</i> L.	1	0	
36	<i>Phalaroides</i> Wolf	1	0	
37	<i>Phippsia</i> (Trin.) R. Br.	2	0	
38	<i>Phleum</i> L.	2	1	

Таблица (окончание)

39	<i>Phragmites</i> Adans.	1	0	
40	<i>Pleuropogon</i> R. Br.	1	0	
41	<i>Poa</i> L.	37	9	3
42	<i>Psathyrostachys</i> Nevski	1	1	
43	<i>Ptilagrostia</i> Griseb.	2	0	1
44	<i>Puccinellia</i> Parl.	13	3	
45	<i>Schizachne</i> Hack.	1	0	1
46	<i>Scolochloa</i> Link	1	0	
47	<i>Setaria</i> Beauv.	1	1	
	<i>Stipa</i> L.	3	1	
	<i>Trisetum</i> Pers.	5	0	
	Всего:	216	53	20

чающиеся спорадически и имеющие небольшую численность популяций – *Festuca komarovii* Krivot., *Poa abbreviate* R. Br., *P. filiculmis* Roshev. А также широко распространенные виды, граница ареалов которых проходит на территории Якутии – *Calamagrostis arctica* Vasey, *C. pseudophragmites* (Hall. fil.) Koel., *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Festuca pseudosulcata* Drob., *Melica nutans* L., *M. turczaninowiana* Ohwi, *Ptilagrostis alpine* (Fr. Schmidt) Sipl., *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi.

Для обозначения доли видов растений, прошедших первичную интродукцию, к общему числу видов флоры того или иного района Г. Н. Андреевым (1975) введено понятие «интродукционная изученность флоры». Привлечение в культуру видов отдельных родов неравнозначно (табл.), преимущественно это луговые и степные растения Центральной Якутии. Злаки Северной и Западной Якутии мало изучены в интродукционном отношении (Кадастр ..., 2001; Павлов и др., 2006; Каталог ..., 2012; Интродукция ..., 2017). Интродукционная изученность сем. Роасеае невысока и составляет 24,5 % всех дикорастущих злаков флоры Якутии. Успешно выращиваются и сохраняются в коллекциях ботанических садов Якутии редкие виды *Calamagrostis pseudophragmite*, *Cleistogenes squarrosa*, *Elytrigia villosa*, *Festuca komarovii*, *Helictotrichon krylovii* (Кадастр ..., 2001; Каталог ..., 2012; Красная книга ..., 2017).

Флора Якутии, как и обширной территории Сибири, до сих пор недостаточно изучена и является ценным объектом для интродукции (Куприянов и др., 2015; Интродукция, 2017). Повсеместное распространение злаков, разнообразие жизненных форм, экологическая пластичность, высокоустойчивость к климатическим условиям региона дает возможность расширить исследования в поисках новых видов для введения в культуру.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев Г. Н.** Интродукция травянистых растений в субарктику. – Л.: Наука, 1975. – 166 с.
- Интродукция растений природной флоры Сибири / ред. А. Н. Куприянов, Е. В. Банаев. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2017. – 495 с.
- Кадастр интродуцентов Якутии: Растения природной флоры Якутии / Н. С. Данилова, С. З. Борисова, А. Ю. Романова и др. – М.: МАИК «Наука/Интерпериодика», 2001. – 167 с.
- Каталог растений Якутского ботанического сада / Н. С. Данилова, Т. С. Коробкова, П. С. Егорова и др. – Новосибирск: Наука, 2012. – Т. 1. – 163 с.
- Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения / сост. Л. В. Кузнецова, В. И. Захарова. – Новосибирск: Наука, 2012. – 272 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / Отв. ред. Н. С. Данилова. – М.: Изд-во «Реарт», 2017. – 412 с.

Куприянов А. Н., Буко Т. Е., Роднова Т. В., Пшеничкина Ю. А., Прокопьев А. С., Астафурова Т. П., Данилова Н. С., Коробкова Т. С., Ванюшина Е. Н., Гордеева Г. Н., Ачимова А. А., Борисова С. З. Интродукция растений природной флоры Сибири: итоги и перспективы // Бюлл. Гл. ботан. сада, 2015. – № 1. – С. 9–15.

Павлов Н. Е., Томская Ф. Г., Софронова Е. П. Интродукция и селекция кормовых трав в Якутии (пырейник сибирский, кострец безостый, ломкоколосник ситниковый). – Новосибирск: ИПЦ «Юпитер», 2006. – 240 с.

Петрова А. Н. Коллекция газонных растений в Ботаническом саду // Интродукция декоративных растений в Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1984. – С. 29–37.

Тавровский В. А. Развитие биологических исследований в Якутии за 50 лет Советской власти // Основные итоги биологических исследований в Якутской АССР. Якутск: Кн. изд-во, 1969. – С. 3–12.

Травосеяние в Якутии. – Якутск: Кн. изд-во, 1989. – 224 с.

УДК 634.524;58.006;581.4;581.9

Интродукция видов рода *Cotoneaster* Medik. флоры Бурятии в ботаническом саду им. акад. А. В. Фомина Киевского национального университета им. Тараса Шевченко

Introduction of the species of the genus *Cotoneaster* Medik. from the Buryatia flora in the Botanical Garden acad. A. V. Fomin of Taras Shevchenko National University of Kiev

Гревцова А. Т.¹, Вакуленко Т. Б.²

Grevtsova A. T.¹, Vakulenko T. B.²

¹ Ботанический сад им. академика А. В. Фомина Киевского национального университета, Киев, Украина. E-mail: grevtsova_1940@ukr.net

² Ботанический сад им. Н. Н. Гришка НАН Украины, Киев, Украина. E-mail: botanicukr@gmail.com

¹ Botanical Garden named after acad. A. V. Fomin of Kiev Taras Shevchenko National University, Kiev, Ukraine

² Botanical garden named after N. N. Grishka, Kiev, Ukraine

Реферат. Приведены морфологические описания побегов, листьев, цветков, плодов трех видов *Cotoneaster* флоры Бурятии *in situ*, интродуцированных в Ботаническом саду им. акад. А. В. Фомина Киевского национального университета имени Тараса Шевченко.

Summary. Morphological descriptions of shoots, leaves, flowers, fruits of three species of *Cotoneaster* from the flora of Buryatia *in situ*, introduced into the Botanical Garden named after acad. A. V. Fomin of Kiev Taras Shevchenko National University have been carried out.

В конце XX и в начале XXI вв. интродукция растений становится основным звеном сохранения биологического разнообразия в условиях *ex situ*. Многие исчезнувшие и исчезающие виды нашли убежища в ботанических садах, дендрариях, альпинариях, а также в заказниках и заповедниках. Ботанический сад им. акад. А. В. Фомина Киевского национального университета им. Тараса Шевченко на территории Украины стал центром сохранения представителей рода Кизильник *Cotoneaster* Medik. Коллекция этих растений создавалась методом родовых комплексов Ф. Н. Русанова (1977), начиная с 1972 г., в настоящее время является самой большой в Восточной Европе, включает 200 видов и культиваров. Привлечение исходного материала кизильников флоры бывшего СССР происходило путем сбора семян и живого материала в местах естественного произрастания (Гревцова, 1999). Сибирская экспедиция Ботанического сада им. акад. А. В. Фомина состоялась 24 июля – 17 августа 1983 г. по маршруту: Иркутск – Давша – Нижне-Ангарск – Северо-Байкальск – Улан-Удэ – Кяхта – Иркутск – Чита – Москва – Киев.

Ареал большинства видов *Cotoneaster* Medik. расположен в горных районах Азии. Полиморфный род *Cotoneaster* представлен по данным J. Fryer et V. Nyholm (2009) 462 таксонами и состоит из 2-х подродов – *Chaenopetalum* и *Cotoneaster*, включает 11 секций и 37 серий.

В своем сообщении мы приводим морфологические описания побегов, листьев, цветков, плодов видов рода *Cotoneaster* флоры Якутии, культивируемых в Ботаническом саду им. акад. А. В. Фомина. Форму листовой пластинки устанавливали в соответствии с Атласом по описательной морфологии (Федоров и др., 1956), а окраску листьев и плодов определяли по шкале цветов (Бондарцев, 1954). Семена изучали с помощью микроскопа Stemmi – 2000.

Subgenus *Cotoneaster*. Section *Cotoneaster*, Series *Melanocarpi*

C. commixtus (С. К. Schneider) Flinck et Hylmo – кизильник смешанный (рис. 1, 2).

Привезен живыми растениями из Бурятии: г. Кяхта, окрестности города, около пивзавода (06.08.1983 г.). Прямостоячий, с узкой кроной, густооблиственный кустарник до 3 м высоты. Молодые побеги б3 желто-зеленые, густошетиnistоволосистые; однолетне – ж7 темно-зеленые, с растрескивающимся белым налетом; двухлетние – б6 грязно-бурые, тусклые, с редкими белыми чечевичками; трехлетние – п2 темно-умбровые с потемневшими чечевичками. Листья яйцевидные, эллиптические 16–38×13–25 мм. На верхушке закругленные, часто с выемкой, у основания закругленные; сверху и7 зелено-малахитовые, по краю волосистые; снизу и3 синеvато-серые, войлочные, с выступающей центральной жилкой и 5-ю парами боковых жилок. Черешки 3–5 мм, густоволосистые. Прилистники 3 мм, шиловидные, густоволосистые, фиолетово-карминовые. Цветки в щитках, расположенных горизонтально над листьями, а за тем с поникшими книзу бутонами под листьями. Соцветия (5)6–11(13) – цветковые, в пазухах (1)2 листьев, состоят из 2–3 полузонтиков. Цветоносы 10–15 мм, цветоножки 5–10 мм, голые. Венчик 3–5 мм в диаметре, лепестки прямостоячие, короткие, слабозеловые или грязно-белые, чашелистики широкотреугольные, тупые или заостренные, голые, чашечка голая. Тычинок 20. Тычиночные нити белые, у основания иногда слабозеловые, пыльники белые. Пестик из 2–3 столбиков. Плоды в поникших щитках, по 1–3. округлые, округло-продолговатые, 6–8 x 6–10 мм, о7 умбровые, о1 черные с сизым налетом, тусклые; плодоносы 10–20 мм, плодоножки 10–23 мм (30 мм у единичных плодиков). Гипантий не сросшийся, с остатками тычинок, голый. Косточек 2–3(4), 4x4 мм и 4x3 мм, округлые, обратноширокояйцевидные, на верхушке закругленные, у основания закругленные или широкотреугольные. Гипостиль с дорсальной стороны б2 красновато-бурый, з5 коричнеvато-бурый, тусклый. Щиток занимает 2/3 или 3/4 дорсальной стороны косточки, выпуклый, с глубокой трещинкой по длине, к7 бистровый. Линия разделения щитка и гипостиля четкая. Гипостиль свисает над щитком. Косточки с вентральной стороны с отличиями. Если их 2, то одна с углублением, а вторая – с выступом в виде валика; если их 3, то они двухгранные с плоскими гранями и ребром. Место прикрепления столбика находится на верхушке косточки. Плоды созревают в августе.



Рис. 1. *Cotoneaster commixtus* (С.К. Schneider) Flinck et Hylmo.

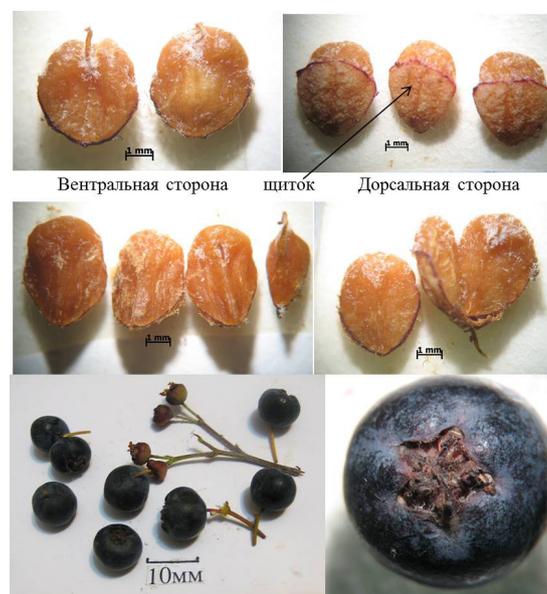


Рис. 2. Плоды и косточки *C. commixtus*.

Subgenus *Cotoneaster*. Section *Cotoneaster*, Series *Melanocarpi*

***C. kyachticus*, species nov.** – кизильник кяхтинский (рис. 3, 4).

Привезен живым растением из Якутии: г. Кяхта, окрестности города, около пивзавода (06.08.1983 г.). Прямостоячий, ветвистый кустарник до 2,5 м высоты. Молодые побеги а7 бледно-бирюзовые, войлочные, позже е4 темно-оливковые, волосистые, с белыми чечевичками; однолетние – м3

грязно-буро-фиолетовые, со сходящим белым налетом и белыми чечевичками; двухлетние – p2 темно-умбровые, с коричневыми чечевичками; трехлетние – a2 темно-серые. Листья почти кожистые, эллиптические, яйцевидные, редко почти округлые (23)35–55 × (15)23–35 мм, на верхушке закругленные, редко с выемкой, у основания закругленные или широкотреугольные; на стерильных побегах заостренно-эллиптические, яйцевидные 45–70 × 30–50 мм; на верхушке закругленные или вытянутые, с острием, у основания закругленные; сверху ж7 темно-зеленые, тусклые или лоснящиеся, слабоморщинистые, волосистые, с более густым опушением по центральной жилке, по краю бахромчатые; снизу б2 синевато-зеленые, войлочные, с выступающей центральной жилкой и (3) 4 (5) парами боковых жилок, позже с уменьшающимся опушением. Черешки 3–5 мм, вначале войлочные, затем густошетино-столовостовосистые. Прилистники шиловидные, 3–5 мм, фиолетово-карминовые, густоволосистые. Цветки в поникающих щитках, в пазухах из 3-х листьев или на концах веточек 10–15 мм, облиственных тремя листками. Соцветия 6–9 (12) – цветковые из 2–4 полузонтиков и одного бутона на длинной оси. Цветоносы 10 мм, цветоножки 10–15 и 20–30 мм, редковолосистые или почти голые. Венчик 3–5 мм в диаметре, лепестки розовые, у основания более интенсивно окрашенные или с карминовым пятнышком у основания, с ноготком, 2×3 и 3×3 мм. Чашелистики широкотреугольные, по краю карминовые, голые. Чашечка голая. Тычинок 9–11, тычиночные нити светлые, пыльники к4 каштановые. Плоды в щитках, округлые, округло-сплюснутые, по (1–2)3–5(15), вначале д6 малиновые, затем к4 каштановые, о7 умбровые, о1 сливово-черные. 7–10 × 7–12 мм, тусклые, голые; плодоносы длиной (8)1–15(20) мм; плодоножки (3)5–10(15) мм, а у единичных плодиков 13–23 мм. Гипантий не сросшийся, с остатками тычинок, голый или с сизым налетом. Косточек 2–3, 4–5 × 3–4 мм, овальные, продолговато-овальные, на верхушке закругленные, у основания закругленные или широкотреугольные. Гипостиль с дорсальной стороны к7 бистровый, лоснящийся. Щиток занимает 2/3 дорсальной стороны косточки, опуклый, посредине с валиком, иногда с глубокой трещинкой, п1 оливковый. Линия разделения щитка и гипостыля четкая. Гипостиль свисает над щитком. Косточки с вентральной стороны более-менее плоские (если их 2), с выступающим по центру ребрышком или двухгранные (если их 3) с гладенькими боками и четким ребром. Место прикрепления столбика находится на верхушке в небольшом углублении. Плоды созревают в конце июля – начале августа.



Рис. 3. *Cotoneaster kyachticus* species nov.

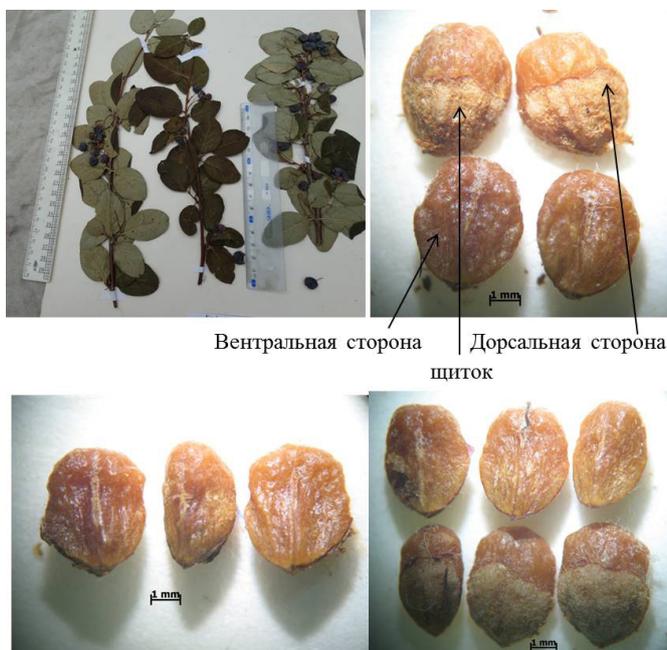


Рис. 4. Плоды и косточки *C. kyachticus*, species nov.

Cotoneaster tjuliniae Pojark. – кизильник Тюлиной (рис. 5, 6).

Привезен живыми растениями из Бурятии: г. Нижне-Ангарск, 8–10-й км по трассе на Северо-Байкальск, скалы за насыпью БАМ, после указателя «Магистральные тоннели», южный склон,

остепненный участок (03.08.1983 г.). Прямостоячий, с узкой кроной кустарник до 2,5 м высоты. Молодые побеги а7 бледно-бирюзовые, густо щетинисто-волосистые, позже щетинистоволосистые, затем сверху серебристо м3 грязно-буро-фиолетовые; однолетние – n1 оливково-серые, с растрескивающимся белым налетом; двухлетние – м3 грязно-буро-фиолетовые, со сходящим налетом; трехлетние – п2 темно-умбровые, тусклые.

Листья заостренно-эллиптические, эллиптические, продолговато-эллиптические, 12–22 × 9–20 мм, на стерильных побегах 33–42 × 25–27 мм; сверху и7 зелено-малахитовые, голые, тусклые, по краю волосистые; снизу и4 зелено-серые, войлочные, с выступающей центральной жилкой и 2–3 парами боковых жилок, на верхушке закругленные, на стерильных побегах заостренные или острые, у основания закругленные или широкотреугольные. Черешки 2–4 мм, густощетинистоволосистые. Прилистники шиловидные, волосистые, н6 фиолетово-карминовые. Цветки по 1, 2, 3 в пазухах листьев или на концах коротких 2–3 мм длины веточках, облиственных 2–4 листочками, пониклые, на волосистых цветоносах 5–15 мм. Венчик 5 мм в диаметре, лепестки прямостояче-вогнутые, округлые розовые; чашелистики широкотреугольные тупые, голые или рассеянно-волосистые; чашечка голая или редковолосистая. Пестик из 2 столбиков. Плоды в щитках по (3)4–5(7), округлые, 5–10 мм в диаметре, м5 красные, карминово-красные, п-6 киноварно-красные, блестящие, голые, плодоносы длиной 8–10 мм, плодоножки 3–7 мм. Гипантий сросшийся, редко слабо сросшийся с заметными остатками тычинок. Косточек 3–4 шт., 5 × 3 мм, 5 × 4 мм, яйцевидные или обратнойцевидные, на верхушке закругленные или чаще прямо срезаны волнистой линией, а с боков с выступами в виде рожек, у основания закругленные или широкотреугольные. Гипостиль с дорсальной стороны в2 коричнево-бурый, з5 красно-бурый, лоснящийся, гладенький. Щиток занимает 2/3 дорсальной стороны, в середине с продольной бороздкой, которая не симметрично разделяет поверхность на две части и имеет продолжение в нижней части гипостилия, ж4 бледно-терракотовый, г2 лососево-колерный. Косточки с вентральной стороны двухгранные, с четким ребром и лоснящимися боковыми поверхностями, которые имеют четко выраженные продольные валики или бороздки. Место прикрепления столбика находится с вентральной стороны на 1/3 от верхушки. Плоды созревают во второй половине июля.



Рис. 5. *Cotoneaster tjuliniae* Pojark.

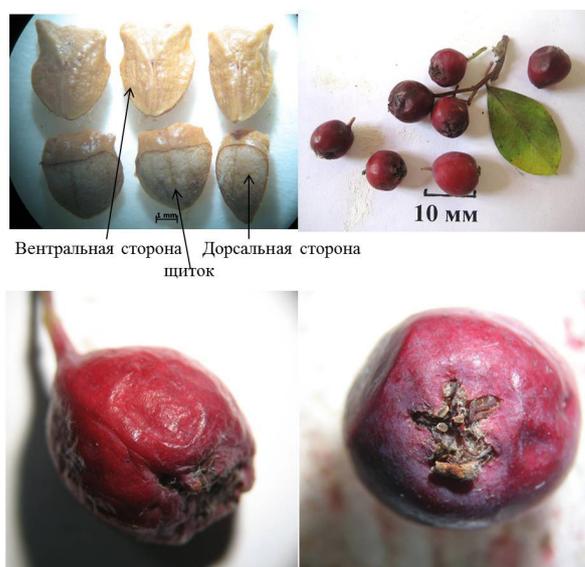


Рис. 6. Плоды и косточки *C. tjuliniae* Pojark.

Кроме вышеперечисленных, в коллекции Ботанического сада произрастают кизильники из флоры Сибири, привезенные живыми растениями или выращены из семян: *C. laxiflorus* Jacq. ex Lindl., *C. lucidus* Schlecht., *C. logginovii* Grevtsova, *C. megalocarpus* M. Popov, *C. mongolicus* Pojark., *C. neo-popovii* Czerepanov, *C. yacuticus* J. Fryer et B. Hylmo.

Благодарности. Приносим свою искреннюю благодарность и признательность за помощь и консультации сотрудникам Баргузинского заповедника: Федоровой Марии Александровне, Троицкой Наталии Ивановне, Черникину Евгению Михайловичу, Черникиной Людмиле Дмитриевне; Шунковой Зинаиде Григорьевне (Улан-Удэ) и студентке географического факультета Киевского государственного университета им. Тараса Шевченко Гревцовой Наталии Вячеславовне за разделенные тяготы этого трудного путешествия.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцев А. С.* Шкала цветов. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 28 с.
- Гревцова А. Т.* Атлас Кизильники *Cotoneaster* (Medic.) Bauhin. – Киев: Дом, сад, огород, 1999. – 372 с.
- Русанов Ф. Н.* Метод родовых комплексов в интродукции растений // Бюлл. ГБС АН СССР, 1977. – Т. 61. – С. 15–20.
- Федоров А. Л., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 302 с.
- Fryer J., Hylto B.* A Comprehensive Guide to Shrubs for Flowers, Fruit and Foliage. – London – Portland: Timber Press, 2009. – 344 p.

УДК 581.6(574)

Перспективы привлечения полезных растений Прибалхашья в интродукционный эксперимент

Prospects of attracting useful plants from Balkhash region into the introductory experiment

Грудзинская Л. М., Гемеджиева Н. Г.

Grudzinskaya L. M., Gemejiyeva N. G.

*РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК, Алматы, Республика Казахстан.
E-mails: kazwelsh@mail.ru, ngemed58@mail.ru*

Institute of botany and phytointroduction Committee of Sciences of the Ministry Education and Sciences of the Republic of Kazakhstan RSE, Almaty

Реферат. В статье приводятся результаты интродукционного изучения полезных растений Прибалхашья и перспективы их привлечения в интродукционный эксперимент для формирования коллекций природной флоры региона.

Summary. This article shows the results of introductory study of useful plants from Balkhash region and the prospects of their involvements in the introductory experiment for the formation of collections from the natural flora of the region.

Объекты исследований: дикорастущие полезные растения Прибалхашья.

Цель исследований – анализ интродукционной изученности полезных растений Прибалхашья и перспективы их привлечения в интродукционный эксперимент для формирования коллекции природной флоры региона.

При выполнении работ использовались традиционные методы интродукционных исследований (Методика фенологических..., 1975; Методические указания..., 1980; Методика исследований..., 1984; Рекомендации по изучению..., 1990).

Для разработки научной основы сбалансированного использования полезных растений пустынных территорий Прибалхашья, расположенного в пределах Восточно-Северотуранской подпровинции Северотуранской провинции Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области (Рачковская и др., 2003), необходимым элементом исследований является анализ видового состава и степени изученности полезных растений региона, наиболее освоенного в хозяйственном отношении (Иващенко, Султанова, 2011). В результате скрининга литературных (Гвоздева, 1960; Нестерова, Инелова, 2012), гербарных и материалов полевых исследований был составлен предварительный список растений Прибалхашья в пределах Иле-Каратальского междуречья, насчитывающий около 700 видов из 69 семейств из 309 родов. Преобладают растения из семейств Asteraceae, Chenopodiaceae, Brassicaceae, Poaceae, Fabaceae. Среди полезных растений региона лидируют кормовые (300 видов) и лекарственные (свыше 100 видов) растения, технических – около 70 видов, пищевых – не менее 20 видов растений.

Детальный анализ особенностей интродукции пустынных растений Прибалхашья показал, что в предгорной зоне Заилийского Алатау испытано 108 (16 %) видов растений региона и определена возможность выращивания 154 видов (23 %) от общего числа видов, произрастание которых известно в пределах пустынной зоны Прибалхашья по литературным данным (Грудзинская, 2015).

Экспериментальные данные, полученные в условиях предгорной зоны Заилийского Алатау, подтверждают литературные сведения о том, что ряд пустынных растений можно культивировать в несвойственных им почвенно-климатических условиях. В составе коллекции лекарственных растений успешно растут более 40 видов растений Прибалхашья, которые в наших условиях имеют устойчивые

фенологические показатели, цветут и дают полноценные семена. Продуктивность сырья очень сильно колеблется по годам в зависимости от климатических условий и возраста интродукционной популяции.

Для испытания в культуре на коллекционном участке лекарственных растений в 2015–2017 гг. высеяно 34 вида (67 образцов) пустынных растений Прибалхашья (табл.), из них взошли 20 видов (64 %), развивались в следующем вегетационном сезоне 15 видов. Полевая всхожесть семян пустынных растений в условиях предгорной зоны Заилийского Алатау очень низкая, варьирует у разных видов от 1,5 до 17 % при посеве в открытых грядах, до 40 % высеванных семян вообще не дали всходы. Осенние сроки посева предпочтительнее для пустынных видов растений. Семена многих пустынных растений частично или преимущественно всходят на второй год после посева.

Таблица

Виды растений Прибалхашья, испытанные в культуре (2015–2017 гг.)

Вид	Семейство	Материал	Всхожесть (приживаемость) %	Сохранность, %	Цветение, плодоношение
<i>Allium caesium</i> Shrenk	Alliaceae	Живые	72	50	–
<i>Apocynum lancifolium</i> Russanov	Арсеновые	Семена	0	–	–
–“–	–“–	Живые	32	20	–
<i>Artemisia terrae-albae</i> Krasch.	Asteraceae	Живые	86	–	–
<i>Artemisia dracunculus</i> L.	Asteraceae	Семена	0	–	–
–“–	–“–	Живые	–	–	–
–“– <i>scoparia</i> Waldst. et Kit.	–“–	Семена	0	–	–
–“–	–“–	Живые	43	–	–
–“– <i>vulgaris</i> L.	–“–	Семена	0	–	–
<i>Asparagus neglectus</i> Kar. et Kir.	Asparagaceae	Семена	12–45	40+20	–
–“–	–“–	Живые	5–20	–	–
<i>Capparis herbacea</i> Willd.	Capparaceae	Живые	0–0	–	–
<i>Clematis orientalis</i> L.	Ranunculaceae	Семена	0	–	–
<i>Echinops albicaulis</i> Kar. et Kir.	Asteraceae	Семена	0	–	–
<i>Eremurus anisopterus</i> (Kar. et Kir.) Regel	Asphodelaceae	Живые	–	–	–
–“– <i>inderiensis</i> (Steven) Regel	Asphodelaceae	Живые	–	–	–
<i>Equisetum hyemale</i> L.	Equisetaceae	Живые	0	–	–
<i>Euphorbia lamprocarpa</i> Froth.	Euphorbiaceae	Живые	68	68	+,+
<i>Ferula dissecta</i> (Ledeb.) Ledeb.	Apiaceae	Семена	6	4	–
<i>Glycyrrhiza echinata</i> L.	Fabaceae	Семена	8–50	20	–
–“– <i>glabra</i> L.	–“–	Семена	27	0	–
–“–	–“–	Живые	34–60	15–20	–
–“– <i>uralensis</i> Fisch.	–“–	Семена	6–57	10	–
–“–	–“–	Живые	30	30	–
<i>Gypsophila perfoliata</i> L.	Caryophyllaceae	Семена	30	–	–
<i>Goniolimon speciosum</i> (L.) Boiss.	Plumbaginaceae	Живые	50–60	0–15	–
<i>Heliotropium dasycarpum</i> Ledeb.	Boraginaceae	Живые	0	–	–
<i>Hypericum scabrum</i> L.	Hypericaceae	Семена	0	–	–
<i>Inula britannica</i> L.	Asteraceae	Семена	0	–	–
–“–	–“–	Живые	0	–	–
<i>Iris pallasii</i> Fisch. ex Trevir., ящик	Iridaceae	Семена	8–14	11+25	–
–“–	–“–	Живые	80–100	100	–
<i>Iris songarica</i> Schrenk, ящик	–“–	Семена	14–18	16+20	–
–“–	–“–	Живые	100	100	+
<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	Chenopodiaceae	Живые	71	–	+

Таблица (окончание)

<i>Krascheninnikovia ceratoides</i> (L.) Gueldenst.	–”–	Живые	24	–	+
<i>Limonium myrianthum</i> (Schrenk) Kuntze	Limoniaceae	Семена	10	–	–
–”– <i>gmelinii</i> (Willd.) Kuntze	–”–	Семена	0	–	–
–”–	–”–	Живые	35	0	–
<i>Peganum harmala</i> L.	Peganaceae	Семена	2–33	1	–
<i>Polygonum patulum</i> M. Bieb.	Polygonaceae	Живые	0	–	–
<i>Rheum tataricum</i> L.	Polygonaceae	Семена	8–50	–	–
<i>Rumex confertus</i> Willd.	–”–	Семена	32	29	+,+
–”– <i>crispus</i> L.	–”–	Семена	66	40	–
<i>Saussurea salsa</i> (Pall.) Spreng.	Asteraceae	Семена	0	–	–
–”–	–”–	Живые	80	0	–
<i>Thalictrum foetidum</i> L.	Ranunculaceae	Семена	0	–	–
–”–	–”–	Живые	95	–	–
<i>Tulipa buhseana</i> Boiss.	Liliaceae	Живые	–	–	–
<i>Verbascum songaricum</i> Schrenk	Scrophulariaceae	Живые	100	–	–
<i>Vexibia alopecuroides</i> (L.) Yakovlev	Fabaceae	Живые	10	0	–
<i>Zygophyllum fabago</i> L.	Zygophyllaceae	Живые	0	–	–

Живыми растениями из мест естественного обитания привлечено 28 видов (52 образца), к концу сезона 2017 г. прижились и развивались 20 видов: *Allium caesium* Shrenk, *Apocynum lancifolium* Rusanov, *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit., *Artemisia terrae-albae* Krasch., *Asparagus neglectus* Kar. et Kir, *Eremurus anisopterus* (Kar. et Kir.) Regel, *E. inderiensis* (Steven) Regel, *Euphorbia lamprocarpa* Froth., *Iris pallasii* Fisch. ex Trevir., *I. sogdiana* Bunge, *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Saussurea salsa* (Pall.) Spreng., *Thalictrum foetidum* L., *Tulipa buhseana* Boiss. Для 10 из них можно констатировать наличие положительных результатов интродукции. Виды: *Apocynum lancifolium* и *Glycyrrhiza glabra* укоренились на 40–80 %, а *Iris pallasii* и *I. sogdiana* – на 100 %, без выпадов в последующих вегетационных сезонах. Приживаемость остальных не превышает 10–30 %. Несмотря на неоднократное привлечение в разные фазы и сроки, пока не удалось добиться положительных результатов для *Capparis herbacea*, *Gonolimon speciosum*, *Limonium gmelinii*, *Zygophyllum fabago*. Очень низкий процент приживаемости в новых условиях *Peganum harmala*, *Krascheninnikovia ceratoides* и некоторых других. Кроме того, замечено, что продолжительность жизни в культуре ряда видов растений, перенесенных вегетативным путем, существенно сокращается.

В то же время несомненна общая эффективность интродукции видов живыми растениями, т.к. этим способом в относительно короткие сроки удалось сформировать интродукционную популяцию *Peganum harmala*, *Apocynum lancifolium*, *Iris pallasii*, *I. sogdiana*, *Kochia prostrata*, *Euphorbia lamprocarpa*, отдельные экземпляры которых цвели и даже плодоносили на 2-й после пересадки год.

Ранее в коллекции лекарственных растений успешно выращивались *Peganum harmala*, виды родов *Glycyrrhiza* L. и *Rheum* L., которые достаточно регулярно цвели и при этом давали полноценные семена. Интродукционная популяция *Peganum harmala* просуществовала на одном месте 14 лет, *Glycyrrhiza glabra* – около 20 лет, постепенно выходя. Эти виды не распространялись за пределы отведенным им делянок. *Glycyrrhiza uralensis* не только закрепилась в новых условиях интродукции, но и активно расселяется до сих пор (свыше 30 лет), давая корнеотпрыски до 7–8 м в сторону от основной популяции.

Взрослые растения солодки уральской в условиях культуры дают 130–320 г/м² сухого корня и 2,8–10,1 г семян в зависимости от условий года вегетации. Качество семян, их всхожесть при хранении зависят от климатических условий года репродукции. Масса 1000 семян *Glycyrrhiza uralensis* варьиру-

вала по годам от 6,0 до 12,4 г, лабораторная всхожесть скарифицированных семян варьировала от 63 до 95 %, полевая – от 36 до 57 %. *G. echinata* имеет массу семян 11,0–13,4 г, лабораторная всхожесть скарифицированных семян достигает 63 %, полевая – 35–50 %, выпад сеянцев к концу вегетационного периода достигает 43 %. *G. glabra* имеет среднюю массу семян 4,66 г, лабораторная всхожесть скарифицированных семян достигает 60 %, полевая варьирует от 3 до 27 %.

Продолжительность жизни популяции *Peganum harmala* достигает 10–15 лет. Продуктивность сырья в условиях культуры варьирует по годам от 35,4 до 184,9 г сухого вещества, продуктивность семян соответственно от 1,78 до 5,93 г с куста. Лабораторная всхожесть семян интродуцированных растений сильно варьирует в зависимости от условий года репродукции, лабораторная 0–28 % (средняя 8,7 %), при стратификации 36–94 % (средняя 56,3 %), масса 1000 семян варьирует от 1,45 до 3,4 г (средняя 2,192 г). Повторные опыты по культивированию гармалы в современных условиях практически на тех же участках ботанического сада дали существенно более низкие результаты, чем в предыдущие годы. Пересадка молодых растений *Peganum harmala* из мест естественного обитания дает лучшие результаты, приживаемость варьирует от 29 до 83 %, в зависимости от сроков посадки и качества материала.

Для *Rheum tataricum*, ксерогалопсихрофита песчаных местообитаний Прибалхашья, положительного опыта интродукции в нашей зоне не имеется. Основная особенность интродукции ревеней в нашей зоне – длительный ювенильный период, который затягивается у разных видов до 3–5 лет, а сеянцы *Rh. maximowiczii* 1994 г. впервые зацвели в 2008 г. Полевая всхожесть семян *Rh. tataricum*, собранных в естественных условиях, составила 8–50 %. Всходы *Rh. tataricum* отмирают в течение 1–1,5 месяцев после появления в стадии 2-х семядольных листочков.

Таким образом, полученные первичные экспериментальные данные по особенностям размножения и выращивания ряда пустынных видов растений Прибалхашья, привлеченных в коллекцию лекарственных растений в 2015–2017 гг., свидетельствуют о том, что многие виды пустынных растений могут достаточно успешно выращиваться в предгорной зоне Заилийского Алатау. Трехлетний первичный интродукционный эксперимент для 35 новых видов пустынных растений, испытанных в современный период, дал высокие положительные результаты только для 8 видов. Однозначно отрицательные результаты получены для *Capparis herbacea* Willd. и *Zygophyllum fabago* L. Хорошо приживаются, растут и размножаются виды пустынных ирисов, клубнелуковичные, корневищные растения (*Aposynum lancifolium*, *Glycyrrhiza* L.). Выращивание типичных псаммофитов и галофитов в нашей зоне осложняется необходимостью подбора специфических эдафических условий. При сравнении современных экспериментальных данных по особенностям онтогенеза *Peganum harmala*, *Anabasis aphylla*, *Rheum* L. и др. с результатами аналогичных испытаний, проводившихся в предгорной зоне Заилийского Алатау в середине прошлого столетия, прослеживается существенное снижение темпов развития сеянцев в современный период. По особенностям культивирования хозяйственно ценных растений Прибалхашья в предгорной зоне Заилийского Алатау разработаны соответствующие рекомендации и списки полезных растений Прибалхашья, перспективных для выращивания в пустынных регионах (в частности – в Илийском ботаническом саду).

Благодарности. В статье использованы материалы, полученные при выполнении проекта: 0939/ГФ4 «Ресурсная характеристика некоторых хозяйственно ценных растений (солодка, гармала, ревень) Прибалхашья» (2015–2017 гг.).

ЛИТЕРАТУРА

- Гвоздева Л. П. Растительность и кормовые ресурсы пустыни Сары-Ишик-Отрау. – Алма-Ата, 1960. – 206 с.
- Гемеджиева Н. Г., Грудзинская Л. М., Каржаубекова Ж. Ж., Лесова Ж. Т., Бекетаев Б. Б. Анализ видового разнообразия и изученности полезных растений Прибалхашья // Успехи современного естествознания, 2016. – № 1. – С. 66–70.
- Грудзинская Л. М. Растения пустынных территорий Прибалхашья в коллекциях Главного ботанического сада // Успехи современного естествознания, 2015. – № 5. – С. 160–166.
- Иващенко А. А., Султанова Б. М. Анализ флоры проектируемого Иле-Балхашского природного резервата // Актуальные проблемы геоботаники: мат. междунар. научн. конф., посвящ. памяти выдающего ученого, основопо-

ложника казахстанской геоботанической школы, акад. НАН РК, Б. А. Быкова в связи с 100-летием со дня рождения. (11–13 мая 2011 г., Алматы) – Алматы, 2011. – С. 183–187.

Методика исследований при интродукции лекарственных растений. – М., 1984. – 39 с.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М., 1975. – 27 с.

Методические указания по семеноведению интродуцентов. – М., 1980. – 64 с.

Нестерова С. Г., Инелова З. А. Флора пустынь Иле-Балхашского региона. – Алматы, 2012: Қазак университеті, 2012. – 190 с.

Рачковская Е. И., Сафронова И. Н., Волкова Е. А. Принципы и основные единицы районирования // Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области) / Под редакцией Е. И. Рачковской, Е. А. Волковой, В. Н. Храмцова. – СПб., 2003. – С. 192–195.

Рекомендации по изучению онтогенеза интродуцированных растений в ботанических садах СССР. – Киев, 1990. – С. 6–21.

УДК 633.88:58.006

Сохранение редких и исчезающих растений флоры Крыма и Кавказа в ботаническом саду ВИЛАР

Conservation of rare and endangered plants of the Crimean and Caucasian flora in the VILAR botanical garden

Гудкова Н. Ю., Мотина Е. А.

Gudkova N. Yu., Motina E. A.

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений» (ВИЛАР),
г. Москва, Россия. E-mail: bot.gard.vilar@yandex.ru

All-Russian Research Institute of Medicinal and Aromatic Plants (VILAR), Moscow, Russia

Реферат. В коллекции Ботанического сада ВИЛАР находятся 39 видов редких и исчезающих растений флоры Крыма и Кавказа, включённых в Красную Книгу Российской Федерации и региональные Красные книги. Из них 29 (74,4 %) видов являются устойчивыми и высокоустойчивыми в климатических условиях г. Москвы.

Summary. In the collections of the VILAR botanical garden there are 39 species of rare and endangered plants of the Crimean and Caucasian flora, listed in the Red Data Book of the Russian Federation and regional Red Data Books. Of these, 29 (74,4 %) species are resistant and highly resistant in the climatic conditions of Moscow.

