

АЛТАЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН
ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД СО РАН
АЛТАЙСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии

Сборник научных статей по материалам
XV международной научно-практической конференции
(Барнаул, 23–26 мая 2016 г.)



Барнаул

Издательство
Алтайского государственного
университета
2016

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., Т.М. Копытина

Редакционная коллегия:

д. б. н., проф. У. Бекет (Монголия), проф. Р. Виане (Бельгия),
проф. К. Кондо (Япония), к. б. н. М.Г. Куцев (Барнаул),
д. б. н., проф. Т.А. Терёхина (Барнаул), докт. Н.В. Фризен (Германия).

П 78 **Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XV международной научно-практической конференции (23–26 мая 2016 г., Барнаул).** – Барнаул: Концепт, 2016. – 524 с.

ISSN 2313-3929

Сборник содержит научные статьи по материалам пятнадцатой международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» по следующим направлениям: геоботаника и ресурсоведение; изучение растительного покрова Алтая, Сибири и Монголии; молекулярные методы исследования растений и хемосистематика; морфология и биология отдельных видов; охрана растений; роль ботанических садов в изучении и сохранении биоразнообразия растений; флора Южной Сибири, Монголии и сопредельных государств; экология растений и фитоиндикация; систематика отдельных таксонов.

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

ББК 28.585(253.7)я431+28.585(Мон)я431
УДК 58 (1-925.11/.16+517.3)

ISSN 2313-3929

© Рекламно-производственная
фирма «Концепт», 2016

© Оформление. Алтайский
государственный университет, 2016

ALTAI STATE UNIVERSITY
KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE
CENTRAL SIBERIAN BOTANICAL GARDEN
ALTAI DEPARTMENT OF RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Problems of Botany of South Siberia and Mongolia

Proceedings of the 15h International Scientific and Practical Conference
(Barnaul, 23–26 May 2016)



Barnaul

Publishing house
of Altai State
University
2016

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.
T.M. Kopytina, PhD

Editorial Board:

U. Beket, Dr. Sci. Biol, prof. (Mongolia)
R. Viana, prof. (Belgium)
K. Kondo, Dr. Sci. Biol, prof. (Japan)
M.G. Kutsev, PhD (Barnaul)
T.A. Terekhina, Dr. Sci. Biol, prof. (Barnaul)
N.V. Friesen, PhD, prof. (Germany)

Proceedings of the 15th International Scientific and Practical Conference (Barnaul, 23–26 May 2016). Barnaul: Concept, 2016. 524 p.

ISSN 2313-3929

The book contains research papers of the XV 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.

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.

ББК 28.585(253.7)я431+28.585(Мон)я431.
УДК 58 (1-925.11/.16+517.3)

ГЕОБОТАНИКА И РЕСУРСОВЕДЕНИЕ

УДК 581.14+581.522.5(582.929.4)

Онтогенетическая структура ценопопуляций *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Bentham на северной границе ареала

Ontogenetic structure of coenopopulations of *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Bentham at the northern limits of the area

Г. Р. Денисова, А. А. Гусева

G. R. Denisova, A. A. Guseva

Центральный сибирский ботанический сад РАН, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: gulnoria@mail.ru; guseva.sc@list.ru

Реферат. Изучена онтогенетическая структура двух ценопопуляций *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Bentham на северной границе ареала. Выявлен механизм устойчивости ценопопуляций *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Bentham: семенной и вегетативный способ самоподдержания ЦП.

Summary. Ontogenetic structure of two coenopopulations of *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Bentham were studied at the northern limits of the area. Resistance mechanisms of *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Bentham coenopopulations are shown: seed and vegetative methods of self-maintenance of coenopopulations.

В связи с ростом антропогенного воздействия на экосистемы возникает необходимость проведения исследований по выявлению и сохранению биологического разнообразия. Большое внимание уделяется редким сообществам и видам, входящим в их состав, а также видам, произрастающим на краю ареала. Онтогенетическая структура представляет собой один из существенных признаков популяции; эта сторона структурной организации обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость. Анализ онтогенетической структуры растений дает представление о дальнейшей судьбе популяций видов (Заугольнова, 1994; Жукова, 1995; Черемушкина, 2004; Османова, 2007).

Змееголовник ломкий распространен в Монголии и России. На территории России встречается в Восточной Сибири: в Туве на нагорье Сангилен и хребте Хорумну-Тайга и в Бурятии на Восточном Саяне (Флора Сибири, 1997). По территории России проходит северная граница ареала этого вида. Он является субэндемиком Северной и Центральной Монголии (Urgamal et al., 2014). Растет в лесном и высокогорном поясах на альпийских лужайках, каменисто-щебнистых и каменисто-задернованных склонах, по песчано-галечным берегам рек (Грубов, 1982). По данным И.М. Гаджиева с соавт. (2002) *Dracocephalum fragile* в Монголии отмечен в ассоциациях *Dracocephalo fragilis* – *Elymetum sibirici*.

Содержащийся в надземной части змееголовника ломкого апагенин, обуславливает применение этого вида в качестве гипотензивного средства, что позволяет использовать его в лечении бронхиальной астмы (Барабой, 1976).

Структура ценопопуляций (ЦП) этого вида в природе ранее не изучалась.

Цель данной работы: изучить онтогенетическую структуру ценопопуляций этого вида в разных эколого-ценотических условиях на северной границе ареала.

Исследования проводились в 2009 г. в Туве на нагорье Сангилен в долине р. Балытыг-Хем на высоте 2081 над ур. м.

При описании онтогенеза использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Структуру ценопопуляций изучали методом трансект. При характеристике популяционной структуры опирались на представления о характерном спектре (Заугольнова, 1994). За счетную единицу у особей семенного происхождения до старого генеративного состояния принималась особь, в постгенеративном периоде – партикула. У особей вегетативного происхождения – система парциальных кустов и побегов, парциальный куст, парциальный побег. Онтогенетический

состав ценопопуляций выражен в процентах и представлен в таблице. Для детальной характеристики ценопопуляций использовали следующие демографические показатели: экологическая плотность (Одум, 1986), эффективная экологическая плотность (Животовский, 2001), индекс восстановления (Л.А. Жукова, модифицированный Н. В. Готовым, 1998) и индекс старения (Коваленко, 2004). Для оценки состояния ценопопуляций использовали классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969) и «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001).

Таблица

Демографическая характеристика ценопопуляций *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Bentham, расположенных на нагорье Сангилен в долине р. Бальтыг-Хем, 2009 г.

№ ЦП	Онтогенетические состояния (%)								Демографические показатели					
	j	im	v	g1	g2	g3	ss	s	Δ	ω	Р экол.	Рэфф.	I в.	I ст.
1	4,5	16	28,2	7,8	8,8	10,5	13,3	11,1	0,40	0,46	18,1	7,3	0,49	0,35
2	0	26,6	40,2	3,3	1,6	5,4	16,3	6,5	0,32	0,38	18,4	7,0	0,69	0,28

Примечание: ЦП – ценопопуляция; состояния: j – ювенильное; im- имматурное; v – виргинильное; g1 – молодое генеративное; g2 – зрелое генеративное; g3 – старое генеративное; ss – субсенильное; s – сенильное; Iв – индекс восстановления; Iст – индекс старения; Рэкол. – экологическая плотность; Рэфф. – эффективная плотность.

Изучено две ценопопуляции. Ценопопуляция № 1 (ЦП 1) исследована на злаково-разнотравном галечнике, закустаренном *Pentaphylloides fruticosa*, из трав преобладали *Dracocephalum fragile*, *Salix saxatilis* Turcz. ex Ledeb., *Elytrigia gmelinii* (Trin.) Nevski, *Poa alpine* L., *Sedum hybridum* L.; ЦП 2 описана на осыпи в разнотравно-овсяницево-каменистой степи, доминантами выступали *Dracocephalum fragile*, *Festuca kryloviana* Reverd, *Carex duriuscula* C.A. Mey, *Oxytropis tragacanthoides* Fisch., *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess. Общее проективное покрытие травостоя в каждой исследованной ЦП составляло 15 %.

Змееголовник ломкий – *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Bentham – симподиально нарастающий поликарпик из семейства Lamiaceae, формирующий длиннокорневищно-стержнекорневую жизненную форму. Размножение особей в ЦП осуществляется семенным и вегетативным путями. Вегетативное размножение начинается в средневозрастном состоянии, но не доминирует над семенным. В старом генеративном состоянии снижается интенсивность семенного размножения, и вегетативный способ размножения начинает играть существенную роль в самоподдержании ценопопуляций.

Анализ онтогенетической структуры ЦП *D. fragile* показал, что ЦП № 1, 2 нормальные, ЦП № 1 – полночленная, ЦП № 2 – неполночленная (по классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969)). Отсутствие в онтогенетическом спектре ЦП № 2 ювенильных особей связано с тем, что в этой ЦП доминировали особи вегетативного происхождения и она произрастала на склоне, где за счет весенне-летних потоков происходит элиминация молодой фракции растений семенного происхождения.

Характерный онтогенетический спектр бимодальный, он определяется биологией вида: семенным и вегетативным способом размножения, омоложением дочерних особей до имматурного и виргинильного состояний и сокращенным онтогенезом вегетативных особей.

Сравнение конкретных спектров ЦП *D. fragile* в разных сообществах показало, что онтогенетический спектр ЦП № 1 сходен с характерным (табл.). В ЦП № 1, где преобладали особи семенного происхождения, онтогенетический спектр конкретных ЦП бимодальный, с абсолютным максимумом на виргинильных и субсенильных особях. В ЦП № 2, которая на 98 % представлена особями вегетативного происхождения, формируется левосторонний двухвершинный спектр с абсолютным максимумом (40,22 %) на виргинильных особях. Второй пик, вероятно, связан с волнообразным развитием ЦП. Резкое уменьшение численности генеративных особей в двух ЦП, скорее всего, связано с выпадением некоторых фаз онтогенеза у особей вегетативного происхождения, а также отмиранием части особей (табл.).

Оценка возрастности (Δ-дельта) и эффективности (ω-омега) ценопопуляций показала, что ЦП № 1 – переходная, ЦП № 2 – молодая (табл.). Такое распределение объясняется доминирующим положением особей прегенеративного периода в ЦП 2 (66,85 %) и небольшой долей растений генеративного периода (10,33 %), что также подтверждает левостороннюю направленность реального спектра. В ЦП 1 также высок про-

цент особей прегенеративного периода (48,64 %), но и особей генеративного периода немало (27,06 %). Показатели экологической (Р экол.) и эффективной (Р эфф.) плотностей между ЦП существенно не отличаются. В изученных ЦП экологическая плотность (Р экол.) высокая и из-за большой доли прегенеративной фракции в 2 раза выше, чем эффективная. Сравнение индексов восстановления (I в.) и старения (I ст.), отражающих динамические процессы в ценопопуляции, позволяет говорить о хорошем пополнении обеих ЦП молодыми особями. При этом показатель индекса восстановления в ЦП 2, в которой преобладают особи вегетативного происхождения, на 30 % выше, чем в ЦП № 1. Индекс старения немного выше в ЦП № 1, что говорит о более быстром её старении. Это подтверждается и большей долей старых особей в ЦП № 1, чем в ЦП № 2.

Таким образом, ценопопуляции *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Bentham находятся в стабильном состоянии, которое обеспечивается семенным и вегетативным способами размножения. Характерный онтогенетический спектр – бимодальный. Анализ структуры ценопопуляций показал, что в ЦП № 1, где преобладали особи семенного происхождения, конкретный онтогенетический спектр – бимодальный, в ЦП № 2, в которой доминировали особи вегетативного происхождения, левосторонний двухвершинный. Оценка состояния ценопопуляций показала, что все исследованные ценопопуляции нормальные, ЦП № 1 – переходная и ЦП № 2 – молодая.

ЛИТЕРАТУРА

- Барабой В. А.** Биологическое действие растительных фенольных соединений. – Киев, 1976. – 260 с.
- Гаджиев И. М., Королюк А. Ю., Титлянова А. А.** и др. Степи Центральной Азии. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. – 299 с.
- Глотов Н. В.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде, 1998. – Ч. 1. – С. 146 – 149.
- Грубов В. И.** Определитель сосудистых растений Монголии: (с атласом). – Л.: Наука, 1982. – 443 с.
- Животовский Л. А.** Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология, 2001. – № 1. – С. 3–7.
- Жукова Л. А.** Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. – 223 с.
- Заугольнова Л. Б.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. – СПб., 1994. – 70 с.
- Одум Ю.** Экология. Т. 2. – М., 1986. – 209 с.
- Османова Г. О.** Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2007. – 184 с.
- Работнов Т. А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР; Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 179–196.
- Уранов А. А., Смирнова О. В.** Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969. – Т. 74, вып. 2. – С. 119 – 134.
- Уранов А. А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. – № 2. – С. 7–34.
- Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1997. – Т. 11. – С. 179.
- Ценопопуляция растений: (Основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 215 с.
- Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 182 с.
- Черемушкина В. А.** Биология луков Евразии. – Новосибирск: СО РАН, 2004. – 277 с.
- Коваленко І. М.** Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Дреснянсько-Старогутського національного природного парку. Онтогенетична структура // Український ботанічний журнал, 2005. – Т. 62, № 5. – С. 707–714.
- Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren Ch.** Conspectus of the vascular plants of Mongolia. – Ulaanbaatar: Admon Printing, 2014. – 334 pp.

УДК 581.5:631.4+551.432(574)

Пространственная дифференциация почвенно-растительного покрова низкогорного хребта Каратау

Spatial differentiation of soil and vegetation cover of mountain range Karatau

В. Н. Пермитина, Б. М. Султанова, А. А. Курмантаева

V. N. Permitina, B. M. Sultanova, A. A. Kurmantajeva

*Институт ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК, г. Алматы, ул. Тимирязева 36 «Д», Республика Казахстан, 050040
E-mail: v.permitina@mail.ru, sultanovab@mail.ru, kurmanalfia@mail.ru*

Реферат. Представлены материалы исследований почвенно-растительного покрова предгорной равнины и низкогорного хребта Каратау. Показана его пространственная дифференциация в пределах округов, обусловленная высотой над уровнем моря, положением в рельефе, степенью выветривания горных пород и их денудации, режимом увлажнения. Выделены почвенно-растительные комплексы предгорных пустынь, предгорных и низкогорных сухих степей, горно-плодовых редколесий и горной степи, горных и предгорных лесов долин рек.

Summary. Paper presents the results of research of the land cover on piedmont plains and mountain range Karatau, its spatial differentiation within the district, due to the altitude, the position in the relief, the degree of weathering of rocks and their denudation and moistening regime are demonstrated. Soil-vegetation complexes of piedmont deserts, dry steppes of foothills and highlands, fruit woodlands of mountain and mountain steppe, forests of river valleys on mountain and foothill are allocated.

Горный хребет Каратау является крайним северо-западным отрогом Тянь-Шаня, включающим область Каратауских полупустынных и степных низкогорий с сероземами и каштановыми почвами (Ассинг и др., 1967). Преобладающим типом рельефа являются платообразные участки водоразделов, создающие единую древнюю поверхность выравнивания, которая прослеживается почти на всем протяжении хребта (420 км). Над этой поверхностью возвышаются отдельные массивы с расчлененным горным рельефом, местами имеющие гребнеобразные водоразделы, крутые и скалистые склоны. По общему облику это среднегорный тип рельефа с интенсивным расчленением. Наибольшие высоты хребет имеет в центральной части, где находятся вершины Мынжилги (2176 м) и Безсаз (2167 м). Глубоковрезанные речные долины располагаются перпендикулярно хребту. Местами долины узкие с каньонообразными верхними участками. На некоторых участках водоразделов и на крутых склонах распространены сплошные шлейфы каменистых осыпей.

Вследствие многообразия условий почвообразования в разных частях предгорной равнины и горного хребта почвенный покров отличается высоким разнообразием, представленным однородными массивами зональных типов, отличающихся по родовым и провинциальным признакам. Чередование почв разного ряда увлажнения в связи с изменением мезорельефа характеризует сочетания, распространенные в межгорных долинах, ущельях, реже на предгорной равнине.