Одной из важнейших задач ботанических садов, в том числе и Ботанического сада ВИЛАР, является выполнение Глобальной стратегии сохранения растений (The Global Strategy... 2002) по сохранению в коллекциях *ex situ* видов растений, находящихся под угрозой уничтожения. В пределах Российской Федерации Северокавказский регион является самым густонаселённым. Здесь особенно велико антропогенное давление на природные популяции. Это не только такие традиционные пути воздействия, как вырубка лесов, сенокосение, выпас скота, но и рекреационная нагрузка, а также освоение территории под застройку в курортной зоне.

Ботанический сад ВИЛАР находится на юге г. Москвы, в подзоне южной тайги; почвы на территории Ботанического сада тяжелосуглинистые (Агроклиматический... 1967). Редкие и исчезающие растения флоры Крыма и Кавказа находятся в коллекциях участка флоры Крыма и Кавказа и участка фармакопейных растений. Для анализа коллекции были привлечены Красная книга Российской Федерации (2008) и Красные книги тех субъектов РФ, чья территория полностью располагается в пределах Северокавказского региона, а так же Красная книга Республики Крым. В таблице использованы следующие сокращения: Красная книга Российской Федерации (Красная книга Российской Федерации, 2008) – РФ; Красная книга Республики Крым (Красная книга Республики Крым, 2015) – РК; Красная книга Краснодарского края (Красная книга Краснодарского края, 2007) – КК; Красная книга Ставропольского края (Красная книга Ставропольского края, 2002) – СК; Красная книга Республики Адыгея (Красная книга Республики Адыгея, 2009) – РА; Красная книга Карачаево-Черкесской Республики (Красная книга Карачаево-Черкесской Республики, 2013) – КЧ; Красная книга Кабардино-Балкарской Республики (Красная книга Кабардино-Балкарской Республики, 2000) – КБ; Красная книга Республики Северная Осетия – Алания (Красная книга Республики Северная Осетия – Алания, 1999) – СО; Красная книга Республики Ингушетия (Красная книга Республики Ингушетия, 2007) – РИ; Красная книга Чеченской Республики (Красная книга Чеченской Республики, 2007) – ЧР; Красная книга Республики Дагестан (Красная книга Республики Дагестан, 2009) – РД. Латинские названия растений даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (Черепанов, 1995). Всего в коллекциях находится 39 видов растений, включённых в Красную Книгу Российской Федерации и региональные Красные книги.

При интродукции растений в иную климатическую зону важной задачей является определение устойчивости растений в новых для них условиях. По степени устойчивости в культуре растения можно разделить на 4 категории. Категория 1 – неустойчивые растения: они не проходят полного годового цикла развития побегов, их состояние год от года ухудшается, они часто отмирают в первые же годы выращивания. Категория 2 – слабоустойчивые растения: проходят годичный цикл развития побегов нерегулярно, часто ослаблены и имеют иную жизненную форму по сравнению с растениями природных местообитаний, не способны к самостоятельному возобновлению. Категория 3 – устойчивые растения: ежегодно проходят полный цикл развития побегов, приспособлены к местным условиям, размеры и жизненная форма соответствует растениям из природных местообитаний, самосева не образуют, но могут быть успешно размножены искусственным путём. Категория 4 – высокоустойчивые растения: ежегодно проходят полный цикл развития, приспособлены к местным условиям, размеры и продуктивность могут превышать природные, образуют самосев, способны к самовозобновлению и расширению занимаемой ими территории (Трулевич, 1991).

В таблице приведён список коллекции редких и нуждающихся в охране растений флоры Крыма и Кавказа, перечислены Красные книги, в которых они упоминаются (с указанием категории редкости), и указана категория устойчивости видов (табл.). Из коллекции 24 вида включены в Красную книгу Российской Федерации, 15 – в Красную книгу Республики Крым, 28 – в Красную книгу Краснодарского края, 24 – в Красную книгу Ставропольского края, 11 – в Красную книгу Республики Адыгея, 16 – в Красную книгу Карачаево-Черкессии, 5 – в Красную книгу Кабардино-Балкарии, 13 – в Красную книгу Северной Осетии – Алании, 17 – в Красную книгу Республики Ингушетия, 30 – в Красную книгу Чеченской Республики и 14 – в Красную книгу Республики Дагестан.

Таблица

Редкие и исчезающие виды флоры Крыма и Кавказа в коллекции ботанического сада ВИЛАР

Вид	Указание в Красных книгах и категория редкости	Категория устойчивости
<i>Adonis vernalis</i> L.	КК, СО (2), РК, СК, КЧ (3)	3
<i>Allium ursinum</i> L.	СК, КЧ (3)	4
<i>Amygdalus nana</i> L.	КК, КЧ (2)	2
<i>Atropa bella-donna</i> L.	РД (1), РФ, КК, СК, РА, РИ, СО (2), РК, КЧ, ЧР (3)	3
<i>Betula raddeana</i> Trautv.	РК, КЧ, РИ, СО, ЧР, РД (3)	3
<i>Colchicum speciosum</i> Stev.	СО (1), РФ, КК, РД (2), РА, КЧ, ЧР (3)	4
<i>Cotinus coggygria</i> Scop.	ЧР (3)	3
<i>Crocus reticulatus</i> Stev. ex Adams	КК, РИ (2)	2
<i>Crocus speciosus</i> M.B.	СК (1), РФ, КК, РА (2), РК, РД (3)	4
<i>Cyclamen coum</i> Mill.	КК (2), РФ, РК, РА (3)	2
<i>Dioscorea caucasica</i> Lipcky	РФ (1), КК (2)	3
<i>Ephedra distachya</i> L.	КЧ (2), ЧР (3)	2
<i>Epimedium colchicum</i> (Boiss.) Trautv.	РФ, КК (3)	3
<i>Eremurus spectabilis</i> M.B.	РФ, КК, СК, КЧ, СО, ЧР (2), РК, КБ, РД (3)	не установлена
<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	РД (2), КК (3)	3
<i>Galanthus bortkewitschianus</i> G. Koss	РФ (1), КБ (2)	3
<i>G. caucasicus</i> (Backer) Grossh.	СК, СО, ЧР (2), РФ, КК, РА, КЧ, (3)	4
<i>G. lagodechianus</i> Kem.-Nath.	РД (2), РФ, КБ, РИ, СО, ЧР (3)	3
<i>G. platyphyllus</i> Traub. et Moldenke	КК, ЧР (2), РФ, СО (3)	3
<i>G. plicatus</i> M.B.	РФ, РК, КК (2)	3
<i>G. woronowii</i> Losinsk.	СК (1), РФ, КК (2), РА (3)	4
<i>Glaucium flavum</i> Crantz	РФ, РК, КК (2)	3
<i>Hedera pastuchowii</i> Woronow	РФ, РД, ЧР (2)	не установлена
<i>Helleborus caucasicus</i> A. Br.	СК, РД (1), РА, ЧР (2), КК, КЧ, КБ (3)	4
<i>Iris aphylla</i> L.	РФ, КК, КЧ (2), СК, РИ, РД (3)	не установлена
<i>I. colchica</i> Kem.-Nath.	СК (2), КК (3)	4

Таблица (окончание)

<i>I. notha</i> M.B.	РФ, КК, СК, СО, РД (2), РИ, ЧР (3)	3
<i>I. pumila</i> L.	КЧ (1), КК, СО (2), РФ, РК, РИ, РД, ЧР (3)	не установлена
<i>Leptopus colchicus</i> (Fisch. et C.A.Mey.) Pojark.	РФ, КК (2)	3
<i>Leucojum aestivum</i> L.	РФ, КК (2), РА (3)	4
<i>Ornithogalum arquatatum</i> Stev.	РА, СК (2), СО, ЧР (3)	4
<i>Paeonia caucasica</i> (Schipcz.) Schipcz.	КК, РА (2), РФ, СК, КЧ, СО (3)	3
<i>P. daurica</i> Andr.	РК (3)	2
<i>P. tenuifolia</i> L.	РФ, РК, КК, ЧР, РД (2), СК, КБ, КЧ, РИ, СО (3)	3
<i>P. wittmanniana</i> Hartwiss ex Lindl.	РФ, КК, КЧ (1)	3
<i>Phyllitis scolopendrium</i> (L.) Newman	КЧ, ЧР (3)	не установлена
<i>Pulsatilla taurica</i> Juz.	РК (3)	3
<i>Scilla bifolia</i> L.	РА (3)	4
<i>Staphylea pinnata</i> L.	КК (2), РФ, РА (3)	3

Из находящихся в коллекции видов 12 (30,8 %) признаны высокоустойчивыми и 17 (43,6 %) устойчивыми в условиях Ботанического сада. Высокоустойчивые виды (категория 4) показывают приспособленность к климатическим условиям юга г. Москвы: ежегодно цветут, образуют полноценные семена и способны к самостоятельному возобновлению семенным или, реже, вегетативным способом. У раноцветущих видов сроки прохождения фенологических фаз смещены по сравнению с природными, в связи с тем, что вегетационный период в условиях г. Москвы начинается позже, чем в условиях Северокавказского региона. Такие виды, как *Allium ursinum*, *Colchicum speciosum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Helleborus caucasicus*, *Iris colchica*, *Ornithogalum arquatatum* образуют обильный самосев, и более или менее интенсивно увеличивают занимаемую ими территорию. У таких видов, как *Galanthus caucasicus*, *G. woronowii*, *Leucojum aestivum*, *Scilla bifolia* так же отмечается самосев, хоть и не ежегодно. Виды *Crocus speciosus*, *Galanthus bortkewitschianus* не образуют самосева (вид *G. bortkewitschianus* является триплоидным и не образует семян), но способны к достаточно активному вегетативному размножению. Все эти виды находятся в коллекции более 60 лет, что так же подтверждает их высокую устойчивость.

Устойчивые виды (категория 3) так же адаптированы к условиям и полностью проходят годичный цикл развития, но не способны к самостоятельному размножению, хотя у некоторых из них за годы выращивания единично был отмечен самосев (*Dioscorea caucasica*, *Paeonia wittmanniana*), а ряд других (*Cotinus coggygria*, *Epimedium colchicum*, *Leptopus colchicus*, *Staphylea pinnata*) в некоторых случаях способны к незначительному вегетативному размножению. Большинство из них так же находятся в коллекции сада более 60 лет, но некоторые привлечены в коллекцию относительно недавно: *Epimedium colchicum* и *Leptopus colchicus* в 2009 г, *Paeonia tenuifolia* в 2006 г.

Пять видов (12,8 %) – *Amygdalus nana*, *Crocus reticulatus*, *Cyclamen coum*, *Ephedra distachya*, *Paeonia daurica* – отнесены к слабоустойчивым видам (категория 2). Цветение у них отмечается не ежегодно или отсутствует, семена не образуются, состояние по сравнению с природными популяциями ослабленное. Из них только *C. reticulatus* находится в коллекции более 60 лет; остальные виды пополнили коллекцию в 2006–2011 гг.

Ещё пять видов (*Eremurus spectabilis*, *Hedera pastuchowii*, *Iris aphylla*, *I. pumila*, *Phyllitis scolopendrium*) находятся в коллекции менее 5 лет, что пока не позволяет делать однозначных выводов об их устойчивости.

Таким образом, в коллекции редких и исчезающих растений флоры Крыма и Кавказа ботанического сада ВИЛАР более 74 % растений (29 видов из 39) являются устойчивыми и высокоустойчивыми в климатических условиях г. Москвы. Их популяции отличаются стабильностью и длительностью существования, а высокоустойчивые виды способны не только поддерживаться в коллекции длительное время, но и самостоятельно размножаться семенным и вегетативным способом.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматический справочник по Московской области. (2-е изд.). – Москва, 1967. – 153 с.
- Красная книга Кабардино-Балкарской Республики: Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / отв. ред. И. В. Иванов. – Нальчик: Изд. центр «Эль-Фа», 2000. – 308 с.
- Красная книга Карачаево-Черкесской Республики. – Черкесск: Нартгиздат, 2013. – 360 с.
- Красная книга Краснодарского края: Растения и грибы / отв. ред. С. А. Литвинская. – Изд. 2-е. – Краснодар: Дизайн Бюро, 2007. – 639 с.
- Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира / ред.-изд. совет: Г. Г. Козменко и др. – Майкоп: РИПО Адыгея, 2000. – 417 с.
- Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала, 2009. – 552 с.
- Красная книга Республики Ингушетия: Растения. Животные / отв. ред. Т. Ю. Точиев. – Магас: Сердало, 2007. – 376 с.
- Красная книга Республики Крым. Растения и грибы / отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ АРИАЛ», 2015 – 480 с.
- Красная книга Республики Северная Осетия – Алания: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – Владикавказ: Проект-Пресс, 1999. – 248 с.
- Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы) / сост. Р. В. Камелин и др. – Москва, Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855с.
- Красная книга Ставропольского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных: в 2 т. Т. 1: Растения / отв. ред. А. Л. Иванов. – Ставрополь: Полиграфсервис, 2002. – 384 с.
- Красная книга Чеченской Республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – Грозный, 2007. – 158 с.
- Трулевич Н. В.** Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. – М.: Наука, 1991. – 216 с.
- Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – Спб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
- The Global Strategy for Plant Conservation. – BGCI: Richmond, U.K., 2002. – 16 p.

УДК 581.4:635.92

Итоги изучения биологии и морфологии *Hosta minor* (J. Baker) Nakai в условиях лесостепной зоны Башкирского Предуралья

Results of studying the biology and morphology of *Hosta minor* (J. Baker) Nakai in the conditions of the forest-steppe zone of the Bashkir Urals

Давлетбаева С. Ф., Реут А. А.

Davletbaeva S. F., Reut A. A.

Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра РАН, г. Уфа, Россия.
E-mail: cvetok.79@mail.ru

South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

Реферат. В статье представлены результаты интродукционного исследования *Hosta minor* (J. Baker) Nakai на базе Южно-Уральского ботанического сада-института – обособленного структурного подразделения Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра РАН в условиях лесостепной зоны Башкирского Предуралья. Приведены данные по фенологии, динамике суточного прироста листьев, антекологии, жизнеспособности пыльцы и всхожести семян. Дана оценка успешности интродукции и выделены хозяйственно-ценные признаки.

Summary. The article presents the results of introduction research of *H. minor* (J. Baker) Nakai on the basis of the South-Ural Botanical Garden-Institute – Subdivision of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences in conditions of forest-steppe zone of Bashkortostan. The data on phenology, the dynamics of daily growth of leaves, anthecology, the pollen viability and seed germination are given. The evaluation of the success of the introduction and selected agronomic traits has been made.

Хосты во всем мире давно завоевали прочное положение, став неперенными участниками ху-дожественных ландшафтов. И этому есть простое объяснение – садовую ценность хост можно суммировать в трех словах: листва, практичность и надежность (Оппенгейм, 2003; Миронова и др., 2014).

В естественных условиях хоста обитает на скалах, по берегам рек, нередко у самой воды или около ключей, на склонах гор, по лесным опушкам у ручьев, иногда на песчаных дюнах и заболоченных участках (Декоративные..., 1977). Хосты могут произрастать во всех областях, за исключением тропических, и районов с крайне низкими температурами. Встречается данная культура также в теплоумеренной зоне Восточной Азии (Китай, Япония, полуостров Корея), на крайнем юго-западе Дальнего Востока, и кроме того на острове Сахалин и Курилах (Миронова, Реут, 2014).

В роде *Hosta* Tratt. насчитывается около 40 видов (включая таксоны культурного происхождения), также известно много садовых форм и гибридов (Миронова, Реут, 2010).

Целью работы являлось изучение биологических особенностей *H. minor* (J. Baker) Nakai при интродукции в Южно-Уральском ботаническом саду-институте – обособленном структурном подразделении Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра РАН (далее ЮУБСИ УФИЦ РАН).

Интродукционные исследования проводились на базе ЮУБСИ УФИЦ РАН в 2000–2017 гг., лабораторные опыты – в 2015–2017 гг. В климатическом отношении район исследований характеризуется большой амплитудой колебаний температуры в ее годовом ходе, быстрым переходом от суровой зимы к жаркому лету, поздними весенними и ранними осенними заморозками (Каталог..., 2012).

Для анализа сезонного ритма развития растений применяли методику фенологических наблюдений в ботанических садах (Методика..., 1975). Определение жизнеспособности пыльцы проводили

по методике И. Н. Голубинского (1962). Семенную продуктивность подсчитывали по методике И. В. Вайнагия (1974). При подведении итогов интродукции использована 7-балльная рабочая шкала, разработанная в Донецком ботаническом саду (Баканова, 1984). Оценка декоративности и хозяйственно-полезных признаков вида проведена по методике государственного сортоиспытания (Методика..., 1960).

По результатам исследований выявлено, что в условиях лесостепной зоны Башкирского Предуралья *H. minor* образует кусты высотой до 25 см и диаметром до 80 см. Листья мелкие, 8,0–8,5 см длиной. Цветки фиолетовые, воронковидно-колокольчатые, длиной 4,0–4,5 см. Цветоносы намного превышают листья, до 61 см высотой, тонкие, не прочные. Соцветие довольно рыхлое размером 2,0–17,0 см. По срокам цветения *H. minor* зацветает во второй декаде июля (12.07 ± 17) и заканчивает цветение в третьей декаде июля (30.07 ± 11). Период цветения длится менее 20 суток. Весь вегетационный период составляет 144–164 суток.

Цветки хосты обоеполые, актиноморфные. Околоцветник воронковидно-колокольчатый. Венчик сростнолепестный. Цветки отклоненные, около 4,0–4,5 см длиной. Диаметр цветка составляет 2,8–3,5 см. Шесть листочков околоцветника срастаются в длинную трубку, к стенкам которой прикрепляются шесть тычинок. Завязь образована тремя сросшимися плодолистиками. Выявлено, что изучаемый вид по окраске венчика, пыльцевого мешка и пестика относится к фиолетовой, желто-оранжевой, желтой группе соответственно, согласно цветовой шкале Королевского общества садоводов (RHS Colour Chart) (Миронова, Реут, 2014).

Жизнеспособность пыльцы *H. minor* определяли путем ее проращивания на искусственных средах (*in vitro*). Проращивание пыльцы *in vitro* проводили на средах, содержащих различные концентрации сахарозы (2,5 %, 5 %, 7 %). При этом использовали свежесобранную пыльцу. Пыльцевые зерна прорастали в течение 30 минут. Установлено, что для проращивания пыльцевых зерен *H. minor* в лабораторных условиях оптимальным является 5 % раствор сахарозы. В данном варианте опыта показатели жизнеспособности пыльцы достигали 5,0 %. При добавлении в 5 % раствор сахарозы борной кислоты (0,003 %) показатель повышался в 4,0 раза (20,0 %). Таким образом, пыльца хосты малой имеет невысокий показатель жизнеспособности (менее 20 %), что является одним из факторов низкой результативности опыления.

В результате проведенных интродукционных исследований выявлено, что период от завязывания до созревания семян хосты длится с третьей декады июля по первую декаду октября (63–73 суток).

Плод хосты – вытянутая в длину, кожистая трехгнездная коробочка, раскрывающаяся по перегородкам. Высота коробочки составляет $1,83 \pm 0,04$ см, ширина – $0,52 \pm 0,01$ см. Семена крупные, длиной $0,89 \pm 0,01$ см и шириной $0,33 \pm 0,01$ см, немногочисленные, плоские, тонкие, крылатые, черные. Масса 1000 штук семян составляет $2,75 \pm 0,05$ г. За вегетационный период на одном цветоносе формируется от 1 до 9 коробочек. Всего на кусте насчитывается в среднем $60,8 \pm 2,4$ шт. цветоносов. Процент плодообразования *H. minor* низкий и достигает 21 %. В условиях Башкирского Предуралья хоста малая характеризуется следующими показателями семенной продуктивности: потенциальная – $55,2 \pm 1,1$ шт. семян на одном цветоносе, реальная – $14,6 \pm 0,7$ шт. Адаптивный потенциал *H. minor* в условиях лесостепной зоны Башкирского Предуралья, судя по значениям коэффициента продуктивности, реализуется не полностью – на 26 %.

По результатам оценки успешности интродукции *H. minor* оценена пятью баллами, т.е. интродуценты регулярно массово цветут и плодоносят, устойчивы к местным климатическим условиям, не требуют полива и укрытия. Определение перспективности использования хосты обуславливается комплексом факторов, включающих эстетическое восприятие растения.

При оценке по 100-балльной шкале декоративности *H. minor* получила 84 балла. Максимальные баллы получены по следующим декоративным признакам: обилие цветения и декоративность листьев. Хоста малая является перспективным видом. В результате проведенной оценки хозяйственно-полезных признаков *H. minor* получила 32 балла. Максимальные баллы получены по признаку продуктивность цветения, что характеризует её как перспективную культуру. По комплексу хозяйственно-ценных признаков, а также благодаря декоративным качествам *H. minor* рекомендуется для включения в зональный ассортимент культивируемых растений и озеленения населенных пунктов Республики Башкортостан.

Таким образом, в результате проведения интродукционного изучения *H. minor* (J. Baker) Nakai в условиях лесостепной зоны Башкирского Предуралья были изучена фенология. По срокам цветения

H. minor относится к среднеранней группе (зацветает с II декады июля до III декады июля). Период цветения длится менее 20 суток. Весь вегетационный период составляет 144–164 суток. Установлено, что для проращивания пыльцевых зерен *H. minor* в лабораторных условиях оптимальным является 5 % раствор сахарозы. Исследована семенная продуктивность *H. minor*. Показано, что вид характеризуется невысокими показателями потенциальной и реальной семенной продуктивности. По успешности интродукции, декоративным и хозяйственно-полезным признакам, а также благодаря высоким декоративным качествам *H. minor* перспективна для озеленения населенных пунктов Республики Башкортостан.

ЛИТЕРАТУРА

- Баканова В. В.** Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта. – Киев: Наукова думка, 1984. – 152 с.
- Вайнагий И. В.** О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн., 1974. – Т. 59, №6. – С. 826–831.
- Голубинский И. Н.** Исследования прорастания пыльцевых зерен на искусственных средах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Харьков, 1962. – 20 с.
- Декоративные травянистые растения для открытого грунта. – Л.: Наука, 1977. – Т. 2. – 457 с.
- Каталог растений Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН: БСИ УНЦ РАН. – Уфа: Гилем, 2012. – 223 с.
- Методика государственного сортоиспытания декоративных культур. – М.: МСХ РСФСР, 1960. 181 с.
- Методика фенологических наблюдений в ботанических садах. – М.: ГБС АН СССР, 1975. – 27 с.
- Миронова Л. Н., Реут А. А.** История интродукции декоративных травянистых многолетников в Ботаническом саду города Уфы // Труды Томского государственного университета. Сер. биологическая: Ботанические сады. Проблемы интродукции. – Томск: Издательство Томского университета, 2010. – С. 259–262.
- Миронова Л. Н., Реут А. А.** Сохранение биоразнообразия растений в Ботаническом саду города Уфы // Человек и животные: материалы VII Междун. заочн. конф. – Астрахань: Нижневолжский экоцентр, 2014. – С. 107–109.
- Миронова Л. Н., Реут А. А., Шайбаков А. Ф., Шипаева Г. В.** Таксономический состав декоративных травянистых растений культурной флоры Башкирии // Известия Уфимского научного центра РАН, 2014. – №1. – С. 43–49.
- Оппенгейм В. Д.** Гимн хостам // Вестник цветовода, 2003. – №8. – С. 14–15.

УДК 582.681.81:631.529

Опыт интродукции некоторых видов аркто-монтанных ив Южной Сибири в Ботаническом саду УрО РАН

The experience of introduction of some species of arctic-montane *Salix* of South Siberia in the Institute Botanic Garden of UB RAS

Епанчинцева О. В.

Epanchintseva O. V.

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: olgae06@mail.ru

Russian Academy of Sciences, Ural Branch, Institute Botanic Garden; Ekaterinburg, Russia

Реферат. Выявлены особенности фенологии и зимостойкости трех аркто-монтанных видов рода *Salix* L. Южной Сибири (*Salix turczaninowii* Laksch., *Salix saxatilis* Turcz. *Salix rectijulis* Ledeb. ex Trautv.) при интродукции на Среднем Урале. Оценена возможность искусственного размножения этих видов черенками и семенами в культуре.

Summary. Peculiarities of phenology and winter hardiness of three arctic-montane species of *Salix* L. of South Siberia (*Salix turczaninowii* Laksch., *Salix saxatilis* Turcz. *Salix rectijulis* Ledeb. ex Trautv.) during introduction in the Middle Urals are revealed. The possibility of propagation of these species by cuttings and seeds in cultivation is evaluated.

В Ботаническом саду УрО РАН создание коллекции аркто-монтанных ив (*Salix* L.) начато в начале 90-х годов. В настоящее время коллекция насчитывает более 60 таксонов (41 вид, 3 подвида, 17 гибридов и несколько сортов и форм), представленных двумя сотнями образцов (Коллекция аркто-монтанных ив, <http://botgard.uran.ru/images/documenty/kolleccii/arkto-montannye-ivy.pdf>). Одним из направлений работ по интродукции видов рода *Salix*, проводимых в Ботаническом саду, является сравнительное изучение видов для выявления биологических особенностей, а также отбор наиболее устойчивых и декоративных форм для создания каменистых садов в условиях Среднего Урала (Беляева и др., 2003).

Ранее для оценки успешности интродукции аркто-монтанных ив нами предложена шкала, учитывающая наряду с показателями жизнестойкости видов (зимостойкость, способность к генеративному развитию, побегообразовательная способность, возможные способы размножения в культуре) также хозяйственно полезные признаки: устойчивость к болезням и вредителям, способность к искусственному вегетативному размножению, декоративность (Епанчинцева, 2010). Суммированные баллы определяют группы перспективности: I группа – «весьма перспективные», II группа – «перспективные», III группа – «менее перспективные», IV группа – «малоперспективные».

В настоящей работе приводятся данные по трем видам ив, встречающимся в различных поясах гор Южной Сибири. Согласно систематике А. К. Скворцова (1968), эти виды представляют две секции: sect. *Myrtosalix* (*Salix saxatilis* Turcz., *Salix rectijulis* Ledeb. ex Trautv.); sect. *Retusae* (*Salix turczaninowii* Laksch.). Все три вида продемонстрировали хорошую устойчивость в условиях Среднего Урала и могут быть рекомендованы для создания каменистых садов и альпинариев.

Salix turczaninowii (син. *Salix liliputa* Nas.) – ива Турчанинова. Карликовый кустарничек с погруженными в субстрат, укореняющимися побегами (рис. 1). Вид часто встречается по высокогорьям Алтая, Алатау, Саян, местами обильно, на высотах 1300–2600 м, в гольцовом, реже в подгольцовом поясах, предпочитая кислые породы. Обычные местообитания – скалы, влажные склоны по берегам горных ручьев, альпийские луга, мохово-лишайниковые тундры (Ревушкин, 1988). Предпочитает места, где залеживается снег, в связи с этим период цветения растянут. Цветение начинается сразу вслед за та-

янием снега, с конца июня, и длится весь июль; в популяции можно встретить одновременно цветущие и плодоносящие экземпляры (Красноборов, 1976; Малышев, 1965). В 1997 г. в коллекцию Ботанического сада УрО РАН поступили два мужских образца ивы Турчанинова из частных немецких питомников, образцы впоследствии оказались идентичными. Образцы были собраны на юго-востоке от Байкала и переданы в немецкие питомники известным чешским ботаником Йозефом Хальда (Josef Halda) в 1981 г. В условиях ботанического сада *Salix turczaninowii* показала хорошую зимостойкость и умеренную скорость роста, соответствующую этому виду. Ива Турчанинова ежегодно цветет, время цветения – вторая и начало третьей декады мая, цветение дружное в течение 3–4 дней, происходит одновременно с развитием листьев. Листья полностью окрашиваются в осенний цвет к концу сентября, а в первой декаде октября полностью опадает. У ивы Турчанинова ежегодно в разной степени отмирает часть побегов, возможно, это связано с выпреванием, возможно с видоспецифичностью. Согласно комплексной оценке аркто-монтанных ив по биологическим и хозяйственно-практическим показателям, этот вид набрал 67 баллов из 100, индекс перспективности – III, «менее перспективный». Оценка снижена из-за слабого побегообразования и невысокого процента укоренения однолетних черенков, что затрудняет вегетативное размножение в культуре (Епанчинцева, 2010). Болезней и сильных повреждений вредителями не наблюдалось.



Рис. 1. *Salix turczaninowii* Laksch.

Salix saxatilis – ива скальная. Низкий распростертый кустарник, не выше 50 см. Встречается в горных районах в подгольцовом и гольцовом поясе Северо-Востока, а также на хребтах Саян, Сихотэ-Алиня, Станового Нагорья, на высотах 1600–2400 м, по берегам ручьев может спускаться вглубь лесного пояса, до 700 м (Малышев, 1965). В лесотундре и рассеянно по северу лесной зоны встреча-

ется по всей Восточной Сибири от Лены до Енисея. Растет на хорошо дренированных субстратах, как на открытых местах, так и под пологом редколесий. Встречается как на влажных, но проточных местах, так и на сухих каменистых склонах, особенно на известняковых (Скворцов, 1968). В природных местобитаниях цветет в конце мая и на протяжении июня (Мальшев, 1965).

В коллекции Ботанического сада два образца – мужской и женский, оба происходят из Главного ботанического сада (ГБС), куда были привезены в конце 1960-х из Бурятии А. К. Скворцовым (Растения природной флоры..., 2013). К настоящему моменту в коллекции ГБС сохранились только женские растения, которые существуют в ней уже 55 лет, что говорит об устойчивости вида в культуре (Растения природной флоры..., 2013). В условиях сада в Екатеринбурге оба образца отличаются высокой зимостойкостью, а также устойчивостью к болезням и вредителям, быстрым ростом и хорошим побегообразованием (рис. 2). Они хорошо себя чувствуют на слабокислом субстрате альпийских гор, несмотря на то, что в природе предпочитают известковые субстраты. Ива скальная – одна из раннецветущих ив коллекции аркто-монтанных ив, цветет до распускания листьев, цветет ежегодно, обильно. Цветение начинается в первой декаде мая, в годы с ранней весной – в третьей декаде апреля. Мужской образец начинает цветение на 3–5 дней раньше, чем женский. Завязывает семена. Опытная всхожесть семян, через 48 часов после посева была равна 69 % (Беляева, Епанчинцева, 1997). Фенофазы ивы скальной (окончание роста побегов, одревеснение побегов) совпадают с феноритмами местного климата, благодаря чему отсутствует подмерзание побегов зимой. Первые осеннеокрашенные листья появляются к середине сентября. Полное осеннее окрашивание происходит к концу сентября – началу октября. К середине октября обычно наблюдается полное опадение листьев (Епанчинцева, 2015). Оба образца хорошо укореняются одревесневшими и полуодревесневшими (зелеными) черенками. Опыт по укоренению одревесневших черенков, посаженных в ящики еще осенью и зимовавших под снегом, показал укореняемость до 60 %, выше, чем зеленых черенков. На черенки можно использовать всю длину удлиненных побегов, комлевые черенки показали укореняемость 37 %, верхушечные черенки укоренились на 26 % (Епанчинцева, 2007, 2011). Культивируемые образцы отличаются высокой декоративностью, особенно во время обильного цветения. Теплой сухой осенью выражена красивая желтая осенняя окраска. Согласно комплексной оценке результатов интродукции, вид набрал 82 баллов из 100, индекс перспективности вида – II, «перспективный» (Епанчинцева, 2010).



Рис. 2. *Salix saxatilis* Turcz. Женский образец.

Salix rectijulis – ива прямосережчатая. Стелющаяся ива, часто с погруженными в мох или дернину ветвями, встречающая в гольцовом и подгольцом поясе Алтая, Саян, Алатау и других хребтов Южной Сибири (Скворцов, 1968). Встречается на высотах 1400–2500 м, по протокам рек может спускаться в лесной пояс до высоты 200–400 м (Красноборов, 1976). Предпочитает влажные задернованные и моховые тундры, берега ручьев, места возле наледей и таяния снега, местами обильна. Факультативный кальцефил.

В горах цветет со второй половины июня до начала июля, плодоносит с конца июля до начала августа (Малышев, 1965). Многие авторы отмечают полиморфность вида и нахождение в природе различных форм (Малышев, 1965; Красноборов, 1976). В коллекции Ботанического сада Уро РАН культивируются два образца, мужской и женский. Мужской образец поступил из Центрального Сибирского ботанического сада (ЦСБС) г. Новосибирска в 1997 г., куда был привезен с Горного Алтая (рис. 3). Женский образец привезен в 2003 г. с Алтая, с перевала Чике-Таман. Ива прямосережчатая относится к раннецветущим ивам, цветет до распускания листьев, как и ива скальная, с которой они цветут почти одновременно, в первой декаде мая, реже – в третьей декаде апреля. Завязывает семена в меньшем количестве, чем ива скальная. Опытная всхожесть семян, через 48 часов после посева была равна 43 % (Беляева, Епанчинцева, 1997). Рост и побегообразование выражены слабее, чем у ивы скальной. После зимы часто наблюдается отмирание отдельных побегов, но связано это не с подмерзанием, а, скорее всего, со спецификой вида. Полное осеннее окрашивание происходит к середине сентября, а концу сентября – началу октября наблюдается листопад (Епанчинцева, 2015). Укореняемость зеленых черенков в разные годы варьировала 40–60 %. Ива прямосережчатая отличается высокой декоративностью, особенно во время цветения. В течение лета образцы декоративны листвой с блеском, цвет зрелых побегов ярко-зеленый.



Рис. 3. *Salix rectijulis* Ledeb. ex Trautv. Мужской образец.

Благодарности. Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада Уро РАН.

ЛИТЕРАТУРА

Беляева И. В., Епанчинцева О. В. Биологические особенности некоторых сибирских ив в условиях культуры на Среднем Урале // Материалы IV региональной науч.-практ. конф. «Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда». – Барнаул, 1997. – С. 171–173.

Беляева И. В., Семкина Л. А., Епанчинцева О. В. Аркто-монтанные ивы в культуре на Среднем Урале. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 91 с.

Епанчинцева О. В. Особенности семенного и вегетативного размножения аркто-монтанных ив в культуре // Биологическое разнообразие. Интродукция растений (Материалы IX Междунар. науч. Конф. (5–8 июня 2007 г.). – Санкт-Петербург, Ботанический сад им. В. Л. Комарова РАН, 2007. – С. 553–554.

Епанчинцева О. В. Комплексная оценка перспективности интродукции аркто-монтанных ив // Известия Оренбургского государственного аграрного университета, 2010. – Т. 2, вып. 26-1. – С. 43–47.

Епанчинцева О. В. Особенности искусственного вегетативного размножения аркто-монтанных ив // Научные ведомости Белгородского государственного университета, серия: Естественные науки, 2011. – Т. 15, вып. 9–1 (104). – С. 182–187.

Епанчинцева О. В. Особенности цветения и плодоношения аркто-монтанных ив в коллекции Ботанического сада УрО РАН // Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 115-летию со дня рождения выдающегося советского фенолога В. А. Батманова «Современное состояние фенологии и перспективы развития». – УГПУ (Екатеринбург), 2015. – С. 14–17.

Коллекция аркто-монтанных ив. Опубликовано 21.01.2017 // URL: <http://botgard.uran.ru/images/documenty/kolleccii/arkto-montannye-ivyu.pdf>

Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1976. – 379 с.

Мальшиев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна: обзор сосудистых растений, особенности состава и флорогенезис. – М.-Л., 1965. – 368 с.

Растения природной флоры в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина Российской академии наук: 65 лет интродукции / отв. редактор А. С. Демидов. ФГБУН ГБС им. Н. В. Цицина РАН. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 657 с.

Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1988. – 318 с.

Скворцов А. К. Ивы СССР. Таксономический и географический обзор. – М.: Изд-во «Наука». – 1968. – 262 с.

УДК 582.688.3:58:005.936.2(571.14)

**Коллекция живых представителей семейства Ericaceae Juss. в
Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН**

**Collection of Ericaceae Juss. living representatives in
Central Siberian Botanical Garden of SB RAS**

Каракулов А. В.

Karakulov A. V.

ФГБУН «Центральный сибирский ботанический сад» СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: krk007@rambler.ru

Federal State Budgetary Institution of Science Central Siberian Botanical Garden of SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. В экспозиции «Вересковый сад» Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск размещена коллекция растений, представителей семейства Ericaceae Juss. Она состоит из 20 видов, 2 форм и 10 сортов, относящихся к 7 родам. Впервые приводятся сведения об интродукции *Bruckenthalia*, *Cassiope* и *Chamaedaphne*.

Summary. The collection of Ericaceae Juss. plants is displayed on the experimental plot “Heather Garden” in Central Siberian Botanical Garden of SB RAS, Novosibirsk. It contains 20 species, 2 forms and 10 cultivars belonging to 7 genera. For the first time data on introduction of *Bruckenthalia*, *Cassiope* and *Chamaedaphne* are given.

Растения из семейства вересковых (Ericaceae Juss.), за исключением рододендронов, крайне редко встречаются в коллекциях ботанических садов России и, особенно, Сибири. Чаще всего это объясняется сложностью культивирования высокогорных кустарников и кустарничков, нуждающихся в особых почвенно-экологических условиях.

В Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (далее ЦСБС СО РАН) в 2015 г. была заложена новая экспозиция – «Вересковый сад», в которой предполагалось выращивать и демонстрировать различные виды, формы и сорта представителей древнего семейства *Ericaceae*. Почва на территории экспозиции серая лесная, супесчаная, в которую добавляли торф. Поверхность почвы под растениями укрывалась геотекстилем и сверху мульчировалась щепой. Полив осуществлялся по мере необходимости, не допуская пересушки верхнего слоя почвы. На зиму растения со сниженной зимостойкостью укрывали еловым лапником. Морфологические и фенологические наблюдения проводили по методике И. Н. Бейдемана (1974). Данные по родам *Erica*, *Calluna*, *Ledum* и *Rhododendron* частично были опубликованы ранее (Встовская и др., 2017), информация о представителях родов *Bruckenthalia*, *Cassiope* и *Chamaedaphne* приводится впервые.

Приводим сведения о коллекции представителей семейства *Ericaceae* в ЦСБС СО РАН с краткими итогами интродукции (рода и виды даны в алфавитном порядке).

Bruckenthalia spiculifolia Rchb. – бруккенталия шилолистная.

Вечнозеленый кустарничек, 15–20 см высотой. Ареал – Малая Азия, Центральная Европа. Мезофит, олиготроф, гелиофит.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: Болгария, хребет Стара Планина, Троянский перевал, 2016 г. Годовой прирост – 2,5 см, цветет. Зимостойкость 2.

Calluna vulgaris (L.) Hull – вереск обыкновенный.

Вечнозеленый кустарничек, 15–20 см высотой. Ареал – Европа, в Сибири до Кургана и Тюмени. Мезофит, олиготроф, теневынослив.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: Болгария, Странджа, 2015 г. Годовой прирост – 2,5 см, цветет. Зимостойкость 2.

Cassiope ericoides (Pall.) D. Don – кассиопея вересковидная.

Вечнозеленый кустарничек, 15–20 см высотой. Ареал – от Байкала до Тихого океана. Мезофит, олиготроф, гелиофит.

Получен живым растением из природных местообитаний: Амурская область, хребет Тукурингра, 2014 г. Годовой прирост 1,0–1,5 см, цветет. Зимостойкость 1.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench – хамедафне болотная, кассандра, болотный мирт.

Вечнозеленый кустарник до 50 см высотой. Ареал – Северная и Средняя Европа, Сибирь, Китай, Япония и Северная Америка. Мезофит, олиготроф, теневынослив.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: республика Бурятия, южный берег озера Байкал – 2007 г., цветет и плодоносит; Новосибирская область, Чулымский р-н – 2016 г. Годовой прирост – 5–10 см. Зимостойкость 1.

Erica carnea L. – эрика травянистая.

Вечнозеленый кустарничек до 30 см высотой. Ареал – Центральная Европа. Мезофит, олиготроф, гелиофит.

Культивируются сорта: ‘Alba’, ‘Myretoun Ruby’, ‘March Seedling’, ‘Winter Beauty’. Получены черенками из ГБС, Москва в 1999 г. (Киселева, Банаев, 2007). В экспозиции с 2001 г. Годовой прирост – 2–3 см. Зимостойкость 2.

Erica x darleyensis Bean – эрика дарлейенская.

Вечнозеленый кустарничек до 30 см высотой. Спонтанный садовый гибрид эрики мясо-красной (*E. carnea*) и эрики средиземноморской (*E. mediterranea*). Мезофит, олиготроф, гелиофит.

Культивируется сорт ‘Kramers Rote’. Получен черенками из ГБС, Москва в 1999 г. Годовой прирост 2–3 см. Зимостойкость 2.

Ledum palustre L. – багульник болотный (*Rhododendron tomentosum* (Stokes) Harms) – рододендрон болотный).

Вечнозеленый кустарник 50–70 см высотой. Ареал – Европа, Северная Азия и Северная Америка. Мезофит, олиготроф, теневынослив.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: республика Бурятия, южный берег озера Байкал – 2007 г., цветет и плодоносит; республика Якутия – Саха, хребет Западный Янги – 2013 г.; Новосибирская область, Чулымский район – 2016 г. Годовой прирост – 5–7 см. Зимостойкость 1.

Rhododendron adamsii Rehder – рододендрон Адамса.

Вечнозеленый кустарник до 50 см высотой. Ареал – восточные районы Восточной Сибири, в горах на юге доходит до Енисея. Мезофит, олиготроф, гелиофит.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: республика Тыва, хребет Тумот – Тайга, 2010 г. Годовой прирост достигает 7 см. Не цветет. В 2017 г. пересажен на солнечное место, к осени заложил цветочные почки. Зимостойкость 1.

Rh. aureum Georgi. – рододендрон золотистый.

Вечнозеленый кустарник до 1,2 м высотой. Ареал – плато Путорана, горы Южной Сибири и Дальний Восток. Мезофит, олиготроф, теневынослив.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: республика Тыва, хребет Академика Обручева, 2010 г. Годовой прирост – 3 см. Не цветет. Зимостойкость 1.

Rh. brachycarpum D. Don ex G. Don – рододендрон короткоплодный (*Rh. fauriei* Franch. – рододендрон Фори).

Вечнозеленый кустарник или деревце до 3 – 5 м высотой. Ареал – восточные склоны Сихотэ – Алиня, острова Итуруп, Кунашир. Мезофит, олиготроф, теневынослив.

Получен в виде годовалого сеянца из БСИ ДВО РАН, Владивосток, 2007 г. Годовой прирост 7–10 см. Не цветет. Зимостойкость 3.

Rh. catawbiense Michx. – рододендрон кэтэвбинский.

Вечнозеленый кустарник до 3 – 5 м высотой. Ареал – Северная Америка. Мезофит, олиготроф, теневынослив.

Культивируется сорт ‘Grandiflorum’. Получен из лаборатории биотехнологии ЦСБС в виде 2 – летних сеянцев в 2016 г. Не цветет. Зимостойкость 3.

Rh. dauricum L. – рододендрон даурский.

Листопадный кустарник до 2 м высотой. Ареал – горы Южной Сибири и Дальнего Востока от озера Байкал и далее на восток. Мезоксерофит, олиготроф, теневынослив.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: Амурская область, БАМ, станция Юктали, 2005 г.; Республика Бурятия, Северо-Муйский хребет, 2013 г.; Республика Бурятия, Верхнеангарский хребет, 2013 г. Годовой прирост до 10 см. Цветет, плодоносит. Зимостойкость 1.

Rh. ledebourii Pojark. – рододендрон Ледебура.

Полувечнозеленый кустарник до 4 м высотой. Ареал – от горы Белуха на Алтае до озера Байкал.

Мезоксерофит, петрофит, теневынослив, но лучше развивается и цветет на солнечных местообитаниях.

Получен живыми растениями из Новосибирской плодово-ягодной опытной станции им. И. В. Мичурина в 1969 г. (Встовская, Коропачинский, 2005). Годовой прирост 2–15 см, на порослевых побегах до 40 см. Цветет и плодоносит. Зимостойкость 1.

Помимо типичной формы в коллекции имеются растения с различной окраской цветков: белоцветковая, розовоцветковая, абрикосоцветковая, бело-розовая (Karakulov, 2014).

Rh. luteum L. – рододендрон желтый.

Листопадный кустарник до 3 м высотой. Ареал – восточная и юго-восточная Европа, Малая Азия, Закавказье. Мезофит, олиготроф, гелиофит.

Получен живыми растениями с побережья Черного моря, Сочи в 2005 г. Ежегодно обмерзает до уровня снежного покрова. Не цветет. Зимостойкость 5.

Rh. mucronulatum Turcz. – рододендрон остроконечный.

Листопадный кустарник до 2 м высотой. Ареал – юг российского Дальнего Востока, Китай, Корея, Япония. Мезофит, олиготроф, гелиофит.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: Приморский край, полуостров Гамова, 2015 г. и двулетними саженцами из лаборатории биотехнологии ЦСБС, 2016 г.

Годовой прирост 7–15 см. Цветет, при условии пригибания под снег. Зимостойкость 3.

Rh. parvifolium Adams. – рододендрон мелколистный.

Вечнозеленый кустарник 30–70 см высотой. Ареал – в основном к востоку от реки Лена, в горах южной Сибири проникает на запад до Енисея. Мезо-гигрофит, олиготроф, гелиофит.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: республика Якутия – Саха, Становой хребет, долина реки Тимптон, 2014 г. Годовой прирост 2 см. Не цветет. Зимостойкость 1.

Rh. sichotense Pojark. – рододендрон сихотинский.

Полувечнозеленый кустарник до 3 м высотой. Ареал – восточные склоны Сихотэ – Алиня, Корея, Китай, Япония. Мезофит, олиготроф, теневынослив.

Получен живыми растениями из лаборатории биотехнологии ЦСБС, 2014 г. Годовой прирост 3–5 см. Цветет. Зимостойкость 2.

Rh. schlippenbachii Maxim. – рододендрон Шлиппенбаха.

Листопадный кустарник до 2 м высотой. Ареал – юг российского Дальнего Востока, Корея, Китай, Япония. Мезофит, олиготроф, гелиофит.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: Приморский край, полуостров Гамова, 2013 г.; из БСИ ДВО РАН, Владивосток, 2008 г. Годовой прирост 2–3 см. Не цветет. Зимостойкость 2.

Rh. tschonoskii Maxim. – рододендрон Чоноски.

Листопадный кустарник до 50 см высотой. Ареал – острова Итуруп и Кунашир, Япония. Мезофит, олиготроф, гелиофит.

Получен живыми растениями из природных местообитаний: остров Кунашир, кальдера вулкана Головнина, 2005 г. Цветет и плодоносит. Зимостойкость 1.

Rhododendron (*x*) – рододендрон гибридный.

Культивируются сорта: ‘Canningham White’, ‘Deutschland’. Растения получены из лаборатории биотехнологии ЦСБС в 2015 и 2016 гг. в виде 2-летних саженцев. Годовой прирост – 3 см. Не цветет. Зимостойкость 3.

Таким образом, наша коллекция живых представителей семейства *Ericaceae* Juss. состоит из 20 видов, 2 форм и 10 сортов, относящихся к 7 родам. Опыт их относительно успешного культивирования, позволяет надеяться на расширение таксономического и количественного состава коллекции, которая активно используется в научных и просветительских целях.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А17-117012610054-6 по проекту «Анализ внутривидовой структуры ресурсных растений Азиатской России, отбор и сохранение генофонда», УНУ № USU 4400534.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974. – 154 с.

Встовская Т. Н., Коропачинский И. Ю. Древесные растения Центрального сибирского ботанического сада. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2005. – 235 с.

Встовская Т. Н., Коропачинский И. Ю., Киселева Т. И., Горбунов А. Б., Каракулов А. В., Лантева Н. П. Интродукция древесных растений в Сибири. – Новосибирск, Академическое издат. Гео, 2017. – 716 с.

Киселева Т. И., Банаев Е. В. Интродукция представителей рода в Центральном сибирском ботаническом саду // Современные проблемы фитодизайна: Материалы междунар. науч.-практ. конф. – Белгород, 2007. – С. 336–368.

Karakulov A. V. Flower Shape and Color Variation in *Rhododendron ledebourii* L. from Mountains of Southern Siberia (Russia) // Journal American Rhododendron Society, 2014. – № 1. – P. 39–41.

УДК 582.675.3:581.522.4:582.091(571.14)

Репродуктивные возможности ресурсных видов рода *Berberis* L. (Berberidaceae Juss.) при интродукции

Reproductive possibilities of *Berberis* L. (Berberidaceae Juss.) resource species when introducing

Киселева Т. И.

Kiseleva T. I.

ФГБУН «Центральный сибирский ботанический сад СО РАН» (ЦСБС СО РАН), г. Новосибирск, Россия.
E-mail: tk552008@yandex.ru

FSBRI Central Siberian Botanical Garden (CSBG), SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. Проведено исследование завязываемости плодов и семян пяти видов рода *Berberis* различного географического происхождения при интродукции в ЦСБС. Установлено, что изученные виды имеют высокий уровень завязываемости плодов и семян. Полученные результаты могут свидетельствовать об адаптации барбарисов к климатическим условиям юга Западной Сибири.

Summary. Fruit and seed setting of five *Berberis* species of different geographical origin was studied in conditions of introducing in CSBG. It was established that the species studied had high and middle levels of fruit and seed setting. Received results indicate about the adaptation of barberries to the climatic conditions to the south of Western Siberia.

Род барбарис (*Berberis* L.) входит в состав семейства барбарисовых (Berberidaceae) и включает 175 видов (Деревья и кустарники СССР, 1954). Представители рода *Berberis* привлекают внимание интродукторов тем, что обладают ценными декоративными и пищевыми свойствами. Особым качеством барбариса является широчайший спектр его лечебного действия за счет продуцирования биологически активных веществ (Растительные ресурсы ..., 2008). В лесостепи Приобья введение барбарисов в культуру началось в 1947 г. (Зубкус, 1962). Важными критериями оценки жизнеспособности растений являются их способность к генеративному развитию и размножению в культуре.

Целью данной работы явилось выявление завязываемости и качества семян барбарисов при интродукции для определения степени адаптации.

Исследовались 5 видов *Berberis* коллекции ЦСБС СО РАН на завязываемость семян. Измерялась длина кисти, число цветков и плодов в кисти, подсчитывались число гнезд плаценты под микроскопом МСП-1 и число сформировавшихся семян. Исследовалось по 15–50 семян каждого вида сбора 2015, 2017 гг. Определялась масса семян и грунтовая всхожесть 6 видов *Berberis* в течение 5 лет. Работа проводилась по общепринятым методикам.

В середине 1960-х гг. в коллекции Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС СО РАН) насчитывалось 12 видов разного географического происхождения. В настоящее время на территории арборетума ЦСБС СО РАН произрастает 6 сохранившихся видов рода *Berberis*: дальневосточный *B. amurensis* Rupr., юго-восточноазиатские *B. koreana* Palib. и *B. thunbergii* DC. среднеазиатский *B. sphaerocarpa* Kar. et Kir., североамериканский *B. aquifolium* Pursh, европейский *B. vulgaris* L. Исходные образцы поступали из многих пунктов интродукции и природных местообитаний (гг. Москва, Алма-Ата, Караганда, Горький, Ленинград, Дальний Восток). В данной работе изучались плоды и семена растений от репродукции исходных образцов.

В ходе работы было выявлено, что начало генеративного периода развития представителей рода *Berberis* коллекции ЦСБС приходится на 6–7 год жизни растений. Все виды барбариса коллекции цветут и плодоносят.

B. amurensis в коллекции с 1967 г., репродукция – Приморье. Цветет в мае–июне, плоды созревают в середине сентября и долго не опадают. Масса 1000 шт. семян 15,3(10,9–18,3) г. Грунтовая всхожесть семян составляет 5–28 %. Энергия прорастания семян варьирует от 7 до 23-х дней. *B. koreana* с 1970 г., репродукция – г. Уссурийск. Плодоносит с 7 лет регулярно. Плоды созревают в сентябре. Масса 1000 семян 8,35(7,9–8,7) г. Грунтовая всхожесть 8–19 %. Энергия прорастания 22 дня. *B. thunbergii* с 1967 г., репродукция – г. Днепропетровск. Цветет в мае–июне. Плодоносит с 6 лет. Плоды созревают в первой декаде октября. Масса 1000 семян 12,12(8,8–16) г. Грунтовая всхожесть семян 41,5 %, лабораторная – 72,7 %. *B. sphaerocarpa* в коллекции с 1974 г., репродукция – г. Караганда. Цветет и плодоносит. Плоды созревают в августе. Масса 1000 семян 10,22(7,6–12,8) г. Грунтовая всхожесть 6–9 %. *B. aquifolium* с 1967 г., репродукция – г. Москва. Цветет в мае–июне. Плодоносит с 7 лет. Семена созревают в августе, плоды долго не опадают. Масса 1000 семян 8,97(8–11,1) г., грунтовая всхожесть от 3 до 17 %. *B. vulgaris* с 1967 г., репродукция – г. Самара. Цветет в июне, плодоносит с 6 лет. Плоды созревают в сентябре. Масса 1000 семян 12,46(9,4–16,1) г. Грунтовая всхожесть варьирует по годам от 10 % до 97 %. Семена всходят на 13-й день посева.

Таблица 1

Сравнительная характеристика плодов и семян видов рода *Berberis* L.

Наименование вида	Длина кисти, см	Длина плодов, см	Число цветков в кисти	Число плодов в кисти	Завязываемость плодов, %
	min–max				
	\bar{x}				
<i>B. amurensis</i>	$\frac{5,8-7,7}{6,91}$	$\frac{1,05-1,15}{1,11}$	$\frac{6-18}{13,9}$	$\frac{4-12}{8,4}$	60,4
<i>B. koreana</i>	$\frac{3,5-9,0}{5,73}$	$\frac{0,6-0,8}{0,73}$	$\frac{2-11}{7,4}$	$\frac{1-9}{5,8}$	78,4
<i>B. sphaerocarpa</i>	$\frac{3,0-5,0}{4,17}$	$\frac{0,9-1,1}{0,99}$	$\frac{2-9}{7,3}$	$\frac{1-8}{4,4}$	60,3
<i>B. thunbergii</i>	–	$\frac{0,9-1,15}{1,04}$	$\frac{2-3}{2,6}$	$\frac{1-2}{1,6}$	61,5
<i>B. vulgaris</i>	$\frac{4,6-8,7}{6,51}$	$\frac{0,8-1,2}{1,06}$	$\frac{10-15}{12,9}$	$\frac{5-13}{10,4}$	80,6

Соцветия *Berberis* представлены, в основном, кистями и пучками-зонтиками у *B. thunbergii*. Длина кисти от $4,17 \pm 1,04$ см у *B. sphaerocarpa*, до $6,91 \pm 0,7$ см у *B. amurensis* (табл. 1). Цветки посещают шмели и пчелы. В новых условиях культивирования на каждой кисти формируется от 3-х до 18-ти плодов. Выход семян из 1 кисти от 4 до 33 шт.

Число семян в плодах барбариса может быть от 1 до 5 (Деревья и кустарники СССР, 1954). Семяношение у барбарисов с центрально-базальной плацентацией и супротивным расположением семязачатков по два в двух рядах (Федоров и др., 1975).

В плодах барбарисов коллекции ЦСБС СО РАН насчитывается от 2 до 4 плацентарных «гнезд» на которых размещены развившиеся из семязачатков семена (табл. 2). В результате исследований обнаружено, что у 56 % исследованных плодов завязывается одно семя, у 28 % – по 2, у 4,8 % – по 3 и у 0,2 % плодов – по 4 семени. При этом не все семяпочки развиваются в семя – у 11 % плодов семяпочки не развились в семена. Выявлено более стабильное количество «гнезд» плаценты у *B. vulgaris* и большее колебание количества «гнезд» у *B. sphaerocarpa*, чем у других видов коллекции. У *B. amurensis* и *B. thunbergii* при потенциале 1–3 и 1–4 чаще завязывается по 1 семени. Максимальный выход семян выявлен у *B. thunbergii* – 72,7 % от количества семязачатков. В плодах *B. thunbergii*, *B. amurensis* и *B. koreana* при наличии семязачатков не развились в семена.

Высокая (100 %) завязываемость семян, когда число внешне полноценных семян соответствует числу «гнезд» плаценты, наблюдалась у *B. sphaerocarpa* (31 % просмотренных плодов), у *B. amurensis* и

Таблица 2

Завязываемость семян видов рода *Berberis* L. при интродукции

Наименование вида	Число «гнезд» плаценты, min–max (\bar{x})	Число семян в плодах, среднее значение	Завязываемость семян, %	Число семян в плоде				
				0	1	2	3	4
				соотношение плодов, %				
<i>B. amurensis</i>	1–3 (2,1)	0,9	58,2	14	64	21	1	–
<i>B. koreana</i>	2–4 (2,2)	1,1	50,0	0,4	81,5	17,7	0,4	–
<i>B. sphaerocarpa</i>	1–4 (2,2)	1,5	68,2	–	49,7	34,6	15,7	–
<i>B. thunbergii</i>	1–4 (2,2)	1,6	72,7	29	35,5	33	2	1
<i>B. vulgaris</i>	2–3 (2,0)	1,1	62,4	–	58,9	40	1,1	–

B. koreana по 14–12 % соответственно, у *B. vulgaris* – 5 %. У *B. thunbergii* не обнаружено плодов с полным соответствием выхода семян с числом «гнезд» плаценты.

Следует отметить, что завязываемость семян варьирует по годам, что, возможно, связано с разными погодными условиями и количеством насекомых–опылителей. Так в 2015 г. у *B. thunbergii* при 2-х гнездовой плацентации развилось 66 % двусемянных плодов, в 2017 г. у этих же растений обнаружен большой процент бессемянных и односемянных плодов. У *B. amurensis* при основной 2-х гнездовой плацентации (82 %) в 2015 г. завязалось почти одинаковое количество как одно-, так и двусемянных плодов, а в 2017 г. плоды, в основном, были односемянные. *B. vulgaris* в 2015 г. при 1–3-х гнездовой плацентации имел 74 % двусемянных плодов, в 2017 г. – при 1–2-х гнездовой плацентации 95 % односемянных плодов.

В результате исследований выявлено, что в плодах разных видов рода *Berberis* чаще завязывается одно или два семени при потенциале 2–4, при этом в среднем наблюдается высокий процент завязываемости плодов (60–80 %) и семян (50–72 %). Изученные виды рода *Berberis*, особенно *B. vulgaris* и *B. thunbergii*, продуцируют семена хорошего качества с активной энергией прорастания и высокой всхожестью, что свидетельствует о высокой степени адаптации *Berberis* к новым условиям произрастания.

Благодарности. Работа выполнена по проекту фундаментальных научных исследований «Анализ внутривидовой структуры ресурсных растений Азиатской России, отбор и сохранение генофонда» (№ 0312–20018–0007). Номер гос. регистрации АААА–А17–117012610054–6. В статье использовались материалы УНУ «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», USU_440534 (экспозиция «Дендрарий»).

ЛИТЕРАТУРА

Деревья и кустарники СССР Т. III. / Под ред. С. Я. Соколова. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – С. 46–71.

Зубкус Л. П., Скворцова А. В., Кормачева Т. Н. Озеленение Новосибирска. – Новосибирск: Сиб. Отд. АН СССР, 1962. – 338 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т.1. Семейства Magnoliaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae / Отв. ред. А. Л. Буданцев. – СПб.: Товарищество научных изданий КМКБ, 2008. – С. 66–67.

Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. –Л.: Из-во Наука, 1975. – 352 с.

УДК [633.88+581.4]:631.59

Шлемник байкальский (*Scutellaria baicalensis* Georgi) – полезные свойства, биология, рост и развитие при интродукции в Беларуси

Baikal skullcap (*Scutellaria baicalensis* Georgi) – useful properties, biology, growth and development at its introduction to Belarus

Кухарева Л. В., Титок В. В., Попов Е. Г., Гиль Т. В.

Kuchareva L. V., Titok V. V., Popoff E. H., Gill T. V.

ГНУ «Центральный ботанический сад НАН Беларуси», г. Минск, Республика Беларусь.
E-mail: L.Kuchareva@cbg.org.by, V.Titok@cbg.org.by

State Sci. Inst. «The Central Botanical Garden of NASB», Minsk, Republic of Belarus

Реферат. Приведены результаты исследований особенностей роста и развития ценного лекарственного растения шлемника байкальского в условиях культуры Центрального ботанического сада НАН Беларуси. Показаны их морфология, биология, сезонный ритм развития, полезные свойства.

Summary. This article outlines the study of valuable herb Baikal skullcap concerning its growth and development features at cultivation in environment conditions of the Central Botanical Garden of NAS of Belarus. Morphobiological characteristics, a seasonal rhythm of ontogenesis and useful properties of the plant are considered.

Одним из основных направлений исследований ботанических садов является интродукция как источник выявления, привлечения для всестороннего изучения новых ценных видов, форм и разновидностей растений из различных флористических регионов мира, представляющих интерес для использования в народном хозяйстве.

Одним из наиболее ценных растений для использования в качестве лекарственного является *Scutellaria baicalensis* Georgi – шлемник байкальский, многолетнее травянистое растение семейства Lamiaceae. Распространено в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Монголии, Китае, Японии. Растет на сухих каменистых и глинистых горных склонах, реже в степи, залежи, ивняки по берегам рек (Флора СССР, 1954). С 1966 года культивируется в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси. (Кухарева, Пашина, 1986).

Шлемник байкальский с древности известен как лекарственное растение. В тибетской медицине применяли при пневмонии, миокардитах, сердечбиении, остром ревматизме (Флора СССР, 1954). В народной медицине Китая и Монголии шлемник байкальский использовали как общеукрепляющее, омолаживающее, противовоспалительное, седативное и жаропонижающее средство. Японские ученые установили, что препараты шлемника обладают противоопухолевой активностью и могут подавлять метастазирование. Мощные антиоксидантные свойства шлемника используют при лечении больных, которые проходили химию и лучевую терапию (Машковский, 1977; Минаева, 1991).

Шлемник байкальский широко известное лекарственное растение, содержит ценные биологически активные соединения – флавоноиды – наиболее важными из которых являются скутеллареин и байкалин. В корнях обнаружены вагонин, пирокатехины, минералы, смолы, дубильные вещества, крахмал, а в железках и железистых волосках стеблей – жирные эфирные масла. Весь комплекс активных компонентов шлемника обладает свойством снимать спазмы, оказывать успокаивающее действие и снижать артериальное давление (Машковский, 1977; Минаева, 1991).

Шлемник байкальский стержнекорневой, зимне-зеленый травянистый многолетник. Стебли четырехгранные, листовые пластинки овально-линейные, линейные, жестковатые, супротивные на очень коротких черешках, цельно-крайние, со слегка завернутым краем, густо расположены на стебле.

Цветки синие, двугубые собраны на верхушках боковых побегов в густые, односторонние кисти. Чашечка густо-волосистая, сверху фиолетовая (рис. 1). Плоды черные, сложные орешки.

Scutellaria baicalensis – засухо- и морозоустойчивое растение, размножается семенами, не требующими предпосевной обработки, начинают прорастать при температуре 6–8°С, оптимальная температура прорастания 20–25°С.

Вегетация многолетних особей шлемника байкальского в Беларуси начинается в конце апреля – начале мая, когда среднесуточная температура воздуха переходит через 10°С. Примерно, в первой декаде июля растения вступают в период массовой бутонизации, начало цветения отмечено в середине второй декады июля (15.07). В первой декаде августа наблюдается массовое цветение. Продолжительность цветения от 60 до 70 дней и зависит от погодных условий периода вегетации. По срокам цветения *S. baicalensis* относится к летне-цветущим растениям. Полное созревание семян происходит в конце второй – середине третьей декады сентября. Ритм сезонного развития шлемника байкальского, при выращивании в условиях Беларуси, в различные годы довольно стабильный.

Исследования хозяйственно-ценных морфолого-биологических признаков надземных и подземных органов шлемника байкальского, показали, что растение формирует хорошо облиственные, прямостоячие, снизу разветвленные, стебли, 50,4–58,9 см. длиной. На одном растении насчитывается от 34,6 до 45,0 шт. листьев, 4,4–5,2 см длиной, 4,6–7,6 шт. боковых побегов, длиной 15,2–16,0 см. Боковые побеги формируют соцветия длиной 7,3–9,5 см, в одном соцветии 12,1–15,3 шт. цветков 2,5 см длиной и 1,05 см шириной.

Корень у шлемника байкальского 24,0–33,5 см длиной, Масса воздушно сухого корня одного растения составила 22,6–32,4 г. Урожайность сырьевой массы (корень) шлемника байкальского в опытных



Рис. 1. Шлемник байкальский в ЦБС НАН Беларуси.



Рис. 2. Шлемник байкальский 1-й год вегетации, условия выращивания: полевые.



Рис. 3. Шлемник байкальский 1-й год вегетации, условия выращивания: защищенный грунт.

посевах составила 230–250 ц/га и зависит от плотности посадки. В нашем опыте плотность посадки составляла от 16,2 до 28 растений на погонный метр. Установлено, чем большая плотность посадки, тем ниже масса отдельно взятого корня.

Кроме того, исследования сезонного ритма развития шлемника байкальского включали поэтапную комплексную оценку формирования фитомассы при выращивании рассадным способом в условиях защищенного грунта (теплица) и безрассадным – посев на опытном участке в полевых условиях (летний посев) (рис. 2, 3).

Установлено, что растения, выращенные рассадным способом в условиях открытого грунта, значительно уступают по темпам развития, тепличным.

Высота надземных побегов растений закрытого грунта достигает 45,0 см. Показатель высоты надземных побегов растений выращенных в полевых условиях (7,8 см) в пять с лишним раз ниже, чем произведенных в теплице. К тому же в полевых условиях растения не развивают генеративные органы (бутоны, цветки), почки возобновления слаборазвитые. На главном корне не сформированы боковые побеги.

Выше изложенное говорит о том, что однолетние растения шлемника байкальского, выращенные в полевых условиях, вступят в репродуктивный период позже, чем тепличные, что отрицательно скажется на показателях их продуктивности в последующие годы.

Важную роль при введении растения в культуру играет биологическая приспособленность их к выживанию в экстремальных условиях, и в частности, зимостойкость. В нашем эксперименте оценка зимостойкости, позволила установить 100%-ую сохранность растений и что важно, не снизились репродуктивные способности.

Фитопатологическая оценка шлемника байкальского показала, что степень поражения его надземных и подземных органов на всех стадиях развития незначительная, а на ранних этапах и вовсе отсутствует.

Ритм развития, продолжительность вегетационного периода в почвенно-климатических условиях Центральной агроклиматической области Беларуси, высокая зимостойкость, незначительная степень поражения болезнями и вредителями показали высокую потенциальную приспособленность к выживаемости шлемника байкальского в новых для него условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Базарон Э. Г.; Асеева Т. А.* Вайдурья-Онбо – трактат индо-тибетской медицины. – Новосибирск: Наука, 1984 – 120 с.
- Кухарева Л. В., Пашина Г. В.* Полезные травянистые растения природной флоры: Справочник по итогам интродукции в Белоруссии. – Мн.: Наука и техника, 1986. – 142 с.
- Машковский М. Д.* Лекарственные средства: В 2-х т., изд. 8-е. – М., 1977. – Т.1. – 624 с.
- Минаева В. Г.* Лекарственные растения Сибири. – Новосибирск: Наука, 1991. – 431 с.
- Флора СССР. Том XX. – М.-Л.: Издательство Академии Наук СССР, 1954. – С. 104.

УДК 582.5:581.6:581.543:582.639(571.150-25)

**Представители рода *Filipendula* в условиях
лесостепной зоны Алтайского края**
**Representatives of genus *Filipendula* in conditions of
forest-steppe zone of the Altai Krai**

Ларина О. В.

Larina O. V.

Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий, г. Барнаул, Россия. E-mail: olia.sadovod@yandex.ru

Federal Altai Scientific Centre of Agrobiotechnologies, Barnaul, Russia

Реферат. Приведены четырехлетние данные интродукционных исследований трёх видов и одной формы из рода *Filipendula* Mill. Представлена информация о перезимовке, сроках, продолжительности цветения их в условиях лесостепной зоны Алтайского края. Проанализирована связь сроков цветения образцов со сложившимися в годы исследований погодными условиями вегетационного периода. *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *F. camtschatica* (Pall.) Maxim., *F. rubra* (Hill) Rob., *F. vulgaris* Moench f. pleno выделены как перспективные виды.

Summary. Four years data on introduction of three species and one form belong to genus *Filipendula* Mill are presented. Information on winter hardiness, terms and longevity of flowering at forest-steep condition of Altai Krai is given. Correlation between terms of flowering of the samples and climate condition during vegetation period has been analyzed. *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *F. camtschatica* (Pall.), *F. rubra* (Hill) Rob., *F. vulgaris* Moench f. pleno have been selected as promising species.

Род лабазник (*Filipendula* Mill.) относится к семейству розоцветные (Rosaceae Juss.) и насчитывает более 15 видов, распространенных в умеренных районах Северного полушария (Шанцер, 2001). В природе лабазники растут в Европе, Сибири, на Дальнем Востоке, в Гималаях и в Северной Америке. В Алтайском крае произрастает один вид – л. вязолистный, который распространён по заливным лугам и берегам рек (Юзепчук, 1941).

Начало возделывания лабазников в садах и парках восходит к средним векам. В садоводческих книгах XVIII в. упоминается о двух видах лабазников – л. вязолистном (*F. ulmaria* (L.) Maxim.) и л. обыкновенном форма махровая (*F. vulgaris* Moench f. pleno). В XIX в. из Северной Америки в Европу был завезён еще один вид – л. красный (*F. rubra* (Hill) B.L. Rob.) с изящными пальчатыми листьями и темно-розовыми цветками. Очень популярны лабазники в качестве декоративных растений не только в Европе, но и в Японии, где даже был выведен новый вид лабазника – л. пурпурный (*F. x purpurea* Maxim.) – садовый гибрид, полученный в результате скрещивания трех дикорастущих японских видов: л. голенького (*F. glaberrima* Nakai.), л. многопарного (*F. multijuga* Makino ex Koidz.) и л. камчатского (*F. camtschatica* (Pall.) Maxim.). Благодаря своим декоративным качествам лабазники и сейчас остаются весьма перспективными растениями для использования в озеленении (Диев, 1990; Ипатова, 2004). Применение их будет очень актуально при озеленении парковых водоёмов, низинных влажных мест и т. д.

Широко известны и целебные свойства лабазников, которые используются в народной медицине при лечении многих болезней, а использование л. вязолистного в настоящий момент одобрено официальной медициной (Атлас лекарственных ..., 2006). Обладая целым спектром лекарственных свойств, экстракты лабазника совершенно безвредны для организма человека (Барнаулов и др., 1977; Шанцер, 2001).

По своим ботаническим особенностям (размеру растений, форме листьев, окраске цветков) лабазники довольно разнообразны. Но всегда это многолетние травянистые растения с симподиально

ветвящимся эпиогенным корневищем и монокарпическими генеративными побегами. Все они обладают очень характерной формой соцветия – это густая многоцветковая метёлка с укороченной центральной осью и длинными нижними ветвями. Кроме того, у всех лабазников красивые перисторассеченные листья (Юзепчук, 1941).

В Алтайском крае изучением лабазников занималась И. В. Верещагина. Она считала, что л. вязолистный – культура, нуждающаяся в укрытии в суровые зимы, и относила его к группе растений, рекомендованных для ограниченной культуры (Верещагина, 1968). Однако сейчас в коллекции Федерального Алтайского научного центра агроботехнологий (ФАНЦА) появились культивары, которые раньше в условиях лесостепи Алтайского края не изучались.

Целью исследований являлось изучить зимостойкость, рост и развитие, особенности цветения четырех представителей рода *Filipendula* Mill. в условиях лесостепной зоны Алтайского края.

Объекты, методика, место проведения исследований

Объектами исследований были три вида и одна форма *Filipendula* Mill. (табл. 1). Фенологические и морфологические наблюдения проводились по Методике государственного испытания сельскохозяйственных культур: Декоративные культуры (1968). Отмечали даты начала вегетации, бутонизации, цветения; конца цветения, вегетации. Измерялись высота и диаметр куста, диаметр соцветий, число соцветий на кусте.

Таблица 1

Объекты исследований

Виды, сорта, формы		Географическое происхождение видов	
Лабазник вязолистный	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	европейская часть России, Кавказ, Сибирь, Средняя Азия, Западная Европа, Малая Азия	образует обширные густые заросли по лугам вдоль небольших речек
Лабазник камчатский	<i>Filipendula camtschatica</i> (Pall.) Maxim.	Камчатка, Сахалин, Курильские острова, север Японии	высокотравье
Лабазник красный	<i>Filipendula rubra</i> (Hill) Rob.	восточные районы Северной Америки	прерии
Лабазник обыкновенный махровая форма	<i>Filipendula vulgaris</i> Moench f. pleno	юг Европы и России, Скандинавия, северный Восток	степи, суходольные луга

Исследования проводили в г. Барнауле в лесостепной зоне Алтайского края. Климат резко континентальный, отличается суровой зимой, весенними возвратами холодов, ранними заморозками и жарким, коротким летом. Почва темно-серая лесная, оструктуренность слабая. После поливов, дождей и схода снега образуется плотная корка, ухудшая водный и воздушный режим, что может плохо отразиться на развитии растений. Посадки находятся на открытом солнечном участке. Искусственное орошение на участке отсутствует.

Наблюдения проводились в 2014–2017 гг. По своей характеристике вегетационные периоды в годы исследований были: 2014 – более тёплый, достаточно увлажнённый (ГТК 1,3); 2015 – жаркий, слабоувлажнённый (ГТК 0,9); 2016 – жаркий, недостаточно увлажнённый (ГТК 1,1); 2017 – более тёплый, наиболее увлажнённый (ГТК 1,8).

Результаты исследований

Одно из важнейших качеств, необходимое для успешной интродукции декоративных растений в Алтайском крае, это зимостойкость. За исследуемые годы критических зим не было, наблюдаемые растения зимовали успешно. Самая минимальная температура воздуха отмечена в III декаде января в зимний период 2014–2015 гг. –35,5 °С. Температура на поверхности снега при этом составила –43,0 °С при высоте снежного покрова 83 см. Этого было достаточно для успешной перезимовки лабазников.

Лабазники начинали вегетацию довольно рано – во II – III декадах апреля. Наиболее раннее отрастание у лабазника красного – 13.04. Сумма эффективных температур на дату отрастания в среднем

за 4 года составила 26 °С. Наиболее позднее отрастание у л. обыкновенного ф. махровая – 26.04 (табл. 2). Последний имеет зимующие листья. Он более теплолюбив, и для отрастания ему требовались более высокие температуры. Сумма эффективных температур на дату отрастания в среднем за четыре года составила 78 °С.

Таблица 2

Фенологическая характеристика видов *Filipendula* Mill. 2014–2017 гг.

Год	Начало			Окончание цветения	Продолжительность цветения
	отрастания	бутонизации	Зацветания		
Лабазник вязолистный					
2014	18.04	15.06	29.06	12.07	13
2015	14.04	22.06	29.06	01.07	2
2016	16.04	01.06	21.06	03.07	12
2017	16.04	26.05	05.06	01.07	26
средн. ± r	16.04 ± 1,6	08.06 ± 11,7	21.06 ± 9,2	04.07 ± 5,3	13 ± 9,8
Лабазник камчатский					
2014	09.04	27.05	23.06	04.07	11
2015	12.04	06.06	15.06	28.06	13
2016	14.04	21.06	23.06	07.07	14
2017	15.04	01.06	28.06	12.07	14
средн. ± r	13.04 ± 2,6	06.06 ± 10,8	22.06 ± 5,4	05.07 ± 5,8	13 ± 1,1
Лабазник красный					
2014	08.04	16.06	01.07	29.07	28
2015	16.04	28.06	13.07	26.07	13
2016	15.04				
2017	25.04	21.06	02.07	18.07	16
средн. ± r	16.04 ± 6,9	21.06 ± 6,1	05.07 ± 6,6	24.07 ± 5,7	19 ± 7,9
Лабазник обыкновенный махровая форма					
2014	09.04	05.06	21.06	05.07	16
2015	18.04	26.05	12.06	30.06	18
2016	01.05	02.06	13.06	02.07	19
2017	02.05	04.06	11.06	23.06	12
средн. ± r	26.04 ± 11	03.06 ± 3,6	14.06 ± 4,6	30.06 ± 5,1	16 ± 2,7

Лабазник вязолистный произрастает в диком виде и в окрестностях Барнаула, например, по берегам р. Барнаулки. В условиях интродукции в культуру он имел ежегодное цветение, которое составило в среднем 13 дней. Аномально короткое цветение было в 2015 г. (всего 2 дня). Это связано с критическими условиями по влагообеспеченности. Во III декаде июня, когда началось цветение, осадков не было (количество осадков 0 мм, ГТК = 0), а среднесуточные температуры воздуха были выше средних многолетних на 2 градуса (21,2 °С и 19,3 °С соответственно). В день начала цветения, 29.06, максимальная температура воздуха повышалась до 27 °С с увеличением в последующие дни до 34 °С. Так как лабазник вязолистный – влаголюбивый вид, цветки его при отсутствии влаги быстро засохли. Несмотря на то что в I декаде июля выпали осадки, – цветение не возобновилось. Противоположная ситуация возникла в 2017 г., когда обильные осадки III декады июня (сумма осадков 131 мм, ГТК = 5,8) привели к самому продолжительному периоду цветения – 26 дней. Из этого можно сделать вывод, что лабазник вязолистный плохо выдерживает засушливые условия. При этом страдают качественные и количественные показатели цветения.

Лабазник камчатский – наиболее рано отрастающий вид (средний срок отрастания 13.04). При этом срок зацветания у него средний – 22.06. Этот вид проявил большую стабильность по продолжительности цветения, чем остальные образцы. Она составила от 11 до 14 дней с коэффициентом вариации 1,1. При этом в засушливом 2015 г. (ГТК II декады июня = 0,5) цветение его наступило раньше, чем в другие годы – 15.06, и закончилось также раньше – 26.06, с наступлением засушливой погоды (ГТК

III декады июня = 0). Наиболее позднее цветение было в 2017 г. – 28.06 (ГТК III декады июня = 5,8). Из этого можно сделать вывод, что засушливые условия провоцируют этот вид к более раннему цветению, а более лучшие условия влагообеспеченности приводят к более позднему цветению.

Лабазник красный – наиболее поздноцветущий вид в коллекции ФАНЦА, зацветающий в среднем 05.07 и цветущий в течение 19 (13–28) дней. Это вид, происходящий из тёплых засушливых мест, и ему надо гораздо большую сумму положительных температур, чем другим видам (средняя Σ активных $t = 1075$ °C). Фенологические показатели не стабильны и сильно зависят от температурных показателей. Высокие температуры I декады апреля 2014 г., когда температура воздуха превышала средние показатели в 11 раз в совокупности с засушливой погодой (ГТК = 0), привели к раннему отрастанию (08.04), и как следствие к более раннему цветению 01.07. А низкие температуры I декады апреля 2017 г. (табл. 3) привели к более позднему цветению (25.04). Продолжительность цветения также сильно варьировала по годам от 13 до 28 дней. Однако это вид имеет красивую оригинальную розовую окраску цветков, и потому его стоит использовать в озеленении региона, но в ограниченных местах.

Лабазник обыкновенный форма махровая хорошо показал себя в исследовании. В засушливых условиях без полива этот вид имел высокую продуктивность цветения (до 12 соцветий на куст) диаметром до 16 см. Этот вид самый поздноотрастающий. Период от отрастания до цветения у него составляет в среднем 54 дня. Это связано как с его географическим происхождением, так и с ботаническими особенностями. Он самый низкорослый из изучаемых нами видов и, следовательно, ему требуется меньше времени для того, чтобы побеги достигли своего максимума. По результатам наблюдений не было выявлено каких-либо зависимостей от погодных условий. Например, в 2014 г. при наиболее раннем отрастании (09.04) он имел наиболее позднее цветение (21.06). Цветение было стабильным, продолжительность его составила от 12 до 19 дней (коэффициент вариации 2,7).

Таблица 3

Характеристика вегетационных периодов, 2014–2017 гг.