На предгорных равнинах, окружающих хребет Каратау с северо-запада формируются серо-бурые пустынные почвы и сероземы светлые северные, которые южнее сменяются сероземами южными. В горах широкое распространение получили горные сероземы светлые и обыкновенные. На предгорных равнинах, окружающих Центральный Каратау с юго-запада распространены сероземы светлые северные на лессах, которые южнее сменяются сероземами южными. На крутых и покатых склонах Северного и Южного Каратау широко распространены горные сероземы светлые незасоленные, а в нижних частях предгорий местами гипсоносные. В низкогорьях и среднегорьях развиты горные коричневые и горные серо-коричневые почвы, сформировавшиеся на элювиально-делювиальных щебнистых суглинках. Почвенный покров южного склона хребта, в отличие от северного склона, маломощен и встречается пятнами. Понижения рельефа с дополнительным поверхностным и местами с грунтовым увлажнением заняты полугидроморфными лугово-сероземными почвами. На прирусловой пойме и припойменных террасах горных и равнинных рек развиваются гидроморфные пойменно-луговые и пойменные лесолуговые почвы, образующие сочетания между собой и с почвами полугидроморфного ряда и с зональными почвами (Жихарева, 1969).

Разнообразие растительных сообществ хребта Каратау с ценным ботаническим составом, обусловлено многообразием местообитаний, распространенных на сравнительно небольшой территории и зависит от комплекса абиотических и биотических факторов (Султанова, 2014; Пермитина, 2014). Основными факторами пространственного распределения растительного покрова в определенных климатических условиях являются рельеф, почвенный покров и режим увлажнения. В горах большое значение имеет литология горных пород, сочетание тепла и влаги, их изменения (климатические инверсии) в зависимости от экспозиции склона и абсолютной высоты.

Горы Каратау характеризуются специфическим типом поясности растительного покрова (Ботаническая..., 2003), включающий:

- предгорный саванноидный пояс (подпояс предгорных эфемероидно-полукустарничковых пустынь и высокотравных саванноидов и лиственных редколесий);
- низкогорный пояс (подпояс горных эфемероидных полынных сухих степей с саванноидными и фриганоидными элементами и кустарничковых высокотравных саванноидов в сочетании с лиственными лесами и кустарничковыми зарослями);
- среднегорный степной пояс (подпояс саванноидно-типчаковых, разнотравно-типчаковых, нагорноксерофитно-злаковых степей, иногда с участием кустарников).

Основными особенностями в распределении почв и растительности являются их мозаичность и вертикальная зональность. От предгорий к гребням хребтов выделяются следующие характерные почвенно-растительные комплексы:

- предгорные пустыни на серо-бурых пустынных почвах;
- предгорные и низкогорные сухие степи на серо-коричневых почвах и сероземах светлых северных;
- горно-плодовые редколесья и заросли кустарников, перемежающиеся с участками горной степи на горных серо-коричневых почвах;
- горные и предгорные леса долин рек: в предгорье – тугайные леса, в низкогорье – горно-плодовые леса на пойменных лесолуговых почвах.

По ботанико-географическому районированию (Рачковская, Садвокасов, 2003) низкогорный хребет относится к Каратауской ботанико-географической провинции, в которой выделяется четыре округа.

Северо-западный низкогорно-мелкосопочный округ с преобладанием пустынной эфемероидно-полукустарничковой (эфемероидно-сублессингиановополынной и эфемероидно-боялычевой) растительности и фрагментов эфемероидно-злаково-каратавскополынных сообществ. Рельеф мелкосопочный с отдельными низкогорными массивами. Хорошо выражены межгорные долины с руслами временных водотоков. Предгорная равнина плоская, местами слабоволнистая, местами с третичными столовыми останцами. Абсолютные высоты в пределах 350–1000 (1400 м).

Растительность предгорной равнины Северного Каратау представлена белоземельнополынными (*Artemisia terrae-albae* Krasch.) и чернобоялычево-белоземельнополынными (*Artemisia terrae-albae*, *Salsola arbusculiformis* Drob.) пустынями, формирующимися на серо-бурых пустынных почвах. В составе растительности принимают участие *Anabasis salsa* (C.A. Mey.) Benth. ex Volkens, *Salsola orientalis* S.G. Gmel., незначительное количество эфемеров и эфемероидов (*Poa bulbosa* L., *Tulipa lehmanniana* Merckl., *Allium turkestanicum* Regel, *Ixiolirion tataticum* (Pall.) Schult. & Schult. fil., *Alyssum turkestanicum* Regel & Schmalh., *Anisanta tectorum* (L.) Nevski., *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski.). На поверхности почв выделяется слой щебня, под которым располагается пористая карбонатная корка и горизонт скопления карбонатов, переходящий в уплотненный гипсоносный горизонт. Содержание гумуса низкое, карбонатов – высокое, с максимумом в поверхностном слое. Реакция почвенного раствора щелочная. Засоление в полуметровой толще отсутствует, глубже отмечается наличие солей при сульфатном типе засоления. По гранулометрическому составу преобладают легкосуглинистые и супесчаные разновидности.

Сглаженные вершины и пологие склоны увалов поверхностей выравнивания характеризуются распространением эфемероидно-полынно-боялычевых (*Salsola arbusculiformis*, *Artemisia sublessingiana* Krasch. ex Poljak., *Poa bulbosa*) и эфемероидно-боялычево-полынных (*Artemisia sublessingiana*, *Salsola arbusculiformis*, *Poa bulbosa*) сообществ. Растительность развивается на сероземах светлых северных, которые имеют слабо дифференцированный профиль с небольшим по мощности гумусовым горизонтом (A+B = 35–50 см). Почвы на небольшой глубине подстилаются плотными породами или щебнистым рыхляком. Карбонаты

присутствуют в виде налетов на нижней стороне дресвы и щебня. Почвы содержат незначительное количество гумуса, не засолены. Реакция почвенного раствора щелочная. По гранулометрическому составу встречаются легкосуглинистые и среднесуглинистые разновидности.

По склонам холмов и гряд с более значительными высотами формируются кустарниково-эфемероидно-полынные (*Artemisia karatavica* Krasch. & Abol. ex Poljak., *A. sublessingiana*, *Carex litwinowii* Kuk., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski., *Poa bulbosa*, *Atraphaxis virgata* (Regel) Krasn., *Cerasus erythrocarpa* Nevski., *Hulthemia persica* (Michx. ex Juss.) Bornm., *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst.) сообщества с участием *Rhaphidophyton regelii* (Bunge) Pjij. Проективное покрытие достигает 45–50 %. Растительность развивается на горных сероземах светлых, профиль которых щебнистый, маломощный (30–60 см). Выделения карбонатов в виде белесых прожилок, корочек и налета на нижних поверхностях щебня. Содержание гумуса не высокое, карбонаты присутствуют с поверхности, реакция почвенного раствора щелочная, Засоление отсутствует, преобладают среднесуглинистые разновидности.

Центральный низкогорно-среднегорный округ с преобладанием горнокаратавскополынной, фриганоидной, степной, кустарниково-степной и кустарниковой растительности охватывает наиболее высокую часть Каратауского горного массива с наивысшей точкой г. Бессаз (2167 м). Основная территория находится в амплитуде высот 500–1500 м. Здесь выражен центральный осевой хребет и сеть останцовых массивов. Преобладает горнокаратавскополынная, фриганоидная, степная, кустарниково-степная и кустарниковая растительность.

Предгорная увалистая равнина юго-западного склона представлена мятликово-диффузнополынниками (*Artemisia diffusa* Krasch. ex Poljak., *Poa bulbosa*) на сероземах светлых северных, отличающихся укороченным профилем, низким содержанием гумуса, легкосуглинистого или супесчаного гранулометрического состава.

Для склонов гряд северо-восточной экспозиции типичны эфемероидные белоземельнополынники (*Artemisia terrae-albae*) на сероземах светлых северных, которые при увеличении высотных отметок сменяются сублессинговополынными и эфемероидно-злаково-каратавскополынными сообществами с фриганоидными и саванноидными видами на горных сероземах обыкновенных. Почвы слабо щебнистые, с поверхности покрыты щебнем, имеют развитый профиль мощностью свыше 65 см. Карбонатные выделения в виде пятен и прожилок с 35 см. Содержание гумуса не превышает 1,8 %. Реакция почвенного раствора щелочная. Почвы не засолены, по гранулометрическому составу среднесуглинистые.

По склонам гряд северной экспозиции на высоте около 1000 м формируются эфемероидно-злаково-полынные (*Artemisia karatavica*, *A. rupestris* L., *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski., *Aegilops cylindrica* Host., *Hordeum bulbosum* L., *Poa bulbosa*) сообщества с участием миндаля (*Amygdalus spinosissima* Bunge) на горных сероземах обыкновенных, отличающихся меньшей мощностью профиля и значительным количеством щебня.

Внутренние склоны гряд южной и юго-западной экспозиции представлены разнотравно-злаковыми (*Stipa hohenakeriana* Trin. & Rupr., *Festuca valesiaca* Gaudin., *Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski., *Capparis herbacea* Willd., *Achillea asiatica* Serg., *Ziziphora clinopodioides* Lam.) сообществами с кустарниками (*Cerasus erythrocarpa*, *Atraphaxis virgata*, *Hulthemia persica*, *Ephedra equisetina* Bunge) и кленом Семенова (*Acer semenovii* Regel & Herd.). Растительность развивается на горных сероземах обыкновенных термоксероморфных, профиль которых щебнистый, мощностью до 50 см, отличается повышенной сухостью. Почвы подстилаются рыхляком горных пород, поверхность покрыта щебнем. Карбонатные выделения в виде корочек на нижней стороне щебнистых отдельностей. Содержание гумуса низкое, карбонаты присутствуют в нижней части профиля. Реакция почвенного раствора щелочная. Почвы не засолены, по гранулометрическому составу преобладают среднесуглинистые разновидности.

Поверхности выравнивания волнисто-увалистого рельефа характеризуются степными каратавскополынно-злаковыми (*Festuca valesiaca*, *Elytrigia trichophora*, *Aegilops cylindrica*, *Artemisia karatavica*) ценозами с участием эфемеров и эфемероидов (*Poa bulbosa*, *Taeniatherum crinitum*, *Rheum cordatum* Losinsk.), осоки (*Carex turcestanica* Regel), формирующиеся на горных сероземах обыкновенных.

Межгорные долины холмисто-увалистого рельефа с руслами временных водотоков отличаются распространением кустарниковых (*Spiraea hypericifolia* L., *Atraphaxis virgata*, *Hulthemia persica*) сообществ с доминированием *Spiraeanthus schrenkianus* Maxim. В травяном ярусе представлены *Artemisia karatavica*, *Poa bulbosa*, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Elytrigia repens* (L.) Nevski., *Meristotropis triphylla* (Fisch. & C.A.

Мей.) Fisch. & С.А. Мей., *Jurinea multiceps* Пjin. Растения боярышника и шиповника (*Crataegus turkestanica* Pojark., *Rosa kokanica* (Regel) Juz.) встречаются по склонам русла ручья. Почвенный покров представлен лугово-сероземными почвами, занимающими днища и склоны ложбин, которые входят в сочетания с горными сероземами светлыми северными. Профиль почв ясно дифференцирован на горизонты, мощность гумусового горизонта достигает 45 см, в нижней его части выражено проявление окислительно-восстановительных процессов, местами наличие погребенных горизонтов. Содержание гумуса достигает 3,5 %. Реакция почвенного раствора щелочная. Почвы не засолены, по гранулометрическому составу преобладают тяжелосуглинистые разновидности.

По пологим склонам увалов и холмов с развитием сероземов обыкновенных северных распространены разнотравно-эфимероидно-полынные (*Artemisia karatavica*, *Poa bulbosa*, *Alyssum calycinum* (L.) L., *Crupina vulgaris* Cass., *Convolvulus subhirsutus* Regel & Schmalh., *Phlomis salicifolia* Regel, *Allochrysa gypsophilloides* (Regel) Schischk.) сообщества с участием кустарников (*Cerasus erithrocarpa*, *Atraphaxis virgata*, *Spiraea hypericifolia*, *Cotoneaster multiflorus* Bunge) и злаково-полынно-разнотравные (*Artemisia karatavica*, *A. scopaeformis* Ledeb., *Festuca valesiaca*, *Bromopsis turcestanicus* (Drob.) Holub, *Lepidolopha karatavica* Pavl., *Jurinea multiceps* Пjin., *Schrenkia kultiassovii* Korov., *Rhaphidophyton regelii*) сообщества с грушей Регеля (*Pyrus regelii* Rehd.). На вогнутых участках склонов встречаются заросли таволгочвета Шренка (*Spiraeanthus schrenkianus*).

Межгорные ущелья с руслами временных водотоков характеризуются распространением группировок растений из *Allium oreophilum* С.А. Мей., *Bromus japonicus* Thunb., *Hypericum scabrum* L., *Schrenkia kultiassovii*, *Foeniculum vulgare* Mill., *Potentilla orientalis* Juz., *Poa bulbosa*, *Rheum cordatum*, *Ziziphora clinopodioides* в сочетании с участками из *Prangos equisetoides* Kuzmina, *P. pabularia* Lindl. и кустарников из *Atraphaxis compacta* Ledeb., *A. pyrifolia* Bunge, *A. virgata*, *Cerasus erythrocarpa*, *Cotoneaster karatavicus* Pojark., *C. suavis* Pojark., *Ephedra equisetina*, *Lonicera tatarica* L., *Rosa pimpinellifolia* L., *Spiraea hypericifolia*. Почвенный покров слагают лугово-сероземные почвы, входящие в состав сочетаний с горными сероземами светлыми северными.

Долина реки Хансу характеризуются интразональностью, высоким флористическим и фитоценотическим разнообразием. Фитоценотическое разнообразие обуславливает смена экологических условий, при которой растительность образует экологический ряд сообществ, включающий 12 звеньев. Растительность состоит из ивово-кустарниковых (*Salix alba* L., *S. triandra* L., *S. michelsonii* Goerz ex Nas., *S. wiminalis* L., *Ephedra equisetina*, *Rosa laxa* Retz., *Lonicera tatarica* L., *Cerasus erythrocarpa*, *Spiraea hypericifolia*, *Prunus ussuriensis* Kudr., *Atraphaxis virgata*) сообществ с яблоней (*Malus siversii*), боярышником (*Crataegus turkestanica*), шелковицей (*Morus alba* L.) и разнотравно-злаковым (*Agrophyron cristatum*, *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Poa angustifolia* L., *Achillea asiatica* Serg., *Origanum tythanthum* Gontsch., *Centaurea squarrosa* Willd.) травяным ярусом. Почвенный покров представлен пойменно-луговыми почвами, образующими сочетание с пойменными лесолуговыми почвами и аллювиальными отложениями, состоящими из крупнозернистого песка и гальки.

Пойменные луговые и пойменные лесолуговые почвы отличаются маломощным слоистым профилем, присутствием погребенных горизонтов. Мощность гумусового горизонта не превышает 10–20 см. В верхней части выражен дерновый горизонт, ржавые пятна окислов железа и признаки оглеения прослеживаются в нижней части профиля. Содержание гумуса варьирует от 1–2 до 4–6 % в поверхностном горизонте с резким падением с глубиной. Содержание карбонатов низкое. Реакция почвенного раствора щелочная.

Юго-восточно-Каратауский низкогорный округ с преобладанием горнокаратавскополынной, саванноидно-степной и нагорноксерофитно-степной растительности. Северный склон массива крутой и скалистый, поднимается над подгорными равнинами с высоты 700 до 1600 м на востоке и с 600 до 900–1000 м на западе. На юге располагается увалисто-волнистая равнина, являющаяся поверхностью выравнивания с суходольными ложбинами стока и сетью русел временных водотоков.

Предгорная равнина северного макросклона отличается господством мятликово-полынных (*Artemisia sublessingiana*, *Poa bulbosa*) сообществ на сероземах светлых северных. В нижних частях склонов гор на высоте до 800–1000 м формируются эфимероидно-злаково-полынные (*Artemisia sublessingiana*, *A. karatavica*) сообщества с саванноидными элементами, которые сменяются горными степями, преимущественно типчаковыми на горных серо-коричневых почвах. Ниже они переходят в нагорноксерофитно-степные сообщества поверхностей выравнивания. Почвы с поверхности покрыты щербом, отличаются ксероморфностью,

щебнистым профилем, под гумусовым горизонтом ($A+B = 35-45$ см) залегает щебнистый рыхляк плотных пород, переслоенный мелкоземом и насыщенный карбонатами. Содержание гумуса невысокое, реакция почвенного раствора щелочная, по гранулометрическому составу среднесуглинистые.

У подножий юго-западных склонов распространена эфемеровая пустыня на сероземах светлых, а выше – эфемерово-разнотравно-полынные степи на горных сероземах.

Эфемероидно-злаково-сублессингиановополынная (*Artemisia sublessingiana* Krasch. ex Poljak., *Poa bulbosa*, *Stipa hohenackeriana*, *Eremurus regelii* Vved.) опустыненная степь развита на горных сероземах обыкновенных. Над ней господствует типчаково-ковыльная степь на горных серо-коричневых почвах. Выровненные платообразные водоразделы юго-восточной части занимает разнотравно-ковыльная степь на горных коричневых почвах, отличающихся небольшой мощностью гумусовых ($A+B=60$ см) горизонтов, повышенной щебнистостью профиля, усиливающейся с глубиной и задержанием верхнего горизонта и высоким содержанием карбонатов в нижней части профиля.

По верхней части склонов увалов северо-западной экспозиции распространены эфемероидно-разнотравно-злаковые (*Elytrigia trichophora*, *Taeniantherum crinitum*, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Hordeum bulbosum*, *Anisantha tectorum*, *Ziziphora clinopodioides*, *Phlomis salicifolia*) сообщества с кустарниками (*Cotoneaster suavis* Pojark., *Rosa maracandica* Bunge, *R. pimpinellifolia*) и редким боярышником (*Crataegus pontica* C. Koch.). Проективное покрытие 60–70 %. Почвенный покров представлен серо-коричневыми маломощными щебнистыми почвами, перекрытые с поверхности щебнем.

По средним и нижним частям склонов увалов юго-восточной экспозиции характерны вишнево-миндальные (*Amygdalus petunnikovi* Litv., *A. spinosissima* Bunge, *Cerasus erythrocarpa*) кустарничники с единичным боярышником (*Crataegus pontica*) и разреженным разнотравно-злаково-эфемероидным (*Poa bulbosa*, *Hordeum bulbosum*, *Festuca regeliana* Pavl., *Potentilla orientalis*, *Scabiosa songarica* Schrenk, *Convolvulus subhirsutus* Regel & Schmalh.) травяным ярусом. Проективное покрытие 30–40 %. Почвенный покров представлен серо-коричневыми малоразвитыми почвами, характеризующимися сильной щебнистостью, малой мощностью гумусовых горизонтов ($A+B=30-35$ см), суглинистым составом и близким подстиланием плотными породами.

По межувалистым понижениям, иногда с руслами временных водотоков распространены боярышниковые (*Crataegus pontica*, *C. songarica* C. Koch., *C. turkestanica*) редколесья с участием с кустарников (*Rosa maracandica*, *R. laxa*, *R. pimpinellifolia*, *Cerasus erythrocarpa*, *Lonicera nummulariifolia* Jaub. & Spach, *Spiraea hypericifolia*), шелковицы (*Morus alba*), черемухи-магалебки (*Padellus mahaleb* (L.) Vass.) и разнотравно-злаковым (*Elytrigia trichophora*, *Bromopsis inermis*, *Hordeum bulbosum*, *Ziziphora clinopodioides*, *Cichorium intybus* L., *Convolvulus lineatus* L., *Achillea biebersteinii* Afan., *Hypericum scabrum*, *Cousinia minkwitziae* Bornm., *Carthamnus lanatus* L., *Tragopogon marginifolius* Pavl., *Tanacetum turlanicum* (Pavl.) Tzvel.) травянистым ярусом. Проективное покрытие 70–100 %. Почвенный покров представлен лугово-серо-коричневыми почвами, развивающимися в условиях дополнительного поверхностного увлажнения. Мощность гумусового горизонта ($A+B$) достигает 80 см. Содержание гумуса в поверхностном горизонте не ниже 4 %. Почвы выщелочены от карбонатов на значительную глубину, не засолены, по гранулометрическому составу преобладают тяжелосуглинистые разновидности.

Закаратауский низкогорно-мелкосопочный округ с преобладанием эфемероидно-полукустарничковой (эфемероидно-сублессингиановополынной, эфемероидно-боялычевой) и фриганоидной растительности. Рельеф крутосклонный. Грунтовые воды залегают глубоко и не влияют на почвообразование.

Растительность горных склонов включает фриганоидный, степной и кустарниковый типы. Для склонов западной экспозиции характерны разнотравно-злаково-полынные (*Artemisia karatavica*, *Poa bulbosa*, *Festuca valesiaca*, *Taeniantherum crinitum*, *Hypericum scabrum*) сообщества с кустарниками (*Cerasus erythrocarpa*, *Atraphaxis spinosa* L., *Hultemia persica*). Проективное покрытие составляет 50–60 %.

Вогнутые склоны северо-восточной экспозиции поверхностей выравнивания представлены мятликово-типчаково-разнотравно-каратавскополынными (*Artemisia karatavica*, *Phlomis salicifolia*, *Galium verum*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*) с гультемией (*Hultemia persica*) сообществами. Проективное покрытие достигает 70–80 %. Растительность развивается на горных сероземах обыкновенных, подстилающихся на небольшой глубине плотными породами или их щебнем. Поверхность покрыта щебнем, профиль щебнистый. Мощность гумусовых горизонтов в пределах 30–60 см. Новообразования карбонатов в виде псевдомицелия, корочек и мучнистых налетов.

Скалистые склоны межгорных ущелий представлены разреженными группировками и единичными растениями нагорно-ксерофитной и кустарниковой растительности из *Festuca valesiaca*, *Acantholimon auliatense* Czerniak., *Convolvulus lineatus* L., *Artemisia karatavica*, *A. juncea* Kar. & Kir., *Stemmacantha karatavica* Regel & Schmalh., *Aquilegia karatavica* Mikesch., *Scutellaria immaculate* Nevski et Juz., *Ferula ceratophylla* Regel & Schmalh., *Scorsonera tau-saghyz* Lipsch. & Bosse., *Hulthemia persica*, *Athraphaxis pyrifolia* Bunge., *Cerasus erythrocarpa*. Почвенный покров фрагментарный, формируется в местах разрушения и накопления продуктов разрушения горных пород, представлен горными сероземами светлыми малоразвитыми.

По межгорным ущельям с руслами временных водотоков в условиях развития пойменных лесолуговых почв формируются яблонево-боярышничково-кленовые (*Acer semenovii*, *Crataegus pontica*, *Malus siversii* (Ledeb.) M. Roem.) рощи с шиповником (*Rosa hissarica* Slobod.) и разнотравно-злаковым (*Agropyron cristatum*, *Achnatherum caragana* (Nrin.) Nevski., *Hordeum bulbosum* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Galium verum* L., *Hypericum perforatum* L., *Meristotropis triphylla*) травяным ярусом. Древесная и кустарниковая растительность произрастает в виде прерывистых узких лесных полос. Почвы отличаются слоистым мало-мощным профилем, в верхней части которого обособляется слабо развитый дерновинный горизонт.

Высоким ботаническим разнообразием отличается долина реки Коктал. На маломощных речных наносах с развитием пойменных лесолуговых почв распространены горные тугаи, представленные кленово-ясеновой (*Fraxinus sogdiana* Herd., *Acer semenovii*) рощей с участием *Salix viminalis*, *Crataegus pontica*, *Populus berkarensis* Poljak., и разнотравно-злаковым (*Bromopsis inermis* Leyss., *Elytrigia repens*, *Aegilops cylindrica*, *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Cousinia microcarpa* Boiss., *Borago officinalis* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Achillea millefolium* L., *Plantago lanceolata* L., *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *Potentilla virgata* Bunge., *Medicago falcata* L.) травяным ярусом, характерным для пойменных террас горных рек.

Дифференциация почвенно-растительного покрова низкогорного хребта Каратау обусловлена широтной и вертикальной зональностью, которой подчинены климатические особенности и в значительной степени свойства почвообразующих пород и грунтовых вод, а также особенности рельефа. Изучение растительности и почв предгорных и горных ландшафтов позволяет сделать обоснованное заключение о высоком биологическом разнообразии и сложном почвенном покрове района проведения исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Ассинг И. А., Орлова М. А., Серников С. К., Соколов С. И., Стороженко Д. М. Почвы Казахской ССР. Почвы Джамбулской области. – Алма-Ата: Наука, 1967. – Вып. 7. – 366 с.
- Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – СПб., 2003. – 423 с.
- Жихарева Г. А., Курмангалиев А. Б., Соколов А. А. Почвы Казахской ССР. Почвы Чимкентской области. – Алма-Ата: Наука, 1969. – Вып. 12. – 410 с.
- Рачковская Е. И., Садвокасов Р. Е. О Карагавской ботанико-географической провинции // Ботанические исследования в Казахстане. – Алматы, 2003. – С. 108–112.
- Султанова Б. М., Пермитина В. Н., Курмантаева А. А. Ключевые ботанические территории предгорной равнины Сырдарьинского Каратау // Успехи формирования и функционирования сети особо охраняемых природных территорий и изучение биоразнообразия: Тр. междунар. науч.-практ. конф. – Кустанай, 2014. – С. 46–50.
- Пермитина В. Н., Султанова Б. М., Курмантаева А. А. Тип местообитания как критерий выделения ключевых ботанических территорий, определяющий разнообразие и состав растительных сообществ // Известия НАН РК. Серия биологическая и медицинская, 2014. – № 3. – С. 79–82

УДК 502.4:58(571.150)

Растительность юго-западной части проектируемого национального парка «Горная Колывань» (Алтайский край)

The vegetation of the south-western part of the planned National Park “Mountain Kolyvan” (Altai Territory)

Т. А. Терехина, Н. В. Елесова, Т. М. Копытина

T. A. Terekhina, N. V. Elesova, T. M. Kopytina

Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, г. Барнаул, 656049, e-mail: kafbotasu@mail.ru

Реферат. Представлена характеристика растительности юго-западной части планируемого национального парка федерального значения «Горная Колывань». Парк располагается в северо-западной части Алтайского края на стыке двух геоботанических провинций Северного и Западного Алтая. Территория подвержена интенсивному хозяйственному использованию. Природные и антропогенные составляющие влияют на распределение основных типов растительности: лесных, степных, луговых. Для изученной территории части Курьинского и Змеиногорского р-нов составлен продромус растительности. В окрест. с. Гальцовки произрастают пихтачи разнотравные; у сс. Лазурки и Барановки – осиново-пихтовые леса. Кустарниковая растительность представлена спирейниками, жимолостниками. Разнообразны ассоциации суходольных (настоящих) лугов, низинных (пойменных) лугов. На территории парка сохранились участки, занятые сообществами настоящих и луговых степей. По всей территории встречается нарушенная растительность, к которой относятся многочисленные разнотравно-кострецовые, ежово-полынные, кострецовые и др. залежи.

Summary. The characteristic of vegetation of the south-western part of the proposed National Park “Mountain Kolyvan” is presented. The park is located in the north-western part of the Altai Territory at the junction of two geobotanical provinces of Northern and Western Altai. The area is a subject to intense economic use. Natural and man-made components affect the distribution of the main vegetation types: forest, steppe, meadow. For the studied area of the part of Kuryinsky and Zmeinogorsk districts we compiled the prodromus of vegetation. Near village Galtsovka herb fir forest grows; at vilages Lazurka and Baranovka – aspen-fir forests. The shrub vegetation is represented by meadowsweet shrubs, honeysuckle shrubs. Associations of upland (true) meadows and lowland (floodplain) meadows are diverse. The park preserved lands occupied by true and meadow steppes. The entire territory has parts of disturbed vegetation, which includes numerous herb-brome-grass, cock’s-foot-wormwood, brome-grass and other deposits.

В соответствии с Концепцией развития системы ООПТ федерального значения на период до 2020 года, схемой территориального планирования Алтайского края, Схемой развития и размещения особо охраняемых природных территорий Алтайского края на период до 2025 года на территории Алтайского края на 2017 год запланировано создание национального парка федерального значения «Горная Колывань». Расположение парка планируется на территории четырех районов, признанных наиболее перспективными для развития туризма на Алтае: Курьинском, Краснощековском, Змеиногорском и Третьяковском (планируемая площадь около 215 тыс. га).

По поручению Администрации Алтайского края в 2003 г. сотрудниками Алтайского государственного университета было проведено комплексное экологическое обследование территорий Змеиногорского, Курьинского районов и г. Змеиногорска с целью обоснования создания природного парка «Горная Колывань». В характеристике ландшафта планируемого парка О.Н. Барышниковой с соавт. (2004) отсутствует детальное описание растительности. Приводим результаты проведенных нами геоботанических исследований.

Объектом наших исследований стала растительность юго-западной части проектируемого парка. Актуальность работы определяется тем, что в районе широко представлены многие растительные сообщества. Район располагается в зоне интенсивного использования, хорошо освоен в сельскохозяйственном отношении. Несмотря на то, что природные условия территории более благоприятны для развития животноводства, ведущей отраслью является растениеводство, продукция которой составляет более половины валовой продукции сельского хозяйства. Растениеводство имеет преимущественно зерновое направление. Возделывают

здесь и озимые и яровые культуры, но главной культурой является яровая пшеница. Низкогорья отличаются большим увлажнением и поэтому более благоприятными агроклиматическими условиями для возделывания зерновых культур.

Изучаемая территория находится в юго-восточной части Алтайского края. Здесь протекают реки Гольцовка и Белая. Ландшафт низкогорного рельефа развит по окраинам горной страны и более выражен на западе, где существуют постепенные переходы от горной страны к прилегающим равнинам. Расчленение поверхности исключительно водно-эрозионное.

В основе структуры ландшафта степные, лугово-степные и лесостепные холмисто-увалистые междуречья, большей частью распаханые. С ними сочетаются участки кустарниковых степей, используемых в качестве пастбищ (Кумина, 1960).

На большей части территории преобладают низкогорья с абсолютными высотами 400–1000 м и относительными 100–500 м.

Водораздельные плато увалов и их склоны занимают черноземы обыкновенные, черноземы обыкновенные карбонатные, черноземы выщелоченные. Черноземы выщелоченные и обыкновенные обычные встречаются чаще всего на северных склонах, получающих дополнительное увлажнение. Черноземы обыкновенные карбонатные встречаются на склонах южных экспозиций. В долинах рек, ручьев и днищах балок, ложин формируются лугово-черноземные, черноземно-луговые, луговые и лугово-болотные почвы (Кумина, 1960).

В связи с расширением распаханых площадей, особенно в последние годы, распашке подвергнуты не только равнинные и пологосклонные участки, но и более крутые склоны, что ведет к эрозии почв.

По данным «Научно-прикладного справочника по климату СССР» (1993), по показаниям опорной метеостанции Змеиногорска зима здесь более теплая, а лето более прохладное, по сравнению с равнинными районами края. Сумма активных температур (выше 10 °С) в Змеиногорске составляет 2200 °С. Здесь нет изнуряющей летней жары. В среднем, 86 дней в году температура воздуха выше 15 °С. Средняя температура самого холодного месяца (января) –15,1 °С, а самого теплого (июля) 19,2 °С. При этом зимой температура в отдельных случаях понижается до –39...–49 °С, а летом достигает +38...+40 °С. Низкие температуры зимой и высокие летом связаны с преобладанием малооблачной антициклональной погоды. За год выпадает, в среднем, 650 мм осадков, что больше чем в Барнауле на 17 %. Здесь прослеживается увеличение количества осадков по мере увеличения хребтов, глубины и густоты расчлененности рельефа (Харламова, 2004).

Материалом для написания работы послужили геоботанические описания растительности, выполненные на пробных участках размером 10 x 10 м с использованием общепринятых методик. Всего было составлено 50 геоботанических описаний и собран гербарий. Исследования проводились в 2003 г.

Планируемый национальный парк «Горная Колывань» располагается в юго-восточной части Алтайского края на стыке двух геоботанических провинций Северного и Западного Алтая.

Растительные сообщества – ведущий биотический компонент экосистем. Они наиболее чутко реагируют на состояние среды и отражают как естественные изменения среды (климатические, гидрологические, почвенные), так и антропогенные воздействия на среду.

В юго-западной части парка в Змеиногорском и Курьинском районах, в окр. с. Гальцовка, Подпалатцы, Бугрышихи встречаются самые разнообразные растительные сообщества, приуроченные к различным местообитаниям.

Наибольшее разнообразие по видовому составу, наличию ассоциаций здесь имеют луговые группы формаций. Эдификаторами формаций из злаков являются *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Agropyron repens*, *Poa pratensis*. Из видов разнотравья наиболее обычны *Vupleurum aureum*, *Pedicularis uncinata*, *Achillea millefolium*, *Polygala hybrida*, *Galium boreale*. Настоящие суходольные луга распространены на тучных черноземах и выщелоченных, реже – на черноземовидных луговых почвах.