Годы	Месяцы, декады											
	апрель			май			июнь			июль		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Среднесуточная температура воздуха, °C												
2014	9,4	6,9	7,7	13,9	8,3	10,3	9,9	20,1	24,7	21,3	21,3	19,2
2015	1,1	6,7	11,8	12,6	16,0	12,6	19,2	19,9	21,2	19,0	22,4	21,4
2016	5,7	9,0	12,6	9,1	10,3	16,8	18,0	20,1	21,0	20,8	21,9	20,6
2017	-3,2	9,1	12,1	8,2	8,1	14,6	16,3	20,8	22,4	21,7	17,8	21,2
ср. мн.	-1,9	1,1	5,2	9,8	11,8	13,2	15,6	18,4	19,3	19,3	19,8	19,3
Сумма осадков, мм												
2014	-	5,7	15,3	1,5	15,7	30,0	25,9	0,9	3,0	6,5	23,7	66,4
2015	1,6	32,9	24,5	0,6	14,7	32,1	7,5	11,5	0	30,7	3,6	27,6
2016	5,3	19,3	9,4	20,1	10,4	7,4	1,0	56,9	10,8	35,2	76,9	21,0
2017	1,5	1,0	8,2	10,2	14,9	8,3	5,3	9,5	131,0	53,8	72,0	34,2
ср. мн.	7	8	9	13	12	15	14	10	20	14	19	31

Заключение

Все виды лабазников проявили устойчивость в годы исследований. Наибольшая продолжительность цветения была у *Filipendula rubra* (Hill) Rob. (19 дней). Наиболее раннее зацветание у *F. vulgaris* Moench f. pleno – 14.06, наиболее позднее у *F. rubra* (Hill) Rob. 05.07. Наименьший коэффициент вариации по началу и продолжительности цветения у *F. vulgaris* Moench f. pleno. Все 3 вида и 1 форма заслуживают внимания садоводов и ландшафтных дизайнеров в качестве культуры для озеленения.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас лекарственных растений. – М., 2006. – 351 с.

Барнаулов О. Д., Кумков А. В., Халикова Н. А., Кожина И. С., Шухободский Б. А. Химический состав и первичная оценка фармакологических свойств препаратов из цветков *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim // Растительные ресурсы, 1977. – Т. 13(4). – С. 661–667.

Верещагина И. В. Культура цветочных растений в Алтайском крае – Барнаул: Алтайское книжное издательство, 1968. – 129 с.

Диев М. М. К использованию декоративных травянистых растений в парках и лесопарках // Декоративные травянистые растения для населённых пунктов и садовых участков Подмосковья. – М., 1990. – С. 43–47.

Ипатова О. А. Создание пейзажных групп из лекарственных растений // Генетические ресурсы лекарственных и ароматических растений: Сб. науч. ст. по материалам междунар. науч.-практ. конф. (12–14 июля, 2004 г., Москва). – М., 2004. – С. 97–98.

Методика государственного испытания сельскохозяйственных культур: Декоративные культуры. – М.: Колос, 1968. – Вып 6. – 223 с.

Шанцер И. А. Лабазники – М: Дрофа, 2001. – 32 с.

Юзепчук С. В. Лабазник – *Filipendula* Adans. // Флора СССР. Т. 10, 1941. – С. 279–289.

УДК 581.91/635.92(571.16)

Современное состояние старинных парков г. Томска и возможные пути их реконструкции в будущем

The modern condition of old parks of the city of Tomsk and possible ways of their reconstruction in the future

Мерзлякова И. Е.

Merzlyakova I. E.

Томский государственный университет, Томск, Россия. E-mail: imerz@mail.ru

Tomsk State University, Tomsk, Russia

Реферат. Рассматривается современное состояние старинных парков г. Томска. Определены главные объекты для озеленения в г. Томске в настоящее время. В статье представлены результаты 15-летних исследований видового разнообразия древесных растений и рекомендации по реконструкции старинных парков г. Томска.

Summary. The modern condition of old parks in Tomsk city are considered. The main objects for landscape gardening currently in Tomsk are revealed. This article presents the results of long-term studies of woody plants species diversity and recommendations on reconstruction of old parks of the city of Tomsk.

Каждый город имеет свой неповторимый образ, который складывается из архитектуры зданий в ансамбле с озеленением. Томск всегда был одним из самых зеленых городов Сибири. Особый сибирский колорит придают ему местные породы: ель, пихта, сосна, береза, рябина, лиственница.

История озеленения г. Томска неразрывно связана с историей интродукции. Первые посадки декоративных кустарников (чубушника, сирени обыкновенной) появились в небольших по площади садах купцов, золотопромышленников, духовенства в 60–70-е годы XIX столетия. Тогда же на высоком плато в восточной части города на правом берегу р. Ушайки была устроена Михайловская роща. В XX в. большое влияние на городской ландшафт оказала деятельность Сибирского ботанического сада ТГУ. По планам и при непосредственном участии его директора и основоположника научной интродукции в Сибири профессора П. Н. Крылова были созданы Городской, Пушкинский (Буфф-сад), Лагерный сады, аллея из темнохвойных пород по ул. Бульварной (ныне проспект им. Кирова), а также Университетская роща. В этот период в городе были созданы и реконструированы многие скверы.

В Томске масштабное изучение видового разнообразия древесных растений проводилось в период с 2003 по 2013 гг. Изучался ассортимент древесных растений, используемых в озеленении г. Томска, проводился анализ его структуры, динамики, возможностей его расширения. Всего на территории г. Томска было установлено 135 видов, форм и сортов древесных растений. Выявленные виды и сорта относятся к 57 родам и 25 семействам (Куклина, Мерзлякова, 2013, 2015).

Сейчас большая часть саженцев поступает в озеленение из питомника декоративных и плодово-ягодных культур, недавно созданного на базе Томского лесничества в с. Аникино. Здесь на площади в 33 га помимо хвойных (кедра, сосны и ели), предназначенных для лесовосстановления, выращивают более 15 видов декоративных кустарников. В 2015 г. появился свой питомник при СибБС ТГУ.

Роль основного «пылесборника» в Томске длительное время играл тополь. В настоящее время вырублена значительная часть старых экземпляров, более молодые и жизнеспособные подвергаются глубокой обрезке. Пока еще тополь продолжает оставаться одной из самых распространенных пород в озеленении, однако ведущую роль постепенно утрачивает. Представители томских питомников предлагают для более широкого использования в озеленении города пирамидальные тополя, имеющие красивую форму кроны и быстрый рост в год по метру в благоприятной среде.

В настоящее время в состав дендрофлоры включены 75 видов древесных растений. Наибольшее число видов зарегистрировано в семействах Rosaceae – 21, Salicaceae – 13, меньше в семействе Caprifoliaceae – 6, по 5 видов относятся к семействам Pinaceae, Betulaceae, Grossulariaceae; остальные семейства представлены 1–3 таксонами.

Наряду с таксономическим был проведен биоморфологический анализ, анализ ареалов естественного произрастания древесных растений, встреченных нами на объектах озеленения г. Томска, изучалось соотношение синантропных элементов в дендрофлоре города. Была показана существенная роль апофитов, число которых достигает 50, среди них преобладают гемерофобы (43 вида), число гемерофилов насчитывает 7 видов. Среди адвентивных растений, относящихся к 25 видам, по степени натурализации преобладают 23 вида, к колонофитам отнесен 1 вид – *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., к эпикофитам тоже только 1 вид – *Acer negundo* L. Среди адвентов по способу иммиграции преобладают эргазиофиты, дичающие из культуры растения, их насчитывается 24 вида: *Aronia mitschurinii* Skvorts. et Mailul., *Genista tinctoria* L., *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Amelanchier spicata* (Lam.) C.Koch., *Ulmus laevis* L., *U. pumila* L., *Acer tatarica* L., *A. negundo* L., *Grossularia uva-crispa* (L.) Mill., *Tilia cordata* Mill., *T. sibirica* Fischer ex Bayer, *Hippophaë rhamnoides* L., *Rosa rugosa* Thunb., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Syringa vulgaris* L., *S. josikaea* Jacq.f. ex Reichb., *Cerasus fruticosa* Pallas, *Ribes aureum* Pursh., *Populus balsamifera* L., *P. laurifolia* Ledeb., *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Malus baccata* (L.) Borkh., *M. domestica* Borkh., *Fraxinus pensylvanica* Marsh. К случайно занесенным на территорию г. Томска древесным растениям-ксенофитам относится только 1 вид – *Armeniaca vulgaris* Lam.

Древесные растения г. Томска в большинстве своем характеризуются высокими декоративными качествами, как на объектах озеленения (108 видов), так и в составе дендрофлоры (51 вид). Кроме декоративных качеств, исследованные нами виды растений представляют несомненный интерес и с практической точки зрения. Наиболее многочисленными являются группы медоносных растений (79 и 20 видов), лекарственных (71 и 31 вид), технических (66 и 17 видов), менее представлены пищевые (39 и 26 видов) и кормовые (31 и 8 видов). Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что в Томске наблюдается существенное обогащение дендрофлоры за счет дичающих культивируемых растений, многие из которых ранее не входили во флористические списки города.

В г. Томске немало уютных скверов, парков, каждый из которых характеризуется своей особой флорой, в состав которой входят деревья, кустарники и полукустарники. Университетская роща несравнима ни с одним из них по богатству видов. Согласно последним полевым исследованиям (2007–2008 гг.) на территории рощи, занимающей площадь в 6 га, выявлено 222 вида сосудистых растений, из которых 184 вида относятся к апофитам и адвентам, и 38 видов являются интродуцентами (Прокопьев и др., 2009). Анализ географических групп интродуцентов Университетской рощи показывает, что они сложены видами с трех континентов – Евразии (*Acer ginnala* Maxim., *A. tataricum* L., *Phellodendron amurense* Rupr., *R. rugosa* Thunb., *Syringa amurensis* Rupr., *S. vulgaris* L., *Quercus robur* L., *Ulmus laevis* Pall., *Cotoneaster integerrimus* Medik., *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Ribes alpinum* L., *Lonicera altaica* Pall., *L. caerulea* L., *Juglans mandshurica* Maxim. и др.), Северной Америки (*Elaeagnus argentea* Purch., *Fraxinus pensylvanica* Marsh., *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Rubus odoratus* L., *Picea pungens* Engelm.), и Африки (*Amelanchier ovalis* Medik). Присутствует также эндемичный алтайский вид – *Sibiraea laevigata* (L.) Maxim. Деревья этих пород подобраны так, чтобы в любое время стремительного сибирского лета какие-то из них непременно цвели. Изначально П. Н. Крыловым планировалось создание охраняемого парка, в котором были бы представлены почти все местные сибирские, а также некоторые инорайонные виды деревьев и кустарников, который создавал бы ландшафтно-архитектурный ансамбль вместе со зданием университета, а также являлся хорошим местом отдыха. Это значение рощи сохранилось до настоящего времени. Кроме того, она стала выполнять важную научно-просветительскую роль, являясь местом апробирования результатов акклиматизации растений сотрудниками СибБС и объектом экскурсионных посещений широких слоев населения г. Томска. Университетская роща была и остается символом г. Томска. Роща отнесена к особо охраняемым объектам природы, еще в 1987 г. ей присвоен статус памятника природы областного значения, он действует и в настоящее время.

К сожалению, в настоящее время оставляют желать лучшего регулярность и тщательность ухода за насаждениями на всей территории рощи и своевременное проведение реставрационных работ на

отдельных участках. Так, например, основная часть южной половины рощи покрыта густыми почти непроходимыми зарослями черемухи в смеси с интродуцированными кустарниками и единичными деревьями местной флоры. Весь этот контур, а также участок вокруг памятника Г. Н. Потанину нуждается в реставрации растительного покрова. В северной половине рощи с более сложным рельефом и более разнообразными местообитаниями кроме зарослей кустарниковых ив располагаются лесные сообщества сложного смешанного породного состава (береза, сосна, лиственница, ель, тополь) с достаточно развитым подлеском из разных видов кустарников и редким травяным ярусом, в котором преобладают сорные растения. Весь этот участок запущен, захламлен и не вызывает эстетических чувств. Таким образом, формируя территориальную структуру растительного покрова на всей площади рощи и вертикальное строение каждого конкретного насаждения, можно создать прекрасный архитектурный ансамбль парка, значительно обогатить флору, увеличить число декоративных и редких растений (Прокöpfev и др., 2009).

Лагерный сад – одно из красивейших мест г. Томска, находится в черте города и расположен в начале проспекта Ленина, на правом берегу р. Томи. Древесно-кустарниковый ярус представлен березой бородавчатой, ивой белой, рябиной сибирской, черемухой обыкновенной, боярышником кроваво-красным, калиной обыкновенной, рябинником рябинолистным и др.

Сквер на Белом озере расположен на пл. Соляной, он был создан на основе естественной березовой рощи. Был дополнен посадками ореха маньчжурского, клена татарского, яблони ягодной и др. Доминантом являлся тополь черный. Кустарники представлены розой морщинистой, рябинником рябинолистным, смородиной альпийской, барбарисом обыкновенным и др. Посадки были дополнены ивой, рябиной, березой и сосной. Сегодня томичей не устраивает уровень благоустройства этого традиционного места отдыха. По данным Томского ландшафтного клуба, сейчас в сквере произрастает более 600 деревьев и кустарников. Специалисты клуба разработали эскизные предложения по улучшению качества озеленения Белого озера, они предлагают в течение ближайших 15 лет заменить старые тополя на березу повислую, яблоню сибирскую, плакучие ивы с серебристой листвой, а вдоль улицы Пушкина вместо бальзамического тополя высадить тополь белый, между яблонями и тополями разместить иву белую. Эти виды хорошо зимуют, не требуют особого ухода, а главное – создадут особый бело-серебристый образ Белого озера (Климычева, 2016; Шеремет, 2016).

Михайловская роща издавна была известна своим садово-парковым ансамблем. После Университетской рощи этот парк считался вторым по редкости древесных насаждений. В годы Великой отечественной войны роща серьезно пострадала – лес рубили на дрова и фундаменты для станков, свозили в нее отходы. После никто не занимался восстановлением и тем более благоустройством рощи. Роща беспорядочно заросла кленами, черемухой и тополями, и хотя по статусу это ботанический памятник природы, состояние ее признавалось, к сожалению, неудовлетворительным. В 2015 г. было создано акционерное общество «Рекреационный парк «Михайловская роща». Архитекторы предложили использовать финский подход к благоустройству, в этом случае все дорожки и парковая инфраструктура вписываются в природные ландшафты и сохраняются все ценные породы деревьев. Планируется, что в Михайловской роще площадью в 53 га будут устроены культурно-досуговая, спортивная и игровая зоны, а также экстрим-парк (Климычева, 2015). Сейчас в роще интенсивно проводятся работы по санитарной очистке территории. Условно роща разделена на 2 участка: верхнюю и нижнюю террасу, сегодня подрядчик работает на верхнем участке объекта. Особое внимание будет уделено благоустройству набережной р. Ушайки и ее прибрежной зоне.

Самым удивительным из садов, которыми владели местные богатеи, был сад Горохова. Владения Философа Александровича были на месте нынешнего Дома офицеров и центральной аптеки, а ниже он соорудил пруд, по одну сторону которого находились цветники и оранжереи с экзотическими растениями (в которых зрели, как говорили, фиги и виноград), по другую – аллеи с фантастическими беседками, статуями и прочими украшениями. Сад приходил в упадок, его разделили на две части – одной владел И. Д. Асташев (позже духовное ведомство), а второй – Г. Д. Дистлер (Серебренников, 1927).

В советское время на месте зеленого чуда был автобусный парк. Но и его убрали. Остался пустырь, и как было бы правильно воссоздать здесь на радость томичам и гостям города новый парк.

В 2017 г. в Томской области проводились значительные работы по озеленению в рамках федерального проекта «Формирование комфортной городской среды», в котором участвуют все 20 муници-

пальных образований области. Субсидию на благоустройство получили города Томск, Северск, Асино, Стрежевой, Колпашево и другие населенные пункты с численностью выше тысячи жителей (Никитина, 2017б).

2017 год был объявлен годом экологии в России, администрацией города были определены территории, которые необходимо озеленить в ближайшее время. Среди них были указаны объекты, имеющие важное значение для всех томичей: Лагерный сад, площадь Новособорная, сквер им. Г. Н. Ворошилова, сквер на Белом озере, Михайловская роща (Никитина, 2017а).

Новособорная площадь сегодня – ключевое общественное пространство и одно из любимых мест отдыха горожан. При ее благоустройстве учитывалось мнение специалистов и активных томичей. На площади было высажено более 1,5 тысячи декоративных кустарников, 30 елей, 26 саженцев кедра, 155 лиственных деревьев – ясень, липа, рябина, яблоня. Все сорта хорошо приживаются в сибирском климате и смогут долгие годы украшать главную площадь города (Шеремет, 2017).

За лето 2017 г. преобразилась и старинная купеческая Михайловская роща – постепенно она превращается в цивилизованное место для прогулок (Никитина, 2017в).

В этих условиях зеленые насаждения в г. Томске должны быть по возможности максимально сохранены, а также организованы новые для обеспечения комфортной среды проживания населения. Наверное, этим Томск и отличается от других городов, что в нем в последние годы появляется немало уютных и по-настоящему красивых уголков, радующих глаз и поднимающих настроение. Задача томичей – беречь всю эту красоту, чтобы Томск оставался городом, в котором приятно и интересно жить.

ЛИТЕРАТУРА

- Климычева Ю. В* поисках ландшафта // Красное знамя, 2016. – 11 мая – С. 1.
- Климычева Ю.* Наследство купца Михайлова // Красное знамя, 2015. – 4 авг. – С. 1.
- Куклина Т. Э., Мерзлякова И. Е.* Ассортимент древесных растений, используемых в озеленении г. Томска // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2013. – № 4(24). – С. 47–66.
- Куклина Т. Э., Мерзлякова И. Е.* Декоративные деревья и кустарники в озеленении г. Томска // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XIV международной научно-практической конференции (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 470–478.
- Никитина Ю.* Деревья будут большими // Красное знамя, 2017а. – 1 февр. – С. 1.
- Никитина Ю.* Комфортно, красиво, безопасно // Красное знамя, 2017б. – 26 апр. – С. 1.
- Никитина Ю.* Красота по-томски // Красное знамя, 2017в. – 4 нояб. – С. 3.
- Прокопьев Е. П., Рыбина Т. А., Амелченко В. П., Мерзлякова И. Е.* Современное состояние флоры и растительности Университетской рощи и возможные пути ее реконструкции в будущем / Вестник Томского государственного университета. Биология, 2009. № 2 (6). – С. 241.
- Серебренников И. Д.* Из Томской старины. Сад Горохова // Труды ТОКМ. Томск, 1927. Т. 1. С. 49–52.
- Шеремет Н.* Красота и качество // Красное знамя, 2017. – 27 окт. – С. 2.
- Шеремет Н.* Место встречи можно изменить // Красное знамя, 2016. – 29 март. – С. 1.

УДК 582.751.2:581.461

Морфолого-анатомические особенности листьев *Malus domestica* Bork. (Rosaceae Juss.)

Morphological and anatomical features of leaves *Malus domestica* Bork. (Rosaceae Juss.)

Мотылева С. М.

Motyleva S. M.

ФГБНУ «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства», г. Москва, Россия.
E-mail: motyleva_svetlana@mail.ru

Federal State Budgetary Scientific Institution «All-Russian Horticultural Institute for Breeding, Agrotechnology and Nursery»
(FSBSI ARHIBAN), Moscow, Russia

Реферат. Методом растровой электронной микроскопии (РЭМ) изучены морфолого-анатомические признаки листьев иммунных и устойчивых к парше сортов яблони селекции ФГБНУ ВСТИСП. Методом энергодисперсионного микроанализа (ЭДС) исследован химический состав включений (продуктов клеточного метаболизма) в проводящей системе растений. В качестве маркерных признаков устойчивости к парше выявлены морфолого-анатомические и биохимические показатели – развитый восковой слой, наличие множественных трихом, уменьшение количества устьиц и наличие в проводящей системе минеральных включений с высоким содержанием калия и кальция.

Summary. With the help of the scanning electron microscopy (SEM) morphological and anatomical features of the leaves of the immune and resistant to scab Apple varieties breeding of GNU VSTISP were studied. The chemical composition of inclusions (products of cellular metabolism) in the conducting system of plants was studied by energy dispersive microanalysis (EDS). Morphological, anatomical and biochemical parameters-developed wax layer, the presence of multiple trichomes, reduction of the number of stomata and the presence of mineral inclusions with a high content of potassium and calcium in the conducting system were revealed as markers of resistance to scab.

К неблагоприятным стрессовым воздействиям (климатические условия, распространение болезней) растения адаптируются, вырабатывая структурные анатомо-морфологические приспособления и синтезируя низкомолекулярные метаболиты. Лист растений более подвержен адаптации. Анализ литературы подтверждает, что быстроизменяющиеся факторы среды являются постоянными побудителями внутренних (адаптивных) реакций растений, для идентификации которых необходим комплексный подход и применение инструментальных методов исследований, которые позволяют выбраковать малоценные растения на первых этапах селекции, уменьшить объем работы и ускорить селекционный процесс (Жученко, 2001; Еремин, 2008; Дорошенко, 2012).

Вторичные метаболиты формируют естественный механизм защитного действия, поэтому в работах, касающихся вопросов устойчивости растений, рассматривается их действие (Клепикова, 2002; Упадышев, 2008).

Целью исследований было выявление маркеров устойчивости яблони к биотическим факторам по морфолого-анатомическим и биохимическим показателям листьев.

Материалом для исследований послужили листья колонновидных сортов *Malus domestica* Bork селекции Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства» (ФГБНУ ВСТИСП): ‘Валюта’, ‘Червонец’, ‘Лукомор’, ‘Триумф’ (иммунные к парше), ‘Васюган’, ‘Останкино’, ‘Сенатор’ и ‘Президент’ (устойчивые к парше). Сравнительно-морфологическое изучение адаксиальной и абаксиальной сторон листа и микроанализ элементного состава включений проводили на аналитическом РЭМ JEOL

JSM-6090 LA в условиях низкого вакуума ($P = 40\text{--}60$ Па) на увеличениях 150–700 и 2000–4000. Исследовали участки листовой пластинки в средней трети, расположенные по центру между краем листа и центральной жилкой (слева или справа от жилки). Подготовка образцов к исследованиям проводилась по методикам, описанным в работе (Ермаков, 1987). Для определения минерального (зольного) состава в пробах листьев среднюю навеску массой 10 грамм минерализовали в муфельной печи в соответствии с ГОСТ 26929-86. Результаты рассчитаны исходя из проведения анализов в пяти повторностях ($n=5$). Среднее квадратическое отклонение не превышало 1,2–6,9 %.

Установлено, что поверхность абаксиальной стороны листьев яблони более гладкая, чем адаксиальная. Форму клеток на ней и их количество определить сложно из-за плотного слоя воска, наличия складок и тяжей. Устьица на листьях яблони имеют мощные валики, от боковых стенок устьиц отходят тяжи в количестве 3–7 штук, которые свидетельствуют о высоком уровне организации устьиц яблони.

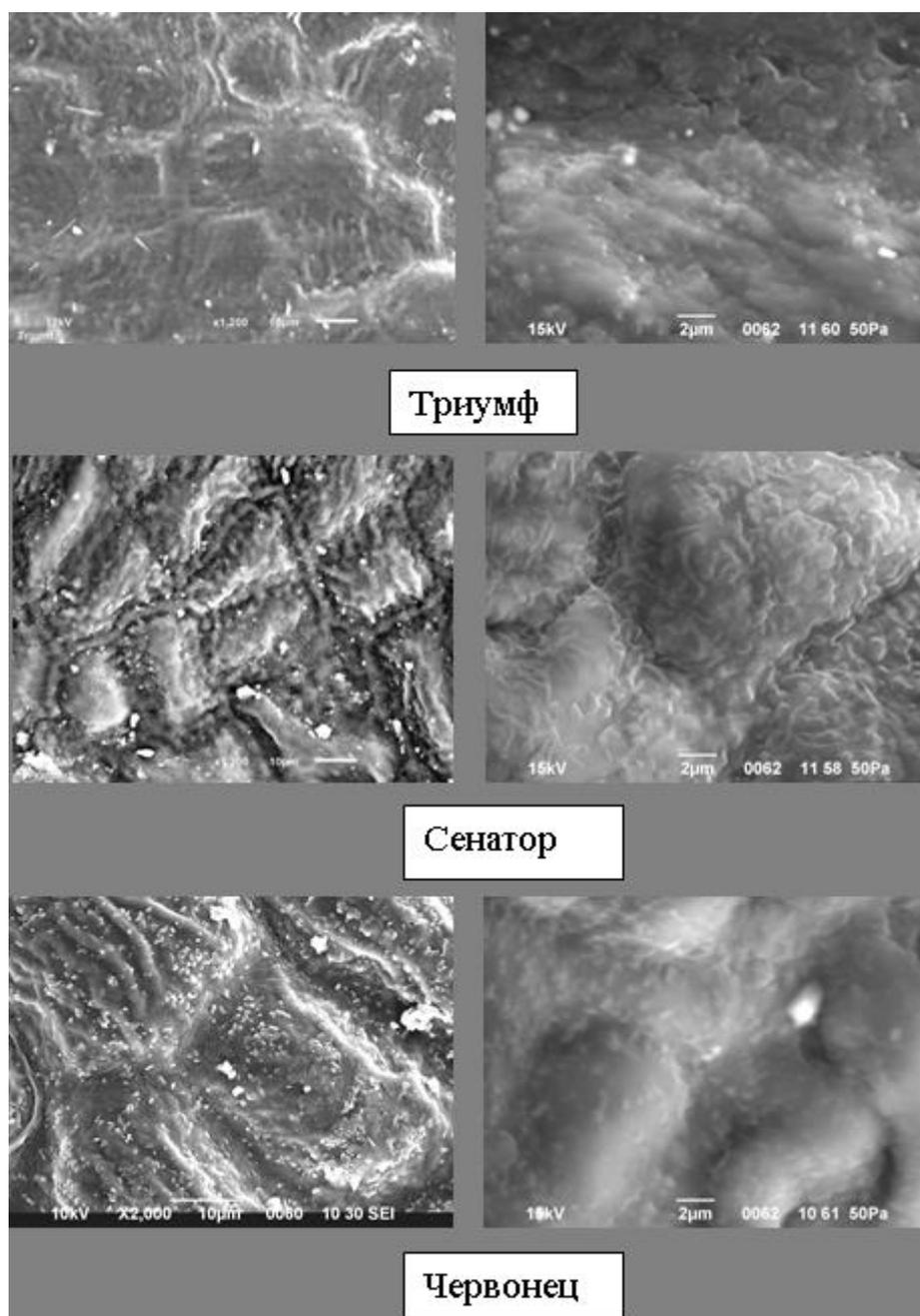
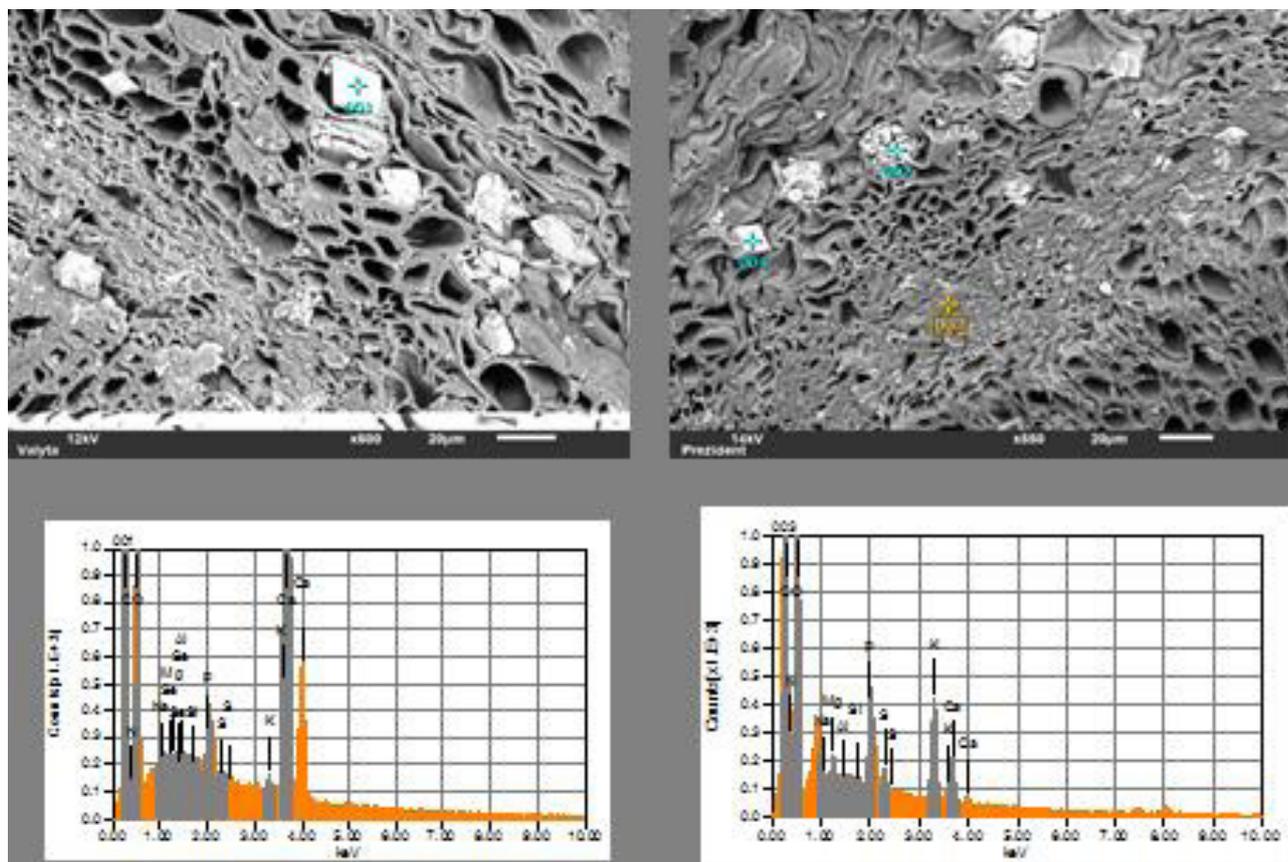


Рис. 1. Скульптура и восковой слой на абаксиальной стороне листа *Malus domestica* Borkh.

Иммунные сорта характеризуются большим количеством устьиц – в среднем 408,3 шт/мм² по сравнению с устойчивыми – 385,5шт/мм². Средняя длина устьиц у иммунных сортов 18,1; у устойчивых – 18,4 мкм соответственно, существенных различий в длине устьиц не выявлено.

На адаксиальной стороне листьев *Malus domestica* Borkh клетки неправильно-четырёхугольной формы (реже встречаются клетки овальной, или многоугольной удлиненной формы); индекс формы клеток 1,8 (характеризует степень их вытянутости); средний периметр 154,7 мкм. Характер строения кутикулы, орнаментация клеток эпидермы и скульптура воскового слоя зависят от сорта. На увеличении 500 можно наблюдать очертания клеток и их орнаментацию – гладкая, кожистая, складчатая, на увеличении 2000 хорошо видна скульптура воскового слоя (рис. 1). У листьев сорта сенатор слой кутины равномерный, гладкий, для сорта червонец характерен мелко-бугорчатый восковой слой, а у остальных исследованных сортов слой кутины бугорчатый или сосочковый. Усиление воскообразования на первичных покровных тканях листа иммунных сортов яблони свидетельствует о высоком уровне адаптивности к биотическим факторам среды (парше). Листья иммунных сортов имеют большее количество волосков, чем устойчивые к парше сорта. Трихомы (волоски) также являются признаком адаптивности.

На поперечном срезе центральной жилки выявлены включения (продукты клеточного метаболизма), которые накапливаются, главным образом, в форме гранул и кристаллов. Локальный химический анализ (ЭДС-анализ) показал, что включения содержат 5,9–8,3 масс % кальция; 0,34–0,38 масс % калия и 0,03–0,07 масс % серы, фосфора, магния и натрия. Включения ромбической формы содержат кальция в 3 раза больше, а калия в 2 раза меньше, чем округло-звездчатые (рис. 2). В листьях иммунных сортов содержится в 3 раза больше Са и в 2 раза К, чем в листьях устойчивых сортов. Са содержится в



А

В

Рис. 2. Включения на поперечном срезе центральной жилки листа. Условные обозначения: А – иммунный сорт; В – устойчивый сорт; + отмечены места проведения микроанализа.

клеточных стенках в виде пектата кальция, влияющего, на эластичность клеточных стенок. Mg входит в молекулу хлорофилла и участвует в работе ряда ферментных систем. P содержится в фосфолипидах и нуклеопротеидах, макроэнергетические связи между фосфатными группами служат основным посредником в переносе энергии в растениях. Калий играет роль осмотического агента в открывании и закрывании устьиц, в растениях калий очень мобилен. Сера является компонентом цистина, цистеина, других аминокислот, биотина, тиамина, кофермента, по сравнению с фосфором и калием сера менее мобильна. Отмечена роль этих элементов в адаптивных процессах растений.

В качестве маркерных признаков устойчивости к парше выявлены морфолого-анатомические показатели (развитый восковой слой, наличие множественных трихом, уменьшение количества устьиц), наличие в проводящей системе минеральных включений с высоким содержанием калия и кальция.

Благодарности. Автор выражает благодарность Морозовой Надежде Геннадьевне, ведущему научному сотруднику отдела генетики и селекции плодовых и ягодных культур, кандидату сельскохозяйственных наук за оказание помощи в подборе сортов для проведения исследований.

ЛИТЕРАТУРА

ГОСТ 26929-86 «Сырье и пищевые продукты. Подготовка проб. Минерализация для определения токсичных элементов»

Дорошенко Т. Н. Особенности реализации потенциала продуктивности плодовых растений в годы с погодными аномалиями // Научный журнал КубГАУ, 2012. – № 82 (08). – С. 1–19.

Еремин Г. В. Физиологические особенности формирования адаптивности, продуктивности и качества плодов у косточковых культур в предгорной зоне Северо-Западного Кавказа. – Майкоп: Адыг. респ. кн. изд-во, 2008. – 210 с.

Ермаков А. И. Методы биохимического исследования растений. – Л.: Агропромиздат. Ленинг. отд-ние, 1987. – 430 с.

Жученко А. А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). – М.: Изд-во Рос. ун-та дружбы народов, ООО «Изд. Агрорус», 2001. – Т.1. – 780 с.

Клепикова Е. А., Безель В. С., Таршис Г. И. Реакция эпидермального комплекса *Betula verrucosa* и *Plantago maior* на токсическое загрязнение среды // Сибирский экологический журнал, 2002. – № 1. – С. 67–70.

Упадышев М. Т. Роль фенольных соединений в процессах жизнедеятельности садовых растений. – Москва.: Изд. Дом МСП, 2008. – 320 с.

УДК 581.9+581.522.4(470.13)

Редкие виды травянистых многолетников в коллекции Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН

Rare species of herbaceous perennials in the collection of the Botanical Garden of the Institute of Biology of the Komi SC of the UrD of the RAS

Рябинина М. Л.

Ryabinina M. L.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия. E-mail: mryabinina@ib.komisc.ru

Institute of Biology of the Komi SC UrD RAS, Syktyvkar, Russia

Реферат. В коллекции Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН в настоящее время на изучении находится 37 видов травянистых растений, занесенных в Красную книгу Российской Федерации (2008). Проведена оценка интродукционной устойчивости 13 видов. Большинство видов отнесены к среднеперспективным и перспективным для культивирования в среднетаежной подзоне Республики Коми.

Summary. In the collection of the Botanical Garden of the Institute of Biology of the Komi SC of the UrD of the RAS, 37 species of herbaceous plants listed in the Red Book of the Russian Federation (2008) are currently under study. The introductory resistance of 13 species was assessed. Most species are classified as medium-promising and promising for cultivation in the middle taiga subzone of the Komi Republic.

Значительное внимание в Ботаническом саду Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН уделяется интродукции редких видов растений. Интродукция – один из путей сохранения биоразнообразия растительного мира, наряду с созданием заповедников и заказников, национальных парков и памятников природы. В Конвенции о биологическом разнообразии 1993 г. ботаническим садам отводится важная роль в деле сохранения генетических ресурсов растений.

Ботанический сад расположен в 8 км к югу от г. Сыктывкара (62° с.ш. 50° в.д.) в южной части Республики Коми. В целом климат республики характеризуется как умеренно континентальный. Среднегодовая температура воздуха в Сыктывкаре +0,4 °С. Зима в районе исследований продолжается в среднем 160–180 дней (средняя температура января –18 °С). Снежный покров устойчивый, устанавливается в среднем к 7 ноября, сохраняется 160–170 дней и составляет к марту 60–70 см. Продолжительность теплого периода года (с температурами выше 0 °С) – 180–190 дней. Вегетационный период начинается обычно в последней декаде апреля. Лето короткое и прохладное (100–150 дней), средняя температура июля +17,4 °С. Весенние заморозки возможны до второй декады июня, а в августе уже наблюдаются первые осенние заморозки. В то же время, в подзоне средней тайги Республики Коми заморозки возможны в любой из летних месяцев, хотя бывает это нечасто. По количеству осадков территория относится к достаточно увлажненному району. Среднегодовое количество осадков составляет около 600 мм и 75 % их выпадает в теплый период. Длительных периодов без осадков почти не бывает. Относительная влажность воздуха в течение вегетационного периода составляет в среднем 55–70 % (Агроклиматические ресурсы..., 1973). Почвы в районе Ботанического сада относятся к старопойменным, слабо- и среднеоккультурным, среднеподзолистым суглинистого состава.

Цель исследований коллекции редких видов растений, занесенных в Красную книгу Российской Федерации (2008), – изучение их биологических особенностей при интродукции в среднетаежной подзоне Республики Коми для сохранения и выявления механизмов адаптации в новых почвенно-климатических условиях.

Большинство редких видов травянистых растений, занесенных в Красную книгу Российской Федерации (2008), выращивается в коллекции декоративных травянистых многолетников; один вид – *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M. Dittrich – в коллекции кормовых растений. В свою очередь, в коллекции декоративных травянистых многолетников также выращивается часть редких видов из родовых комплексов *Allium* L., *Iris* L., *Lilium*, *Paeonia* L., *Primula* L. Остальные виды и их образцы рандомизированно размещены на специально отведенном участке (в коллекции редких и малораспространенных декоративных травянистых многолетников), на делянках размером 1 м². Растения высаживаются, по возможности, с учетом их экологических требований (к освещенности, влажности), без укрытия в зимний период. Основным путем пополнения коллекции видами Красной книги Российской Федерации (2008) является семенной обмен с ботаническими учреждениями России и других стран. Редкие виды, естественный ареал которых включает территорию Республики Коми, – *Cypripedium calceolus* L., *Papaver lapponicum* ssp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm., *Rhodiola rosea* L. – привлекались в ходе экспедиционных выездов из природных ценопопуляций видов.

Изучение ритма роста и развития растений в условиях культуры как показателя их адаптации ведется согласно разработанной специально для редких видов схеме (Дюрягина, 1983; Трулевич, 1991). Интродукционную способность оценивали по методике Главного ботанического сада, разработанной для декоративных многолетников (Былов, Карписонова, 1978; Карписонова, 1985) с некоторыми дополнениями (Фомина, 2012).

В настоящее время в коллекции Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО представлены 37 видов травянистых растений, занесенных в Красную книгу Российской Федерации (2008). Они относятся к 24 родам 19 семейств. Из них два вида находятся под угрозой исчезновения (статус редкости 1) – *Pulsatilla vulgaris* Mill. и *Belamcanda chinensis* (L.) DC. К категории сокращающихся в численности (статус редкости 2) относятся 15 видов. Со статусом редкости 3 (редкие) в коллекции выращиваются 20 видов. Среди семейств в коллекции преобладают виды Iridaceae (7 видов, 2 рода) и Liliaceae (7 видов, 3 рода). Семейства Alliaceae, Araliaceae, Asteraceae, Paeoniaceae, Poaceae, Ranunculaceae представлены двумя видами каждое, остальные 11 семейств – одним видом.

Ряд редких видов выращивается в коллекции Ботанического сада в течение нескольких десятилетий: *Stemmacantha carthamoides*, *Rhodiola rosea* (Мишуров и др., 2003; Редкие виды..., 2009; Волкова, Моторина, 2010), другие привлечены в коллекцию в последние годы и еще не все из них достигли генеративного периода развития.

Итогом работ по исследованию растений в условиях *ex situ* является оценка интродукционной устойчивости видов. Используемая нами методика оценки интродукционной способности видов (Былов, Карписонова, 1978; Карписонова, 1985; Фомина, 2012) учитывает способность растений к семенному и вегетативному размножению, степень развития вегетативных и генеративных органов (габитус), состояние после зимовки, устойчивость к вредителям и болезням, способность к самоподдержанию в культуре. Каждый признак оценивается по 3-балльной шкале в зависимости от степени его проявления: 1 балл – слабая, 2 – средняя, 3 – сильная. Совокупность этих показателей в целом характеризует жизненное состояние или устойчивость видов при интродукции. Итоговая суммарная оценка интродукционной способности по 6 признакам составляет от 10 до 18 баллов. Соответственно, изученные виды распределяются по перспективности в культуре в три группы: 15–18 баллов – перспективные, 11–14 баллов – среднеперспективные, 10 баллов – малоперспективные.

Проводимые ежегодно наблюдения за состоянием растений в вегетационный период позволили оценить интродукционную способность некоторых редких видов растений, находящихся на изучении не менее четырех лет, в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми. Всего оценка дана 13 видам Красной книги Российской Федерации (2008), выращиваемых в коллекции декоративных травянистых многолетников (табл.).

На основании данных таблицы выявлено соотношение изученных редкие и исчезающие виды растений по группам перспективности в культуре в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми. Большая часть видов (92 % от общего числа) отнесена к перспективным и среднеперспективным.

К перспективным видам (15 баллов) мы отнесли два вида – *Rhodiola rosea* и *Pseudomuscari coeruleum* (Losinsk.) Garbari, к среднеперспективным (11–14 баллов) – 10 видов. Таким образом, большин-

ство изученных видов приспособились к условиям культуры достаточно хорошо: ежегодно проходят все фазы фенологического развития, образуют нормально развитые семена. Изученные редкие виды вполне устойчивы к вредителям и болезням, а также проявляют себя как высокозимостойкие.

Цветут, но не завязывают семян 3 вида: *Leucojum aestivum* L., *Fritillaria meleagris* L., *Colchicum speciosum* Stev. Нерегулярно цветет *Pulsatilla vulgaris* Mill. Самосев наблюдается у двух таксонов – *Pseudomuscari coeruleum* и *Papaver lapponicum* ssp. *jugoricum*. У *Pseudomuscari coeruleum* самосев единичный, этот вид размножается в основном вегетативно. У *Papaver lapponicum* ssp. *jugoricum* с помощью самосева идет поддержание популяции, т.к. этот вид проявляет себя как малолетник, зацветающий на третий год после появления всходов и цветущий 1–2 года. Способны к вегетативному размножению 6 видов, в основном размножение происходит дочерними луковицами. 54 % изученных видов вегетативно не размножаются. Возможно частичное выпревание под толстым снежным покровом розеток *Papaver lapponicum* ssp. *jugoricum*.

Таблица

Комплексная балльная оценка интродукционной способности видов Красной книги Российской Федерации (2008) в Ботаническом саду Института биологии Коми НЦ УрО РАН

Систематическое положение	Семенное		Вегетативное размножение	Габитус	Устойчивость к вредителям и болезням	Зимостойкость	Самоподдержание в культуре	Суммарный балл*
	размножение	возобновление						
Сем. Alliaceae								
<i>Allium neriniflorum</i> (Herb.) Backer	2	–	1	2	3	3	1	12
Сем. Amaryllidaceae								
<i>Galanthus platyphyllus</i> Traub et Moldenke	2	–	2	2	3	3	2	14
<i>Leucojum aestivum</i> L.	1	–	1	1	3	3	1	10
Сем. Crassulaceae								
<i>Rhodiola rosea</i> L.	3	–	2	2	3	3	2	15
Сем. Hyacinthaceae								
<i>Pseudomuscari coeruleum</i> (Losinsk.) Garbari	3	+	2	2	3	3	2	15
Сем. Iridaceae								
<i>Iridodictyum reticulatum</i> (Bieb.) Rodionenko	2	–	2	2	3	3	2	14
<i>Iris ensata</i> Thunb.	2	–	1	2	3	3	2	13
Сем. Liliaceae								
<i>Fritillaria meleagris</i> L.	1	–	2	2	3	3	2	13
Сем. Melanthiaceae								
<i>Colchicum speciosum</i> Stev.	1	–	2	2	3	3	2	13
Сем. Orchidaceae								
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	2	–	1	2	3	3	1	12
Сем. Papaveraceae								
<i>Papaver lapponicum</i> ssp. <i>jugoricum</i> (Tolm.) Tolm.	3	+	1	2	3	2	2	13
Сем. Ranunculaceae								
<i>Pulsatilla pratensis</i> (L.) Mill. s.l.	2	–	1	2	3	3	1	12
<i>Pulsatilla vulgaris</i> Mill.	2	–	1	2	3	3	1	12

* В графе «семенное возобновление» прочерк означает отсутствие самосева, (+) – самосев редкий и единичный. Балл 1 – слабое проявление признака, 2 – среднее, 3 – сильное.

К малоперспективным видам (с 10 баллами) мы отнесли *Leucojum aestivum*. Образец в первые годы после посадки цвел и завязывал плоды, но со временем перестал цвести и не размножается вегетативно, представляя собой слаборазвитую розетку листьев.

Таким образом, проведенная на 13 редких и исчезающих видах травянистых растений, включенных в Красную книгу Российской Федерации (2008), оценка интродукционной устойчивости показала, что большинство изученных видов относится к среднеперспективным и перспективным для культивирования в среднетаежной подзоне Республики Коми. Полученные данные свидетельствуют о перспективности дальнейшего изучения растений, возможности их сохранения, поддержания и возобновления в условиях культуры. Необходимо дальнейшее комплексное исследование редких видов коллекции с использованием разных научно-методических подходов, которые дают возможность более полного изучения их биологии и экологии.

Благодарности. Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме «Закономерности процессов репродукции ресурсных растений в культуре на европейском Северо-Востоке» № АААА-А17-117122090004-9 на базе УНУ «Научная коллекция живых растений» Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН (№ 507428).

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Коми АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. – С. 20–26.
- Былов В. Н., Карпионова Р. А.** Принципы создания и изучения коллекции малораспространенных декоративных многолетников // Бюллетень Главного ботанического сада, 1978. – Вып. 107. – С. 77–82.
- Волкова Г. А., Моторина Н. А.** Перспективные красивоцветущие растения для декоративного садоводства Республики Коми (Рекомендуемый ассортимент). – Сыктывкар, 2010. – 164 с.
- Дюрягина Г. П.** Вопросы изучения редких растений в ботанических садах // Бюллетень Главного ботанического сада, 1983. – Вып. 129. – С. 49–55.
- Карпионова Р. А.** Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. – М.: Наука, 1985. – 205 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М., 2008. – 855 с.
- Мишуров В. П., Портнягина Н. В., Зайнуллина К. С., Шалаева О. В., Шелаева Н. Ю.** Опыт интродукции лекарственных растений в среднетаежной подзоне Республик Коми. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – С. 86–91.
- Редкие виды растений в культуре на Европейском Севере / Г.А. Волкова, Л. А. Скупченко, А. В. Вокуева, О. В. Скроцкая, Н. А. Моторина, М. Л. Рябинина. – Екатеринбург: УрО РАН, 2009. – 154 с.
- Трулевич Н. В.** Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. – М.: Наука, 1991. – 216 с.
- Фомина Т. И.** Биологические особенности декоративных растений природной флоры в Западной Сибири. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2012. – 179 с.

УДК 581.52: 582.572.8(571.16)

Изменчивость окраски цветка у *Erythronium sibiricum*

The variability in color of flower *Erythronium sibiricum*

Седельникова Л. Л.

Sedelnikova L. L.

ФГБУН «Центральный сибирский ботанический сад» СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: lusedelnikova@yandex.ru

Central Siberian Botanical garden of SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. В статье представлены сведения об изменчивости формы и окраски органов цветка у *Erythronium sibiricum* в разных условиях возделывания: открытых солнечных и влажных теневых местообитаний. Отмечено, что микроусловия более приближенные к естественным условиям обитания способствовали не только интенсивному семенному возобновлению, но и широкому спектру фенотипической изменчивости строения цветка. Приведены сведения об изменчивости окраски и формы цветка в естественных местообитаниях *E. sibiricum* на юге Западной Сибири. Установлено, что *E. sibiricum* имеет корневищно-луковичную биоморфу.

Summary. The article presents information about the variability of the flower shape and color in the species *Erythronium sibiricum* in different cultivation conditions: open sunny and humid shadow habitats. It is noted that micro-conditions closer to natural living conditions contributed not only to intensive seed renewal, but also to a wide range of phenotypic variability. The information on the variability of the flower's colors and shapes of *Erythronium sibiricum* in its natural habitat in the South of Western Siberia is given. It is established that *Erythronium sibiricum* has rhizomatous-bulbous biomorph.

Кандык сибирский – *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov (сем. Liliaceae L.) – алтае-саянский эндемик, реликт третичных широколиственных лесов, внесенный в Красную книгу Новосибирской области (Красников, 2008, с. 364) со статусом 2V, также редкий вид, Томской, Кемеровской областей, Красноярского края, республики Тыва, Горного Алтая, Казахстана, Алтайского края. Преимущественно лесной мезофит, однако на границе ареала обитает в высокогорьях Алтая, степях Хакасии и Восточного Казахстана, т. е. с широкой экологической амплитудой. Ранневесенний медонос, используется как декоративное растение, имеет пищевые свойства, известен в народной медицине при лечении ряда заболеваний. Данный вид в ранг самостоятельного впервые возвел в 1929 г. П. Н. Крылов (1929). Он описал его как луковичное растение, с «фиолетово-розовыми или лиловыми цветками, редко почти белыми или желтоватыми» (с. 641). В дальнейшем многие авторы давали подобное же описание окраски цветка кандыка сибирского (Крашенинников, 1935; Черепнин, 1959). Современные исследователи дают несколько иное описание окраски листочков цветка, такое как розово-фиолетовое (Ивашенко, 2005), лилово-розовое с различными оттенками (Степанов, Стасова, 2011), сиренево-розовое (Баранова, 2013).

С середины 1950-х гг. *E. sibiricum* стали изучать во многих ботанических садах России. Интерес сибирских исследователей был также проявлен к этому растению (Зубкус, 1956; Верещагина, 1960; Лубягина, 1973). В настоящий период при возрастании антропогенной нагрузки на окружающую среду, требуется усиление природоохранных мер для сохранения редких видов с узколокальным типом ареала, к которым относится *E. sibiricum*, а также сохранение его в культуре путем интродукции, особенно при возделывании в местах сходных с природными эколого-географическими условиями. Для решения этой проблемы в окрестностях Центрального сибирского ботанического сада к. б. н. Н. П. Лубягиной (1981, 1989) еще в 1967 г. был создан искусственный фитоценоз черневой тайги площадью 4,8 га в пойме небольшой речки Зырянка, где наряду с другими растениями были высажены образцы кандыка сибирского из природных местообитаний Кузнецкого Алатау. Нами в 2015–2017 гг. обследованы данные

посадки, которым уже более 50-ти лет. Изучен возрастной состав *E. sibiricum* (Седельникова, 2017), а также описаны морфологические особенности строения и окраски цветка. Обследование проводили в апреле-июне вдоль изгиба р. Зырянки, на протяжении 150–200 м с правой стороны по течению, до впадения ее в искусственное озеро с прилегающим к ней южным склоном с расчлененным микрорельефом. Данный микрорельеф способствует хорошему накоплению снега в зимний период, увлажнению почвы и дает возможность для развития растений с мезофитным типом обитания. Средняя многолетняя продолжительность безморозного периода района исследования составляла $137,9 \pm 3,5$ дней. Сумма температур выше 10°C составляла $2088,9 \pm 19,5^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков 102,6–413 мм, высота – 165–210 м над ур. м. Почвенный покров в данном местообитании *E. sibiricum* имеет серые лесные слабо оподзоленные почвы, суглинисто-механического состава, на лессовидной супеси. Растения размещались на площади 1500–2000 м². Анализ показал разнообразие фенотипической внутривидовой изменчивости в строении и окраске цветка у кандыка сибирского. Нами описаны формы рыльца, с тремя-шестью отдельными лопастями (рис. 1а). Верхняя часть лепестков у отдельных растений имела заостренную или овальную форму. Форма долей околоцветника у особей была овально-продолговатая по всей длине, с расширением в средней либо нижней части, продолговато-коническая, узкоконическая (рис. 1б). Отмечена зубчатая, линейная, копьевидно-зубчатая, копьевидно-дугобразная, серповидная, ромбовидная форма пятна. Пятно расположено в 1/3 части от основания лепестка, разной тональности от светло-вишневого до темно-вишневого, со светло-зеленой, белой, желтой штриховкой. Форма цветка также варьировала. Наблюдали цветки с цикламеновидной формой с широкими, средними и узкими долями околоцветника, расположенными поочередно вверх и вниз; чашевидной и лилиевидной формой с лепестками направленными у одних цветков вверх у других вниз; поникающей и не поникающей формой цветка (рис. 1в). Описаны цветки с малиновой, светло-малиновой, темно-малиновой, бордовой, розовой, лилово-розовой, светло-розовой, фиолетово-розовой окраской.

В природных местообитаниях Кемеровской области у кандыка сибирского ранее отмечен широкий спектр фенотипической изменчивости морфологических признаков и сделаны прогнозы (Скакунов, 1977) о получении новых форм путем селекции. Ранее (2012–2013 гг.) нами обследованы естественные местообитания кандыка сибирского в Томской (сс. Заварзино, Протопопово, Аникино), Кемеровской (сс. Осинники, Шерегеш, Листвяги, Тайжино, п. Каз), Новосибирской (с. Верх-Ики) областях, Республике Алтай (сс. Камлак, Турочак), где также был отмечен широкий спектр внутривидовой фенотипической изменчивости по форме и окраске цветка. В природе мы встречали белоцветковые формы (Кемеровская обл., п. Каз). Цветков с желтой окраской нами не обнаружено. Отмечено, что лист также меняет окраску от буровато-зеленой до светло-зеленой, со слабо заметными беловатыми или антоциановыми пятнами. При изучении особей из данных естественных местообитаний на интродукционном участке лаборатории декоративных растений выявлены вышеописанные морфологические признаки. Также отмечено, что образцы растений кандыка сибирского из Полярно-альпийского ботанического сада (г. Кировск) в условиях Новосибирска цветут на 8–12 дней позднее по сравнению с особями из Томской, Новосибирской и Новокузнецкой популяций и имеют более розовую окраску долей околоцветника. Растения из Горного Алтая (окр. с. Турочак) имели светло-розовую окраску. Более того установлено, что на открытом окультуренном экспериментальном участке интродукционная способность данного вида относительно размножения значительно низкая, растения имеют меньшие морфометрические показания, быстро отцветают, плодоносят, но самосева не дают, размножаются только вегетативно. Хотя для *E. sibiricum* характерны семенной и вегетативный способ размножения. Наблюдения показали, что начало цветения генеративных особей *E. sibiricum* в окрестности р. Зырянка было в 2016 г. – 26.04.; массовое цветение – 05.05.; единичное – 20.05. Семена к 20.05. имели молочную спелость (плод зеленый), к 31.05. – молочно-восковую (плод светло-коричневый). В период с 31.05 по 20.06.2016 г. среднесуточная температура воздуха была выше нормы и составляла $20\text{--}25^{\circ}\text{C}$, без осадков, семена быстро диссиминовались. По описанию средние параметры морфологических признаков на календарную дату – 31.05.2016 г. у виргинильных особей составляли: длина листа – $14,32 \pm 0,52$ см, ширина – $8,8 \pm 0,11$ см; длина черешка – $17,42 \pm 0,21$ см. У генеративных особей длина первого листа была $14,4 \pm 0,14$ см, ширина – $5,34 \pm 0,06$ см; второго листа – длина – $12,9 \pm 0,17$ см, ширина – $3,7 \pm 0,21$ см; длина генеративного побега – $17,5 \pm 0,51$ см. Реальная семенная продуктивность составляла $27,3 \pm 2,6$

шт., потенциальная – $39,7 \pm 1,7$ шт. Коэффициент продуктивности был средний – 0,61. В искусственно созданном фитоценозе наблюдали самосев.

Нами было проведено сравнение полученных результатов по изменчивости признаков цветка у *E. sibiricum* с исследованиями Н. В. Степанова и В. В. Стасовой (2011), которые при изучении растений кандыка сибирского в природных местообитаниях Западного Саяна и Кузнецкого Алатау обратили внимание на различие формы и структуры генеративных органов. Данные авторы показали устойчивое различие по окраске и форме долей околоцветника у растений, находящихся на восточной и западной границе ареала. Это позволило авторам растения, встречающиеся на Западном Саяне восточнее р. Ени-

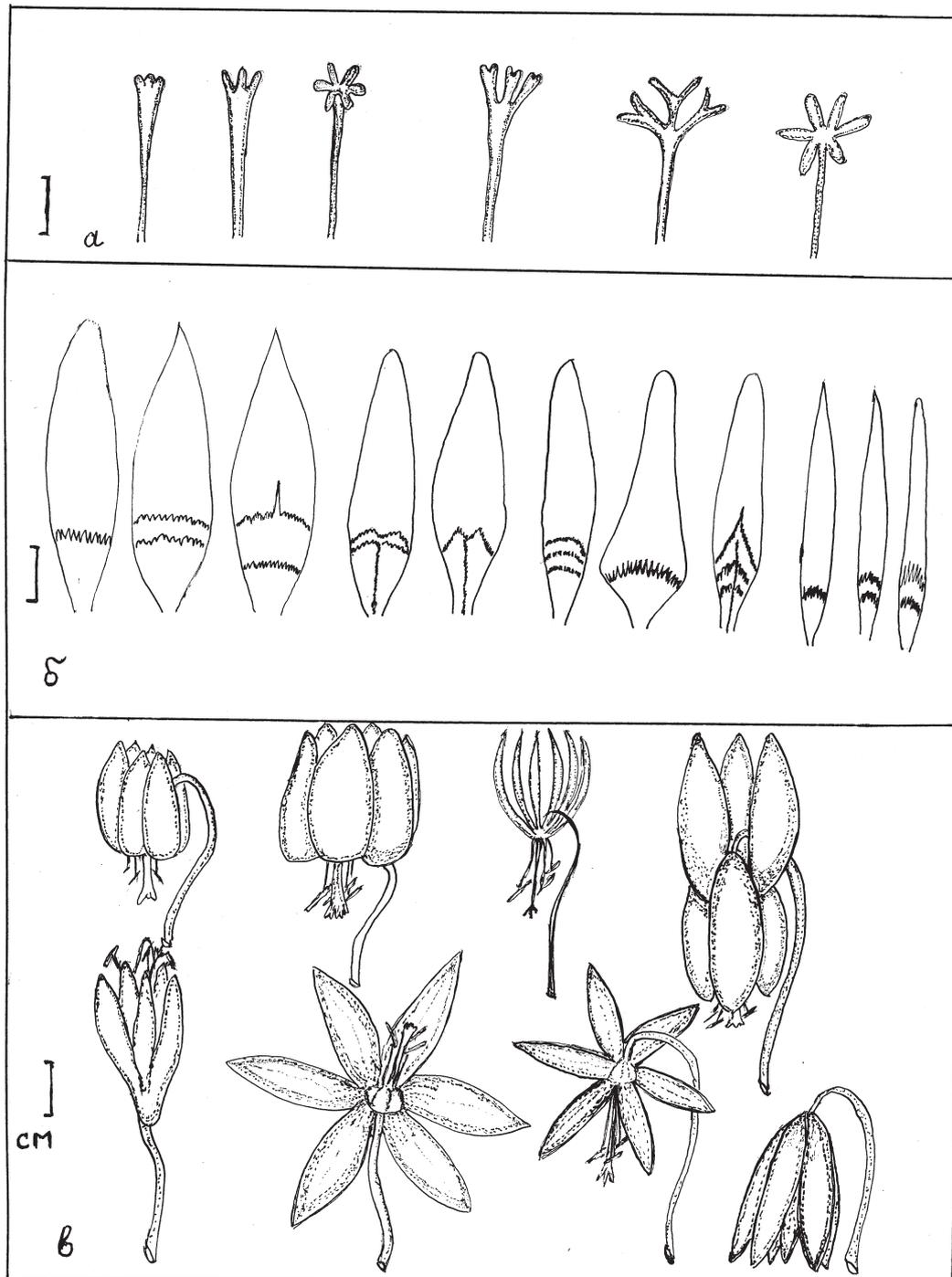


Рис. 1. Фенотипическая изменчивость строения органов цветка *Erythronium sibiricum*.

сея, отнести к особому виду *E. sajanense* Stepanov et Stassov. Они считают, что видовой статус имеют растения, описанные ранее с Алтая *E. krylovii* Stepanov (= *E. sibiricum* subsp. *altaicum* Ruksans), *E. sullevii* (Ruksans) Stepanov. Однако выделение саянских растений в качестве особого вида или подвида некоторые систематики (Конспект флоры ..., 2012) считают нецелесообразным. Вполне вероятно, что на границе ареала возможно появление новых гибридных форм.

Следует отметить, что ранее *E. sibiricum* ботаники описывали как луковичное растение, позднее обнаружено, что биоморфа кандыка сибирского принадлежит к корневищно-луковичным геофитам (Скакунов, 1977; Седельникова, 2002).

В результате исследования установлено, что *E. sibiricum* хорошо адаптировался в искусственно созданном фитоценозе в пойме р. Зырянки, не нарушая естественного покрова. Микроусловия (влажность, почва) достаточно устойчиво приближены к естественным условиям обитания и способствовали интенсивному семенному возобновлению и формированию вегетативно-корневищно-луковичных клонов. Поэтому в ценопопуляции *E. sibiricum* преобладают особи прегенеративного состояния, генеративные особи хорошо размножаются семенным и частично вегетативным путем, что подтверждает возможность сохранения этого редкого и эндемичного вида в искусственно созданных фитоценозах аналогичных или близких по экологическим факторам к условиям естественных местообитаний этого вида, по сравнению к открытым солнечным местам культивирования. Выявлена внутривидовая фенотипическая изменчивость в строении и окраске цветка, что указывает на возможность появления гибридных адаптированных форм в природе и в условиях интродукции.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту № АААА-А17-1170126100053-9 «Выявление путей адаптации растений к контрастным условиям обитания на популяционном и организменном уровнях». При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», УНУ № USU 440534.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова М. В.** Многолетние травянистые растения класса однодольные. – СПб.: Росток, 2013. – 318 с.
- Верецагина И. В.** Грунтовое цветоводство на Алтае. – Барнаул: Алт. Кн. Изд-во, 1960. – 111 с.
- Иващенко А.** Тюльпаны и другие луковичные растения Казахстана. – Алматы: Две столицы, 2005. – 192 с.
- Зубкус Л. П.** Некоторые особенности роста и развития кандыка сибирского *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. в природе // Труды Бот. Сада ЗСФ АН СССР, 1956. – Вып. 1. – С. 33–38.
- Конспект флоры Азиатской России. Сосудистые растения. – Новосибирск: СО РАН, 2012. – 638 с.
- Красников А. А.** Кандык сибирский *Erythronium sibiricum* (Fish. Et Mey.) Kryl. // Красная книга Новосибирской области. Животные растения, грибы. – Новосибирск: Арта, 2008. – С. 364.
- Крашенинников И. М.** Кандык – *Erythronium* // Флора СССР. Т. 4. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – С. 364–365.
- Крылов П. Н.** Флора Западной Сибири // Известия Имп. Томск. ун-та. – Томск, 1929. – Вып.3. – 641 с.
- Лубягина Н. П.** Ритмы развития эфемероидов черневой тайги Кузнецкого Алатау в связи с интродукцией // Ритм роста и развитие интродуцентов. – М.: Наука, 1973. – С. 73–76.
- Лубягина Н. П.** Изучение популяций эфемероидов черневой тайги в связи с их охраной и интродукцией в искусственный ценоз // Бюллетень Главного ботанического сада, 1981. – Вып. 131. – С. 82–86.
- Лубягина Н. П.** Создание искусственных растительных сообществ // Бюлл. Главного ботан. сада, 1989. – Вып. 152. – С. 3–8.
- Седельникова Л. Л.** Биоморфология геофитов в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2002. – 307 с.
- Седельникова Л. Л.** Возрастной состав *Erythronium sibiricum* (Liliaceae) в искусственном фитоценозе // Вестник Крас.ГАУ, 2017. – №5. – С. 137–142.
- Скакунов В. Г.** Изменчивость кандыка сибирского в природе // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. – Новосибирск: Наука, 1977. – С.76–87.
- Степанов Н. В., Стасова В. В.** О новом таксоне рода кандык (*Erythronium* – Liliaceae) из Западного Саяна // Вестник КрасГАУ, 2011. – № 8. – С. 58–63.
- Степанов Н. В., Стасова В. В.** Анатомо-морфологические особенности сибирских кандыков *Erythronium sibiricum* и *E. sajanense* // Вестник КрасГАУ, 2014. – № 8. – С. 148–149.
- Черепнин Л. М.** Флора южной части Красноярского края. – Красноярск, 1959. – Вып. 2. – 240 с.

УДК 58.006

Роль Главного ботанического сада Казахстана в сохранении ботанического разнообразия республики

The role of the main Botanical garden of Kazakhstan in preservation of botanical diversity of the republic

Ситпаева Г. Т.

Sitpayeva G. T.

РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК, г. Алматы, Республика Казахстан. E-mail: sitpaeva@mail.ru

Institute of botany and phytointroduction CS MES RK, Almaty, Kazakhstan Republic

Реферат. В статье приводятся основные результаты научно-исследовательских работ, выполненных в рамках комплексных целевых государственных научно-технических программ, разработанных и реализованных сотрудниками Главного ботанического сада Института ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК. Основной целью этих программ является сохранение ботанического разнообразия флоры Казахстана.

Summary. The article presents the main results of research that have been implemented within the framework of complex target state scientific and technical programs which developed and carried out by the staffs of the Main Botanical garden of the Institute of botany and phytointroduction CS MES RK. The main purpose of these programs is to preserve the botanical diversity of the flora of Kazakhstan.

Главный ботанический сад Института ботаники и фитоинтродукции Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан, наряду с другими государственными ботаническими садами – Жезказганским, Илийским, Мангышлакским и Алтайским, отнесен к особо охраняемым природным территориям республиканского значения (Постановления Правительства РК, принятые с 2005 по 2017 г).

Правовые статусы деятельности государственных ботанических садов Казахстана определяются Законом РК «Об особо охраняемых природных территориях» (ООПТ). В соответствии с этим Законом государственные ботанические сады имеют статус не только природоохранных, но и научных организаций, предназначенных для проведения исследований и научных разработок по охране, защите, воспроизводству и использованию растительного мира. Так, к основной деятельности государственных ботанических садов относятся разработка научных основ сохранения, воспроизводства и использования растительного мира Казахстана, освоение ресурсов флоры Казахстана, имеющих мировое значение [статья 58].

Эффективное выполнение государственными ботаническими садами Казахстана возложенных на них законодательством задач обеспечивается одноведомственной квалифицированной координацией их деятельности. Все ботанические сады Казахстана подведомственны Комитету науки Министерства образования и науки Республики. Это позволяет не только реализовывать комплексные государственные программы по развитию государственных ботанических садов, но и эффективно координировать их деятельность.

Головной организацией в функционирующей ныне системе государственных ботанических садов и дендрологических парков Казахстана, выступающей в качестве разработчика и основного исполнителя таких целевых программ является Главный ботанический сад (далее ГБС) РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК. Именно в ГБС сосредоточены коллекционные фонды растений наибольшего объема (коллекции живых растений, Гербарий (АА), Семенной банк) (Каталог ..., 2012; Коллекционные ..., 2015; (Sitpayeva, Vesselova, 2017).

За последние 5 лет, начиная с 2013 г. Институт разработал 3 комплексные научно-технические программы и реализовал две из них. В программах последних лет все научно-исследовательские работы логически связаны между собой и подчинены выполнению единой цели, преследующей, в конечном счете, сохранение ботанического разнообразия, как местной, так и мировой флоры.

В 2013–2015 гг. Институтом ботаники и фитоинтродукции и государственными ботаническими садами Казахстана была реализована крупная научно-техническая программа (НТП): «Ботаническое разнообразие диких сородичей культурных растений Казахстана как источник обогащения и сохранения генофонда агробиоразнообразия для реализации Продовольственной программы», включающая практически все приоритетные направления, как фундаментальных, так и прикладных исследований ботанического разнообразия Казахстана. Ее научная новизна заключалась в том, что впервые был проведен скрининг природной флоры Казахстана, составлен перечень диких сородичей культурных растений (Ситпаева и др., 2014), осуществлен его всесторонний анализ, созданы базы данных, выделены репрезентативные территории, разработаны рекомендации по сохранению и устойчивому использованию ботанического разнообразия диких сородичей культурных растений Казахстана.

Изучение ДСКР проводилось по всей территории Казахстана (14 административных областей, 29 флористических районов), в том числе на территориях наиболее крупных особо охраняемых природных территорий Казахстана. Первичный материал (гербарные образцы, образцы семян, геоботанические и ресурсоведческие, а также фитопатологические исследования) был собран с 5125 точек. В результате были сформированы паспорта 617 видов высших растений Казахстана, идентифицированных в качестве диких сородичей культурных растений, на которые получено Свидетельство о государственной регистрации прав, выданное Минюст РК, за № 1814 от 17 сентября 2015 г.

В рамках программы впервые в Казахстане в Институте ботаники и фитоинтродукции был создан специализированный Семенной банк растений природной флоры Казахстана, оснащенный современным оборудованием и необходимыми приборами. На сегодняшний день на хранение в семенной банк Института заложено более 3000 образцов семян дикорастущих растений. Этот банк семян получил международное признание. Успешно ведется сотрудничество с аналогичными банками семян Китая, Кореи, стран Европы.

В 2015–2017 гг. Институт и его филиалы – Жезказганский (ЖБС) и Илийский (ИБС) государственные ботанические сады выполняли целевую НТП: «Устойчивое управление генетическими ресурсами государственных ботанических садов Юго-Восточного и Центрального Казахстана – особо охраняемых природных территорий республиканского значения – в условиях перехода к «зеленой экономике». Одной из ее основных задач было сохранение и развитие коллекционных фондов живых растений ГБС, ЖБС и ИБС. Для пополнения коллекционных фондов древесных растений на интродукционном питомнике ГБС было высеяно 347 образцов семян, в том числе 99 образцов из природной флоры Казахстана. Коллекционные фонды древесных растений пополнились 62 новыми таксонами и на конец 2017 г. насчитывают 941 таксон. Коллекционные фонды ЖБС пополнились 67 таксонами и на конец 2017 г. включали 1374 таксона. Пополнение коллекционных фондов ИБС за период реализации программы составило 38 таксонов и насчитывает в общей сложности 325 таксонов.

Также для сохранения ботанического разнообразия *ex-situ* в период выполнения этой программы в ГБС: был заложен новый коллекционный участок цветочно-декоративных растений, на котором высажено 350 видов, сортов, форм цветочных растений, в том числе 75 сортов лилейника гибридного, 50 сортов ириса гибридного, 56 видов и сортов луковичных растений, 24 вида, форм и сортов хосты, 23 сорта флокса; интродуцированы 10 новых видов р. *Allium*, в результате коллекция этого рода на сегодняшний день включает 38 видов луков казахстанской флоры; выделены более 20 сортов флокса метельчатого, ириса гибридного и лилейника, отличающиеся высокой декоративностью, для дальнейшего размножения и коммерциализации; проведены первичные испытания 13 редких травянистых видов казахстанской флоры; в коллекцию редких и эндемичных видов природной флоры Казахстана привлечено 64 вида травянистых многолетних растений, в том числе 14 видов, включенных в Красную книгу; в коллекцию цветочно-декоративных растений закрытого грунта привлечено живыми растениями, черенками и семенами 97 таксонов, из них: декоративно – лиственных – 37, красивоцветущих – 38, плодовых – 7, кактусов – 15 (на конец 2017 года коллекция оранжереи насчитывает 639 таксонов, относящихся

ся к 88 семействам, 285 родам, 551 виду; в коллекционный фонд диких плодовых растений Казахстана привлечено 19 видов, относящихся к 3-м семействам, 11 родам (395 экземпляров) и т.д.

Важной задачей программы «Устойчивое управление генетическими ресурсами государственных ботанических садов Юго-Восточного и Центрального Казахстана – особо охраняемых природных территорий республиканского значения – в условиях перехода к «зеленой экономике» являлось сохранение и пополнение коллекционных фондов не только живых растений, но и коллекций Гербария (АА) и Банка семян. Гербарные коллекции, к примеру, пополнены на 909 листов гербарных образцов, относящихся к 369 видам (в том числе 41 редкому виду) из 103 семейств, 264 родов. Проведена ревизия 28 листов гербария редких видов, собранных разными коллекторами (1975–1987 гг.) и подтвержден их видовой статус. Дополнен материал по флористическим районам, информация по которым отсутствовала – 64 вида. Выявлен целый ряд географических новинок и пр. Подготовлено свыше 500 цифровых фотографий гербарных листов по флористическим районам (25 – Кунгей Алатау, 25а – Кетмень, 27 – Киргизский Алатау, 28 – Каратау), которые послужат основой виртуальной базы данных Фонда коллекционного материала.

В рамках описываемой программы впервые для ГБС проведены исследования, направленные на изучение его инвазионной (спонтанной) флоры, соответствующие мировым трендам развития ботанической науки.

На основе многолетних дендрологических исследований, проводимых в ГБС, в том числе при выполнении задач научно-технических программ последних лет в 2017 г. разработан и опубликован новый ассортимент древесных растений для озеленения г. Алматы.

В 2017 г. сотрудниками Института разработаны планы развития Главного, Жезказганского и Илийского государственных ботанических садов на 2018–2020 гг. Кроме того, доработана концепция развития ГБС «Ботанический сад XXI века – сад новых технологий» и мероприятия направленные на модернизацию Главного ботанического сада.

В 2016 г. по поручению Правительства РК об участии и демонстрации научных разработок Институт организовал и представлял павильон Казахстана в течении полугода Международной ботанической выставке ЭКСПО 2016 «Цветы и дети» (г. Анталия) (International ..., 2016). Казахстанский павильон занял 3 место среди 57 стран участниц с отметкой – самый информативный! Участие в выставке послужило существенным толчком к расширению международных связей Института по вопросам изучения и сохранения ботанического разнообразия *ex-situ* и *in-situ*.

Описанные программы обеспечили не только вышеприведенные количественные показатели сохранения коллекционных фондов растений, но и определили существенную модификацию методологии и методики проводимых исследований. Речь идет не просто о проведении комплексных исследований, но и о взаимопроникновении методических подходов из различных отраслей ботаники друг в друга. Ярким примером тому стал упомянутый выше ассортимент древесных растений, рекомендованных для использования в озеленении г. Алматы (Ситпаева, Чекалин и др., 2017). В этом ассортименте наряду с традиционными дендрологическими и экологическими характеристиками растений (Ассортимент ..., 1979) даны оценки фитоценотической агрессивности каждого из рекомендованных видов. Традиционно проблема инвазивной растительности была отделена от интродукции. В обсуждаемом ассортименте предложена новая методика оценки фитоценотической агрессивности интродуцентов, в том числе указаны ограничения использования в озеленении агрессивных видов. Такая разработка стала возможной благодаря комплексированию работы лабораторий дендрологии, флоры высших растений и геоботаники.

Кроме того, научно-технический характер обсуждаемых программ позволил решить не только научные, но также практические и эстетические проблемы совершенствования ГБС. Так, в рамках реализации программы «Устойчивое управление генетическими ресурсами государственных ботанических садов Юго-Восточного и Центрального Казахстана – особо охраняемых природных территорий республиканского значения – в условиях перехода к «зеленой экономике»: были разработаны планы развития Главного, Жезказганского и Илийского государственных ботанических садов на 2018–2020 гг.; осуществлена топографическая съемка территории Главного ботанического сада (включая подеревную топосъемку более 25 000 древесных растений) и анализ современного состояния почв на терри-

тории ботанического сада; выполнены проектировочные работы и бурение разведочно-эксплуатационной гидрогеологической скважины глубиной 250 м с дебитом не менее 40 куб. м/час для бесперебойного орошения научных коллекций и насаждений сада; проведены мероприятия по реконструкции ГБС, направленные на улучшение его инфраструктуры (приобретены и установлены: современный тепличный комплекс, современное ограждение научных коллекций, новые гербарные шкафы). В гербарном Фонде старые гербарные шкафы заменены на новые.

С 2018 г. Институт ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК начал реализацию новой целевой государственной программы «Реализация Государственными ботаническими садами приоритетных для Казахстана научно-практических задач Глобальной стратегии сохранения растений как устойчивой системы поддержания биоразнообразия» (2018–2020 гг.). Ее цель – разработка научных основ сохранения, воспроизводства и рационального использования генофонда фито- и микобиоты *in-situ* и *ex-situ* в условиях Казахстана, а один из основных ожидаемых результатов – Разработка Национальной Стратегии сохранения растений Казахстана.

ЛИТЕРАТУРА

- Ассортимент декоративных растений для озеленения г. Алматы. – Алма-Ата, 1979. – 63 с.
- Каталог декоративных древесных растений открытого грунта // Труды Института ботаники и фитоинтродукции, 2012. – Т. 18, № 5. – 88 с.
- Коллекционные фонды живых растений Главного ботанического сада ИБФ КН МОН РК // Вестник Совета ботанических садов Казахстана (СБСК). Алматы, 20015. – Вып. 3. – 220 с.
- Ситпаева Г. Т., Веселова П. В., Гемеджиева Н. Г., Грузинская Л. М., Кердяшкин А. В., Кудабаяева Г. М., Муқанова Г. С., Мурзатаева Т. Ш., Рахимова Е. В., Саметова Э. С., Усен К.** Комплексные исследования диких сороричений культурных растений Западного Тянь-Шаня. – Алматы, 2014. –194 с.
- Ситпаева Г. Т., Чекалин С. В., Масалова В. А., Набиева С. В., Зайченко О. П., Бабай И. В., Хусаинова И. В., Речицкая Т. И., Ишаева А. Н., Елисеева А. И., Жунусов Г. С.** Ассортимент и каталог древесных растений, рекомендованных для озеленения города Алматы. – Алматы, 2017. – 104 с.
- International scientific conference «Conservation and sustainable use of gene pool of Plant World in Eurasia at the present stage», (September 3, 2016, Expo-2016, Antalya, Turkey). – Antalya, 2016 – 160 p.
- Sitpayeva G., Vesselova P.** Main botanical garden of Almaty scientific, educational and cultural centre of the megapolis // The 60th annual symposium of the international association for vegetation science (IAVS). Vegetation patterns in natural and cultural landscapes. – Palermo, 2017. – P. 313.

УДК 635.9(470+213.1)

Ирис сибирский в условиях влажных субтропиков России

Iris sibirica in Russian humid subtropics

Слепченко Н. А., Козина В. В., Шошина Е. И.

Slepchenko N. A., Kozina V. V., Shoshina Ye. I.

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт цветоводства и субтропических культур», г. Сочи, Россия.
E-mail: slepchenko@vniisubtrop.ru

Federal State Budgetary Scientific Institution «Russian Research Institute of Floriculture and Subtropical Crops», Sochi, Russia

Реферат. Благодаря высоким декоративным качествам, а также способности приспосабливаться к различным экологическим условиям *Iris sibirica* завоевывает большую популярность. Природно-климатические условия влажных субтропиков России подходят для его возделывания. В результате проведенных исследований изучаемые образцы *I. sibirica* распределены по срокам цветения. Для раннего цветения рекомендуются видовой *I. sibirica*, ‘Lee’s Blue’ и ‘Snow Crests’, для позднего – ‘Dance Ballerina Dance’ и ‘Блики’. Сгруппированы сорта по высоте цветоноса, выделены низкорослые сорта – ‘Блики’, ‘Mountain Lake’, среднерослые – ‘Lemon Veil’, ‘Стерх’, ‘Бийские перекаты’, высокорослые – ‘King Of Kings’, ‘Snow Crests’, ‘Snow Queen’.

Summary. Due to the high ornamental qualities, as well as the ability to adapt to different environmental conditions, *Iris sibirica* is gaining great popularity. The natural and climatic conditions in Russian humid subtropics are suitable for its cultivation. As a result of the research, the *I. sibirica* specimens studied were distributed according to the blossoming terms. Specific *I. sibirica*, ‘Lee’s Blue’ and ‘Snow Crests’ are recommended for early blossoming, for the late – ‘Dance Ballerina Dance’ and ‘Bliki’. The cultivars were grouped according to the height of the peduncle; there were distinguished low-grown cultivars – ‘Bliki’ and ‘Mountain Lake’, medium-grown – ‘Lemon Veil’, ‘Sterkh’ and ‘Biyskiye perekaty’, and tall ones – ‘King of Kings’, ‘Snow Crests’ and ‘Snow Queen’.

Род *Iris* L. (Ирис, Касатик) – один из многочисленных в семействе *Iridaceae* Juss., отличается огромным разнообразием форм, окрасок и особенностей цветения. Большое видовое и экологическое разнообразие позволяет использовать *Iris* в различных видах цветочного оформления. Они пригодны: для групповых посадок, бордюров, смешанных рабаток, для размещения на переднем плане, перед кустарниками, украшения водоёмов, откосов, каменистых мест и тому подобное, как для озеленения открытых солнечных участков, так и увлажнённых, находящихся в полутени.