Степная растительность представлена луговыми петрофитными степями и настоящими степями. Настоящие злаковые степи распространены меньшей степени и смещены на каменистые склоны южной экспозиции, типчаково-мелкотравные степи распространены по склонам сопков. Основу травостоя составляют *Stipa capillata*, *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca*, *Pilosella echinoides*. Луговые степи представляют наиболее мезофильный вариант степной растительности. Располагаются, преимущественно, на пологих склонах и частично проникают в долины рек. Малое количество сорных видов в описаниях говорит о слабой антропогенной нагрузке.

Кустарниковые заросли приурочены к почвам лучшего сельскохозяйственного значения. Кустарники, как компоненты отдельных ассоциаций степной растительности, распространены довольно широко, и представлены спирейниками и жимолостниками.

Лесной пояс представлен группой формаций хвойных лесов. Ведущей древесной породой является пихта сибирская. На основном пространстве исследованной территории распространена осиново-пихтовая тайга.

При составлении продромуса были учтены подходы и классификация А.В. Куминовой (1960).

Продромус растительности юго-западной части проектируемого национального парка «Горная Колывань»

Тип растительности – Леса

Класс формаций – Тёмнохвойные леса

Группа формаций хвойных лесов

1. Пихтачи

1.1 Пихтачи разнотравные

Пихтач разнотравно-крапивный (окр. с. Гальцовки, пойма р. Гольцовки)

1.2 Осиново-пихтовые

Осиново-пихтовая с осоково-разнотравным травянистым покровом (окр. с. Гальцовки, по дороге от с. Лазурки до с. Барановки)

Тип растительности – Заросли кустарников

Класс формаций – Кустарники степного пояса

Группа формаций кустарниковой растительности

1. Спирейники

Спирейник разнотравно-овсецово-мятликовый (окр. с. Гальцовки)

2. Жимолостники

2.1 Жимолостники ежевые

Жимолостник ежевый (окр. с. Гальцовки)

2.2 Жимолостники разнотравные

Жимолостник разнотравно-полынный (окр. с. Гальцовки)

2.3 Жимолостники хмельные

Жимолостник розово-хмельный (окр. с. Гальцовки)

Группа формаций нарушенной растительности

1. Разнотравно-кострецовые

Горошково-кострецовая олуговевшая залежь (окр. с. Гальцовки, склон г. Маслянки).

Овсянничково-кострецовый луг у дороги (окр. п. Подпалатцы)

Кострецовая залежь (окр. с. Бугрышихи, у р. Белой)

2. Ежово-полынные

Ежово-полынная (окр. с. Гальцовки)

Тип растительности – Луга

Класс формаций – Низкогорные луга

Группа формаций суходольных (настоящих) лугов

1. Разнотравные

Лабазниково-кровохлёбковая (суходольный луг) (окр. п. Подпалатцы)

Клеверо-щавелево-лопуховая (окр. с. Бугрышихи)

Первоцветно-шлемниково-разнотравная (правый берег р. Белой, окр. с. Бугрышихи)

Полынно-горошковая (окр. г. Змеиногорска)

2. Злаковые

2.1 Ежово-кострецовые

Ежово-кострецовая (окр. с. Гальцовки)

Ежово-тимофеевковая (правый берег р. Белой, окр. с. Бугрышихи)

Ежово-кострецово-молочайная (окр. с. Гальцовки)

2.2 Тимофеевково-ежовые

Репешково-тимофеевково-ежовая (окр. с. Гальцовки)

Пижмово-тимофеевково-ежовая (окр. г. Змеиногорска)

Тимофеевково-ежовая (окр. г. Змеиногорска)

3. Разнотравно-злаковые

3.1 Разнотравно-ежовые

Ежово-солончаково-лабазниковая (окр. г. Змеиногорска)

Солонечниковочаково-ежовая (окр. г. Змеиногорска)

Горошково-полынно-ежовая (окр. г. Змеиногорска)

Лапчатково-кровохлёбково-ежовая (окр. г. Змеиногорска)

3.2 Разнотравно-вейниковые

Солонечниково-серпухово-вейниковая (окр. г. Змеиногорска)

Горошково-вейниковая (окр. с. Гальцовки, восточный склон г. Маслянки)

3.3 Разнотравно-кострецовые

Горошково-кострецовая (окр. с. Гальцовки)

Хатьмово-кострецовая (окр. с. Гальцовки, восточный склон г. Маслянки)

Бодяково-кострецово-разнотравная (по дороге от с. Бугрышихи до п. Восьмое Марта)

3.4 Злаково-разнотравные

Овсянниково-василистниково-таволговая (окр. с. Бугрышихи)

Тимофеевково-клеверная (окр. г. Змеиногорска)

4. Осоково-разнотравные

Осоково-василистниковая (правый берег р. Белой, окр. с. Бугрышихи)

Группа формаций низинных (пойменных) лугов

1. Разнотравные

1.1 Злаково-разнотравные

Полевицево-клеверная (окр. с. Гальцовки)

Подмаренниково-василистниково-кострецовая (окр. с. Подполацы)

Тип растительности – степи

Класс формаций – луговые степи

Группа формаций луговых петрофитных степей

1. Тырсоковыльные

Лабазниково-ковыльная (окр. с. Гальцовки, восточный склон г. Маслянка)

Тонконогово-ковыльная петрофитная степь (к северо-востоку от с. Гальцовки, вершина горы с выступами скальных пород)

Ирисово-ковыльная петрофитная (окр. с. Гальцовки, юго-восточный склон сопки)

2. Типчаковые

Разнотравно-полынно-типчаковая петрофитная степь (окр. с. Гальцовки, г. Маслянки, склон южной экспозиции, h = 350 м)

3. Закустаренные

Кизильниково-раннеосоковая (окр. с. Подпалатцы, вершина сопки, левый берег у р. Белой)

Группа формаций луговых степей

1. Злаковые

1.1 Перистоковыльные

Осоково-перистоковыльно-клубничная (окр. с. Гальцовки, южный склон сопки h = 370 м)

Типчаково-перистоковыльная (окр. с. Гальцовки, восточный склон г. Маслянки)

2. Осоковые

2.1 Разнотравно-злаково-осоковые

Лабазниково-астрово-осоковая (окр. с. Гальцовки, склон сопки северо-западной экспозиции)

3. Осоково-злаковые

3.1 Осоково-овсецовые

Осоково-овсецово-лабазниковая (окр. с. Гальцовки, склон сопки южной экспозиции)

Класс формаций – настоящие степи

Группа формаций настоящих степей

Перистоковыльные степи

Лабазниково-перистоковыльная (с. Красногвардейское)

Приводим описание растительности представленного продромуса.

Группа формаций хвойных лесов

В растительном покрове Алтая леса занимают ведущее место и составляют 50,9 % его территории. По составу древесных пород, характеру развития подлеска и напочвенного покрова леса Западного Алтая резко отличаются от лесов остальной его территории (Куминова, 1960).

Леса изученной территории принадлежат к классу формаций темнохвойных лесов.

Класс формаций темнохвойные леса представлен группой формаций черневой тайги. Основные характеристики черневой тайги Алтая.

1. Преобладание в древостое пихты и осины и наличие подлеска из крупных кустов черёмухи, рябины, калины.

2. Развитие высокотравного травяного покрова с преобладанием таких видов, как *Aconitum excelsum*, *Delphinium elatum*, *Paeonia anomala*, *Lathyrus gmelinii*, *Euphorbia pilosa*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica*, *Saussurea latifolia*, *Heracleum dissectum*, *Alfredia cernua*, *Cacalia hastata*, *Urtica dioica*, *Thalictrum minus*.

3. Наличие в травостое леса реликтовых видов, в полном ассортименте свойственных липовому лесу. Наиболее часто, почти повсеместно, в черневой тайге отмечаются: *Stachys sylvatica*, *Festuca gigantea*, *Circaea lutetiana*, реже *Asperula odorata*, *Geranium robertianum*, *Asarum europaeum*, *Epilobium montanum*, *Festuca sylvatica*, *Campanula trachelium*, *Dryopteris filis-mas*, *Brachypodium sylvaticum*. Эти реликтовые виды встречаются отдельными экземплярами или группами примерно на половине участков черневой тайги.

4. Слабое развитие или полное отсутствие напочвенного мохового покрова.

Эдификаторами черневой тайги выступают пихта сибирская – *Abies sibirica* и осина – *Populus tremula*. На конкретных участках нередко имеется примесь главным образом берёзы.

Моховый покров не развивается и задернованность почвы формируется преимущественно дерновинными злаками.

В окр. с. Гальцовка, в пойме р. Гольцовки располагается пихтач разнотравно-крапивный, с общим проективным покрытием – 50 % и высотой 70 см Доминирующим в травостое видом является *Urtica dioica*. Общее количество видов – 29. Из них количество сорных – 3.

По дороге от с. Лазурки до с. Барановка находится ассоциация осиново-пихтовая с осоково-разнотравным травянистым покровом, сомкнутость древесного яруса составляет – 70 %, общее проективное покрытие (далее ОПП) травянистого яруса – 30 %, Доминирующими видами являются: *Carex macraura*, *Urtica dioica*. Общее количество видов – 32. Из них количество сорных – 2. Малое количество сорных видов свидетельствует о низком уровне антропогенной нарушенности.

Группа формаций кустарниковой растительности

На несколько больших абсолютных высотах в районах Западного Алтая развивается несвойственный остальной территории Алтая, своеобразный пояс кустарниковых зарослей.

Кустарниковые заросли приурочены к почвам лучшего сельскохозяйственного значения и за время долгой и интенсивной колонизации края сильно сократили свой естественный район распространения (Куминова, 1960).

В окр. с. Гальцовки на вершине горы находится спирейник разнотравно-овсецово-мятликовый с общим проективным покрытием – 80 % и высотой 120 см. Доминирующими видами являются: *Agrostis tenuis*, *Trifolium pratense*. Общее количество видов – 23. Из них количество сорных – 8.

Среди формации жимолостников юго-западной части парка можно выделить следующие группы ассоциаций, к каждой из которых принадлежит одна ассоциация: жимолостники ежевые (жимолостник ежевый); жимолостники разнотравные (жимолостник разнотравно-полынный); жимолостники-хмелевые (жимолостник розово-хмелевый). ОПП – 90 % и высота 250 см. Доминирующими видами являются: *Lonicera tatarica*, *Dactylis glomerata*, *Artemisia vulgaris*, *Rosa acicularis*, *Phleum pratense*. В среднем общее количество видов – 23. Из них количество сорных – 5. В целом уровень разрушенности сообществ минамальный и средний.

Группа формаций нарушенной растительности

Нарушенная растительность на изученной территории была представлена залежами в окр. с. Гальцовки, Бугрышихи, Подпалатцы. К группе формаций залежей были отнесены следующие группы ассоциаций

ций: разнотравно-кострецовые (ассоциации овсянниково-кострецовая, кострецовая, олуговевшая горошково-кострецовая) и ежово-полынная, включающую одноименную ассоциацию. ОПП в среднем – 70 % и травостой высотой 100 см. Высота среднего яруса – 60 см, нижнего – 20 см. Доминирующие виды: *Dactylis glomerata*, *Artemisia vulgaris*, *Festuca pratensis*, *Bromopsis inermis*. В среднем общее количество видов – 32. Из них количество сорных – 4. Количество сорных видов в описаниях говорит о незначительной антропогенной нагрузке в настоящее время.

Класс формаций низкогорные луга. Растительность отличается большим разнообразием формационного состава, включает 3 группы формаций.

Группа формаций суходольных (настоящих) лугов

К этой группе формаций в окр. сёл Гальцовка, Подпалатцы и Бугрышиха отнесены разнотравные, злаковые, разнотравно-злаковые формации.

Формация злаковых суходольных (настоящих) лугов представлена ежово-кострецовой, тимофеевково-ежовой группами ассоциаций.

Ежово-кострецовая группа включает в себя три ассоциации: ежово-кострецовую, ежово-кострецово-молочайную, расположенные в окр. с. Гальцовки и ежово-timoфеевковую, находящуюся по правому берегу р. Белой, окр. с. Бугрышихи. ОПП в среднем составляет 70 % и травостой высотой 80 см. Доминантами и субдоминантами являются: *Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis*, *Phleum pratense*, *Euphorbia virgata*. Общее количество видов – 34, из них сорных – 9. Что свидетельствует об умеренном уровне антропогенной нарушенности.

К группе ассоциаций тимофеевково-ежовых суходольных (настоящих) лугов относятся следующие ассоциации: у запруды на р. Гольцовке расположена репешково-timoфеевково-ежовая, по дороге из с. Гальцовки к г. Змеиногорску на г. Маслянка и в окр. г. Змеиногорска располагаются пижмово-timoфеевково-ежовая и тимофеевково-ежовая ассоциации. ОПП травостой составляет 90 % при высоте 90 см. Высота среднего яруса составляет 60 см, нижнего – 20 см. Доминантами и субдоминантами являются: *Agrimonia asiatica*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Tanacetum vulgare*. Общее количество видов в среднем – 31, из них сорных – 5.

К разнотравно-злаковой группе формаций суходольных (настоящих) лугов относятся: разнотравно-ежовые, разнотравно-вейниковые, разнотравно-кострецовые, злаково-разнотравные и осоково-разнотравные группы ассоциаций.

На г. Маслянка и в окр. г. Змеиногорска произрастают ежово-солонечниково-лабазниковая, солонечниково-ежовая, горошково-полынно-ежовая, лапчатково-кровохлёбково-ежовая ассоциации, которые входят в разнотравно-ежовую группу ассоциаций. ОПП разнотравно-ежовых ассоциаций составляет до 85 % при средней высоте травостоя 90 см. Средний ярус достигает высоты 60 см, нижний – 20 см. Доминантами являются: *Galatella biflora*, *Vicia cracca*, *Artemisia sericea*, *Dactylis glomerata*, *Potentilla chrysantha*, *Sanguisorba officinalis*. Общее количество видов в среднем – 39, из них сорных – 14. Это говорит о значительном уровне антропогенной нарушенности.

К группе разнотравно-вейниковых ассоциаций относятся: солонечниково-серпухово-вейниковая и горошково-вейниковая ассоциации, расположенные по дороге к Змеиногорску из с. Гальцовка на горе Маслянка и у её восточного склона. ОПП – 95 % и высота 100 см. Доминирующими видами являются: *Calamagrostis epigeios*, *Galatella biflora*, *Serratula coronata*. В среднем высота среднего яруса – 70 см, нижнего – 20 см. Общее количество видов – 26, из них сорных – 5.

Среди разнотравно-кострецовых имеются горошково-кострецовая и хатьмово-кострецовая ассоциации. ОПП травостой – 85 %. Высота верхнего яруса – 95 см, среднего – 50 см. Доминирующие виды: *Bromopsis inermis*, *Lavatera thuringiaca*. Общее количество видов в среднем – 27, из них сорных – 6.

В окр. Змеиногорска и с. Бугрышихи у р. Белой находится злаково-разнотравная группа ассоциаций, к которой относится овсянниково-василистниково-таволговая ассоциация. ОПП травостой – 85 % и высота – 55 см. В среднем высота верхнего яруса составляет 65 см, среднего – 30 см. Доминирующими видами являются: *Festuca pratensis*, *Thalictrum simplex*, *Filipendula vulgaris*. Общее количество видов в среднем – 23, из них сорных – 5.

В окр. с. Бугрышихи у правого берега р. Белой расположена осоково-разнотравная группа, к которой относится одна осоково-василистниковая ассоциация. ОПП – 90 %, высота 50 см. В среднем высота верхне-

го яруса составляет 50 см, среднего – 20 см. Доминирующими видами являются: *Thalictrum simplex*, *Carex pallescens*. Общее количество видов – 19, из них сорных – 2.

В окр. с. Подпалатцы встречается представитель разнотравной группы ассоциаций – лабазниково-кровохлёбковая ассоциация; в окр. с. Бугрышихи по лесной дороге – клеверо-щавелево-лопуховая; у правого берега р. Белой растительность стравлена, здесь расположена разнотравные: первоцветно-шлёмниково-разнотравная; между Змеиногорском и горой Маслянка – полынно-горошковая ассоциация. ОПП группы ассоциаций – 75 % при высоте 70 см. Видами доминантами являются: *Filipendula vulgaris*, *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium repens*, *Rumex confertus*, *Arctium tomentosum*, *Primula macrocalyx*, *Scutellaria supine*. Среднее количество видов на площадке – 29, из них сорных – 6.