Как декоративные растения *Iris* используются около 4 тыс. лет и привлекают внимание селекционеров как у нас в стране, так и за рубежом, в результате чего за последние два столетия создано, и продолжает создаваться, большое количество сортов (*Iris* ..., 2018).

В последнее время все больше проявляется интерес к представителям подрода *Limniris*, в том числе *Iris sibirica* L. как у селекционеров, так и у цветоводов и озеленителей. Данные виды хорошо зарекомендовали себя при интродукции в различные регионы России (Алексеева, 2017; Долганова, 2011; Долганова, 2016; Селиверстова, Щегринцев, 2017), в том числе признаны перспективными для введения в культуру в условиях влажных субтропиков России (Козина, 2015; Козина и др., 2017).

Ареал распространения *I. sibirica* обширный: от севера Италии и востока Швейцарии до озера Байкал. Северные популяции этого растения встречаются на юге Архангельской области, а южные – в северной Турции и на Кавказе. В России в 35 регионах *I. sibirica* включен в региональные Красные книги и находится под охраной (Красный ..., 2004 (2005)). Типичный представитель *I. sibirica* имеет цветки, состоящие из шести долей околоцветника, с окраской, варьирующей в пределах фиолетово-голубых тонов. Отличительной особенностью *I. sibirica* является пятно («сигнал») на нижних долях околоцвет-

ника около ноготка контрастной окраски по отношению к основному цвету. На пестике располагаются особые выросты – «стайлы», защищающие рыльце и тычинки от дождя (Родионенко, 1992).

Благодаря селекционной работе были созданы сорта и гибриды, конкурирующие с совершенством своего родоначальника по размеру, форме и окраске цветка. Сегодня известно около тысячи сортов *I. sibirica*. В последние годы появились сорта с оригинальной формой цветка: махровой или с гофрированными краями лепестков; окраской долей околоцветника: белой, желтой, розовой, сиреневой, пурпурной и др.; различной высотой растений: от карликовых до высокорослых. Изящная форма цветка, упругость зелёной саблевидной листвы, устойчивость к болезням, а также богатый сортимент оригинальных новинок, обильность и продолжительность цветения, значительная выносливость и способность сохраняться на одном месте в течение долгого времени без обновления посадки, – делает их весьма ценными растениями и расширяет применение в декоративных цветочных насаждениях (Рындин и др., 2014). Интерес к данной культуре актуален и в связи с возросшими вопросами импортозамещения (Рындин и др., 2015).

Исследования проводились на опытной базе Всероссийского научно-исследовательского института цветоводства и субтропических культур (г. Сочи) в с. Раздольное в 2016–2017 гг. на коллекции *I. sibirica*, начало которой положено в 2005 г. (Козина, Слепченко, 2015). Объектами исследований являлись 13 сортов *I. sibirica*, в качестве контроля – видовой экземпляр (табл. 1). Для проведения исследований растения были высажены в открытый грунт на гряды во второй декаде февраля 2016 г. Опыт был заложен в трехкратной повторности. С целью определения перспективности введения изучаемых сортов в культуру выполнялась оценка образцов по комплексу хозяйственно-ценных признаков по методике Корниловой Т. С. (1971) и Былова В. А. (1976). Проводились фенологические наблюдения, изучались биологические особенности сортообразцов.

Таблица 1

Характеристика изучаемых сортов *I. sibirica*

Коллекционные образцы	Автор, год	Форма цветка	Окраска цветка
<i>I. sibirica</i>	Linnaeus, 1753	простая	сине-фиолетовая, на наружных долях желтая сетка
'Snow Crests'	Gate, 1932	простая	белая, на наружных долях желтое пятно
'Степх'	НИИСС, 2001	простая	бело-кремовая
'Kita-No-Seiza'	Shidara, 1997	полумахровая	серебристо-сиреневая с кремово-желтым центром
'Бийские перекаты'	НИИСС, 1996	простая	синяя, на наружных долях с белым пятном
'Double Standarts'	Bauer R. / Coble J., 2000	махровая	фиолетовая с желтым пятном
'Блики'	НИИСС, 2001	простая	белая, наружные доли кремовая с желтыми прожилками
'Dance Ballerina Dance'	Varner S., 1983	простая	наружные доли – лилово-розовые с желтым пятном, внутренние – светлорозовые
'Snow Queen'	Barr, 1900	простая	белая, на нижних долях желтое пятно
'Aqua Whispers'	Miller A.M., 1987	простая	лавандовая
'Mountain Lake'	Gersdorff, 1938	простая	синяя
'Lemon Veil'	Bauer B., Coble J., 2000	простая	палево-розовая с желтым пятном
'King Of Kings'	Varner S., 1983	простая	белая, на наружных долях желтое пятно
'Lee's Blue'	Bauer B., Coble J., 1994	простая	темно-синяя, на наружных долях с желтым пятном на белом фоне

Наблюдения показали, что сорта *I. sibirica* в условиях влажных субтропиков России (г. Сочи) активно вегетируют, ежегодно продуцируют цветоносы и обильно цветут. Отрастание начинается рано, во второй–третьей декаде января, в зависимости от погодных условий.

Отмечено, что большая часть изучаемых сортообразцов цветет в мае. В результате проведенных исследований выделены группы по срокам цветения (табл. 2). В раннюю группу вошли видовой *I. sibirica* и сорта 'Lee's Blue' и 'Snow Crests', среднюю – 'Kita-No-Seiza', 'Lemon Veil', 'Бийские перекаты' и др., позднюю – 'Dance Ballerina Dance' и 'Блики' (табл. 2). Таким образом, наибольшее количество изучаемых образцов относятся к группе среднего срока цветения – 65 %, раннего – 21 % и позднего – 14 %.

Таблица 2

Сроки и продолжительность цветения сортов *I. sibirica* в зоне влажных субтропиков России (г. Сочи)

Коллекционные образцы	Срок цветения	Начало цветения	Продолжительность цветения (дней)
<i>I. sibirica</i>	ранний	02.05 ± 0,38	15 ± 1,33
'Lee's Blue'	ранний	05.05 ± 0,50	22 ± 0,89
'Snow Crests'	средний	10.05 ± 1,63	21 ± 3,11
'Aqua Whispers'	ранний	11.05 ± 0,89	16 ± 4,50
'Kita-No-Seiza'	средний	12.05 ± 1,63	21 ± 0,44
'Стеpx'	средний	13.05 ± 3,63	23 ± 0,89
'Lemon Veil'	средний	14.05 ± 2,48	25 ± 0,50
'King Of Kings'	средний	14.05 ± 0,53	18 ± 1,00
'Бийские перекаты'	средний	14.05 ± 1,25	21 ± 2,00
'Snow Queen'	средний	14.05 ± 1,25	23 ± 1,78
'Double Standarts'	средний	16.05 ± 3,50	17 ± 1,50
'Mountain Lake'	средний	16.05 ± 1,00	18 ± 2,00
'Dance Ballerina Dance'	поздний	20.05 ± 2,00	19 ± 0,67
'Блики'	поздний	21.05 ± 2,5	15 ± 0,50

По продолжительности цветения выделяются группы с низкой (до 9 дней), средней (10–15 дней) и высокой (16 и более дней) продолжительностью. В нашей коллекции большинство образцов относятся к группе с высокой продолжительностью цветения – 86 %, остальные 14 % – со средней (табл. 2). В целом период цветения коллекции длится 30–40 дней.

В результате изучения образцов *I. sibirica* проведены биометрические измерения и выделены сорта по высоте цветоноса и размеру цветка (табл. 3). Отмечено, что все образцы превосходят видовой *I. sibirica* по размеру цветка. Выделены сорта с наиболее крупным размером – 'King Of Kings' (10,1),

Таблица 3

Показатели биометрических измерений сортов *I. sibirica* в зоне влажных субтропиков России (г. Сочи)

Коллекционные образцы	Диаметр цветка, см	Высота цветоноса, см
<i>I. sibirica</i>	7,0 ± 0,08	58,6 ± 1,62
'Aqua Whispers'	5,1 ± 0,07	42,8 ± 4,95
'Lee's Blue'	8,1 ± 0,21	45,0 ± 1,00
'Snow Crests'	7,5 ± 0,44	72,4 ± 4,88
'Lemon Veil'	7,0 ± 0,14	52,3 ± 2,08
'Стеpx'	7,7 ± 0,09	52,9 ± 2,86
'Snow Queen'	7,3 ± 0,42	64,1 ± 5,85
'Double Standarts'	8,3 ± 0,11	52,7 ± 1,53
'Mountain Lake'	9,1 ± 0,05	37,7 ± 8,34
'Dance Ballerina Dance'	8,9 ± 0,25	64,1 ± 5,59
'Блики'	7,8 ± 0,28	34,9 ± 7,86
'King Of Kings'	10,1 ± 0,07	70,7 ± 2,08
'Бийские перекаты'	10,1 ± 0,83	55,8 ± 8,51
'Kita-No-Seiza'	10,6 ± 1,12	56,7 ± 7,52

‘Kita-No-Seiza’ (10,1) и ‘Бийские перекааты’ (10,6). По высоте цветоноса выделены: низкорослые сорта ‘Блики’ и ‘Mountain Lake’, среднерослые – ‘Lemon Veil’, ‘Стерх’, ‘Бийские перекааты’ и др., высокорослые – ‘King Of Kings’, ‘Snow Crests’, ‘Snow Queen’. Большая часть сортов в коллекции – среднерослые.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что наибольшее количество изучаемых образцов *I. sibirica* в условиях г. Сочи относятся к группе среднего срока цветения – 65 %, раннего – 21 % и позднего – 14 %. Для раннего цветения рекомендуются видовой *I. sibirica*, ‘Lee’s Blue’ и ‘Snow Crests’, для позднего – ‘Dance Ballerina Dance’ и ‘Блики’. Разнообразие образцов по окраске и размерам цветка, длине цветоноса позволяет использовать их в различных формах цветочного оформления, так, в качестве растений переднего плана подойдут низкорослые сорта – ‘Блики’, ‘Mountain Lake’, а в качестве фоновых – высокорослые ‘King Of Kings’, ‘Snow Crests’, ‘Snow Queen’.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Н. Б. Садовая группа «Сибирские ирисы» в Ботаническом саду Петра Великого БИН РАН. Перспективы использования в озеленении // Сборник научных трудов ГНБС, 2017. – Т. 145. – С. 46–48.

Былов В. А. Основы сравнительной сортооценки декоративных растений при интродукции: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – ГБС СССР, 1976. – 43 с.

Долганова З. В. Периодичность цветения и особенности размножения *Iris* L. в условиях лесостепи Алтайского края // Субтропическое и декоративное садоводство: сб. науч. тр. – Сочи: ВНИИЦиСК, 2011. – Вып. 45. – С. 114–121.

Долганова З. В. Виды подрода *Limniris* рода *Iris* в селекции на повышение генеративной продуктивности сортов // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. материалов междунар. науч.-практ. конф. (23–26 мая 2016 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2016. – С. 173–183.

Козина В. В. Ирис сибирский – перспективная культура для озеленения в зоне влажных субтропиков // Субтропическое и декоративное садоводство: сб. науч. тр. – Сочи: ВНИИЦиСК, 2015. – Вып. 54. – С. 40–45.

Козина В. В., Слепченко Н. А. Коллекция ирисов во влажных субтропиках России // Вестник Мичуринского государственного аграрного университета, 2015. – № 3. – С. 60–67.

Козина В. В., Слепченко Н. А., Клемешова К. В. Ирисы подрода *Limniris* в условиях сочинского Причерноморья // Новые технологии, 2017. – № 4. – С. 106–112.

Корнилова Т. С. Методика первичного сортоизучения коллекции ириса гибридного / под ред. Т. Г. Тамберг. – Л.: ВИР, 1971. – 17 с.

Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. (2-й выпуск). Часть 3.2. Семенные растения. – Лаборатория Красной книги Всероссийского научно-исследовательского института охраны природы. / Отв. ред. В. Е. Присяжнюк. – М., 2004 (2005). – 360 с.

Родионенко Г. И. Удивительный мир сибирских ирисов // Цветоводство, 1992. – № 5. – С. 7–8.

Рындин А. В., Келина А. В., Клемешова К. В. Использование многолетних цветочных культур в зоне влажных субтропиков России // Субтропическое и декоративное садоводство: сб. науч. тр. – Сочи: ВНИИЦиСК, 2014. – Вып. 50. – С. 13–20.

Рындин А. В., Келина А. В., Слепченко Н. А., Клемешова К. В. Перспективы импортозамещения в декоративном садоводстве субтропической зоны России // Субтропическое и декоративное садоводство: сб. науч. тр. – Сочи: ВНИИЦиСК, 2015. – Вып. 55. – С. 19–26.

Селиверстова Е. Н., Щегринец Н. В. Коллекционный фонд семейства Касатиковых (*Iridaceae*) в Ставропольском ботаническом саду // Вестник АПК Ставрополя, 2017. – № 2(26). – С. 194–196.

Iris Encyclopedia (SIB) Siberian // The American Iris Society. – URL: <http://wiki.irises.org/Sib/WebHome> (дата обращения: 20.03.2018).

УДК 58.006

Некоторые результаты изучения вида очитка обыкновенного (*Sedum telephium* L.) в условиях интродукции ботанического сада

Some results of studies of *Sedum telephium* L. under cultivation in the botanical garden

Сосорбарам Пагмадулам

Sosorbaram Pagmadulam

*Институт общей и экспериментальной биологии, Академия Наук Монголии, г. Улан-Батор, Монголия.
E-mail: pagma220@n.com, pagma4535@gmail.com*

Institute of General and Experimental Biology of MAS, Ulaanbaatar, Mongolia

Реферат. Очиток обыкновенный (*Sedum telephium* L.) семейства Толстянковые (Crassulaceae DC.) представляет собой многолетнее травянистое растение, высотой от 30 до 60 см (Grubov, 2008). В статье представлено изучение биологических особенностей адаптации семян и корневищ очитка обыкновенного к окружающей среде. Вид хорошо адаптируется, стабилизация фазы роста наблюдается в возрасте 4–5 лет. Было показано, что это растение в ботанических садах имеет большие размеры, чем натуральные травы. Продолжительность активной вегетации очитка обыкновенного в условиях интродукции ботанического сада составляет 136–146 дней. Основываясь на оценке интродуктивной способности, ему присвоено 14 баллов. Это является показателем полной интродукции.

Summary. The article presents the results of study of *Sedum telephium* of the family Crassulaceae under cultivation in botanical garden. The species is perennial herbaceous plant in height from 30 to 60 cm (Grubov, 2008). *S. telephium* is very well adapted to the environment and very good for seeds and rhizomes formation. It is observed that the growth phase stabilizes in 4–5 years. It has been shown that this plant in botanical gardens increases the size and height than natural herbs. The duration of the active vegetation of *Sedum telephium* is 136–146 days in the Botanical gardens. Based on the assessment of the ability to introductive, there are 14 points. This is an indication of a full introduction.

Mongolian flora includes about 3000 species of vascular plants belonging to 618 genera and 103 families. Of these, about 91 families from 745 species belong to medicinal, decorative plants and plants important for economic. Scientists have found that 75–80 % of medicinal plants in Mongolia do not have sufficient natural resources (Ligaa et al., 2006). More than 100 species of plants are currently used for medicinal purposes and more than 200 species are used for pharmaceutical purposes. (Davgatseren, Narantsetseg, 2005). For example, in a year, *Sedum purpureum* preparing includes 2 tons for pharmaceutical purposes (According to the report in 1999 year).

On the other hand, based on ground and satellite data it is seen that Mongolia has a tendency to expand the desert and desert steppes. But in recent years, due to the impact of climate change, 78.2 percent of Mongolian land has deserted at medium to high intensity desertification, and the temperature increases during warm-up periods from the 1990s.

It is necessary to study the biological features of adaptation to the cultivation of these plants and to investigate rhizomes and seeds, to study the yield of seeds and biomorphology against natural plants.

Scientific materials and methodology

Sedum telephium L. is perennial herbaceous belonging to the family Crassulaceae DC. (Jamiyandorj et al., 2011). We planted 10 stock plant material of this species from the Mongol Dagur (Terelj) in the practical area of botanical garden.

During the growth period, the plant was observed once every 3 days, at other times, every 7 days, at the beginning of each stage of vegetation (Beideman, 1960) by recording the periods from spring to the second

year, leaves of shoots, cones, flowering roots, smoothness, graduation, seeding, maturation and the upper part of the earth.

Vegetative organs: sprout (se), seedling (p), juvenile (j), immaculate (im) and virginyl (v).

Generative organs: budding, 10 % flowering (young-aged generative), 50 % middle-aged generative, old-aged generative, sub-senile plant and senile plant by G. N. Zaitsev (1985). ANOVA JMP 10.0 releases growth rates for the year, month and 10 days.

The choice of potential cultivation and adaptation is estimated by three assessments.

Seed growth rate

Using the daily quantitative data of the census for 10 days:

$$E = \frac{H_1 Y_1 + H_2 Y_2 + \dots + H_n Y_n}{H_1 + H_2 + \dots + H_n}$$

E –Average rate of seed multiplication (by days), H –Number of seeds multiplied by day (by numbers), Y –Number of days of multiplying seeds, n –Number of the last account day

Suitable temperatures for germination of seeds

The temperature is determined by the temperature thermostat of the germination rate of the seeds.

Research result

In the first two years of desalination, it can grow and grow in the soil for the third year to flourish.

According to the forecast of the Botanical Garden, the average annual temperature in April–May (2014–2016) was 8.2–8.8 °C when the vegetation was 10.7–31.8 mm (2014–2017).

The most favorable temperature was July (2014–2017) with 16.6–20.2° C while the amount of precipitation (2014–2017) was 55.1–118.5 mm.

The following figure 1 shows, that plant growth is not normal since the water temperature is low and the precipitation is low, but the constant irrigation and maintenance area is negative (table 1).

Table 1.

Indicators for monthly scenarios

Year of research	Re-grown	Bud flowering	Flowering	Seeding	Duration of the growth
2013	V/10–VI/18	VI/26–VII/12	VII/15–VIII/20	VIII/15–IX/25	137
2014	V/05–VI/10	VI/24–VII/08	VII/05–VIII/15	VIII/20–IX/25	142
2015	IV/28–VI/04	VI/20–VII/02	VII/03–VIII/15	VIII/20–X/05	144
2016	IV/25–VI/06	VI/24–VII/02	VII/05–VIII/15	VIII/25–X/08	144
2017	IV/25–VI/08	VI/25–VII/05	VII/05–VIII/18	VIII/28–X/10	146

S. telephium increases rapidly in the middle of May and are dying in the middle of September in natural conditions (Volodiya et al., 2010). However, *Sedum telephium* grown in the botanical garden was restored as a result of the phenomenon of 2013, observed in May, 10 and disappeared in September, 25. However, 4.5 years after breeding, plant growth is caused in late April and in autumn – early October. The plant is directly connected with irrigation and maintenance. The cultivation of the cultivated *Sedum telephium* in Kherlen was very good for 2–3 years (Jamiyandorj et al., 2011).

S. telephium, which is cultivated in the botanical garden, grows on average 6–7 cm and grows to 4–5 cm wide, the growth of shoots increases with the growth of the normal age of 3–4 years.

However, if growth is normal, it is necessary to reproduce immediately and if the plant does not breed, the plants will become old and the above parts of the earth will be susceptible to this.

In 2016, 8 bushes with the height of 20 cm were divided into rhizomes which weredivided into 3-5 parts per bush and 90 % of them continued to grow after transplantation (table 2).

Table 2.

Some biomorphology features of *Sedum. telephium* L.

Plant name		Bush width /cm/	Plant height / cm/	Shooting numbers		Flower bags		Flower diameter /cm/
				Growing shootings	Breeding shoots	Number of flower packs	Number of flowers in the packs	
<i>S. telephium</i> L.	2013	12.3 ± 0.54	24.6 ± 1.35	4 ± 0.70	2 ± 0.32	3 ± 0.82	15 ± 1.17	0.5 ± 0.43
	2017	35.2 ± 0.82	60.8 ± 1.44	11 ± 0.70	7.2 ± 0.32	8 ± 0.82	51 ± 1.17	0.5 ± 0.21

The yield of seeds of *Sedum telephium*

Sedum telephium seeds are very small, thin and light, and the weight of seeds is 0.06 g. The total seed area is 7.35s with 0.09, and 0.49 seeds are deviation from 1.34 ± 0.04 deviation 0.22, and its width is 0.33 ± 0.01 deviations of 0.07.

On average, 11 shoots of the plants has continued 7 shoots where 408 seed plants per bush, 155 seeds per plant, 63.240 seeds per plant, 50375 seed plates per plant and yield of seeds is 85%. This shows that the plants can be planted in a normal botanical garden (table 3).

Table 3.

Seed growing study (2016)

No	Specifications	Name of plant
		<i>Sedum telephium /purpureum/</i> L.
1	Number of flowers in a bush /piece/	408
2	Number of seed blossoms in a bush plant /piece/	325
3	The number of seeds in a pack/piece/	155
4	The number of actual seeds in a bush /piece/	50375
5	The number of possible seeds in a shrub bush/piece/	63240
6	% of yields and seed yields	85 %

The number of seeds multiplied by cell of *Sedum telephium*

The laboratory showed seed sowing on the 5th day and half of the seeds were completely sprouted after 85 days of sowing. 85 % of seed germination was found in greenhouses and open fields. Sowing is easy to grow, and there is no need to take care of it. *Sedum telephium*, which was planted with seeds, is comparable to the biometrics of 2016 with the width of plants, the height of plants, the growth of plants and the number of breeding shoots.

In the first year of propagation by seeds, its height, width and shoots from the first year of growth of germination of seeds and breeding shoots were arose, and seeds can be sown further.

In accordance with the evaluation of the degree of simplicity, *Sedum telephium* was evaluated as 14 or further promoted further cultivation.

Discussion

Sedum telephium is a perennial herb that grows with the height of 30–60 cm (Ligaa, 2006). *Sedum telephium* is cultivated in the botanical garden, has a height of 40–65 cm and the highest is 72 cm. It can be seen from the study that the plants compared to the growing from natural plants are relatively higher than in the nature.

Growth in 2–3 years after the rhizomes in the Kherlen region is normalized and flowering is good. (Jamiyandorj et. al., 2011). In the second year of planting by the rhizomes in the botanical garden, the growth was satisfactory and the reproduction of seeds was successful and some biomorphological indicators were increased.

Conclusion

After the planting the *Sedum telephium* in the botanical garden, some of the bio-morphological factors increased and the growth time stabilized and it adapted well to the environment.

Individual rhizomes can be divided into 3–5 shrubs and 90 % could survive after transplantation.

The seeds are very small, but the seeds yield is 85 %, 70 % survival rate and 14 yields.

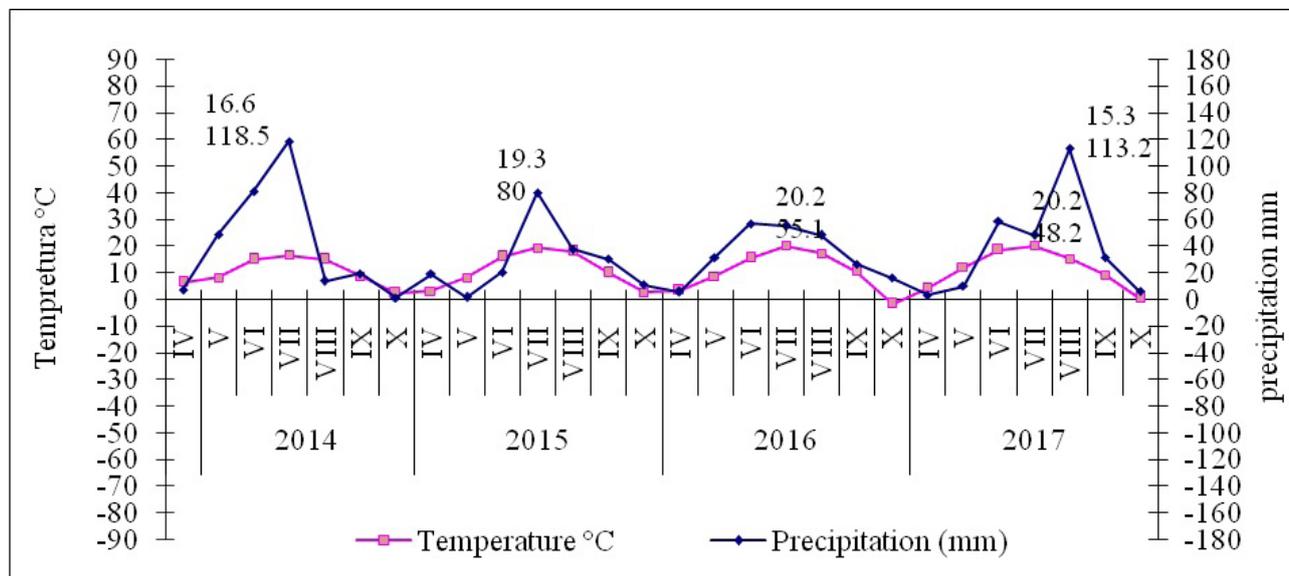


Figure 1. Meteorological news of the Botanical Garden in 2014–2017 (Meteo-station in Amgalan).

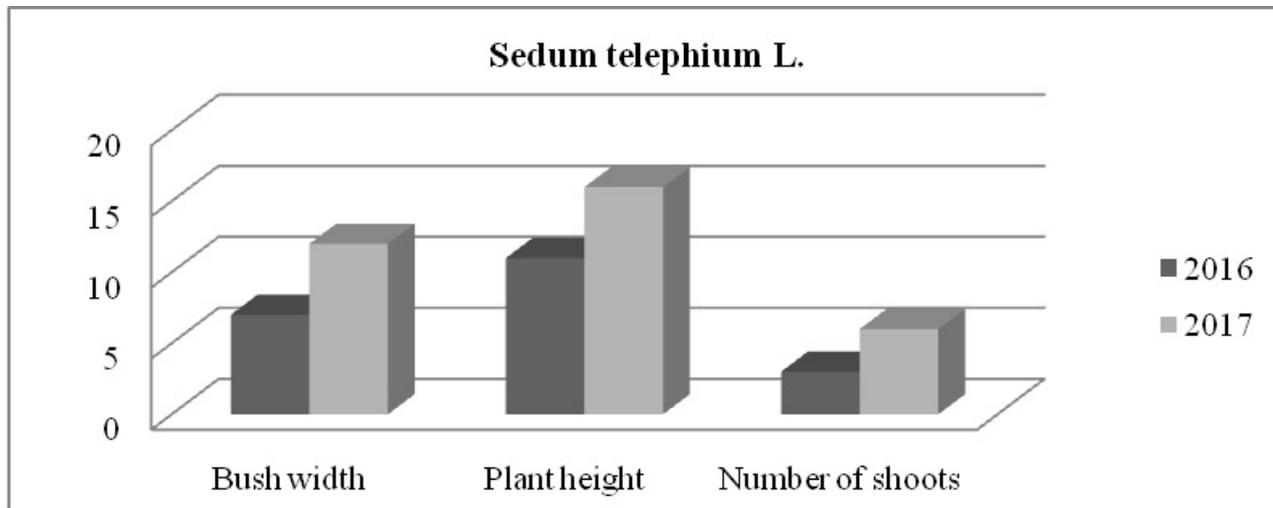


Figure 2. Growth of the seed-planted *Sedum telephium*.

LITERATURE

- Beideman I. N.* The Methodology of phonological observations in Geobotanical Studies. – Science, 1960. – 230 p.
Davgatseren B., Narantsetseg G. Handbook on the conscious use of herbs. – UB., 2005. – P. 7–26.
Grubov V. I. A handbook to determine the tubular plants in Mongolia. – 2008. – 162 p.
Jamiyandorj K., Ligaa U., Otgonbileg K., Saaral N. – UB., 2011. – 278 p.
Ligaa U., Davaasuren B., Ninjil N. The medicinal plants in Mongolia that used in Eastern medicine. – UB., 2006. – P. 518–533.
Volodiya T., Tserenbaljir D., Lkhamjav T. Mongolian herbal medicine. – UB., 2008. – P.271–360.
Zaitsev G. Method of Biometric Calculations. – Moscow: “Science”, 1985. – 173 p.

УДК 712.41(571.56)

Древесные растения, рекомендуемые для озеленения г. Якутска

Woody plants recommended for landscaping in Yakutsk

Трофимова И. Г.

Trofimova I. G.

Ботанический сад Северо-Восточного федерального университета им. М. К. Аммосова, г. Якутск, Россия.
E-mail: ig.trofimova@s-vfu.ru

Botanical garden of the North-Eastern Federal University in Yakutsk, Russia

Реферат. Приводятся сведения об интродуцентах Ботанического сада федерального университета им. М. К. Аммосова *Acer ginnala* Maxim., *Berberis amurensis* Maxim., *Caragana arborescence* Lam., *Hippophae rhamnoides* L., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Prunus besseyi* Bailey., *Ribes alpinum* L., *Syringa josikaea* Jacq. fil., пригодных для озеленения г. Якутска.

Summary. Data on the following species introduced in the Botanical Garden *Acer ginnala* Maxim., *Berberis amurensis* Maxim., *Caragana arborescence* Lam., *Hippophae rhamnoides* L., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Prunus besseyi* Bailey., *Ribes alpinum* L., *Syringa josikaea* Jacq. fil., which are suitable for Yakutsk landscaping, is given.

Якутск – столица Республики Саха (Якутия) бурно растущий современный город, у которого наряду с культурно-промышленным и жилищным строительством интенсивно развивается зеленое строительство. Несмотря на широкий размах этих работ, озеленение города имеет ряд существенных недостатков, одним из которых является небольшой ассортимент декоративных растений. Разнообразие применяемых в оформлении улиц и площадей деревьев и кустарников ограничивает суровый климат региона – короткий безморозный период, низкая средняя из абсолютных годовых минимумов температура, высокая континентальность климата, низкие коэффициент увлажнения и количество осадков за год, невысокая мощность снежного покрова, а также наличие вечной мерзлоты и сильная засоленность почв (Петрова и др., 2000). Возникает необходимость расширения ассортимента видов древесных растений с разнообразными экологическими особенностями, жизненными формами, декоративными достоинствами и т.д. (Романова, 2001). Это возможно за счет интродукции растений, которая позволяет расширить ассортимент культурной флоры Якутии инорайонными видами. Источником декоративных растений может служить арборифлора Сибири, в составе которой много ценных растений, характеризующихся высокой устойчивостью к суровым почвенно-климатическим условиям (Романова, 2001; Горбунов, 2003; Встовская и др., 2017).

Работы по интродукции древесных растений в Ботаническом саду Северо-Восточного федерального университета им. М. К. Аммосова (СВФУ) позволили значительно расширить ассортимент декоративных, лекарственных, пищевых растений, отличающихся высокой устойчивостью и экологической пластичностью, пригодных для использования в Якутии (Петрова и др., 2000; Романова, 2001; Данилова и др., 2001).

В результате интродукционного эксперимента выявлен ряд декоративных растений, представляющих интерес для практического растениеводства и массового использования в зеленом строительстве г. Якутска: *Acer ginnala* Maxim., *Berberis amurensis* Maxim., *Caragana arborescence* Lam., *Hippophae rhamnoides* L., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Populus berolinensis* (C.Koch.) Dipp., *Prunus besseyi* Bailey., *Ribes alpinum* L., *Syringa josikaea* Jacq. fil.

Acer ginnala – однодомное деревце или кустарник 4 (10) м высотой. Встречается на Дальнем Востоке, Китае, Корее. Растет по берегам рек, на сырых, но незаболоченных лугах одиночно или группами.

пами. Мезофит. Светолюбив. Газоустойчив. В условиях Якутии высота пятилетних растений в среднем достигает 97 см, максимальная высота кустов – 142 см, средний ежегодный прирост – 25-30 см. В первые годы жизни растения значительно обмерзают (до 40 см), с возрастом зимостойкость повышается. Вегетирует с конца мая до середины сентября. Первое цветение наблюдается в возрасте 8 лет. Семена созревают в конце августа, осеннее окрашивание листьев отмечается в середине сентября, листопад – не ежегодно.

Berberis amurensis – листопадный кустарник 2(3,5) м высотой. Растет на Дальнем Востоке, Китае на прогалинах и опушках смешанных лесов или по морским побережьям и речным берегам на каменистой почве. Мезофит. Светолюбив. Газоустойчив. В условиях Якутии высота пятилетних растений в среднем достигает 12 см, максимальная высота кустов – 160 см, средний ежегодный прирост – 70 см, подмерзание побегов – 60 см. Вегетирует с середины мая до середины сентября. Цветет и плодоносит ежегодно. Первое цветение наблюдается в возрасте 4 лет. Семена созревают в конце августа, осеннее окрашивание листьев отмечается так же в конце августа, листопад – не ежегодно.

Caragana arborescence – листопадный кустарник 1–3(6) м высотой. Встречается в Сибири, Монголии под пологом светлых и смешанных лесов, в поймах рек, на скалах. Ксерофит. Теневынослива. Газоустойчива. В условиях Якутии высота трехлетних растений в среднем достигает 45 см, максимальная высота кустов – 270 см, средний ежегодный прирост – 15 см. До 10 лет растения ежегодно обмерзают в среднем до 60 см, с возрастом зимостойкость повышается. Вегетирует с начала мая до середины сентября. Цветет и плодоносит ежегодно. Первое цветение наблюдается в возрасте 4 лет. Семена созревают в первой половине августа.

Hippophae rhamnoides – двудомное листопадное колючее кустовидное деревце или кустарник 1,5–5(10) м высотой. Встречается в Сибири, Европе, Средней Азии, Монголии, Китае и Индии в долинах рек. Мезофит. Светолюбива. Газоустойчива. В условиях Якутии высота трехлетних растений в среднем достигает 52 см, максимальная высота кустов – 180 см, средний ежегодный прирост – 7 см, подмерзание побегов – 15 см. Вегетирует с первой половины мая до конца сентября. Цветет и плодоносит ежегодно. Первое цветение наблюдается в возрасте 7 лет. Плоды созревают в сентябре.

Malus baccata – деревце высотой до 5 м. Растет в Сибири, Дальнем Востоке, Китае, Монголии. Мезофит. Светолюбива. Газоустойчива. В условиях Якутии высота трехлетних растений в среднем достигает 77 см, максимальная высота кустов – 370 см, средний ежегодный прирост – 15 см. До 10 лет растения ежегодно обмерзают в среднем до 30 см, с возрастом зимостойкость повышается. Вегетирует с начала мая до конца сентября. Цветет и плодоносит ежегодно. Первое цветение наблюдается в возрасте 4 лет. Плоды созревают в сентябре.

Prunus besseyi – кустарник до 1,5 м высотой. Встречается в Северной Америке на сухих местобитаниях, по берегам рек и озер. Мезофит. Светолюбива. Газоустойчива. В условиях Якутии высота трехлетних растений в среднем достигает 65 см, максимальная высота кустов – 130 см, средний ежегодный прирост – 20 см, подмерзание побегов – 15 см. Вегетирует с начала мая до второй половины сентября. Цветет и плодоносит ежегодно. Первое цветение наблюдается в возрасте 4 лет. Плоды созревают в августе.

Ribes alpinum двудомный кустарник до 2,5 м высотой. Растет в Европе на опушках, вдоль рек и на склонах, на каменистых, но лучше на плодородных почвах. Мезофит. Средне теневыносливая. Газоустойчива. В условиях Якутии высота двухлетних растений в среднем достигает 35 см, максимальная высота кустов – 170 см, средний ежегодный прирост – 30 см, подмерзание побегов – 20 см. Вегетирует с начала мая до конца сентября. Цветет и плодоносит ежегодно. Первое цветение наблюдается в возрасте 4 лет. Плоды созревают в июле, осеннее окрашивание листьев отмечается в середине сентября.

Syringa josikaea кустарник 3–5 м высотой. Встречается в Европе по долинам рек, на солнечных склонах гор. Мезофит. Средне теневыносливая. Газоустойчива. В условиях Якутии высота трехлетних растений в среднем достигает 35 см, максимальная высота кустов – 260 см, средний ежегодный прирост – 40 см, подмерзание побегов – 30 см. Вегетирует с середины мая до середины сентября. Первое цветение наблюдается в возрасте 4 лет. Семена созревают в сентябре.

ЛИТЕРАТУРА

Встовская Т. Н., Коропачинский И. Ю., Кисилёва Т. И., Горбунов А. Б., Каракулов А. В., Лаптева Н. П. Интродукция древесных растений в Сибири / ред. И. Ю. Коропачинский. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2017. – 716 с.

Горбунов Ю. Н. Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений. – Москва, 2003. – 32 с.

Данилова Н. С., Борисова С. З., Романова А. Ю. и др. Кадастр интродуцентов Якутии. – М.: МАИК «Наука/Интерпериодика», 2001. – 167 с.

Петрова А. Е., Романова А. Ю., Назарова Е. И. Интродукция деревьев и кустарников в Центральной Якутии. – Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2000. – 268 с.

Романова А. Ю. Обогащение культурной дендрофлоры Якутии: автореф.... дис. канд. биол. наук. – Москва, 2001. – 19 с.

УДК 581.41:582:58.006

**Некоторые представители рода *Paeonia* L. в коллекции
УНЦ «Ботанический сад» СГУ**

**Some representatives of the genus *Paeonia* L. in the collection of the
EC “Botanical garden” SSU**

Шакина Т. Н., Серова Л. А., Петрова Н. А.

Shakina T. N., Serova L. A., Petrova N. A.

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского, УНЦ «Ботанический сад», г. Саратов, Россия.
E-mail: shakinatn@mail.ru; laserova@mail.ru; Nasch-1@yandex.ru

The Educational Centre «Botanical Garden» of Saratov State University, Saratov, Russia

Реферат. В статье представлены результаты фенологических наблюдений за образцами пиона молочнокветкового (*Paeonia lactiflora* Pall.) и 16-ти его сортовых форм (внутривидовые гибриды: *Paeonia* ‘The Bride’, ‘Acron’, ‘Золотое Руно’ (‘Gold Runo’), ‘Yellow King’, ‘Ruth Clay’, ‘Betty Groff’, ‘Coral Queen’, ‘Butch’, ‘Lady Alexandra Duff’, ‘Sarah Bernhardt’, ‘Duchesse de Nemours’, ‘Аркадий Гайдар’ (‘Arcady Gaidar’); межвидовые гибриды (*P. lactiflora* × *P. officinalis*): ‘Anna Zahler’, ‘Coral Charm’, ‘Blaze’; межвидовой гибриды (*P. lactiflora* × *P. peregrina* или *P. albiflora* × *P. lobata*): ‘Ellen Cowley’. В ходе фенологических наблюдений в период с 2010 по 2017 гг. в УНЦ «Ботанический сад» СГУ г. Саратова были установлены календарные даты основных фаз развития, определены средние значения сроков и продолжительность цветения у образцов пиона молочнокветкового и его сортовых форм. Результаты исследования показали, что пион молочнокветковый устойчив в культуре и как и его сортовые формы может быть рекомендован для озеленения в условиях г. Саратова. Сортовые формы *P. lactiflora* адаптировались и в течение ряда лет успешно произрастают, не потеряв своих сортовых особенностей.

Summary. The article presents the results of long-term phenological observations of samples of the peony lactiflora (*Paeonia lactiflora* Pall.) and its 16 varietal forms (intraspecific hybrids: *Paeonia* ‘The Bride’, ‘Acron’, ‘Gold Runo’, ‘Yellow King’, ‘Ruth Clay’, ‘Betty Groff’, ‘Coral Queen’, ‘Butch’, ‘Lady Alexandra Duff’, ‘Sarah Bernhardt’, ‘Duchesse de Nemours’, ‘Arcady Gaidar’, interspecies hybrids (*P. lactiflora* × *P. officinalis*): ‘Anna Zahler’, ‘Coral Charm’, ‘Blaze’, inter-species (*P. lactiflora* × *R. peregrina* or *P. albiflora* × *P. lobata*): ‘Ellen Cowley’. In the phenological observations in the period from 2010 to 2017 in the EC “Botanical Garden” of the SSU in Saratov the calendar dates of the main phases of development were established, the mean values of the terms and the duration of flowering were determined for the samples of the peony lactiflora (*P. lactiflora*) and its varietal forms. The results of the study make it possible to say that the peony lactiflora (*P. lactiflora*) is stable in culture and, like its varietal forms, can be recommended for planting in Saratov. The varietal forms of *P. lactiflora* have adapted and have been growing successfully for a number of years without losing their varietal characteristics.