Группа формаций низинных (пойменных) лугов

В группе формаций низинных (пойменных) лугов выделена разнотравная формация со злаково-разнотравной группой ассоциаций, к которой отнесены полевицево-клеверная, подмаренниково-василистниково-кострецовая ассоциации, находящиеся в окр. с. Гальцовка по берегу реки, где растительность стравлена, и у с. Подпалатцы по левому берегу р. Белой вблизи дороги. ОПП в среднем составляет – 65 % высотой 80 см. Высота среднего яруса – 30 см. Доминирующими видами являются: *Galium verum*, *Bromopsis inermis*, *Thalictrum simplex*, *Agrostis tenuis*, *Trifolium pratense*. Общее количество видов – 26, из них сорных – 5.

Степи

Согласно эколого-морфологической классификации растительности Алтая (Куминова, 1960) степи парка можно отнести к 2 классам формаций: луговые и настоящие степи.

Луговые степи представляют наиболее мезофильный вариант степной растительности. Они довольно широко распространены на территории парка в условиях достаточного увлажнения, на черноземных или черноземовидных луговых почвах. Располагаются, преимущественно, на пологих склонах и частично проникают в долины рек.

Класс формаций луговых степей представлен группами формаций луговых степей и луговыми перифитными степями.

Группа формаций луговых степей является типичной для всего класса формаций и занимает обычно местообитания на пологих склонах. Включает формации: злаковые луговые, осоковые луговые и осоково-злаковые луговые степи. Злаковые луговые степи представляют исходную формацию, расположенную на местах, подвергающихся умеренному сельскохозяйственному воздействию. Основу травостоя составляют дерновинки злаков – тимофеевки степной и овсеца пустынного, иногда с примесью более ксерофитных типчака и тонконога, но в общем количестве травяной массы преобладают разнотравные виды (Куминова, 1960).

Группа формаций луговых степей

К группе формаций луговых степей в юго-западной части парка относятся следующие формации: перистоковыльные, осоковые, осоково-злаковые.

Среди формаций злаковых луговых степей можно выделить перистоковыльные группы ассоциаций, к которым относятся: осоково-перистоковыльно-клубничная и типчаково-перистоковыльная, расположенные в окр. с. Гальцовка у южного склона сопки высотой 370 м и на восточном склоне горы Маслянка. ОПП в среднем составляет 70 % и высотой травостоя 60 см. Высота среднего яруса – 30 см, нижнего – 20 см. Доминантами и субдоминантами перистоковыльных луговых степей являются: *Carex duriuscula*, *Stipa pennata*, *Fragaria viridis*, *Festuca valesiaca*. Общее количество видов в среднем – 23, из них сорных – 2.

На склоне сопки северо-западной и южной экспозиции находятся формации осоковых и осоково-злаковых луговых степей. К формации осоковых луговых степей относится одна группа ассоциаций – разнотравно-злаково-осоковая, представленная лабазниково-астрово-осоковой ассоциацией, ОПП – 60 %, высота травостоя 80 см. Доминантами и субдоминантами являются: *Filipendula vulgaris*, *Aster alpinus*, *Carex duriuscula*. Общее количество видов – 35, из них сорных – 2.

К формации осоково-злаковых луговых степей относится осоково-овсецово-лабазниковая ассоциация из осоково-овсецовой группы ассоциаций. ОПП составляет – 80 % при высоте травостоя 80 см. Доминирующими видами являются: *Filipendula vulgaris*, *Carex duriuscula*, *Helictotrichon desertorum*. Высота среднего яруса 50 см, нижнего яруса 25 см. Общее количество видов ассоциации – 23, из них сорных – 3.

Группа формаций луговых петрофитных степей

В юго-западной части парка, в окр. сёл Гальцовка и Подпалатцы располагаются три группы ассоциаций, относящихся к группе формаций луговых петрофитных степей: тырсоковыльная, типчаковая и закустаренная.

К группе ассоциаций тырсоковыльных луговых петрофитных степей относятся три ассоциации. На восточном склоне горы Маслянка находится лабазниково-ковыльная, к северо-востоку от с. Гальцовка на вершине горы с выступами скальных пород – тонконогово-ковыльная, а на юго-восточном склоне сопки ирисово-ковыльная степи. Данные ассоциации имеют ОПП – 75 % и высотой травостоя – 60 см. Высота среднего яруса – 40 см, нижнего – 20 см. Доминантами и субдоминантами тырсоковыльных луговых петрофитных степей являются: *Filipendula vulgaris*, *Stipa capillata*, *Koeleria cristata*, *Iris ruthenica*. Общее количество видов в среднем – 27, из них сорных – 4.

Группа ассоциаций типчаковых степей представлена ассоциацией разнотравно-полынно-типчаковая луговая петрофитная степь (окр. с. Гальцовка на склоне южной экспозиции горы Маслянка). ОПП – 40 % и высотой травостоя 60 см. Высота среднего яруса – 20 см, нижнего – 10 см. Доминирующие виды: *Artemisia commutata*, *Festuca valesiaca*, *Pilosella echioides*. Общее количество видов в среднем – 21, сорных видов нет.

К группе ассоциаций закустаренных луговых петрофитных степей в окрестности с. Подпалатцы, на левом берегу у р. Белой относится кизильниково-раннеосоковая степь, ОПП составляет – 85 %, высота 50 см. Высота верхнего яруса составляет 50 см, среднего 20 см, доминирующими видами являются: *Cotoneaster melanocarpus*, *Polygonum bistorta*, *Carex duriuscula*. Общее количество видов – 23, Из них 1 сорный. Количество сорных видов говорит о низком уровне антропогенной нарушенности луговых петрофитных степей.

Группа формаций настоящих степей

На территории парка настоящие злаковые степи распространены меньше и смещены на каменистые склоны южной экспозиции. Класс формаций настоящие степи представлен группой формаций – крупнодерновинные (ковыльные) злаковые степи.

Крупнодерновинные настоящие степи представлены перистоковыльной формацией. Эдификаторами крупнодерновинных степей являются преимущественно ковыли: ковыль-волосатик, ковыли перистый и сибирский. Травостой ковыльных степей развивается более мощно, чем в мелкодерновинных степях, покрывая почву около 80 % и задерновывая ее на 15–20 %. Средняя высота травостоя около 70 см. На каменистых почвах формируются злаково-ковыльные ассоциации с участием тонконога, типчака, мятлика Крылова, овсеца пустынного.

В окр. с. Красногвардейское, возле р. Куртишка была описана перистоковыльная настоящая степь с ОПП – 80 % и высотой 60 см. Доминирующим видом являются *Stipa pennata*. В среднем, общее количество видов – 19, из них сорных – 4.

Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества

На территории проектируемого природного парка произрастают редкие сообщества *перистоковыльных (Stipa pennata) луговых степей* (окр. с. Гальцовка), включённые в «Зелёную книгу Сибири» (1996). Сообщества являются местообитанием двух краснокнижных видов – *Stipa pennata*, *S. zalesskii*, причем первый выступает основным доминантом. Сохранившиеся участки луговых степей могут служить резервом для восстановления уничтоженных и трансформированных степных экосистем.

Сообщества *послелесных остепненных злаково-разнотравных* (Heteroherbae + *Helictotrichon pubescens* + *Phleum phleoides*) лугов предгорных районов выявлены в окр. с. Гальцовки. Малонарушенные участки этих лугов могут быть источниками ценных кормовых, декоративных и лекарственных видов, а главное – резервом для восстановления уничтоженных и трансформированных сообществ.

Основными дестабилизирующими факторами редких сообществ являются: распашка, чрезмерный выпас, изменяющий состав и структуру травостоя.

В юго-западной части парка на территории Змеиногорского и Курьинского районов в окр. сёл Гальцовка, Бугрышиха и Подпалатцы встречается 13 видов растений, внесенных в Красную книгу Алтайского края (2006) из категорий редких и уязвимых видов разного статуса редкости.

Флора юго-западной части проектируемого парка «Горная Колывань» насчитывает 560 видов, 260 родов и 66 семейств сосудистых растений (Маслова, 2001, 2003).

ЛИТЕРАТУРА

Барышникова О. Н., Харламова Н. Ф., Пурдик Л. Н. Ландшафтная структура природного парка «Горная Колывань» // География и природопользование Сибири: сб. ст. – Барнаул, 2004. – Вып. 7. – С. 71–90.

Зеленая книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1996. – 396 с.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. – Барнаул: ОАО ИПП «Алтай», 2006. – 262 с.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. – Новосибирск, 1960. – 450 с.

Маслова О. М. Конспект флоры западных низкогорий Алтая // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. тр. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2003. – Вып. 9. – С. 3–50.

Маслова О. М. Конспект флоры окрестностей Колыванского озера // Бот. иссл. Сиб. и Казах. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2001. – Вып. 4. – С. 132–140.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Многолетние данные. – СПб: Гидрометиздат, 1993. – Вып. 20, ч. 1–6. – 718 с.

Харламова Н. Ф. Климат Алтайского края // Энциклопедия Алтайского края. – Барнаул, 1996. – Т. 1. – С. 32–38.

Харламова Н. Ф. Климатическая характеристика территории проектируемого природного парка «Горная Колывань» в Алтайском крае // География и природопользование Сибири: сб. ст. – Барнаул, 2004. – Вып. 7. – С. 234–254.

УДК 630*181.32: 630*17:582.475(571.52)

Исследование лесопригодности почв для хвойных лесов Республики Тыва с помощью ГИС

The investigation of Tuva soil suitability for coniferous forest with GIS

И. В. Тихонова, Л. В. Мухортова, И. В. Данилова, И. А. Михайлова

I. V. Tikhonova, L. V. Mukhortova, I. V. Danilova, I. A. Mikhaylova

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Академгородок, 50/28, 660036
E-mail: selection@ksc.krasn.ru, biosoil@ksc.krasn.ru, tiv80@ksc.krasn.ru, irina@ksc.krasn.ru

Реферат. Изучалась география почв Тувы, пригодных для произрастания хвойных лесов. Оценку лесопригодности и градацию почв на 3 категории (высокопригодные, пригодные, мало и непригодные) проводили на основе сведений о почвенной экологии видов, базы данных о типах почв под естественными хвойными лесами и лесными культурами в Средней и Восточной Сибири, картографических данных и результатов проводимых нами исследований почв в лесах Южной Сибири (на юге Красноярского края, в Хакасии и Туве). Отдельно для каждого из пяти хвойных видов (*Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour., *Pinus sylvestris* L., *Abies sibirica* Ledeb.) проведен анализ почвенных ареалов и составлены электронные карты пригодных почв. Проведен сравнительный анализ данных, оценен вклад почвенных факторов в распространение светло- и темнохвойных видов на территории Тывы. Установлено, что в исследуемом районе площадь сосновых лесов существенно меньше площади высокопригодных для них почв (соответственно, 1 и 65 % общей площади).

Summary. The geography of Tuva soils suitable for the growth of coniferous forests was studied. Assessment of soil suitability and gradation into 3 categories was carried out on the basis of information about soil ecology of species, as well as a database of soils under natural coniferous forests and forest plantations in Central and Eastern Siberia, the map data and the results of our studies of soils in the forests of Southern Siberia (in the south of Krasnoyarsk krai, Khakassia and Tuva). The soil habitats separately for each of five coniferous species (*Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour., *Pinus sylvestris* L., *Abies sibirica* Ledeb.) were analyzed and electronic maps of soil suitability were done. A comparative analysis of the data, the contribution of soil factors in the distribution of light- and dark-coniferous species on the territory of Tuva were studied. It was found that in the studied region the pine forest area was significantly smaller than the area of suitably soil.

Введение

Современная лесистость территории Тувы составляет 46 %, или 7,7 млн. га покрытой лесом площади из 16,8 млн. га (рис. 1). Большая часть лесов – хвойные (95 %), в их числе главные лесообразующие породы – лиственница (69 %) и кедр (32 %), на сосну и ель приходится по 1 %, пихта встречается крайне редко в северо-восточной части. Большая часть хвойных лесов расположена в горных трудно доступных районах и поэтому мало изучена. Этим объясняется необходимость применения дистанционных методов и ГИС для изучения лесного покрова республики. Актуальность проводимого исследования определяется большой значимостью экологической роли лесов Южной Сибири (Протопопов, 1975; Поликарпов и др., 1986; Краснощеков, 2013). Отметим, что развитие методов мониторинга состояния лесов, включая лесное и почвенное картографирование, являются приоритетными направлениями развития лесной науки и необходимым условием устойчивого лесопользования (Горбачев, Бабинцева, 2011; Лукина и др., 2015). В восточных и северо-восточных лесных районах Тувы располагается водосборный бассейн двух основных истоков Енисея – Бий-Хема и Каа-Хема, обеспечивающего водой население Центральной Сибири и энергией 2 крупнейшие ГЭС. В этой связи значение горных лесов Тувы трудно переоценить. Особую обеспокоенность вызывают тенденция к сокращению площади лесов от участвовавших пожаров в последние десятилетия (Куулар и др., 2009) и грандиозные планы освоения минеральных ресурсов Восточно-Тувинского нагорья, Тоджинской котловины (основных лесных районов), Центрально-Тувинской котловины. В частности, в Центрально-Тувинской котловине лесная и степная растительность удерживают значительные массы песка (Петров, 1952), которые могут прийти в движение, как это происходит повсеместно в южных районах страны, они встреча-

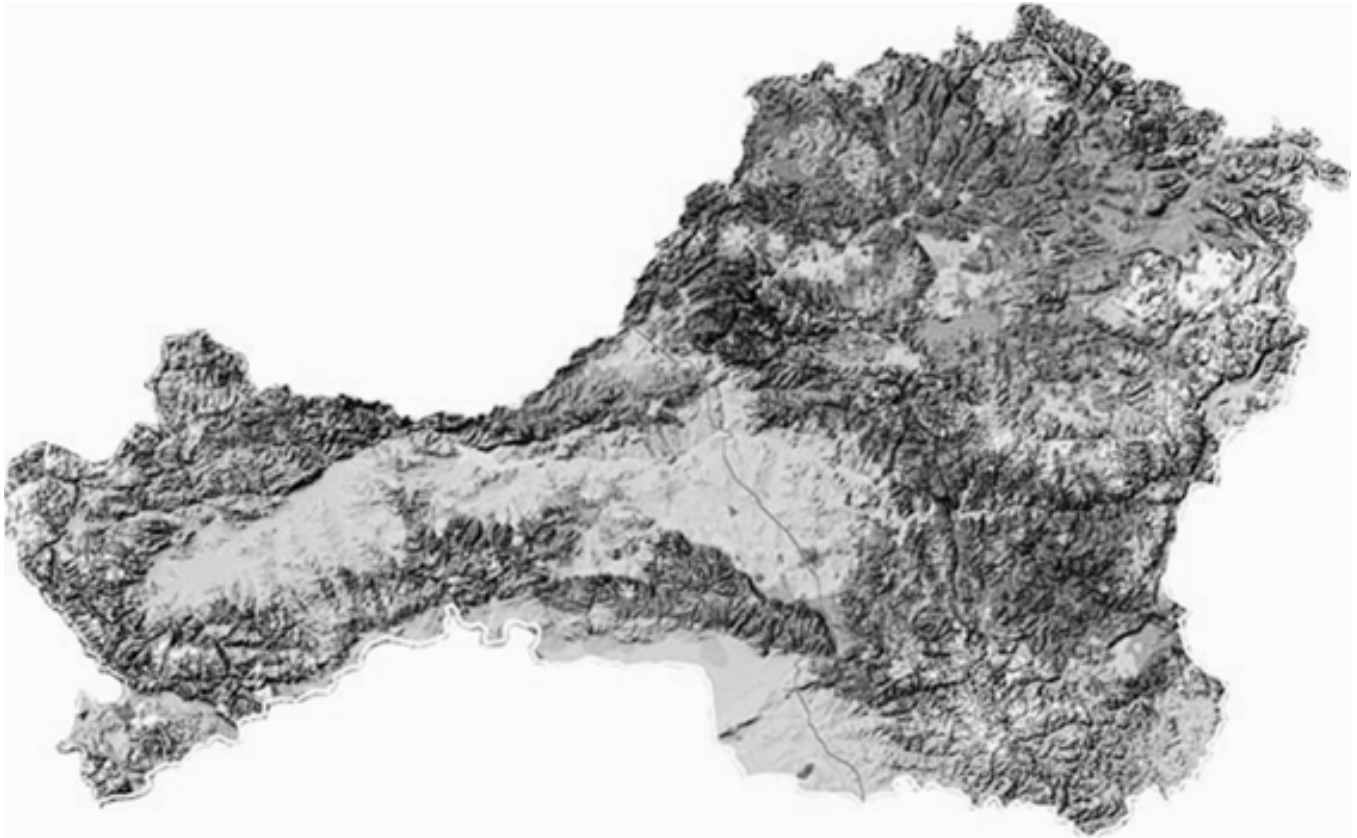


Рис. 1. Распространение лесов в республике Тыва (белый цвет – снежники, светло-серый – степи, луга и полупустыни, темно-серый – леса).

ются даже в Якутии (Невяжский, Биджиев, 1960). В Туве уже имеются крупные массивы перевеянных барханных песков (массив Борзиг-Дель в р-не оз. Тере-Холь, массивы в Улуг-Хемской и Хемчикской котловинах, в Саргалык-Тайге).

При этом необходимо отметить, что Тува расположена в центре Евразии. Это вместе с особенностями рельефа является причиной довольно сурового ксеротермического резко континентального климата и соответствующего генезиса растительности и почв, обуславливающих трудности естественного и искусственного лесовосстановления. Как известно, с ухудшением климата виды древесных растений особенно избирательны в отношении почвы. Поэтому, установление наборов типов почв, на которых произрастают хвойные в современном климате Тувы, по сравнению с потенциально возможными, необходимо для получения знаний об их экологии, в части, касающейся совместного влияния факторов «почва + климат». В связи с выше сказанным, целью нашей работы было изучение лесопригодности почв Тувы и их географии для пяти хвойных видов: ели сибирской *Picea obovata* Ledeb., лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb., сосны сибирской кедровой *Pinus sibirica* Du Tour., сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили описания пробных площадей (типов леса и почвы) в Средней и Восточной Сибири, полученные из литературы (Крылов, 1960 и др.), собственные данные, собранные на юге Красноярского края, Хакасии, Бурятии и Туве с 1996 по 2014 гг. Почвы для каждого вида хвойных подразделяли на 3 категории: 1 – высокопригодные, 2 – пригодные, 3 – мало- и непригодные. Лесопригодность определялась на основе вышеперечисленных данных и обобщенных сведений о почвенной экологии хвойных видов (Горбачев, 1986; Ершов и др., 2001; Березин, Карпачевский, 2009; Ведрова и др., 2010; Краснощеков, 2013 и др.). При определении наиболее подходящих для каждого вида условий использовали свои наиболее значимые характеристики почвы. Например, для сосны это механический состав и дренированность почвы, для лиственницы – дренированность и наличие карбонатов, для пихты, ели и кедра – дрени-

рованность, богатство и режим увлажнения почвы. Учитывали, что все хвойные плохо переносят засоление почвы.

Основными источниками картографической информации были «Почвенная карта Тувы» М 1:1 000 000 (1962), карта «Леса СССР» М 1:2 500 000 (1990) и карта растительного покрова России, выполненная по данным MODIS M1:2 500 000 (Барталев и др., 2011). На последней карте выделены сосновые леса, лиственничные, темнохвойные смешанные, на карте «Леса СССР» показана география лесообразующих пород. Тематические карты совмещали на ландшафтной основе. Для территориальной привязки использовали цифровую векторную топооснову масштаба 1:1 000 000, почвенную карту и цифровую модель рельефа (SRTM 90 DEM). Для пространственного анализа картографических данных использовали пакет программ ESRI ArcGIS. Привязка и оцифровка бумажной почвенной карты была выполнена в программе EasyTrace. По 647 полигонам почвенной карты региона в легенде имелись и были нами использованы следующие характеристики: преобладающий и дополнительные типы почвы (всего 60 типов), группа почвообразования, подгруппа (равнинная или горная территория), подстилающая порода.

Для анализа пространственных данных использовали дисперсионный анализ для равномерных комплексов, корреляционный анализ данных с использованием критериев ранговой корреляции Кендала-Тау – τ и Спирмена – R .

Результаты

Коротко остановимся на общей характеристике почв. Одной из особенностей почвенного покрова Тувы является его пестрота на самых близких расстояниях, объясняемая сложным геологическим строением, большим разнообразием горных пород не только в условиях горного рельефа, но и на равнинах (Петров, 1952; Носин, 1963). Если совместить почвенную и лесную карты Тувы, можно заметить, что хвойные леса преобладают на почвах, подстилаемых магматическими и метаморфическими коренными породами, в том числе гранитами, базальтами, сланцами, гнейсами, карбонатными породам (мраморами, известняками), песчаниками, моренными отложениями, делювиально-пролювиальными и аллювиальными отложениями. Большая их часть приурочена к почвам легкого механического состава (супесчаным, легкосуглинистым, среднесуглинистым), для которых в целом характерна небольшая мощность гумусового слоя (не более 20–30 см), высокая скелетность с резкими переходами между горизонтами. Интересно, что характерная для многих аридных районов страны засоленность почв в Туве мало распространена из-за их высокой дренированности (Носин, 1963). Суммарная площадь таких почв составляет 1.36 %.

К группе таежного почвообразования на территории Тувы отнесены: темно-серые и серые лесные средне- и легкосуглинистые, темно-серые горно-лесные; дерново-подзолистые и слабоподзолистые супесчаные и песчаные; горно-таежные дерновые неоподзоленные и слабо оподзоленные, горно-таежные дерновые остаточнокорбонатные; горные подзолистые; горно-таежные перегнойные кислые неоподзоленные и горно-таежные перегнойные оподзоленные (длительно-сезонно-мерзлотные); горно-таежные кислые железные (длительно-сезонно-мерзлотные); горные мерзлотно-таежные торфянисто-перегнойные глееватые; горные мерзлотно-болотные почвы. Площади современных хвойных лесов республики хорошо совпадают с ареалом перечисленных типов почв (табл.). Наиболее широкой амплитудой по почвенным условиям отличаются лиственничные леса (рис. 2), которые встречаются внутри полигонов всех типов почв ряда таежного почвообразования (12 типов), значительной части почв степной зоны (25 типов) и высокогорий (8 типов). На втором месте по разнообразию почв, на которых распространены хвойные в современных климатических условиях Тувы, – кедровые (соответственно, 12, 5 и 6 типов) и сосновые леса (8, 8 и 6 типов). Леса с преобладанием пихты и ели встречаются только на 4–5 типах почвы, хотя в примеси в темнохвойных лесах они распространены гораздо шире (на всех типах почв таежно-лесного почвообразования, большей части почв высокогорий и на луговых, лугово-болотных и аллювиальных почвах по берегам рек в степных котловинах).

Интересно отметить, что и почвенные и климатические условия Тувы в целом достаточно благоприятны для сосны обыкновенной, учитывая ее нетребовательность к плодородию почв, высокую засухоустойчивость и предпочтение почв легкого гранулометрического состава. По некоторым данным, сосна даже более засухоустойчива, чем лиственница (Поликарпов и др., 1986 и др.). Как видно на рис. 2, площадь почв I категории лесопригодности, – самая высокая для сосны, составляет 65 %, для лиственницы 68 %, для кедра – 51 %, ели – 57 %, для пихты – 35 % (вместе с почвами 2 категории это, соответственно, 98, 97, 84, 92 и 81 %). Однако доля сосновых древостоев в лесах республики крайне мала. Очевидно, основные причины

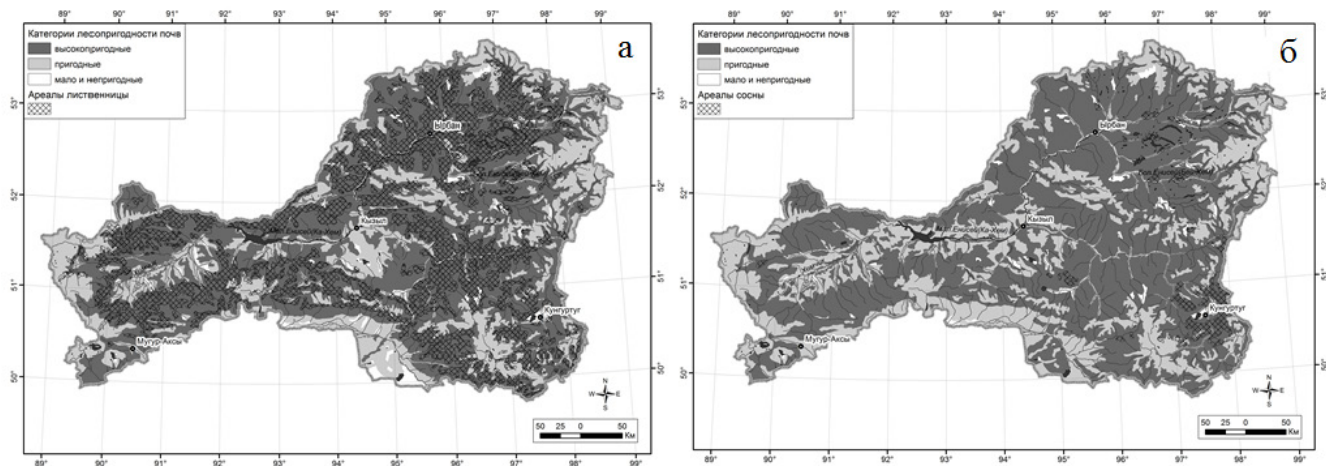


Рис. 2. География почв Тувы разной лесопригодности для лиственницы сибирской (а) и сосны обыкновенной (б), с наибольшей площадью пригодных почв.

Таблица

Встречаемость лесов, образованных видами хвойных, приуроченных к группам типов почвы

Группа почвообразования и типы почв	Общее число по-лиго-нов	Число полигонов, на которых встречается один из перечисленных видов хвойных				
		<i>Larix sibirica</i>	<i>Pinus sibirica</i>	<i>Picea obovata</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Abies sibirica</i>
Группа таежно-лесного почвообразования: серые и темно-серые лесные средне- и легкосуглинистые, темно-серые горно-лесные; дерново-слабоподзолистые супесчаные и песчаные; горные подзолистые; горно-таежные перегнойные оподзоленные; горно-таежные дерновые неоподзоленные и слабо оподзоленные; горно-таежные перегнойные кислые неоподзоленные (длительно-сезонно-мерзлотные); горные мерзлотно-болотные						
Всего	145	127 (137)*	101 (128)	2 (128)	35 (93)	1 (128)
Группа высокогорного почвообразования: горные луговые; горно-тундровые перегнойные; горно-тундровые дерновые; горные черноземы; горные каштановые						
Всего	167	104 (116)	120 (136)	0 (136)	13 (48)	2 (136)
Группа степного и пустынно-степного почвообразования: черноземы обыкновенные средне- и легкосуглинистые, супесчаные; лугово-черноземные средне- и легкосуглинистые; каштановые, светло- и темно-каштановые легкосуглинистые, супесчаные, щебнистые; луговые типичные; лугово-болотные; аллювиальные почвы						
Всего	292	161 (188)	32 (122)	0 (122)	22 (32)	0 (122)

Примечание: на остальных полигонах леса отсутствуют; *первая цифра – данные карты «Леса СССР» (1990), в скобках – данные карты растительного покрова России, разделяющие сосняки и лиственничники и общие для пихты, ели и кедра (Барталев и др., 2011).

значительного расхождения потенциальной пригодности местообитаний и степени их освоения сосной заключаются в более интенсивной вырубке сосняков и меньшей их устойчивости к пожарам, что отмечалось нами ранее (Тихонова и др., 2011).

О преимущественном влиянии климата на распространение хвойных лесов в Туве свидетельствуют невысокие коэффициенты корреляции между встречаемостью светлохвойных лесов внутри полигонов и категорией лесопригодности почвы ($\tau = 0,21-0,29$, $R = 0,24-0,36$). Для сосняков и лиственничников Красноярского края, Иркутской области и Хакасии они были значительными ($R = 0,86-0,95$) (Тихонова и др., 2014). Корреляции для темнохвойных, учитывая их более высокую требовательность к почвам, выше ($\tau = 0,45-0,48$, $R = 0,49-0,54$). Выявлена также тесная сопряженность ареалов наиболее распространенных в Туве *Larix sibirica* и *Pinus sibirica* (τ , $R = 0,69-0,80$). Получены от средних до высоких коэффициентов сопряжен-

ности распространения видов хвойных при сравнении двух использованных нами карт лесов (1990 и 2011 гг.), τ , $R = 0,68-0,86$. Ареал еловых лесов (по карте лесов 1990 г.) лучше совпадает с ареалом смешанных лесов (на карте 2011 г.) τ , $R = 0,87$.

Выводы

В результате проведенных исследований установлено, что площадь почв 1 и 2 категорий лесопригодности составляет для разных хвойных видов от 81 до 98 %, самая большая – для сосны обыкновенной. Слабое участие *Pinus sylvestris* в лесах Тувы объясняется, главным образом, влиянием многолетних рубок и низкой устойчивостью ее к пожарам по сравнению с лиственницей сибирской. Этим же объясняется большее разнообразие почв под лиственничными лесами в Туве. Слабое совпадение площадей, занимаемых пихтовыми и еловыми лесами Тувы с почвами высокой лесопригодности указывает на преимущественное влияние климатических факторов на распространение данных видов.

В целом отмечено неплохое совпадение между двумя использованными нами картами, составленными по данным лесоустроительных организаций и спутниковым данным. Однако, для всех видов хвойных на большей части полигонов наблюдались отклонения в сторону сокращения ареалов на спутниковой карте растительного покрова России (Барталев и др., 2011). Это может быть связано как с естественными ошибками при составлении обеих карт, так и методическими различиями (первая – векторная карта, вторая – растровая).

Результаты исследований могут быть полезны не только для выбора лучших земель для искусственного лесовосстановления любого из лесообразующих видов хвойных, но и для экологического моделирования в целях палеоботанической реконструкции растительности прошлых эпох, в дополнение к работам (Белова и др., 1982; Бляхарчук, 2008; Кошкарова, Кошкаров, 2011), описывающим существенные колебания как лесистости, так и видового состава лесов Южной Сибири. К сожалению, из-за трудоемкости палеоботаническими исследованиями нельзя покрыть всю площадь. Предлагаемые методы могут повысить точность реконструкции для большой территории. Одним из примеров успешного использования биоклиматических моделей для реконструкции климата в горах Южной Сибири с получением новой полезной информации может служить работа Tchebakova et al. (2009).

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 15-44-04008-р_сибирь_a.

ЛИТЕРАТУРА

- Белова В. А., Барышева Е. М., Кольцова В. Г. и др. Растительность голоцена Средней Сибири // Плейстоцен и голоцен Средней Сибири. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 64–70.
- Березин Л. В., Карначевский Л. О. Лесное почвоведение. – Омск: Изд-во: ФГОУ ВПО ОмГАУ, 2009. – 374 с.
- Бляхарчук Т. А. Реконструкция лесной и высокогорно-степной растительности юго-западной части Тувы с позднеледниковья до современности // География и природные ресурсы, 2008. – № 1. – С. 89–96.
- Ведрова Э. Ф., Мухортова Л. В., Иванов В. В. и др. Восстановление запасов органического вещества после рубок в лесных экосистемах Восточного Прибайкалья // Известия РАН. Сер. Биол., 2010. – № 1. – С. 83–94.
- Горбачев В. Н. Об экологических связях почв и лесной растительности на юге Средней Сибири // Проблемы использования типов леса в лесном хозяйстве и лесоустройстве. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. – С. 108–112.
- Горбачев В. Н., Бабинцева Р. М. Почвенно-Экологическое картографирование в системе устойчивого лесоводства // Ульяновский медико-биолог. журн., 2011. – С. 126–131.
- Ершов Ю. И., Москалев А. К., Степень Р. А. Земельные и лесные ресурсы Красноярского края, проблемы их рационального использования. – Новосибирск: Наука, 2001. – 114 с.
- Барталев С. А., Егоров В. А., Ершов Д. В. и др. Спутниковое картографирование растительного покрова России по данным спектрорадиометра MODIS // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса, 2011. – Т. 8, № 4. – С. 285–302.
- Карта лесов: Леса СССР М 1:2500000. М, Федеральная служба лесного хозяйства, 1990.
- Кошкаров А. Д., Кошкарова В. Л. Эколого-фитоценологические особенности формирования растительного покрова в разных природных зонах Тувы в позднем голоцене // Бот. исследования в Сибири. – Красноярск: РБО РАН, 2011. – Вып. 19. – С. 48–50.
- Краснощечков Ю. Н. Почвенный покров и почвы горных лесов Северной Монголии. – Новосибирск: Наука СО, 2013. – 196 с.