Род Пион (*Paeonia* L.) относится к семейству Пионовые (Paeoniaceae Raf.) и насчитывает более 35-ти видов. В УНЦ «Ботанический сад» СГУ им. Н.Г. Чернышевского род *Paeonia* L. представлен в коллекциях двух отделов: в отделе флоры и растительности (13 образцов 8-ми видов: (*Paeonia tenuifolia* L., *P. lactiflora* Pall., *P. mlokosewitschii* Lomakin, *P. anomala* L., *P. daurica* Andrews, *P. mascula* (L.) Mill, *P. hybrida* Pall., *P. suffruticosa* Andrews), и в отделе интродукции цветочно-декоративных культур 92 сортообразца пиона гибридного (P.× *hybrida hort*). Коллекция травянистых пионов в отделе интродукции цветочно-декоративных культур по своему сортовому составу сформирована таким образом, что в коллекцию вошли все группы пионов по форме цветка, окраске и срокам цветения (Шакина, 2009).

P. lactiflora в диком виде распространен в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Монголии и Китае. Обитает преимущественно на сухих открытых каменистых склонах, открытых долинах и берегах рек и редких опушках (Шипчинский, 1937). С давних времен разводится в садах и парках, благо-

даря крупным цветкам, обеспечивающим декоративность и привлекательность, и своей устойчивости. Представлен в культуре многими садовыми формами и гибридами.

Основная масса сортового разнообразия пиона гибридного – это результат внутривидового скрещивания пиона молочнокветкового. На сегодняшний день ассортимент садовых пионов расширился за счет появления сортов из групп межвидовых гибридов травянистых пионов и сортов из групп межсекционных гибридов между травянистыми и древовидными пионами. В зависимости от видового происхождения садовые гибриды (межвидовые и межсекционные) обладают различными отличительными признаками: окраской и формой цветка, сроками цветения, высотой и формой куста и листьев, периодом жизни, стойкостью к болезням и внешним атмосферным воздействиям (температуре и влажности), отзывчивостью на отдельные приемы ухода за ними.

Классификация сортов пиона молочнокветкового по форме цветка позволяет выделить главную черту всех травянистых пионов – махровость или ее отсутствие. По этому признаку все травянистые садовые пионы разделяют на следующие группы: **немахровые травянистые пионы** (самая простая из групп, объединяющая сорта с простым однорядным или двурядным околоцветником, состоящим из пяти лепестков и формирующим идеальную чашечку); **полумахровые сорта** с расположенными от трех до семи рядов лепестками и центральным диском, которые в свою очередь делятся еще на три подгруппы: японские пионы с одно- или двурядным венчиком и окруженным длинными узкими стаминодиями центром из крупных пестиков; анемоновидные пионы с однорядным венчиком и заполняющими почти весь центр цветка петалодиями – тычинками, трансформировавшимися в узкие лепестки (но они шире и крупнее, чем стаминодии японских пионов); типично полумахровые пионы с двух- или трехрядным венчиком и настоящими тычинками без стаминодий; и **махровые пионы** – сорта с пышными, густомахровыми цветками. Группа махровых пионов в свою очередь разделяется на четыре подгруппы: полушаровидные сорта с цветками, напоминающими полусферы на «блюдечке», густой махровостью, мелкими и узкими внутренними лепестками и внешним кругом из крупных крайних лепестков; шаровидные или бомбовидные пионы с горизонтально расположенным рядом внешних крупных лепестков и образующими плотный шар внутренними лепестками; розовидные пионы с густой махровостью, компактными, некрупными цветками, в которых внешние лепестки образуют вместе с внутренними единую форму, а также с трансформировавшимися в стаминодии тычинками и расположением лепестков наподобие розы; полурозовидные пионы – густомахровые, с похожим на розу строением, но сохраняющие в центре небольшой пучок тычинок; корончатые пионы с внешним крупнолепестковым кругом, расположенным в центре узкими лепестками и стаминодиями, с приподнятым кольцом-коронай из широких лепестков внутри. Сроки начала цветения являются сортовым признаком, в зависимости от этого сорта пионов классифицируют на следующие группы: ранние, раннесредние, средние, среднепоздние и поздние (Ипполитова, Васильева, 1985; Капинос, Дубров, 1993).

Видовые и сортовые травянистые пионы отличаются по ритму развития, в том числе и по декоративности цветения. Целью наших исследований было изучение ритмов развития пиона молочнокветкового (*P. lactiflora* Pall.), его 12-ти внутривидовых и 4-х межвидовых гибридов (*P. lactiflora* x *P. officinalis* L., *P. lactiflora* x *P. peregrina*) разных сроков цветения и различающихся по форме цветка. Так как в декоративном садоводстве период цветения пионов представляет наибольший интерес, то изучение продолжительности данной фенофазы позволяет выявить закономерности цветения, чтобы более рационально использовать их в конкретном регионе.

Для изучения были взяты два образца пиона молочнокветкового, поступившие из БИН им. В.Л. Комарова РАН (в 2003 и 2010 гг.) и следующие его сорта с разной формой цветка: немахровые – ‘The Bride’; полумахровые: японская форма – ‘Acron’, ‘Золотое Руно’, ‘Yellow King’; анемоновидная форма – ‘Ruth Clay’, ‘Betty Groff’, ‘Coral Queen’; типично махровая форма – ‘Butch’, ‘Lady Alexandra Duff’; махровые – ‘Sarah Bernhardt’, ‘Duchesse de Nemours’, ‘Аркадий Гайдар’, а также межвидовые гибриды пиона молочнокветкового с лекарственным (*P. lactiflora* x *P. officinalis*): полумахровая форма цветка – ‘Anna Zahler’; немахровая форма цветка – ‘Coral Charm’, ‘Blaze’ и межвидовой гибриды пиона молочнокветкового с иноземным (*P. lactiflora* x *P. peregrina* или *P. albiflora* x *P. lobata*): ‘Ellen Cowley’ с немахровой формой цветка. По срокам цветения изучаемые сорта пиона гибридного принадлежали к следующим садовым группам: ранние – ‘Anna Zahler’, ‘Coral Charm’, ‘Blaze’; раннесредние – ‘Ellen Cowley’;

средние – ‘Duchesse de Nemours’, ‘Betty Groff’, ‘Ruth Clay’, ‘Yellow King’, ‘Butch’, ‘Lady Alexandra Duff’, ‘The Bride’; среднепоздние ‘Sarah Bernhardt’, ‘Аркадий Гайдар’, ‘Золотое Руно’, ‘Acron’; поздний – ‘Coral Queen’.

Фенологические наблюдения за коллекционными растениями проводились по общепринятой методике ГБС (Методика ..., 1976) с 2010 по 2017 гг. Под фенологическими фазами понимали внешние проявления сезонных изменений растения. Отмечали следующие фенофазы: начало весеннего отрастания, бутонизация, начало цветения, массовое цветение, конец цветения, конец вегетации. Результаты наблюдений в виде фенодат были переведены в непрерывный ряд чисел (Зайцев, 1978). Для каждой фенофазы рассчитывали среднее арифметическое, среднее квадратическое отклонение, ошибку средней арифметической. Затем средние округлялись и переводились в обычные календарные даты. Ошибки средних арифметических также округлялись до целого числа, умножались на 3 и записывались со знаком \pm рядом со средней арифметической. Таким образом устанавливалась средняя фенодата (Зайцев, 1978). Полученные данные приводятся в таблице.

Таблица

Средние даты наступления основных фенологических фаз пиона молочноцветкового (*P. lactiflora*) и его сортовых форм в период с 2010 по 2017 гг.

Название	Группа цветения	Начало отрастания	Бутонизация	Начало цветения	Массовое цветение	Конец цветения	Продолжительность цветения, дни	Конец вегетации
<i>Paeonia lactiflora</i>	-	24.04 \pm 12	30.04 \pm 15	24.05 \pm 9	28.05 \pm 15	09.06 \pm 6	18 \pm 9	20.09 \pm 27
1. 'Anna Zahler'	ранний	04.04 \pm 9	01.05 \pm 6	24.05 \pm 6	27.05 \pm 6	02.06 \pm 3	10 \pm 3	18.10 \pm 6
2. 'Coral Charm'	ранний	15.04 \pm 6	03.05 \pm 3	30.05 \pm 3	02.06 \pm 3	06.06 \pm 3	8 \pm 3	18.10 \pm 6
3. 'Blaze'	ранний	18.04 \pm 6	03.05 \pm 6	28.05 \pm 3	01.06 \pm 3	05.06 \pm 3	8 \pm 2	18.10 \pm 6
4. 'Ellen Cowley'	ранне-средний	14.04 \pm 6	03.05 \pm 3	30.05 \pm 3	02.06 \pm 3	06.06 \pm 3	8 \pm 3	18.10 \pm 6
5. 'Yellow King'	средний	17.04 \pm 9	08.05 \pm 9	29.05 \pm 6	01.06 \pm 6	10.06 \pm 6	12 \pm 3	18.10 \pm 6
6. 'Duchesse de Nemours'	средний	17.04 \pm 9	06.05 \pm 6	29.05 \pm 6	03.06 \pm 6	10.06 \pm 6	12 \pm 3	18.10 \pm 6
7. 'Betty Groff'	средний	24.04 \pm 6	10.05 \pm 6	30.05 \pm 9	02.06 \pm 6	11.06 \pm 6	12 \pm 3	18.10 \pm 6
8. 'Ruth Clay'	средний	26.04 \pm 6	11.05 \pm 6	03.06 \pm 9	07.06 \pm 9	15.06 \pm 9	12 \pm 6	18.10 \pm 6
9. 'Butch'	средний	25.04 \pm 6	14.05 \pm 9	30.05 \pm 6	02.06 \pm 9	12.06 \pm 9	13 \pm 3	18.10 \pm 6
10. 'Lady Alexandra Duff'	средний	23.04 \pm 6	07.05 \pm 6	30.05 \pm 6	02.06 \pm 6	11.06 \pm 6	13 \pm 3	18.10 \pm 6
11. 'The Bride'	средний	17.04 \pm 6	04.05 \pm 6	25.05 \pm 6	28.05 \pm 6	05.06 \pm 6	11 \pm 3	18.10 \pm 6
12. 'Sarah Bernhardt'	средне-поздний	22.04 \pm 6	09.05 \pm 6	02.06 \pm 6	06.06 \pm 6	15.06 \pm 6	13 \pm 3	18.10 \pm 6
13. 'Аркадий Гайдар'	средне-поздний	24.04 \pm 9	09.05 \pm 6	06.06 \pm 9	11.06 \pm 9	19.06 \pm 6	13 \pm 3	18.10 \pm 6
14. 'Acron'	средне-поздний	15.04 \pm 9	07.05 \pm 6	28.05 \pm 6	01.06 \pm 6	11.06 \pm 6	14 \pm 3	18.10 \pm 6
15. Золотое Руно'	средне-поздний	24.04 \pm 9	10.05 \pm 6	29.05 \pm 6	02.06 \pm 6	10.06 \pm 6	12 \pm 3	18.10 \pm 6
16. 'Coral Queen'	поздний	20.04 \pm 9	09.05 \pm 6	04.06 \pm 9	08.06 \pm 9	16.06 \pm 6	12 \pm 3	18.10 \pm 6

В ходе многолетних фенологических исследований в УНЦ «Ботанический сад» СГУ г. Саратова были установлены календарные даты основных фаз развития, определены средние значения сроков и продолжительность цветения у образцов пиона молочноцветкового (*P. lactiflora*) и его сортовых форм.

Анализ фенологических наблюдений показал, что изученные образцы пиона молочноцветкового и его сорта различаются по ритму развития. Показатель начала вегетации подтвержден годовой измен-

чивости. Это связано, в первую очередь, с погодно-климатическими условиями и сроками таяния снега, а также зависит от биологических особенностей пионов. Средние значения сроков начала вегетации позволяют сказать, что пион молочноцветковый начинал отрастать во второй-третьей декаде апреля, а его сортовые формы – с первой по третью декаду апреля (табл.). Начало вегетации не оказывает существенного влияния на время начала цветения, так как растения с ранними сроками начала вегетации иногда могут зацвести в те же сроки, что и растения с поздним началом вегетации. Это было отмечено у сортов ‘Yellow King’, ‘Золотое Руно’, ‘Coral Charm’, ‘Ellen Cowley’, ‘Duchesse de Nemours’.

Сроки и продолжительность цветения являются изменчивым фенологическим признаком, зависящим от индивидуальных биологических особенностей сорта, почвенно-климатических условий текущего и предшествующего годов, накопления определенной суммы температур, необходимой для зацветания. В связи с этим даты начала цветения различных сортов могут сдвигаться в ту или другую сторону (Шакина, 2009). Начало цветения пиона молочноцветкового приходилось на третью декаду мая. Изученные сорта по времени зацветания группировались на зацветающие в третьей декаде мая (24.05–30.05) и зацветающие в первой декаде июня (2.06–6.06) (табл.). К сортам, зацветающим в начале июня можно отнести и средний сорт ‘Ruth Clay’, среднепоздние сорта ‘Sarah Bernhardt’ и ‘Аркадий Гайдар’, поздний сорт ‘Coral Queen’.

Продолжительность цветения пиона молочноцветкового и его сортов была не одинакова. Период цветения пиона молочноцветкового в среднем составил 18 дней и оказался более длительным, чем у его сортовых форм. Продолжительность данной фенофазы у сортов раннего и раннесреднего срока цветения была 8–10 дней, которые характеризовались простой и полумахровой формой цветка. У сортов остальных групп цветения, среди которых в основном сорта с махровыми цветками, период цветения составил 11–14 дней. Разницу в продолжительности цветения можно объяснить тем, что кратковременное цветение характерно для сортов с одиночными цветками и немахровыми и полумахровыми цветками. А более длинным периодом цветения обладают сорта, имеющие много побегов в кусте, обладающие многоцветковостью и, как правило, с махровыми цветками. Цветки у них раскрываются постепенно, что и увеличивает продолжительность цветения. Продолжительность общего периода цветения сортовых пионов в разные годы составила от 28 до 43 дней.

Результаты исследования показали, что пион молочноцветковый (*P. lactiflora*) устойчив в культуре и, как и его сортовые формы, может быть рекомендован для озеленения в условиях г. Саратова. Сортовые формы *P. lactiflora* адаптировались и в течение ряда лет успешно произрастают, не потеряв своих сортовых особенностей. Использование сортов пиона гибридного разных сроков цветения расширяют возможности их применения в ландшафтном дизайне.

ЛИТЕРАТУРА

- Зайцев Г. Н. Фенология травянистых многолетников. – М.: Наука, 1978. – 50 с.
- Ипполитова Н. Я., Васильева М. Ю. Пионы. – М.: Россельхозиздат, 1985. – 222 с.
- Капинос Д. Б., Дубров В. М. Пионы в саду. – Тюмень: Миньон, 1993. – 190 с.
- Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М., 1976. – 27 с.
- Шакина Т. Н. Перспективные сорта пионов в коллекции Саратовского ботанического сада // Интродукция растений: теоретические, методические и прикладные аспекты: Материалы междунар. науч. конф. (10–14 августа 2009 г., Йошкар-Ола). – Йошкар-Ола: Марийский государственный технический университет, 2009. – С. 406–409.
- Шипчинский Н. В. Род 507. Пион – *Paeonia* L. // Флора СССР. Т. VII. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – С. 24–35.

УДК 581.41:582.675.1:635.925 (470.54-25)

Интродукция представителей рода *Paeonia* в условиях Среднего Урала

Introduction of representatives of the genus *Paeonia* in the conditions of the Central Ural Mountains

Шарова Е. А.

Sharova E. A.

ФГБУН «Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук», г. Екатеринбург, Россия.
E-mail: eakosheleva@mail.ru

Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden, Yekaterinburg, Russia

Реферат. В статье представлено краткое описание пяти сортов пионов находящихся в интродукции Ботанического сада УрО РАН. Для этого были проведены исследования по изучению морфологических признаков и некоторых фенотипических признаков исследуемых сортов пионов. В результате исследования даются рекомендации по использованию данных сортов в условиях Среднего Урала.

Summary. The short description of five grades of the peonies which are in introduction in the Botanical garden UB RAS is presented in the article. Researches on studying of morphological features and some phenotypes of the studied grades of peonies have been for this purpose conducted. As a result of a research recommendations about use of these grades in the conditions of Central Ural Mountains are made.

Одним из основных направлений деятельности ботанических садов является изучение и сохранение биоразнообразия редких и исчезающих, а также полезных растений в условиях интродукции. Традиционными для интродукции методами изучения растений являются: фенологические наблюдения, экологическая оценка и др., основными критериями которых принято считать выявление успешности интродукции растений в тех или иных, несвойственных исследуемым видам и сортам условиях. К современным направлениям изучения растений при интродукции можно отнести комплексные исследования морфолого-биологических признаков для решения теоретических и практических задач широкого диапазона (Ефимов, 2014). Все упомянутые методы позволяют изучить адаптивные возможности декоративных и других полезных растений. Одним из богатейших родовых комплексов является род *Paeonia* L.

Пионы – многолетние корнеклубневые поликарпические летне-зеленые растения. По расположению зимующих почек – геофиты, что способствует их сохранности в зимний период. Однако с возрастом часть почек поднимается к поверхности и кусты зимуют частично как гемикриптофиты. Надземная часть состоит из ортотропных, ребристых, моноциклических побегов, которые являются удлиненными и развиваются без образования розеточных листьев. Листья пиона очередные, бифациальные, черешковые. Опушение редкое, преимущественно по жилкам. Черешки листьев довольно длинные, короче листовой пластинки в 0,5–1,5 раза (Верещагина, 2003). По форме черешки цилиндрические, к основанию плоские. Жилкование листьев кладодромное. Цветки пиона верхушечные, простые, одиночные, актиноморфные, ациклические, полные, обоеполые, однодомные, на коротких цветоножках, цветоложе плоское. Венчик раздельнолепестной. Многолисточковые олигомерные, свободные, лиханохарные. После созревания семян остаются на цветоложе. Плоды автокарные (Реут, 2017).

В настоящее время все сорта пионов по происхождению разделяют на две группы: сорта, произошедшие от *P. lactiflora* Pall., объединяют в группу «*P. chinensis hort.*», и сорта, произошедшие от межвидовой гибридизации, в группу гибридных пионов «Hybrid Peonies» (Ефимов, 2008).

В Ботаническом саду УрО РАН коллекция пионов состоит из более 60 сортов, принадлежащих к разным группам. Следует отметить, что в 2013 г. коллекция пополнилась сортами, полученными в ре-

зультате межвидовой гибридизации в ФГБУН Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН (Республика Башкортостан, Уфа) – *Paeonia* × *hibrida hort.* ‘Ольга Кравченко’, *Paeonia* × *hibrida hort.* ‘Уфимец’, *Paeonia* × *hibrida hort.* ‘Сабантуй’ и др.

В нашем исследовании для изучения морфолого-биологических особенностей и фенологических наблюдений были выбраны 3 сорта из первой группы: *Paeonia* ‘Konigin Wilhelmina’, *Paeonia* ‘Duchesse de Nemours’, *Paeonia* ‘Cornelia Shaylor’ и 2 сорта из второй группы: *Paeonia* × *hibrida hort.* ‘Ольга Кравченко’ и *Paeonia* × *hibrida hort.* ‘Уфимец’.

Изучение биологических особенностей пионов проводили в условиях открытого грунта. Оценка декоративных качеств сортов пиона проводилась по методике государственного сортоиспытания декоративных культур (1960), которая состояла из совокупности основных качественных и количественных признаков, таких, как окраска цветка, форма, махровость цветка, декоративность куста, высота побегов, количество побегов в кусте, количество цветков.

При фенологическом наблюдении были отмечены следующие фазы: бутонизация, массовое цветение и отцветание. Исследование проводили в 2017 г.

В результате исследования у изучаемых сортов пиона были отмечены следующие биологические и декоративные характеристики:

Paeonia ‘Konigin Wilhelmina’ (Крелаге, 1912 г., Голландия) – находится в интродукции Ботанического сада УрО РАН с 1985 г. Куст компактный, высотой до 111 см, стебли прямые, количество побегов варьирует 4–17 в кусте. Цветок шаровидный, розовый с карминовыми полосками на центральных лепестках. Количество цветков на кусте от 3 до 8, фаза бутонизации зафиксирована на 4 декаду мая, массовое цветение – 4 декада июня, отцветание начинается во вторую декаду июля.

Paeonia ‘Duchesse de Nemours’ (К. Кало, 1856 г., Франция) – в интродукции Ботанического сада УрО РАН с 1960 г. Куст компактный, высотой 84 см, стебли прямые, количество побегов 5–12 в кусте. Цветок махровый, шаровидный или корончатый, белый с кремовым центром, в количестве 3–6 цветков на кусте. Фаза бутонизации зафиксирована 4 декада мая – 1 декада июня, массовое цветение – 4 декада июня, отцветание – первая декада июля.

Paeonia ‘Cornelia Shaylor’ (Шейлор, 1917 г., Голландия) – в интродукции Ботанического сада УрО РАН с 1985 г. Куст рыхловатый, высотой до 65 см, стебли прямые, количество побегов 7–10 в кусте. Цветок махровый, шаровидный или полушаровидный, розовый с очень высокой серединкой. Фаза бутонизации зафиксирована 4 декада мая, массовое цветение – 1 декада июля, отцветание – 3 декада июля.

Paeonia × *hibrida hort.* ‘Ольга Кравченко’ (О. А. Кравченко, Л. Н. Миронова, Л. А. Тухватуллина) – в интродукции Ботанического сада УрО РАН с 2013 г. Куст высотой до 101 см, стебли прямые, количество побегов 4–9 в кусте. Цветок махровый, полушаровидный, кораллово-розовый, в количестве 8–18 цветков на кусте. Фаза бутонизации – 4 декада мая, массовое цветение – 4 декада июня, отцветание – 2 декада июля.

Paeonia × *hibrida hort.* ‘Уфимец’ (О. А. Кравченко, Л. Н. Миронова, А. А. Реут) – в интродукции Ботанического сада УрО РАН с 2013 г. Куст высотой до 97 см, стебли прямые, количество побегов варьирует 3–7 в кусте. Цветок полумахровый, розовый, в количестве 3–7 цветков на кусте. Фаза бутонизации зафиксирована 1 декада июня, массовое цветение – 3 декада июня, отцветание – 3 декада июля.

Таким образом, изученные сорта пионов относятся к разным группам. Отличаются по форме куста, количеству побегов, по окраске цветов, по обилию цветения. Метрические параметры и показатели фенологических фаз отличаются от параметров в других регионах, что связано с природно-климатическими условиями места интродукции и от года исследования. Безусловно, все рассматриваемые нами пионы можно считать высоко декоративными – крупные кусты, с красивыми, яркими, крупными махровыми, полумахровыми, шаровидными цветками, которых достаточно много на кусте, а также отчасти их можно отнести к универсальным и широко использовать в озеленении одиночных и групповых посадок на газонах, для оформления садов, парков мегаполиса, а также для срезки.

Благодарности. Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

Верещагина И. В. Дикорастущие пионы Алтая. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2003 – 230 с.

Ефимов С. В. Комплексное изучение и оценка морфологических признаков пиона (*Paeonia* L.) при интродукции // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия», 2014. – Т. 27 (66), № 5. Спецвыпуск. – С. 47–62.

Ефимов С. В. Род *Paeonia* L. Современные направления интродукции и методы оценки декоративных признаков : автореф. дис. ... канд биол. наук. – М., 2008. – 24 с.

Методика государственного сортоиспытания декоративных культур. – М.: МСХ РСФСР, 1960. – 182 с.

Реут А. А. Сохранение биоразнообразия редких пионов в условиях культуры // Вестник Оренбургского государственного университета, 2017. – № 12 (212). – С. 19–22.

УДК 633.88:58.006

Сохранение редких и исчезающих видов флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока в коллекциях Ботанического сада ВИЛАР

Preservation of rare and endangered species of the flora of Central Asia, Siberia and the Far East in the collections of the Botanical garden VILAR

Шретер И. А., Минязева Ю. М., Кытина М. А.

Shreter I. A., Minyazeva J. M., Kytina M. A.

ФГБНУ «Всероссийский институт лекарственных и ароматических растений», г. Москва, Россия.
E-mail: bot.gard.vilar@yandex.ru

FGBNU All-Russian Institute of Medicinal and Aromatic Plants, Moscow, Russia

Реферат. В условиях Ботанического сада ВИЛАР изучались некоторые редкие и исчезающие виды растений флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока, занесённые в Красную книгу Российской Федерации. Представленные виды в условиях Ботанического сада проявляют экологическую устойчивость и долголетие популяций, и могут продолжительное время сохраняться в коллекциях.

Summary. In the conditions of the Botanical garden of VILAR some rare and endangered species of flora of Central Asia, Siberia and the Far East listed in the Red book of the Russian Federation were studied. The presented species in the Botanical garden show ecological stability and longevity of populations, and can be stored for a long time in collections.

Сохранение биоразнообразия растений – одна из актуальных современных задач (Стратегия ..., 2003). Ботанические сады играют важную роль в сохранении растительного разнообразия, а также в изучении и охране редких и исчезающих видов растений, включённых в Красные книги регионального и государственного уровня. Интродукция редких и исчезающих видов в условия ботанических садов, создание специальных коллекций растений и устойчивых долголетних интродукционных популяций является одной из эффективных мер их охраны.

Основной задачей охраны и изучения редких и исчезающих растений в Ботаническом саду ВИЛАР является создание интродукционного генофонда в виде коллекции живых растений и семян. Значимость коллекции редких и исчезающих видов определяется наличием видов с государственной степенью охраны. Основным объектом исследований являлись биоколлекции редких и исчезающих видов флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока. Цель – оценка интродукционной устойчивости некоторых редких и исчезающих видов растений флоры этих регионов, включённых в Красную книгу РФ (2008), с выявлением многолетней динамики их развития и размножения в условиях Ботанического сада.

Ботанико-географические экспозиции флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока представлены в Ботаническом саду ВИЛАР на соответствующих флористических участках площадью 3,2 га, 4,3 га и 5,3 га соответственно (общей площадью 12,8 га). Мобилизация исходного интродукционного материала (живые растения и семена) осуществлялась в ходе экспедиций, а также путём обмена между ботаническими садами. В коллекциях преобладают виды (77 % от общего числа), исходный посадочный материал которых был получен из природных естественных местообитаний, преимущественно из Приморского края Дальневосточного региона. За всеми изучаемыми образцами растений проводились регулярные наблюдения в соответствии с методиками исследований при интродукции растений и фенологических наблюдений (Александрова и др., 1975; Майсурадзе и др., 1984). Проведена оценка интегрированного показателя интродукционной устойчивости видов (Трулевич, 1991). Названия таксонов представлены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

Биоколлекции редких и исчезающих видов растений флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока отличаются разнообразием. Из них включены в Красную книгу Российской Федерации (2008) – 22 вида, представленных в биоколлекциях 20 родами и 14 семействами. Ниже приведена номенклатура названий таксонов редких и исчезающих видов Красной книги Российской Федерации, произрастающих на флористических участках Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока и прошедших интродукционные испытания в условиях Ботанического сада ВИЛАР. Материал расположен внутри отделов и классов по алфавиту семейств, родов и видов: *Magnoliophyta – Liliopsida*: *Alliaceae* J. Agardh.: *Allium* L. – *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don fil.; *Dioscoreaceae* R. Br.: *Dioscorea* L. – *Dioscorea nipponica* Makino; *Iridaceae* Juss.: *Belamcanda Adans.* – *B. chinensis* (L.) DC., *Iris* L. – *I. ensata* Thunb.; *Liliaceae* Juss.: *Erythronium* L. – *E. sibiricum* (Fisch. & C. A. Mey.) Kryl., *Fritillaria* L. – *F. usuriensis* Maxim., *Lilium* L. – *L. lancifolium* Thunb.; *Orchidaceae* Juss.: *Dactylorhiza* Nevski – *D. longifolia* (L. Neum.) Aver. (*Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova); *Magnoliophyta – Magnoliopsida*: *Araliaceae* Juss.: *Aralia* L. – *A. continentalis* Kitag., *A. cordata* Thunb.; *Oplopanax* (Torr. & Gray) Miq. – *O. elatus* (Nakai) Nakai; *Aristolochiaceae* Juss.: *Aristolochia* L. – *Aristolochia manshuriensis* Kom.; *Asteraceae* Dumort.: *Stemmacantha* Cass. – *S. carthamoides* (Willd.) M. Dittrich (*Fornicium carthamoides* (Willd.) R. Kam.); *Berberidaceae* Juss.: *Epimedium* L. – *E. koreanum* Nakai, *E. macrosepalum* Stearn.; *Crassulaceae* DC.: *Rhodiola* L. – *Rh. rosea* L.; *Paeoniaceae* Rudolphi: *Paeonia* L. – *P. lactiflora* Pall. (*P. albiflora* Pall.); *P. obovata* Maxim.; *Polygonaceae* Juss.: *Rheum* L. – *Rheum compactum* L. (*Rheum altaicum* Losinsk.); *Rosaceae* Juss.: *Cotoneaster* Medik. – *C. lucidus* Schlechter.; *Sanguisorba* L. – *S. magnifica* I. Schischk. et Kom.; *Vitaceae* Juss.: *Ampelopsis* Michx. – *A. japonica* (Thunb.) Makino.

Все эти виды включены в Красную книгу Российской Федерации, как нуждающиеся в специальных мерах охраны. Лимитирующими факторами послужили: узкая экологическая приуроченность вида, ограниченность ареала (*Ampelopsis japonica*, *Sanguisorba magnifica*), а также неблагоприятные условия обитания на границе ареала (*Belamcanda chinensis*); малая численность особей в популяциях, биологические особенности вида (затруднённое возобновление в естественных условиях и медленное развитие семян, неустойчивая репродуктивная способность или низкая семенная продуктивность); антропогенная нагрузка, истощающая природные популяции вида, в том числе не регламентированные заготовки лекарственного сырья для использования в медицинских и коммерческих целях, чрезмерное использование как пищевого растения (*Rheum compactum*), сбор на букеты; хозяйственное освоение территории, нарушение мест обитания вида, повышение рекреационной нагрузки.

В составе биоколлекций представлены виды следующих категорий редкости в соответствии со шкалой категорий статусов редкости Красной книги Российской Федерации (2008): находящиеся под угрозой исчезновения, встречающиеся на границе ареала – 1 категория редкости (*Ampelopsis japonica*, *Aristolochia manshuriensis*, *Epimedium koreanum*, *Belamcanda chinensis*); сокращающиеся в численности – 2 категория редкости (*Aralia continentalis*, *A. cordata*, *Oplopanax elatus*, *Dioscorea nipponica*, *Paeonia lactiflora*, *Rheum compactum*); редкие – 3 категория редкости (*Allium paradoxum*, *Cotoneaster lucidus*, *Dactylorhiza longifolia*, *Epimedium macrosepalum*, *Iris ensata*, *Erythronium sibiricum*, *Fritillaria usuriensis*, *Lilium lancifolium*, *Paeonia obovata*, *Rhodiola rosea*, *Sanguisorba magnifica*, *Stemmacantha carthamoides*). В коллекции доля редких и исчезающих видов, с категорией редкости 3 составляет 50 %, категорией редкости 2 – 27 % и категорией редкости 1 – 23 % от общего их числа.

В соответствии с распространением и статусом редкости, ресурсной значимостью, в коллекциях флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока, имеются следующие группы редких и исчезающих видов Красной книги Российской Федерации: редкие виды с широким ареалом, но встречающиеся спорадически (*Erythronium sibiricum*, *Paeonia obovata*, *Rhodiola rosea*); виды на границе ареала (*Ampelopsis japonica*, *Aralia continentalis*, *A. cordata*, *Aristolochia manshuriensis*, *Belamcanda chinensis*, *Epimedium koreanum*, *Iris ensata*, *Fritillaria usuriensis*); виды с дизъюнктивным ареалом (*Dactylorhiza longifolia*); виды с ограниченным ареалом, часть которого находится на территории России (*Allium paradoxum*); виды, имеющие узкую экологическую приуроченность (*Aristolochia manshuriensis*, *Sanguisorba magnifica*, *Stemmacantha carthamoides*); виды, имеющие ресурсное значение (*Rhodiola rosea*, *Stemmacantha carthamoides*); узкоареальные эндемики (*Cotoneaster lucidus*, *Epimedium macrosepalum*, *Lilium lancifolium*, *Sanguisorba magnifica*) и реликтовые растения третичной флоры (*Aristolochia manshuriensis*).

huriensis, *Aralia continentalis*, *Aralia cordata*, *Epimedium koreanum*, *Epimedium macrosepalum*, *Oplopanax elatus*). Некоторые виды в коллекциях могут быть отнесены сразу к нескольким вышеперечисленным группам: *Aristolochia manshuriensis* – реликт третичной флоры, находящийся на северной границе ареала и имеющий строгую приуроченность к определённым экологическим условиям; *Epimedium macrosepalum* является и узкоареальным эндемиком, и третичным реликтом.

Представленные в биокolleкциях 22 вида редких и исчезающих растений имеют следующие категории, в соответствии с хозяйственным и экономическим значением: интенсивно используемые – лекарственные (*Ampelopsis japonica*, *Aristolochia manshuriensis*, *Aralia continentalis*, *Aralia cordata*, *Belamcanda chinensis*, *Dioscorea nipponica*, *Fritillaria ussuriensis*, *Oplopanax elatus*, *Paeonia lactiflora*, *P. obovata*, *Rhodiola rosea*, *Stemmacantha carthamoides*) и декоративные (*Allium paradoxum*, *Cotoneaster lucidus*, *Dactylorhiza longifolia*, *Epimedium koreanum*, *E. macrosepalum*, *Erythronium sibiricum*, *Lilium lancifolium*, *Iris ensata*, *Rheum compactum*, *Sanguisorba magnifica*). Виды *Ampelopsis japonica*, *Aristolochia manshuriensis*, *Aralia cordata*, *Belamcanda chinensis*, *Fritillaria ussuriensis*, *Paeonia lactiflora*, *P. obovata*, помимо лекарственной, представляют также декоративную ценность. Виды *Rheum compactum*, *Allium paradoxum*, помимо декоративного применения, имеют также пищевое значение, а *Erythronium sibiricum* – съедобное (луковицы).

В биокolleкциях флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока 22 вида редких и исчезающих растений представлены следующими жизненными формами: луковичные многолетники (*Allium paradoxum*, *Belamcanda chinensis*, *Erythronium sibiricum*, *Fritillaria ussuriensis*, *Lilium lancifolium*); клубнекорневой многолетник (*Dactylorhiza longifolia*), стержнекорневые многолетники (*Aralia continentalis*, *Aralia cordata*), зимнезелёные длиннокорневищные многолетники (*Epimedium koreanum*, *E. macrosepalum*), короткокорневищные многолетники (*Iris ensata*, *Paeonia lactiflora*, *P. obovata*, *Rheum compactum*, *Rhodiola rosea*, *Sanguisorba magnifica*, *Stemmacantha carthamoides*); многолетние деревянистые лианы (*Aristolochia manshuriensis*, *Ampelopsis japonica*) и многолетняя травянистая лиана (*Dioscorea nipponica*), кустарники (*Cotoneaster lucidus*, *Oplopanax elatus*). Преобладают многолетние травянистые растения (91 %).

В ходе проведённых многолетних интродукционных исследований редких и исчезающих видов растений флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока, изучены: периоды прохождения основных фенофаз, особенности сезонных ритмов развития, размножения, способность к самовозобновлению, сохранение природных жизненных форм, длительность выращивания – как критерии приспособления растений в условиях культуры.

Способность к самовозобновлению – один из критериев успешности интродукции и устойчивости вида в культуре. Из 22 изученных видов растений флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока 12 (55 %) могут возобновляться самостоятельно, образуя самосев (*Erythronium sibiricum*, *Rheum compactum*, *Cotoneaster lucidus*, *Sanguisorba magnifica*) или размножаясь вегетативно (*Allium paradoxum*, *Ampelopsis japonica*, *Aristolochia manshuriensis*, *Dioscorea nipponica*, *Epimedium koreanum*, *E. macrosepalum*, *Fritillaria ussuriensis*, *Lilium lancifolium*).

Существенным показателем оценки устойчивости растений в культуре, является длительность выращивания растений в составе биокolleкций. Большая часть изученных видов – 19 (86 %) находятся в биокolleкциях более 10 лет, из них 11 (58 %) более продолжительное время (30–57 лет). Долгожителем коллекции является *Aristolochia manshuriensis*, длительность существования которого в биокolleкциях составляет 57 лет. Непродолжительное время (менее 10 лет), в связи с более поздним пополнением коллекций этими видами, находятся *Allium paradoxum*, *Belamcanda chinensis*, *Dactylorhiza longifolia*.

Итогом работ по исследованию растений в условиях *ex situ* явилась оценка интродукционной устойчивости видов, как интегрального показателя биологического состояния растений в новых условиях существования. Все находящиеся в изучении виды по группам интродукционной устойчивости отнесены к устойчивым и высокоустойчивым в условиях культуры.

В группу устойчивых растений, вошли виды с неполным циклом развития побегов (*Allium paradoxum* – размножается луковичками, образующимися в соцветиях; *Ampelopsis japonica* – не цветёт; *Aristolochia manshuriensis*, *Epimedium koreanum* и *Epimedium macrosepalum* – цветут, плодов не образуют). В условиях культуры за период исследования у этих видов не было отмечено плодоношения,

но они хорошо размножаются вегетативным путём и проявляют склонность к самовозобновлению. К группе устойчивых, также отнесены виды, которые проходят полный цикл развития побегов, хорошо размножаются семенами или вегетативно, не проявляют склонность к естественному самовозобновлению (*Aralia continentalis*, *Aralia cordata*, *Belamcanda chinensis*, *Dactylorhiza longifolia*, *Iris ensata*, *Rhodiola rosea*, *Paeonia lactiflora*, *Paeonia obovata*, *Stemmacantha carthamoides*).

К группе высокоустойчивых растений отнесены виды, которые в условиях культуры ежегодно проходят все основные фенологические фазы развития, образуют нормально развитые семена, проявляют способность к естественному самовозобновлению, интенсивно размножаясь вегетативно или образуя самосев (*Cotoneaster lucidus*, *Dioscorea nipponica*, *Erythronium sibiricum*, *Fritillaria ussuriensis*, *Lilium lancifolium*, *Oplopanax elatus*, *Rheum compactum*, *Sanguisorba magnifica*).

Все перечисленные выше виды характеризуются достаточно высоким жизненным состоянием и долголетием популяций в условиях культуры.

Таким образом, в условиях Ботанического сада ВИЛАР из изученных 22 редких видов растений флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока, занесенных в Красную книгу Российской Федерации, 23 % имеют неполный фенологический цикл развития, но характеризуются достаточно высоким жизненным состоянием и долголетием популяций в условиях культуры; 77 % ежегодно проходят все фенологические фазы развития и образуют нормально развитые семена. Виды *Allium paradoxum*, *Belamcanda chinensis*, *Dactylorhiza longifolia*, в связи с непродолжительным периодом нахождения в составе биоколлекций, нуждаются в дальнейшем изучении для более точного определения их устойчивости в условиях культуры.

В результате интродукционного исследования, выявлено, что большинство (86 %) изученных редких и исчезающих видов растений флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока проявляют интродукционную устойчивость и долголетие популяций в Ботаническом саду ВИЛАР и могут продолжительное время сохраняться и поддерживаться в биоколлекциях.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова М. С., Булыгин Н. Е., Ворошилов В. Н. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1975. – 27 с.

Майсурадзе Н. И., Киселёв В. П., Нухимовский Е. Л., Черкасов О. А. и др. Методика исследований при интродукции лекарственных растений, обзорная информация // Лекарственное растениеводство / Под ред. Н. И. Майсурадзе – М.: ЦБНТИ Минмедбиопроба, 1984. – Вып. 3. – 32 с.

Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы) / сост. Р. В. Камелин и др. – Москва, Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений. – М., 2003. – 32 с.

Трулевич Н. В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. – М.: Наука, 1991. – 216 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.