Крылов Г. В. Леса Сибири и Дальнего Востока, их лесорастительное районирование. – М.–Л.: Гослесбумиздат, 1960. – 156 с.

Лукина Н. В., Исаев А. С., Крышень А. М. и др. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // Лесоведение, 2015. – № 4. – С. 243–254.

Невяжский И. И., Биджиев Р. А. Эоловые формы рельефа Центральной Якутии // Изв. АН СССР, сер. Географическая. 1960. – № 3. – С. 90–95.

Носин В. А. Почвы Тувы. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 343 с.

Петров Б. Ф. К характеристике почвенного покрова Тувинской АО (Центральная и Западная Тува) // Труды Южно-Енисейской комплексной экспедиции. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – Вып. 1. – 74 с.

Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. – 224 с.

Почвенная карта Тувинской автономной республики (М 1:1000000). – М.: Почвенный институт им В.В. Докучаева, 1962.

Протопопов В. В. Средообразующая роль темнохвойного леса. – Новосибирск: Наука, 1975. – 328 с.

Тихонова И. В., Мухортова Л. В., Корец М. А. О потенциальных почвенно-климатических ареалах сосны и лиственницы в Средней Сибири // Лесоведение, 2014. – № 2. – С. 3–10.

Тихонова И. В., Семериков В. Л., Шишикин А. С. и др. О необходимости особого режима хозяйствования и охраны в рефугиумных (реликтовых) популяциях видов хвойных в Сибири // Лесное хозяйство, 2011. – №3. – С. 41–42.

Куулар Х. Б., Пономарев Е. И., Дробушевская О. В. Мониторинг возмущающих факторов, влияющих на растительность республики Тыва // Горный информационно-аналитический бюллетень, 2009. – Т. 17. № 12. – С. 189–193.

Tshebakova N. M., Blyakharchuk T. A., Parfenova E. I. Reconstruction and prediction of climate and vegetation change in the Holocene in the Altai-Sayan mountains, Central Asia // Environ. Res. Lett., 2009. – Vol. 4. (045025). – 11 p.

УДК 581.5:581.9(235.216)

Фитоценоотическое разнообразие горных хребтов и межгорных долин восточной части Северного Тянь-Шаня

Phytocoenotic diversity of mountain ranges and intermountain valleys of the eastern part of the Northern Tien Shan

Л. А. Димеева, К. Усен, Б. М. Султанова, А. Ф. Исламгулова, Н. Е. Зверев,
А. А. Иманалинова, М. Масимжан, Е. Т. Аблайханов

L. A. Dimeyeva, K. Ussen, B. M. Sultanova, A. F. Islamgulova, N. E. Zverev,
A. A. Imanalinova, M. Masimzhan, E. T. Ablaihanov

*Институт ботаники и фитointродукции КН МОН РК, ул. Тимирязева 36 «Д», г. Алматы, 050040, Казахстан
E-mail: l.dimeyeva@mail.ru, ussen.kapar@mail.ru, sultanovab@mail.ru, aislamgulova@gmail.com, nikolay.zverev@gmail.com,
nebo_07@mail.ru, mura08-88@mail.ru, fallen_angel@mail.ru*

Реферат. Исследованы особенности фитоценоотического разнообразия и закономерности пространственного распределения растительного покрова горных хребтов и межгорных долин восточной части Северного Тянь-Шаня в пределах Республики Казахстан. В представленной статье использованы материалы полевых исследований в горах Терской Алатау, Кунгей Алатау и на хребте Кетмень в 2014 г.

Summary. Peculiarities of phytocoenotic diversity and regularities of spatial distribution of vegetation cover in mountain ranges and intermountain valleys of the eastern part of the Northern Tien Shan in the limits of Kazakhstan were studied. Data of field investigations in Terskei Alatau, Kungei Alatau, Ketmen mountain ranges were used in the paper.

Исследования проводились в 2014 г. в рамках целевой научно-технической программы «Ботаническое разнообразие диких сородичей культурных растений Казахстана как источник обогащения и сохранения генофонда агробиоразнообразия для реализации продовольственной программы». Полевыми маршрутами были охвачены горы Терской Алатау (крайняя северо-восточная часть), Кунгей Алатау (северный макросклон) и хребет Кетмень (южный макросклон), относящиеся к восточной части Северного Тянь-Шаня. Изучение растительного покрова проводилось традиционными методами полевых геоботанических исследований (Быков, 1978). Название видов растений приводится по С.К. Черепанову (1995).

По ботанико-географическому районированию территория исследования относится к Джунгаро-Северотяньшаньской горной провинции, Кунгей-Терской-Кетмень-Южноджунгарской подпровинции (Ботаническая география..., 2003). Для этой подпровинции описан особый тип высотной поясности, для которого характерна некоторая редукция поясных типов растительности за счет усиления аридизации климата и его большей континентальности при переходе к Центральной Азии. В этих горах вовсе исчезают эфемерные и эфемероидные виды в предгорьях и нижнем степном поясе. Степной пояс занимает большой высотный интервал на горном профиле, особенно на южных экспозициях, состоит из подпоясов опустыненных, настоящих и луговых степей. В лесном поясе практически отсутствует подпояс лиственных лесов.

Хребет Кетмень простирается в широтном направлении, являясь самым восточным в горной цепи Северного Тянь-Шаня. Протяженность хребта 400 км, ширина – 40–50 км. В пределах Казахстана северный склон хребта расчленен сетью глубоких долин, южный – круто, без предгорий спускается к обширной Кегенско-Каркаринской впадине. Все реки и ручьи южного макросклона Кетменского хребта собираются в обширную тектоническую впадину и образуют реку Кегень, которая в нижнем течении носит название Чарын (приток р. Или).

Терской и Кунгей Алатау вытянуты в широтном направлении, образуют дуги, слегка огибающие озеро Иссык-Куль, и возвышаются над уровнем озера на 3000 м. Длина Терской Алатау около 340 км, хребет на востоке смыкается с Кунгей Алатау, тянется около 40 км за пределами Иссык-Кульской котловины и примыкает к Сарыжазскому хребту. Хребет Терской Алатау характеризуется глубоко расчлененным альпий-

ским типом рельефа с современным оледенением и амплитудами относительных высот более 1000 м. Хребет асимметричен: имеет короткий пологий южный склон и длинный – северный. В пределы Казахстана заходит лишь самая восточная часть Терской Алатау (Атлас Казахской ССР..., 1982; Республика Казахстан, 2006).

Отличительной особенностью межгорных впадин района исследования является сравнительно высокое их расположение в пределах 1500–1900 м над ур. м.

Хребет Кетмень. Маршрутами были охвачены низкогорный массив Жабыртау, урочища Тузколь, Карасаз и Шалкодесу.

Низкогорный массив Жабыртау расположен между горными долинами Кеген и Текес. Высота низкогорья колеблется в пределах 1700–2300 м над ур. м. Для массива характерны разнотравно-дерновиннозлаковые, местами с полынью, опустыненные степи, приуроченные к каштановым почвам. Кустарниковые заросли немногочисленны.

В предгорьях Жабыртау и в прилегающем к низкогорью урочище Тузколь широко распространены волоснецово-чиевые с разнотравьем и чиевые сообщества. Доминантами сообществ являются *Achnatherum splendens*, *Leymus angustus*, в сложении травостоя также участвуют *Stipa capillata*, *Poa angustifolia*, *Trifolium pratense*, *Salvia stepposa*, *Ziziphora clinopodioides*, *Scabiosa isetensis* и др.

В урочище Карасаз, расположенном в Кегенской долине, встречаются разнотравно-злаковые и злаково-разнотравные луга на лугово-каштановых почвах. В роли доминантов и субдоминантов растительных сообществ выступают разные виды луговых злаков и разнотравья (*Hordeum bogdanii*, *Agrostis tenuis*, *Calamagrostis epigeios*, *Phragmites australis*, *Elytrigia repens*, *Bromus squarrosus*, *Leymus ramosus*, *Thermopsis turkestanica*, *Allium dolychostylum*, *Vicia cracca*).

Подпояс опустыненных полынно-ковыльных степей характеризуется доминированием дерновинных злаков (*Stipa sareptana*, *S. lessingiana*, *S. capillata*, *Koeleria cristata*) и полыни семиреченской (*Artemisia heptapotamica*) с участием степного разнотравья (*Salvia stepposa*, *Potentilla asiatica*, *Galatella angustissima*, *Medicago falcata*, *Nepeta pannonica*, *Galium verum* и др.), приуроченных к каштановым почвам. Из видов полыни местами встречаются *Artemisia absinthium*, на выбитых участках – *Artemisia dracuncululus*, где также отмечены индикаторы перевыпаса – *Ceratocarpus utriculosus*, *Eremopyrum triticeum*, *Urtica canabina*. Общее проективное покрытие почвы растениями составляет 60–70 %. Высота верхнего яруса травостоя, который слагают дерновинные злаки, колеблется в пределах 40–80 см.

Нижний ярус высотой 15–30 см слагают полынь семиреченская и степное разнотравье. На деградированных участках, где в сложении сообществ участвуют *Ceratocarpus utriculosus*, *Eremopyrum triticeum*, наблюдается трехъярусное сложение травостоя. Сорные виды образуют нижний ярус высотой 5–10 см.

В подпоясе настоящих степей распространены разнотравно-дерновиннозлаковые и типчаково-дерновиннозлаковые сообщества на темно-каштановых почвах. Доминантами сообществ являются *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon desertorum*, *Koeleria cristata*, с участием *Agropyron pectinatum*, *Ajanina fastigiata*. Виды степного разнотравья (*Salvia stepposa*, *Achillea millefolium*, *Medicago falcata*, *Potentilla asiatica*, *Scabiosa isetensis* и др.) присутствуют в разном обилии, травостой стравлен до 70 %, местами до 90 %.

Для скалистых и каменистых участков характерны петрофильные кустарнички: *Convolvulus tragacanthoides*, *Helianthemum songaricum*, *Lagochilus pungens*, *Artemisia frigida*, с участием *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* и степного разнотравья. На более увлажненных склонах северо-западной экспозиции встречаются заросли кустарников (представители рода *Rosa*, *Lonicera*, *Spiraea hypericifolia*, *Cotoneaster pojarkovae* и др.).

Лесо-луговой пояс встречается фрагментарно. В нижнем подпоясе на темно-серых лесных почвах произрастают сомкнутые ельники со злаково-разнотравным травяным ярусом, чередующиеся с высокотравными лугами; в верхнем подпоясе распространены еловые леса с участием арчи (*Juniperus pseudosabina*, *J. sibirica*).

Субальпийский и альпийский пояса. В высокогорьях хребта Кетмень преобладающим типом растительности являются высокогорные осецово-типчаковые, дерновиннозлаковые и дерновиннозлаково-разнотравные сообщества, приуроченные к горно-луговым субальпийским почвам. На южных экспозициях довольно широко представлены криофитные разнотравно-типчаковые степи с участием высокогорных видов *Festuca musbelica*, *F. olgae*, *Aconogonon songaricum*, *Geranium saxatile*, *Kobresia humilis*. Нивальный пояс отсутствует.

Терской и Кунгей Алатау. В пределах Терской Алатау были проложены маршруты в предгорьях и горах Кызылуш, Ельшинбуйрек, Басулытау, в урочище Текес и межгорной долине Ойкаин. В пределах Кунгей Алатау – урочища Карабулак, Саты и Кольсай.

Все типы горных почв региона характеризуются высокой карбонатностью, усиливающейся с глубиной, и отсутствием засоленности (Соколов и др., 1962). Однако в межгорных долинах и на сазовых понижениях в составе сообществ местами встречаются некоторые виды, характерные для засоленных местообитаний или же тяготеющие к ним (*Climacoptera brachiata*, *Saussurea salsa*, *Phragmites australis*, *Calamagrostis epigeios* и др.). По окраинам сазовых понижений зачастую распространены разнотравно-злаково-чиевые, волоснецово-чиевые и чиевые сообщества, в сложении травостоя которых участвуют разнотравье и злаки (*Salvia stepposa*, *Trifolium pratense*, *Potentilla asiatica*, *Achillea millefolium*, *Leymus angustus*, *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca* и др.). В незасоленных сазовых понижениях, отличающихся высоким флористическим разнообразием, распространены злаково-разнотравные луга (*Calamagrostis epigeios*, *Phragmites australis*, *Agrostis tenuis*, *Elytrigia repens*, *Leymus ramosus*, *Geranium pratense*, *Galatella angustissima*, *Galium boreale*, виды *Polygonum* и др.).

В горных ущельях и по долинам рек распространены кустарниковые заросли (*Rosa alberti*, *Spiraea hypericifolia*, *Lonicera hispida*, *L. altmannii*, *Cotoneaster pojarkovae*, *C. melanocarpus*), разнотравно-злаковые (*Melica transsilvanica*, *Poa nemoralis*, *Poa angustifolia*, *Piptatherum songaricum*, *Amoria repens*, *Trifolium pratense*, *Taraxacum officinalis*) луга. В долине реки Карабулак кустарниковые заросли формируют барбарис (*Berberis sphaerocarpa*), облепиха (*Hippophae rhamnoides*) и абрикос (*Armeniaca vulgaris*) со злаками и разнотравьем (*Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis*, *Aconitum soongaricum*, *Origanum vulgare*). В долине реки Коксай доминантами луговых сообществ являются: *Origanum vulgare*, *Medicago romanica*, *Rumex confertus*, *Dactylis glomerata*, *Poa trivialis*, также широкое распространение получили многочисленные виды разнотравья и злаков: *Nepeta pannonica*, *Ligularia macrophylla*, *Achillea asiatica*, *A. nobilis*, *Angelica decurrens*, *Arctium leiospermum*, *Cirsium arvense*, *Gentiana kirilowii*, *Iris songarica*, *Geranium pratense*, *Agropyron cristatum*, *Alopecurus pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata* и др.

Самые нижние части хребтов заняты опустыненными полынно-ковыльными степями с доминированием дерновинных злаков (*Stipa sareptana*, *S. lessingiana*, *S. capillata*, *Koeleria cristata*) и видов полыни (*Artemisia heptapotamica*, *A. sublessingiana*) с участием степного разнотравья (*Salvia stepposa*, *Potentilla asiatica*, *Galatella angustissima*, *Medicago falcata*, *Nepeta pannonica*, *Galium verum* и др.), приуроченными к каштановым почвам. На каменистых склонах в степных сообществах появляются кустарники (*Cotoneaster pojarkovae*, *Lonicera karelinii*, *L. tatarica*, *Ephedra equisetina*, *Spiraea hypericifolia*).

Подпояс настоящих степей на типичных черноземах можно разделить на 2 полосы: нижняя – дерновиннозлаковых степей, с доминированием *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, с участием *Agropyron pectinatum*, *Ajania fastigiata*, *Helictotrichon desertorum* и верхняя – разнотравно-дерновиннозлаковых степей, с доминированием *Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *Koeleria cristata* и степным разнотравьем (*Salvia stepposa*, *Ziziphora clinopodioides*, *Potentilla asiatica*, *Medicago falcata*, *Nepeta pannonica*, *Dracocephalum* sp. и др.), иногда с участием бородача (*Bothriochloa ischaemum*). Также встречаются киргизскоковыльные (*Stipa kirghisorum*), типчаковые (*Festuca valesiaca*) и овсцовые (*Helictotrichon schellianum*) степи.

Подпояс луговых степей на черноземах выщелоченных – самая верхняя часть степного пояса. В составе сообществ участвуют степные и луговые злаки (*Phleum phleoides*, *Koeleria cristata*, *Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Brachypodium pinnatum*, *Agrostis vinealis*, *Elymus caninus*, *E. gmelinii*), разнотравье (*Vicia cracca*, *Trifolium pratense*, *Medicago romanica*, *Achillea millefolium*, *Origanum vulgare*, *Aconitum septentrionale*). В этом поясе также велика роль кустарников – караганы, таволги, шиповника, кизильника.