Содержание

Изучение растительного покрова России. Флора Алтая, Южной Сибири, Монголии и сопредельных территорий. Геоботаника и ресурсоиспользование

Айдарханова Г. С., Кобланова С. А. Экологическая структура флоры Центрально-Казахстанского мелкосопочника в пределах Буйратауского государственного национального природного парка	5
Анисимова О. В. К флоре десмидиевых водорослей (<i>Streptophyta</i> , <i>Desmidiaceae</i>) водных объектов Горного Алтая	8
Баженова О. П. Редкие виды водорослей в планктоне водных объектов Омского Прииртышья	12
Белоус В. Н., Мироненко Е. А. Дымянковые (<i>Fumariaceae</i> DC.) флоры российской части Кавказа: эколого-хронологические особенности	16
Бочарников М. В. Региональные черты в географии флористического разнообразия Станового нагорья	21
Васильева О. А., Нестеренко Н. А. Систематический анализ флоры особо охраняемой природной территории регионального значения – памятника природы «Уйтаг» (Республика Хакасия)	26
Веселова П. В., Кудабаяева Г. М., Гемеджиева Н. Г., Осмонали Б. Б. Растительные ресурсы пустынной части долины р. Сырдарья: анализ состава используемых видов	29
Волков И. В. К изучению пространственной организации высокогорных фитосистем	33
Гончарова И. А., Скрипальщикова Л. Н., Барченков А. П. Состояние напочвенного покрова в рекреационно-нарушенных сосняках Красноярской лесостепи	38
Губарева И. Ю., Мионов Б. К., Царенко Н. Е. <i>Cotoneaster lucidus</i> Schlecht. в естественных фитоценозах национального парка «Куршская коса» (Калининградская область)	42
Гундэгмаа В., Мунх-Эрдэнэ Т., Сувдэцэг Ч. Видовой состав высокогорной флоры Монгольского Алтая	46
Гундэгмаа В., Мунх-Эрдэнэ Т., Ууганцэцэг Б. Новые региональные находки видов рода <i>Cotoneaster</i> Medik. (<i>Rosaceae</i> Juss.) в Монголии	50
Димеева Л. А., Султанова Б. М., Усен К., Калиев Б. Ш., Аблайханов Е. Т., Иманалинова А. А. Растительность долин рек Жетысуского Алатау	54
Егорова И. Н., Шамбуева Г. С. К вопросу о распределении и особенностях функционирования популяций <i>Nostoc</i> (Cyanoprokaryota)	58
Елесова Н. В. Фитоценологическая характеристика липовых лесов Алтайского края	63
Зарубина Е. Ю., Соколова М. И. Связь видового разнообразия макрофитов с морфометрией и гидрохимическими характеристиками озер (на примере разнотипных водоемов Бурлинской озерно-речной системы, юг Обь-Иртышского междуречья)	66
Золотухин Н. И. Астрagalы (<i>Astragalus</i> L., <i>Fabaceae</i>) в Алтайском заповеднике и в долине реки Чулышман	71
Ильина В. Н. Типы ценопопуляций <i>Astragalus ucrainicus</i> Klok. et M. Pop. в Самарской области	75
Казановский С. Г. Итоги и перспективы изучения флоры печеночников горной системы Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье)	79
Капитанова О. А. Ряска горбатая (<i>Lemna gibba</i> , <i>Lemnaceae</i>) – чужеродный вид во флоре Западной Сибири	83
Крючкова Е. А., Косачев П. А., Гудкова П. Д. Таксономический анализ флоры Усть-Пристанского района Алтайского края	87
Куприянов О. А. Ясень согдийский в горах Каратау	91
Макеева Е. Г., Осипова Н. В. Видовой состав цианопрокариот озера Алтайское (Республика Хакасия)	95
Митрофанова Е. Ю. Виды рода <i>Didymosphenia</i> в альгофлоре Телецкого озера (Республика Алтай)	100

Митрофанова Е. Ю., Воробьев Р. И. Состав и структура фитопланктона Телецкого озера (Республика Алтай) в период зимнего минимума	103
Некратова А. Н. Экологический ареал <i>Atragene speciosa</i> Weinm. на Кузнецком Алатау	107
Пауков А. Г., Ширяева А. С., Давыдов Е. А. Алтай как центр видового разнообразия сем. Megasporeaе (лихенизированные аскомицеты)	110
Пермитина В. Н. Восстановление растительности залежных земель Северного Казахстана	113
Полянская Д. Ю., Андреева Е. Б. <i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes в заповеднике «Столбы»	117
Рахимова Н. К., Рахимова Т., Адилев Б. А., Шомуродов Х. Ф., Абдураимов О. С., Айтмурадов Р. П. Эколого-фитоценотическая характеристика некоторых тугайных видов Восточного чинка плато Устюрт (Республика Узбекистан)	120
Рябушко Л. И., Шадрин Н. В. Первая находка микроводорослей рода <i>Trachelomonas</i> Ehrenberg 1834 (Euglenophyta) в кратере активного грязевого вулкана (Керченский п-ов, Крым)	124
Макунина Н. И., Жирова О. С., Сахневич М. Б. Высотная поясность растительности Телецкого хребта	128
Терехина Т. А. Особенности развития некоторых инвазионных видов растений на юге Сибири	132
Тухтабоева Ю., Тожибоев Ш. Сине-зеленые водоросли основных типов почв Ферганской долины Узбекистана	136
Ургамал М. Каталог редких и уязвимых сосудистых растений Монголии	139
Харитонцев Б. С. Влияние европейских видов на флору Западно-Сибирской равнины	143
Херленчимег Н., Буренбатор Г. Разнообразие грибов в Монголии	146
Хрусталева И. А., Давыдов Е. А., Пауков А. Г., Яковченко Л. С. Современное состояние сообществ пустынного типа с участием кочующих лишайников в окрестностях оз. Большой Тассор	150
Чернова Н. А. Изменение экологической структуры травяного покрова пихтовых лесов Томской области под влиянием инвазии уссурийского полиграфа	154
Чкалов А. В., Золотухин Н. И. Пространственная дифференциация видового разнообразия <i>Alchemilla</i> L. (Rosaceae) на Восточном Алтае (на основе географического анализа и концепции самоподобия)	157
Шереметова С. А., Роткина Е. Б. Редкие виды степных сообществ Кемеровской области	162
Ширманов М. В. Экономически значимые виды рода <i>Spiraea</i> L. (Rosaceae Juss.) Алтайской горной страны	166
Энхтуяа О. К лесной лишенобиоте Западной Монголии: видовой состав и особенности формирования	170
Юзефович Ф. С., Тупицына Н. Н. Экологическая структура флоры Ангаро-Чунского междуречья (Красноярский край)	173

Систематика отдельных таксонов. Морфология и биология отдельных видов

Аверьянова Е. А. Особенности биологии <i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье (Западное Закавказье)	176
Буглова Л. В. Естественные гибриды <i>Trollius asiaticus</i> × <i>T. altaicus</i> : признаки и распространение	180
Валуева Д. С., Романова Н. Г. Число и завязываемость семян <i>Fragaria vesca</i> L. (Rosaceae) в зависимости от условий произрастания	184
Воронкова М. С., Несмелова Л. А., Железниченко Т. В. Особенности ранних стадий соматического эмбриогенеза ели голубой в культуре <i>in vitro</i>	187
Елисафенко Т. В. Некоторые морфологические особенности строения семян видов рода <i>Viola</i> L. .	190
Журбенко П. М., Муравник Л. Е. Строение нектарников у некоторых видов секции <i>Limniris</i> (Tausch) Mathew рода <i>Iris</i> L.	195
Кардашевская В. Е. Модульное строение степных злаков	200
Климов А. В., Прошкин Б. В. <i>Populus</i> × <i>sibirica</i> проблемы и перспективы исследования	204

Любезнова Н. В. Морфология и анатомия эндемика Кавказа <i>Eremogone lychnidea</i> (M. Bieb.) Rupr.	208
Мочалова О. В. Особенности репродукции мужских гамет у дикорастущих видов вишни (<i>Prunus</i> L.) .	212
Несмелова Л. С., Железниченко Т. В., Воронкова М. С., Мурасева Д. С. Влияние тидиазурона на морфогенез <i>Picea pungens</i> в культуре <i>in vitro</i>	217
Носкова М. А., Носкова Н. Е., Акиненко М. А. Особенности развития соматических зародышей у сибирских сосен на стадии синхронизации и созревания	221
Отрадных И. Г., Съедина И. А. Биоморфологические особенности редкого вида <i>Hepatica falconeri</i> (Thoms.) Steward в природных популяциях	225
Патова Е. Н., Сивков М. Д., Новаковская И. В., Егорова И. Н., Давыдов Д. А., Романов Р. Е., Харпухаева Т. М. Генетическое разнообразие, морфология и экология <i>Nostoc commune</i> Vauch. ex Born. et Flah. (Суанопрокариота) от тундровых до степных экосистем	229
Плаксина Т. В., Солохина А. А., Артамонова О. Н., Бородулина И. Д. Пути регенерации растений вишни степной (<i>Prunus fruticosa</i> Pall) в условиях <i>in vitro</i>	234
Постников Ю. А. Род <i>Pulsatilla</i> Mill. в Гербарии им. Л. М. Черепнина	239
Пробатова Н. С., Казановский С. Г. О кариологическом изучении сосудистых растений Верхнего Амура (Забайкальский край, Амурская область)	243
Прошкин Б. В., Климов А. В. Применение петиолярной анатомии для идентификации <i>Populus nigra</i> , <i>P. laurifolia</i> и <i>P. × jrtyschensis</i> в зоне естественной гибридизации	247
Романова С. Б., Гуреева И. И. Морфологическое разнообразие орляка в Западной Сибири	251
Рыжакова Д. Д., Гудкова П. Д. Анатомические особенности строения эпидермы листовой пластинки отдельных групп злаков Республики Алтай	255
Селезнева А. Е., Мезина Н. С., Олонова М. В. Структура эпидермы алтайских ксероморфных мятликов (<i>Poa</i> L.) секции <i>Stenopoa</i> Dumort.	260
Супрун Н. А. Проблемы систематики видов рода <i>Hedysarum</i> юго-востока европейской части России ..	264
Хэрлэнчимэг Н. Морфологическое исследование рода <i>Agaricus</i> Монголии	268

Фитолитный анализ. Реконструкция природной среды на основе микробиоморфных и палеоботанических исследований

Анциферова Г. А. Об откликах диатомовой флоры межледниковий и сообществ микроводорослей современных водоемов на глобальные климатические изменения	273
Блинников М. С. К вопросу о стандартизации русских названий морфотипов фитолитов злаков средних широт Северного полушария	277
Гаврилов Д. А. Транслокация фитолитов в почве	281
Гольева А. А. Киселева Н. К. – выдающийся советский и российский фитолитолог	286
Занина О. Г., Лопатина Д. А. Особенности интерпретации данных микробиоморфного и карпологического анализов поверхностных проб низовьев р. Колымы и их сравнение с составом современной растительности	289
Климова Н. В., Гаврилов Д. А. Особенности фитолитных комплексов злаков (<i>Pooideae</i> Benth) в связи с ценоотическими свойствами	292
Разумовский Л. В., Дорофеев Н. И., Разумовский В. Л. Регистрация новейших экосистемных событий в озерах Хотон-Нуур и Даба-Нуур (Монголия) методом графического анализа таксономических пропорций в диатомовых комплексах	296
Родионова А. Б., Гренадерова А. В. Палеоботанические данные о динамике растительного покрова Канской лесостепи в голоцене	300
Семеняк Н. С., Гольева А. А., Сыроватко А. С., Трошина А. А. Сравнительный анализ фитолитного, спорово-пыльцевого и педоантропологического методов (по материалам археологических памятников второй пол. I тыс. н.э. в Московской области)	304

Соломонова М. Ю., Сперанская Н. Ю., Силантьева М. М., Елесова Н. В. Фитолиты лесов Северного Алтая	309
Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Гейнрих Ю. В., Силантьева М. М. Фитолиты высших растений юга Западной Сибири	313
Степанова Г. В., Пушина З. В., Разумовский Л. В. Диатомовые водоросли в донных отложениях озера Долгий Сор (юг Западной Сибири) как индикаторы палеоэкологических условий осадконакопления	318
Фролов А. О. Фитопатогенные грибы, обнаруженные на листьях юрских растений из Иркутского угольного бассейна: проблемы классификации	323
Фролов А. О., Лялюк К. П., Иванцов С. В., Постольник Е. А. Среднеюрская флора местонахождения Березовский разрез (Назаровская впадина, Канско-Ачинский бассейн): возраст и палеоклиматические реконструкции	327

Экология растений и фитоиндикация

Бондаревич Е. А., Коцюржинская Н. Н., Самойленко Г. Ю. Взаимосвязь биоразнообразия растительных сообществ в окрестностях Хапчерангинского горно-обогатительного комбината с уровнем накопления экотоксикантов (Zn, Cd, Pb, Cu, As) в почве	331
Валиулина А. Ф., Голованова Т. И. Роль <i>Trichoderma</i> в адаптации растений томатов к воздействию цинка	335
Гетте И. Г., Косов И. В., Коротаева Н. Е., Боровский Г. Б. Оценка стрессовой реакции сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.) на пирогенное воздействие в условиях Красноярской лесостепи	339
Дулин А. Ф., Новикова Д. О. Влияние фитогормонов на рост зародышей семян <i>Fraxinus mandshurica</i> Rupr.	344
Зверева Г. К. Структурные адаптации ассимиляционной ткани генеративных органов фестукоидных злаков	348
Калашникова И. В., Мигалина С. В. Влияние золошлаков ТЭС на изменение параметров листьев <i>Betula pendula</i> Roth и <i>B. pubescens</i> Ehrh. в условиях Зауралья	353
Калмыкова Н. Г. Влияние почв и минеральных удобрений на рост сеянцев разных видов кедровых сосен на юге Томской области	357
Касьянова Л. Н. Экологические разновидности модификаций деревьев сосны и лиственницы, формирующихся на подвижных песках острова Ольхон (озеро Байкал)	361
Китаева Т. Ю., Гаевский Н. А. Изучение сезонных особенностей фотохимической активности внелистовых пигментов в коре побегов древесных и кустарниковых форм	364
Корниевская Т. В., Силантьева М. М. Оценка засухоустойчивости <i>Astragalus cicer</i> L. в лабораторных условиях	368
Мигалина С. В., Иванова Л. А., Калашникова И. В. Изменение листовых параметров <i>Betula pendula</i> Roth и <i>B. pubescens</i> Ehrh. вдоль градиента аридности климата	373
Пляскина И. Н., Бондаревич Е. А. Влияние осмотического стресса на динамику аминокислот <i>Stipa krylovii</i> Roshev	377
Симоненкова В. А., Сагидуллин В. Р. Оценка санитарного состояния дуба черешчатого (<i>Quercus robur</i> L.) в лесах Национального парка «Бузулукский бор»	382
Соколова Г. Г. Изменение травяного покрова березняков Салаирского кряжа на склонах разных экспозиций	385
Соколова Г. Г. Оценка стабильности развития клена ясенелистного в разных условиях произрастания	389
Стрельникова Т. О., Платонова С. Г., Скрипко В. В. Использование индексов биологического разнообразия для характеристики естественных и техногенных территорий	393
Урусов В. М., Варченко Л. И. Мозаика климатопов как условие выживания дубравного комплекса на юге Дальнего Востока	397

Цыренова Д. Ю. Исследование микроморфологии пойменных эфемеров Нижнего Амура в связи с экологией видов	402
Шарипова В. К. Сравнительный анализ строения листа <i>Glycyrrhiza aspera</i> (Fabaceae), распространенных в двух различных экологических условиях	406

Молекулярно-генетические методы в исследовании растений и хемосистематика

Галкина М. А., Виноградова Ю. К. Гибридогенная активность рода <i>Erigeron</i> sect. <i>Conyza</i>	410
Дегтярева Г. В., Ефимов С. В., Терентьева Е. И., Самигуллин Т. Х., Вальехо-Роман К. М. Современные данные о родственных взаимоотношениях рода <i>Paeonia</i> (Paeoniaceae)	414
Евдокимов И. Ю. Исследования молекулярной филогении семейства Ranunculaceae Juss. на основе внутренних транскрибируемых спейсерных последовательностей (ITS1-ITS2)	418
Егорова И. Н., Минчева Е. В., Болдина О. Н. <i>Heterotetracystis</i> -подобные водоросли (Chlorophyta) из горно-таежных экосистем юга Сибири	422
Криницына А. А., Чурикова О. А. Особенности формирования придаточных корней у сортов роз, относящихся к разным садовым группам	424
Матейкович П. А., Носов Н. Н., Гудкова П. Д., Гнутиков А. А., Пунина Е. О., Родионов А. В. Молекулярно-филогенетическое исследование ковылей Алтайского края и Республики Алтай	427
Родионов А. В., Шнеер В. С., Гнутиков А. А., Муравенко О. В., Лоскутов И. Г. Роль межвидовой гибридизации и полногеномных дупликаций в эволюции растений: взгляд через призму геномики ...	431
Синицына Т. А., Чухина И. Г. Возможные пути эволюции видов секции <i>Rhizirideum</i> рода <i>Allium</i> (Amaryllidaceae)	435
Терентьева Е. И., Дегтярева Г. В., Ефимов С. В., Самигуллин Т. Х., Варлыгина Т. И. Таксономическая ревизия видов рода <i>Liparis</i> (Orchidaceae), распространенных в Приморском крае и Сахалинской области, по результатам анализа морфологических и молекулярных данных	440
Харпухаева Т. М. Хемотаксономический состав видов рода <i>Usnea</i> из Республики Бурятия	444

Роль ботанических садов в изучении и сохранении биоразнообразия растений. Охрана растений

Агапов А. И., Шакина Т. Н. Интродукция некоторых видов из рода опунция (<i>Opuntia</i> (Tourn.) Mill.) в Челябинской области	449
Борисова С. З. Дикорастущие злаки Якутии в интродукции	452
Гревцова А. Т., Вакуленко Т. Б. Интродукция видов рода <i>Cotoneaster</i> Medik. флоры Бурятии в ботаническом саду им. акад. А. В. Фомина Киевского национального университета им. Тараса Шевченко	456
Грудзинская Л. М., Гемеджиева Н. Г. Перспективы привлечения полезных растений Прибалхашья в интродукционный эксперимент	461
Гудкова Н. Ю., Мотина Е. А. Сохранение редких и исчезающих растений флоры Крыма и Кавказа в ботаническом саду ВИЛАР	466
Давлетбаева С. Ф., Реут А. А. Итоги изучения биологии и морфологии <i>Hosta minor</i> (J. Baker) Nakai в условиях лесостепной зоны Башкирского Предуралья	470
Епанчинцева О. В. Опыт интродукции некоторых видов аркто-монтанных ив Южной Сибири в Ботаническом саду УрО РАН	473
Каракулов А. В. Коллекция живых представителей семейства Ericaceae Juss. в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН	478
Киселева Т. И. Репродуктивные возможности ресурсных видов рода <i>Berberis</i> L. (Berberidaceae Juss.) при интродукции	482
Кухарева Л. В., Титок В. В., Попов Е. Г., Гиль Т. В. Шлемник байкальский (<i>Scutellaria baicalensis</i> Georgi) – полезные свойства, биология, рост и развитие при интродукции в Беларуси	485
Ларина О. В. Представители рода <i>Filipendula</i> в условиях лесостепной зоны Алтайского края	488

Мерзлякова И. Е. Современное состояние старинных парков г. Томска и возможные пути их реконструкции в будущем	493
Мотылева С. М. Морфолого-анатомические особенности листьев <i>Malus domestica</i> Bork. (Rosaceae Juss.)	497
Рябинина М. Л. Редкие виды травянистых многолетников в коллекции Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН	501
Седельникова Л. Л. Изменчивость окраски цветка у <i>Erythronium sibiricum</i>	505
Ситпаева Г. Т. Роль Главного ботанического сада Казахстана в сохранении ботанического разнообразия республики	509
Слепченко Н. А., Козина В. В., Шошина Е. И. Ирис сибирский в условиях влажных субтропиков России	513
Сосорбарам Пагмадулам Некоторые результаты изучения вида очитка обыкновенного (<i>Sedum telephium</i> L.) в условиях интродукции ботанического сада.....	517
Трофимова И. Г. Древесные растения, рекомендуемые для озеленения г. Якутска	521
Шакина Т. Н., Серова Л. А., Петрова Н. А. Некоторые представители рода <i>Paeonia</i> L. в коллекции УНЦ «Ботанический сад» СГУ	524
Шарова Е. А. Интродукция представителей рода <i>Paeonia</i> в условиях Среднего Урала	528
Шретер И. А., Минязева Ю. М., Кыгина М. А. Сохранение редких и исчезающих видов флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока в коллекциях Ботанического сада ВИЛАР	531

Contents

Study of vegetation of Russia. Flora of Altai, South Siberia, Mongolia and adjacent territories. Geobotany and resource science

Aidarkhanova G. S., Koblanova S. A. Ecological structure of the flora of the Central Kazakhstan hilly area within the Buiratau State National Nature Park	5
Anissimova O. V. To the flora of desmids (Streptophyta, Desmidiaceae) of the water bodies of Altai Mountains	8
Bazhenova O. P. Rare species of algae in plankton of water bodies of Omsk Priirtyshye	12
Belous V. N., Mironenko E. A. Fumariaceae's representatives of flora on the Russian Caucasus: ecological and chorological features	16
Bocharnikov M. V. Regional features in the floristic diversity geography of the Stanovoy Highland	21
Vasileva O. A., Nesterenko N. A. A systematic analysis of the flora of the specially protected natural area of regional significance – nature monument “Uitag” (Republic of Khakassia)	26
Vesselova P. V., Kudabayeva G. M., Gemejiyeva N. G., Osmonali B. B. Plant resources of the desert part of the valley of the river. Syr Darya: analysis of the composition of species used	29
Volkov I. V. To the study of the spatial organization of high-altitude phytosystems	33
Goncharova I. A., Skripalshikova L. N., Barchenkov A. P. Ground layer in recreationally disturbed pine forests in Krasnoyarsk forest-steppe	38
Gubareva I. Yu., Mironov B. K., Tsarenko N. E. <i>Cotoneaster lucidus</i> Schlecht. in natural phytocenoses of the National Park «Curonian Spit» (Kaliningrad Region)	42
Gundegmaa V., Munkh-Erdene T., Suvdtsetseg Ch. The species composition of high mountain flora in the Mongolian Altai	46
Gundegmaa V., Munkh-Erdene T., Uugantsetseg B. New regional records of the genus <i>Cotoneaster</i> Medik. (Rosaceae Juss.) in Mongolia	50
Dimeyeva L. A., Sultanova B. M., Ussen K., Kaliev B. Sh., Ablaihanov E. T., Imanalinova A. A. Vegetation of river valleys of Zhetysay Alatau Mountains	54
Egorova I. N., Schambueva G. S. On the distribution and functioning peculiarities of <i>Nostoc</i> (Cyanoprokaryota) populations	58
Elesova N. V. Phytocenotic characteristic of linden forests in Altai Krai	63
Zarubina E. Yu., Sokolova M. I. Communication of a specific variety of macrophyte with a morphometry and hydrochemical characteristics of lakes (on example of polytypic river lakes of Burlinsky system, the South of the Ob-Irtysh interfluvium)	66
Zolotukhin N. I. <i>Astragalus</i> L. (Fabaceae) in the Altai Reserve and in the valley of the Chulyshman river	71
Ilyina V. N. Types of <i>Astragalus ucrainicus</i> Klok. et M. Pop. coenopopulations in the Samara region	75
Kazanovsky S. G. Results and prospects of studying of the flora of livervorts of the Khamar-Daban mountain system (the southern area of Lake Baikal)	79
Kapitonova O. A. The gibbous duckweed (<i>Lemna gibba</i> , Lemnaceae) – an alien species in the flora of Western Siberia	83
Kryuchkova Y. A., Kosachev P. A., Gudkova P. D. Taxonomic analysis of the flora of Ust'-Pristan' district in Altai Krai	87
Kupriyanov O. A. <i>Fraxinus sogdiana</i> in Karatau mountains	91
Makeeva E. G., Osipova N. V. The species composition of the Cyanoprokaryota of Lake Altaiskoe (Khakassia Republic)	95
Mitrofanova E. Yu. Species of <i>Didymosphenia</i> in algae flora of Lake Teletskoye (Altai Republic)	100
Mitrofanova E. Yu., Vorobyev R. I. Composition and structure of Lake Teletskoye phytoplankton (Altai Republic) during the winter period	103
Nekratova A. N. Ecological area of <i>Atragene speciosa</i> Weinm. on the Kuznetsk Alatau	107

Paukov A. G., Shiryaeva A. S., Davydov E. A. Altai Mts. as a center of species diversity of Megasperaceae (lichenised Ascomycetes)	110
Permitina V. N. Restoration of vegetation of fallow lands in Northern Kazakhstan	113
Polanskay D. Yu., Andreeva E. B. <i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes in the Stolby Reserve	117
Rakhimova N. K., Rakhimova T., Adilov B. A., Shomurodov Kh. F., Abduraimov O. S., Aytmuradov R. P. Ecological and phytocenotic characteristics of some tugai species of the Ustyurt plateau Eastern chink (Republic of Uzbekistan)	120
Ryabushko L. I., Shadrin N. V. The first discovery of microalgae of the genus <i>Trachelomonas</i> Ehrenberg 1834 (Euglenophyta) in the crater of an active mud volcano (Kerch Peninsula, Crimea)	124
Makunina N. I., Zhirova O. S., Sakhnevich M. B. Altitudinal zonation of Teletsky ridge	128
Terekhina T. A. Features of development of some invasive plant species in the South of Siberia	132
Tukhtaboeva Y., Tojhiboev Sh. Bluegreen algae of the main soil types of the Ferghana Valley of Uzbekistan	136
Urgamal M. A catalogue of rare and threatened vascular plants of Mongolia	139
Kharitonsev B. S. The influence of European species on the flora of the West Siberian Plain	143
Kherlenchimeg N., Burenbaatar G. A survey of fungal diversity in Mongolia	146
Khrustaleva I. A., Davydov E. A., Paukov A. G., Yakovchenko L. S. The current state of desert-type communities with the participation of vagrant lichens in the vicinity of Bolshoi Tassor Lake	150
Chernova N. A. Transformation of the ecological structure of the herbaceous cover in Tomsk Region Siberian fir forests during the invasion of <i>Polygraphus proximus</i> Blandf.	154
Chkalov A. V., Zolotukhin N. I. Spatial differentiation of the genus <i>Alchemilla</i> L. (Rosaceae) species diversity in the Eastern Altai (based on geographical analysis and self-similarity concept)	157
Sheremetova S. A., Rotkina Ye. B. Rare species of steppe communities of the Kemerovo region	162
Shirmanov M. V. Economically valuable <i>Spiraea</i> L. species of Altai Mountains	166
Enkhtuya O. To the forest lichenbiota of Western Mongolia: species composition and features of formation .	170
Yuzefovich F. S., Tupitsyna N. N. Ecological structure of the flora of Angara-Chunsky interfluve (Krasnoyarsk region)	173

Systematics of different taxa. Morphology and biology of different species

Averyanova E. A. Features of biology of <i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich. (Orchidaceae) in Sochi Black Sea Coast (West Caucasus)	176
Buglova L. V. Natural hybrids of <i>Trollius asiaticus</i> × <i>T. altaicus</i> : the characteristics and distribution	180
Valueva D. S., Romanova N. G. Number and seed tying <i>Fragaria vesca</i> L. (Rosaceae) depending on growing conditions	184
Voronkova M. S., Nesmelova L. A., Zheleznicenko T. V. Peculiarities of early stages of <i>Picea pungens</i> somatic embryogenesis in vitro	187
Elisafenko T. V. Some morphological features of the seeds' structure of species genus <i>Viola</i> L.	190
Zhurbenko P. M., Muravnik L. E. Structure of floral nectaries in some species of section <i>Limniris</i> (Tausch) Mathew of genus <i>Iris</i> L.	195
Kardashevskaya V. E. Modular structure of steppe grasses	200
Klimov A. V., Proshkin B. V. <i>Populus</i> × <i>sibirica</i> problems and research prospects	204
Lyubeznova N. V. Morphology and anatomy <i>Eremogone lychnidea</i> (M. Bieb.) Rupr. – the endemic of Caucasus	208
Mochalova O. V. Peculiarities of male gametes reproduction in wild cherry species (<i>Prunus</i> L.)	212
Nesmelova L. A., Zheleznicenko T. V., Voronkova M. S., Muraseva D. S. Effect of thidiazuron on morphogenesis of <i>Picea pungens</i> in vitro	217
Noskova M. A., Noskova N. E., Akinenko M. A. Peculiarities of the somatic embryos development of Siberian pines at the stage of synchronization and maturation	221

Otradnykh I. G., Syedina I. A. Biomorphological features of a rare species <i>Hepatica falconeri</i> (Thoms.) Steward in natural populations	225
Patova E. N., Sivkov M. D., Novakovskaya I. V., Egorova I. N., Davydov D. A., Romanov R. E., Khar-pukhaeva T. M. Genetic diversity, morphology and ecology of <i>Nostoc commune</i> Vauch. ex Born. et Flah. (Cy-anoprokaryota) from tundra to steppe ecosystems	229
Plaksina T. V., Solohina A. A., Artamonova O. N., Borodulina I. D. The ways of in vitro regeneration of cherry (<i>Prunus fruticosa</i> Pall)	234
Postnikov Y. A. Genus <i>Pulsatilla</i> Mill. in the herbarium KRAS	239
Probatova N. S., Kazanovsky S. G. To the karyological investigation of vascular plants in the Upper Amur (Zabaikalskij Krai, Amur oblast)	243
Proshkin B. V., Klimov A. V. The use of petyolar anatomy for identification of <i>Populus nigra</i> , <i>P. laurifolia</i> and <i>P. × jrtyschensis</i> in the zone of natural hybridization	247
Romanova S. B., Gureeva I. I. Morphological diversity of bracken in Western Siberia	251
Ryzhakova D. D., Gudkova P. D. A leaf blade anatomical survey of some grasses species groups from the Al-tai Republic	255
Seleznyova A. E., Mezina N. S., Olonova M. V. Epidermal structure of xeromorphic bluegrasses of section <i>Stenopoa</i> Dumort. in Altai	260
Suprun N. A. Problems of taxonomy of species of the genus <i>Hedysarum</i> of the southeast of the European part of Russia	264
Kherlenchimeg N. Morphological study of genus <i>Agaricus</i> of Mongolia	268

Phytolithic analysis.

Reconstruction of the natural environment based on microbiomorphic and paleobotanic researches

Antsiferova G. A. On responding of interglacial diatoms and contemporary micro algae to global climate changes	273
Blinnikov M. C. About the need to provide commonly recognized names of grass phytolith morphotypes in the Russian language using examples from the mid-latitudes of Northern Hemisphere	277
Gavrilov D. A. Translocation of phytolith in soil	281
Golyeva A. A. Kiseleva N. K. – a famous Soviet and Russian phytolithologist	286
Zanina O. G., Lopatina D. A. The interpretation of microbiomorphological and carpological data of surface assays of Kolyma lowland and their comparison with modern plant associations	289
Klimova N. V., Gavrilov D. A. Features of phytolith complexes of cereals (Pooideae Benth) in connection with coenotic properties	292
Rasumovskiy L. V., Dorofeyuk N. I., Rasumovskiy V. L. Registration of the latest ecosystem events by dia-tom complexes taxonomic proportions graphical analysis in the lakes Hoton-Nur and Daba-Nur (Mongolia) .	296
Rodionova A. B., Grenaderova A. V. Paleobotanical data of the vegetation cover dynamics of the Kansk for-est-steppe in the Holocene	300
Semenyak N. S., Golyeva A. A., Syrovatko A. S., Troshina A. A. The comparative characteristics phytolith, pollen and charcoal methods (by materials archaeological sites in the middle river Oka I millennium AD)	304
Solomonova M. Yu., Speranskaya N. Yu., Silantyeva M. M., Elesova N. V. Phytoliths of North Altay forests	309
Speranskaya N. Yu., Solomonova M. Yu., Geynrikh Yu. V., Silanteva M. M. Higher plant's phytoliths on south of Western Siberia	313
Stepanova G. V., Pushina Z. V., Rasumovskiy V. L. Diatoms of the lacustrine deposits from Lake Dolgyi Sor (south of the Western Siberia) as paleoecological indicators	318
Frolov A. O. Phytopathogenic fungi found on the Jurassic plant leaves from the Irkutsk Basin: classification problems	323

Frolov A. O., Lyalyuk K. P., Ivantsov S. V., Postolnik E. A. Middle Jurassic flora of Berezovsk coal mine locality (Nazarovo Depression, Kansk-Achinsk Basin): the age and paleoclimatic reconstruction 327

Plant ecology and phytoindication

Bondarevich E. A., Kotsyurzhinskaya N. N., Samoilenko G. Yu. The relationship between the biodiversity of plant communities in the vicinity of the Hapcheranga Mining and Processing Combine with the level of ecotoxicants (Zn, Cd, Pb, Cu, As) accumulation in soil 331

Valiulina A. F., Golovanova T. I. The role of *Trichoderma* in the adaptation of tomato plants to zinc exposure 335

Gette I. G., Kosov I. V., Korotaeva N. E., Borovskii G. B. Estimation of the stress reaction of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) on the pyrogenic effect in the conditions of the Krasnoyarsk forest-steppe 339

Dulin A. F., Novikova D. O. Effect of phytohormones on the growth of the seed embryo *Fraxinus mandshurica* Rupr. 344

Zvereva G. K. Structural adaptation of the assimilation tissue of the generative organs of festucoid grasses 348

Kalashnikova I. V., Migalina S. V. Influence of power station ashes on shifts in leaf parameters of *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. in the Trans-Urals 353

Kalmykova N. G. Effect of soils and mineral fertilizers on the growth of seedlings of stone pine in the south of the Tomsk region 357

Kasyanova L. N. Ecological versions of tree modifications pines and larches, formed on the mobile sands of island Olkhon (Lake Baikal) 361

Kitayeva T. Y., Gaevsky N. A. Study of seasonal features of out-leaf pigments' distribution in bark from tree and bush forms 364

Kornievskaya T. W., Silanteva M. M. Assessment of drought resistance of *Astragalus cicer* L. in laboratory conditions 368

Migalina S. V., Ivanova L. A., Kalashnikova I. V. Shifts in leaf parameters of *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. along the gradient of the climate aridity 373

Plyaskina I. N., Bondarevich E. A. The influence of osmotic stress on the dynamic of amino acid of *Stipa krylovii* Roshev 377

Simonenkova V. A., Sagidullin V. R. Assessment of the sanitary condition of the oak tree in the forests of the National Park "Buzuluksky Bor" 382

Sokolova G. G. Change in the grass cover of the birch forests of the Salair ridge on the slopes of different exposures 385

Sokolova G. G. Evaluation of the stability of *Acer negundo* development under different growth conditions 389

Strelnikova T. O., Platonova S. G., Skripko V. V. Use of biodiversity indices for characterizing natural and technogenic territories 393

Urusov V. M., Varchenko L. I. Mosaic of climatops as a condition for the survival of the oak forest complex in the south of the Far East 397

Tzyrenova D. Ju. Micromorphological studies of flood-plain ephemeral species of the Lower Amur basin in their relation to specie's ecology 402

Sharipova V. K. Comparative analysis of leaf structure *Glycyrrhiza aspera* (Fabaceae) common in two different environmental conditions 406

Molecular methods in the study of plants and chemosystematics

Galkina M. A., Vinogradova Yu. K. Hybridogenic activity of genus *Erigeron* sect. *Conyza* 410

Degtjareva G. V., Efimov S. V., Terentieva E. I., Samigullin T. H., Valiejo-Roman C. M. Phylogenetic relationships of the genus *Paeonia* (Paeoniaceae): current understanding 414

Evdokimov I. Yu. Studies of the molecular phylogeny of the family Ranunculaceae Juss. based on internal transcribed spacer sequences (ITS1-ITS2)	418
Egorova I. N., Mincheva E. V., Boldina O. N. <i>Heterotetracystis</i> -like algae (Chlorophyta) from the mountain taiga ecosystems of South Siberia	422
Krinitsina A. A., Churikova O. A. Peculiarities of adventitious roots forming of <i>Rosa</i> cultivars from different garden groups	424
Mateikovich P. A., Nosov N. N., Gudkova P. D., Gnutikov A. A., Punina E. O., Rodionov A. V. Molecular-phylogenetic study of feather grasses of the Altai Krai and the Altai Republic	427
Rodionov A. V., Shneyer V. S., Gnutikov A. A., Muravenko O. V., Loskutov I. G. Role of interspecific hybridization and full genome duplication in plant evolution: a view through the prism of genomics	431
Sinitsyna T. A., Chukhina I. G. Possible ways of evolution of <i>Allium</i> section <i>Rhizirideum</i> species (Amaryllidaceae)	435
Terentjeva E. I., Degtjareva G. V., Efimov S. V., Samigullin T. H., Varlygina T. I. Taxonomic revision of species of the genus <i>Liparis</i> (Orchidaceae) distributed in Primorsky Krai and the Sakhalin region based on the analysis of morphological and molecular data	440
Kharpukhaeva T. M. Chemotaxonomic studies of species genus <i>Usnea</i> from Buryatia Republic	444

The role of botanical gardens in the study and conservation of plant diversity. Plant protection

Agapov A.I., Shakina T. N. Introduction of some species from the genus <i>Opuntia</i> (Tourn.) Mill. in Cheiyabinsk region	449
Borisova S. Z. Using of native grasses of Yakutia in introduction to the culture	452
Grevtsova A. T., Vakulenko T. B. Introduction of the species of the genus <i>Cotoneaster</i> Medik. from the Buryatia flora in the Botanical Garden acad. A. V. Fomin of Taras Shevchenko National University of Kiev	456
Grudzinskaya L. M., Gemejiyeva N. G. Prospects of attracting useful plants from Balkhash region into the introductory experiment	461
Gudkova N. Yu., Motina E. A. Conservation of rare and endangered plants of the Crimean and Caucasian flora in the VILAR botanical garden	466
Davletbaeva S. F., Reut A. A. Results of studying the biology and morphology of <i>Hosta minor</i> (J. Baker) Nakai in the conditions of the forest-steppe zone of the Bashkir Urals	470
Epanchintseva O. V. The experience of introduction of some species of arctic-montane <i>Salix</i> of South Siberia in the Institute Botanic Garden of UB RAS	473
Karakulov A. V. Collection of Ericaceae Juss. living representatives in Central Siberian Botanical Garden of SB RAS	478
Kiseleva T. I. Reproductive possibilities of <i>Berberis</i> L. (Berberidaceae Juss.) resource species when introducing	482
Kuchareva L. V., Titok V. V., Popoff E. H., Gill T. V. Baikal skullcap (<i>Scutellaria baicalensis</i> Georgi) – useful properties, biology, growth and development at its introduction to Belarus	485
Larina O. V. Representatives of genus <i>Filipendula</i> in conditions of forest-steppe zone of the Altai Krai	488
Merzlyakova I. E. The modern condition of old parks of the city of Tomsk and possible ways of their reconstruction in the future	493
Motyleva S. M. Morphological and anatomical features of leaves <i>Malus domestica</i> Bork. (Rosaceae Juss.)	497
Ryabinina M. L. Rare species of herbaceous perennials in the collection of the Botanical Garden of the Institute of Biology of the Komi SC of the UrD of the RAS	501
Sedelnikova L. L. The variability in color of flower <i>Erythronium sibiricum</i>	505
Sitpayeva G. T. The role of the main Botanical garden of Kazakhstan in preservation of botanical diversity of the republic	509

Slepchenko N. A., Kozina V. V., Shoshina Ye. I. <i>Iris sibirica</i> in Russian humid subtropics	513
Sosorbaram Pagmadulam Some results of studies of <i>Sedum telephium</i> L. under cultivation in the botanical garden	517
Trofimova I. G. Woody plants recommended for landscaping in Yakutsk	521
Shakina T. N., Serova L. A., Petrova N. A. Some representatives of the genus <i>Paeonia</i> L. in the collection of the EC “Botanical garden” SSU	524
Sharova E. A. Introduction of representatives of the genus <i>Paeonia</i> in the conditions of the Central Ural Mountains	528
Shreter I. A., Minyazeva J. M., Kytina M. A. Preservation of rare and endangered species of the flora of Central Asia, Siberia and the Far East in the collections of the Botanical garden VILAR	531

Научное издание

Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии

Сборник научных статей по материалам
семнадцатой международной научно-практической конференции
(Барнаул, 24–27 мая 2018 г.)

Ответственные редакторы: А. И. Шмаков, А. А. Шибанова
Технический редактор: А. В. Волынкин
Корректоры: Н. А. Потапова, А. В. Ваганов, П. А. Косачев, П. Д. Гудкова

Фото на обложке из коллекции П. А. Косачева

ЛР 020261 от 14.01.1997.
Подписано в печать 19.05.2018, издано - 29.05.2018.
Формат 64x90 1/8. Бумага офсетная. Усл.-печ. л. 63,2.
Тираж 100 экз. Заказ № 268.

Издательство Алтайского государственного университета

Типография ООО «Ренд», 656064, г. Барнаул, ул. Бабуркина, 12-108.