На северных склонах хребта Терской Алатау хорошо выражен кустарниковый пояс, предшествующий лесо-луговому, растительность которого приурочена к черноземам горным. Пояс сформирован зарослями шиповника (*Rosa platyacantha*, *R. beggeriana*), таволги (*Spiraea lasiocarpa*), кизильника (*Cotoneaster melanocarpus*), в долинах рек – барбарисом (*Berberis sphaerocarpa*), караганой (*Caragana pleiophylla*, *C. pruinosa*), облепихой (*Hippophae rhamnoides*). Кустарники, занимающие каменистые участки склонов, чередуются с богаторазнотравно-злаковыми степями и лугами, приуроченными к черноземам типичным и выщелоченным.

Лесо-луговой пояс. Пояс хвойных лесов из *Picea schrenkiana* отмечен на северном и южном макросклонах хребта Кунгей Алатау, на северном макросклоне хребта Терской Алатау. В нижнем подпоясе на темно-серых лесных почвах произрастают сомкнутые ельники со злаково-разнотравным и разнотравно-мохо-

вым покровом, чередующиеся с высокотравными лугами. В верхнем подпоясе отмечены еловые леса с участием арчи (*Juniperus pseudosabina*, *J. sibirica*), а на хребтах Кунгей и Терской Алатау характерным элементом этого подпояса выступают сообщества *Caragana jubata*, приуроченные к черноземам горным.

В описанных на высоте 1878 м еловых лесах сомкнутость полога составляет 0,4–0,5. Под пологом ели тяньшанской прирастают кустарники: *Berberis sphaerocarpa*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Lonicera hispida*, *L. karelinii*, *L. stenantha*, *L. tatarica*, *Ribes meyeri*, *Rosa alberti*, *R. beggeriana*, *R. fedtschenkoana*, *Rubus idaeus*, *Salix triandra*, *Spiraea hypericifolia* и др., участие которых составляет около 30 %. В травяном ярусе отмечены многочисленные виды злаков и разнотравья – *Achillea nobilis*, *Aconitum septentrionale*, *Alchemilla scalaris*, *Angelica brevicaulis*, *Arctium leiospermum*, *Carum carvi*, *Cirsium arvensis*, *Dracocephalum nutans*, *Dactylis glomerata*, *Elymus gmelinii*, *Elytrigia repens*, *Galium boreale*, *Impatiens brachycentra*, *Melica transsilvanica*, *Nepeta pannonica*, *Oberna wallichiana*, *Phragmites australis*, виды рода *Poa* и др.

Субальпийский и альпийский пояса. В высокогорьях преобладающим типом растительности являются высокогорные осецово-типчаковые, дерновиннозлаковые и дерновиннозлаково-разнотравные сообщества, приуроченные к горно-луговым субальпийским почвам. В нижней части пояса представлены среднетравные, преимущественно злаково-разнотравно-зопниковые (*Phlomis oreophila*) луга с участием стланиковой арчи (*Juniperus pseudosabina*). Наиболее широко распространены манжетковые (*Alchemilla retropilosa*) и гераниевые (*Geranium saxatile*, *G. albiflorum*) сообщества на горно-луговых субальпийских почвах. Большую роль в луговых сообществах играют также *Phleum phleoides*, *Alopecurus pratensis*, *Helictotrichon pubescens*, многочисленные виды разнотравья. На южных экспозициях довольно широко представлены криофитные разнотравно-типчаковые степи с участием высокогорных видов *Festuca musbelica*, *F. olgae*, *Aconogonon songaricum*, *Geranium saxatile*, *Kobresia humilis*. Верхнюю ступень занимают криофитные низкотравные кобрезиево-злаково-разнотравные луга (*Alchemilla retropilosa*, *Leontopodium fedtschenkoanum*, *Festuca alata*, *Poa calliopsis*, *Kobresia humilis*) и кобрезники, приуроченные к горно-луговым альпийским почвам (Рубцов, 1955).

Последние три года на данной территории наблюдается засуха, которая приводит, особенно в сочетании с перевыпасом, к угнетенному состоянию растительного покрова. Так, ранее относительно многоводная река Шалкодесу и многочисленные реки и ручьи в 2014 г. были безводны, незначительная часть воды, поступающая с гор, забирается на полив сельскохозяйственных культур в верховьях рек и ручьев. По всем низкогорным массивам отмечена высокая стравленность растительного покрова и развитие индикаторов сбоя, таких как *Ceratocarpus utriculosus*, *Centaurea ruthenica*, *Eremopyrum triticeum*, виды *Lappula*, *Phlomis oreophila*, *Artemisia dracuncululus*, *Alchemilla* и др. Луговая растительность используется под сенокосение, однако в год исследования состояние лугов было неравномерное, наблюдалось слабое развитие растительного покрова по повышенным элементам рельефа. Ввиду содержания большого количества скота на высокогорных пастбищах Ойкаин растительность была стравлена до 90 %.

Перевыпас скота, пожары, вырубка лесов и интенсивная рекреационная деятельность на исследованной территории приводят к нарушению естественной среды обитания флоры, фауны и представляет значительную угрозу для биоразнообразия. Для предотвращения возможных негативных последствий, связанных с нерациональным использованием природных ресурсов необходима, наряду с другими мерами, разработка методов по эффективному использованию пастбищ и сенокосов.

Для рационального использования пастбищных ресурсов, самое главное, нужна строгая регламентация выпаса, которая позволит сохранить высокую продуктивность растений пастбищ для последующих лет использования. Продуктивность пастбищ в связи с ежегодными изменениями климатических режимов колеблется в широких пределах. В неурожайные годы хозяйствующий субъект должен иметь достаточно большие страховые запасы кормов (в том числе полученных на пастбищах в высокопродуктивные годы), а также средства для переброски скота в другие, благоприятные районы. Животноводы должны иметь четкое представление о том, в каком состоянии находятся сельхозугодья по сравнению с предыдущим годом: о составе, росте и развитии кормовых растений; запасе влаги в почве, состоянии почвенного покрова; изменении численности грызунов и других травоядных животных и т. д. Важно знать, какой запас кормов имеют пастбища и какой будут иметь в последующие сезоны. Необходимо уметь определить количество корма, которое может дать пастбище. Это дает возможность животноводу своевременно внести коррективы в пастбищеобороты и планы улучшения пастбищ, на текущий год заблаговременно изменить размещение скота на используемой территории, выделить территории пастбищ с достаточно большим урожаем кормов для сенокосения, снизить нормы выпаса на некоторых пастбищах, осуществить завоз страховых кормов и т. д. (Быков, 1985).

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Казахской ССР / Природные условия и ресурсы. – М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1982. – Т. 1. – 81 с.

Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – СПб.: Бостон-Спектр, 2003. – 424 с.

Быков Б. А. Геоботаника. – Алма-Ата: Наука, 1978. – 288 с.

Быков Б. А. Берегите пастбища. – Алма-Ата: Наука, 1985. – 112 с.

Республика Казахстан. Природные условия и ресурсы / Под. ред. Н. И. Искакова, А. Р. Медеу. – Алматы, 2006. – 506 с.

Рубцов Н. И. Геоботаническое районирование Северного Тянь-Шаня // Известия АН КазССР. Сер. биол., 1955. – Вып. 10. – С. 23–42.

Соколов С. И., Ассинг И. А., Курмангалиев А. Б., Серпиков С. К. Почвы Казахской ССР. Алма-Атинская область. – Алма-Ата: АН КазССР, 1962. – Вып. 4. – 424 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб: Мир и семья, 1995. – 992 с.

УДК 581.55:502.5(517.3)

О современном состоянии степей в Завханском аймаке (Монголия)

About modern condition of steppes of Zavchan aimag (Mongolia)

И. Н. Сафронова¹, Н. Нарантуя²

I. N. Safronova, N. Narantuya

¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, д. 2, Санкт-Петербург, 197376
E-mail: irasafronova@yandex.ru

² Институт общей и экспериментальной биологии Академии Наук Монголии, ул. Жукова-77, Улаанбаатар, 210351
E-mail: narantuya_n@hotmail.com

Реферат. Завханский аймак находится на западе Монголии. По ботанико-географическому районированию он лежит в пределах двух провинций – Дауро-Монгольской горно-лесостепной и Монгольской степной. В 2015 г. проводилась оценка современного состояния экосистем Завханского аймака по 5-балльной шкале. Балл 1 соответствует ненарушенным или очень слабо нарушенным антропогенным влиянием экосистемам, 2 – слабо нарушенным, 3 – средне нарушенным, 4 – сильно нарушенным, 5 – очень сильно нарушенным. Шкалу оценки деградации экосистем мы применили к оценке современного состояния степной растительности. Нами сделаны описания 60 степных сообществ, принадлежащих 17 формациям. Наиболее широко в Завханском аймаке распространены крыловоковыльные (*Stipa krylovii*) степи. Преобладают средне нарушенные (3). Слабо (2) и средне нарушенные (3) типчаковые (*Festuca lenensis*) степи занимают, в основном, верхние части склонов горных массивов Хангая на 2100–2500 м над ур. м. На плато и склонах гор выше 2000 м отмечены сильно нарушенные (4) злаковые сообщества, относящиеся к таким формациям как житняковая (*Agropyron cristatum*), мятликовая (*Poa attenuata*), тонконоговая (*Koeleria macrantha*). Большие площади в лесостепном Завхане заняты сообществами с доминированием *Artemisia frigida*. Они являются как более или менее естественными сообществами (2) на плато и склонах гор выше 1700 м (1700–2800 м), так и вторичными (3 и 4). Для западных сомонов Завханского аймака (Сантмаргац, Ургамал и Дурвэлжин) и юга сомона Шилуустэй характерны ковыльные степи двух ксерофитных формаций: *Stipa glareosa* и *Stipa gobica*. Сообщества этих ковылей сильно нарушены (4).

Оценив современное состояние степных сообществ в сомонах Завханского аймака, мы пришли к заключению, что мало сохранилось слабонарушенных (2) степей, на больших пространствах доминируют средне- (3) и сильно нарушенные (4). Местами степи очень сильно нарушены (5). Самое плохое состояние (5) степей в сомоне Асгат, плохое (4) – в сомонах Нумрэг, Завханмандал, Сантмаргац, местами – в сомонах Тосонцэнгэл, Тэлмэн, Их-Уул, Яруу, Алдархаан, Дурвэлджин; неплохое состояние пастбищ (3) в сомонах Баянтэс, Тувтэдэй, местами в сомонах Тэлмэн, Их-Уул, Идэр, Яруу, Цагаанхайрхан, Цагаанчулут; Эрдэнэхайрхан, Шилуустэй. В будущем необходимо изучить устойчивость средне нарушенных степей к дальнейшему антропогенному воздействию и оценить скорость их восстановления при его снижении.

Summary. Zavkhan aimag is located in the West of Mongolia. According to Botanical-geographical division it lies within two provinces – Dauro-Mongolian mountain-steppe province and Mongolian steppe one. In 2015 we conducted an evaluation of the current state of ecosystems Zavkhan aimag on a 5-point scale: 1 – corresponds to the undisturbed or very little disturbed anthropogenic impact on ecosystems, 2 – slightly disturbed, 3 – medium disturbed, 4 – severely disturbed, 5 – very severely disturbed. The evaluation scale of ecosystem degradation we applied to the assessment of the current state of steppe vegetation. *Stipa krylovii* steppe communities are dominant. Most of them are the medium disturbed types (3). The slightly (2) and medium disturbed (3) *Festuca lenensis* steppes occupy mainly the upper part of the slopes of the mountain ranges of Khangai at 2100–2500 m above sea level. The severely disturbed (4) grass communities of *Agropyron cristatum*, *Poa attenuata* and *Koeleria macrantha* formations grow on the plateau and slopes of mountains above 2000 m. Large areas of forest-steppe in Zavkhan occupied by communities of *Artemisia frigida* (varying degrees of disturbance – 2, 3, 4) on the plateau and mountain slopes at 1700–2800 m. For Western somones of the Zavkhan aimag (Santmargats, Urgamal and Durvuljin) feather-grass steppes of the two xerophytic formations: *Stipa glareosa* and *Stipa gobica* are the typical. Communities of these grasses are severely disturbed (4).

Assessing modern state of steppe communities in somones of the Zavkhan aimag, we came to the conclusion that there were small areas with the slightly disturbed (2) steppes, large areas dominated by medium (3) and severely disturbed (4) types. In some places the steppes are very severely disturbed (5). The steppes in Asgat somone are in the worst condition (5), severely disturbed (4) – in the somones Numreg, Zavhanmandal, Santmargats, in some places of Tosontengel, Telmene, Ich-Ul, Yaruu,

Aldarkhaan, Durveljin; severely disturbed (3) steppes in somones Bayantes, Tuvtedey, in some places of Telmen, Ich-Uul, Ider, Yaruu, Tsaganchairchan, Tsagaanchuluut; Erdenehayrhan, Shiluustey. In the future it is necessary to study the stability of the medium disturbed steppes to further human impact and to evaluate the rate of recovery when it falls.

Завханский аймак находится на западе Монголии. Он делится на две неравные части почти меридиональной линией – от 95°30' в. д. на границе с Российской Федерацией до 97°30' в. д. на границе с Гоби-Алтайским аймаком. Восточная большая часть занята горными массивами Хангая с лесостепным поясом. Самая высокая гора Отгонтэнгэр достигает 4021 м. Западная степная часть имеет мелкосопочный и равнинный рельеф. Характерны песчаные барханы протяженностью 100–200 км, самый крупный из которых Монгол элс простирается на 600 км. Аймак пересекают такие значительные реки, как Завхан, Тэс, Идэр, Яруу, Богд и др. Довольно много разного размера пресных и соленых озер: Тэлмэн нуур и Буст нуур – озера тектонического происхождения, Ойгон нуур, Отгон, Хара-Нуур, бессточное озеро Дургун, соленое озеро Баян нуур и другие (Кручкина, 2009). По ботанико-географическому районированию аймак лежит в пределах двух провинций – Дауро-Монгольской горно-лесостепной и Монгольской степной (Юнатов, 1950; Карта растительности..., 1979; Лавренко и др., 1991; Экосистемы Монголии, 1995).

Аймак состоит из 23 сомонов: 13 сомонов – лесостепные, 4 – степные, 6 – частично лесостепные, частично степные. В 2015 г. проводилась оценка современного состояния экосистем Завханского аймака. Маршрутом протяженностью 3200 км мы пересекли все сомоны: Их-Уул → 3 → Тосонцэнгэл → ЮЗ → Идэр → СЗ → Нумрэг → ЗСЗ → Тудэвтэй → СЗ → Баянхайрхан → СВ → Асгат → СЗ → Баянтэс → СЗ → баг Жавхлант → 3 → Тэс → Ю → Сонгино → Ю → Цэцэн-Уул → ЗЮЗ → Сантмаргац → 3 → Ургамал → Ю → баг Онц → ЗЮЗ → оз. Хар-Нур → ЮБ → Дурвэлжин → С → Завханмандал → ЮВ → Эрдэнэхайрхан → ЮВ → Алдархаан → ЮЗ → В → г. Улясутай → Ю → Цагаанхайрхан → ЮВ → В → Отгон → 3 → Ю → Шилуустэй → СЗ → Цагаанчулут → С → Цагаанхайрхан → СЗ → СЗ → г. Улясутай → С → Яруу → СЗ → оз. Хар нур → В → ЮВ → СВ → Тэлмэн → С → оз. Тэлмэн → СВ → ЮВ → Тосонцэнгэл → ВСВ → баг. Хуягт → Ю → Их-Уул.

Оценка проводилась по 5-балльной шкале (Гунин, Востокова, 1993). Балл 1 соответствует ненарушенным или очень слабо нарушенным антропогенным влиянием экосистемам, 2 – слабо нарушенным, 3 – средне нарушенным, 4 – сильно нарушенным, 5 – очень сильно нарушенным. Шкалу оценки деградации экосистем мы применили к оценке современного состояния степной растительности. Нами сделаны описания 60 степных сообществ, принадлежащих 17 формациям. Наиболее широко в Завханском аймаке распространены крыловоковыльные (*Stipa krylovii*¹) степи. Они встречаются во всех сомонах от северных границ аймака в сомоне Баянтэс до южных – в сомоне Шилуустэй. Преобладают средне нарушенные (3) крыловоковыльные степи. Влияние выпаса сказывается в увеличении обилия *Heteropappus altaicus*, *Convolvulus ammannii*, *Artemisia dracunculus*, *A. adamsii*. При перевыпасе крыловоковыльные степи замещаются ковыльно-полынными (*Artemisia adamsii*, *Stipa krylovii*), полынными (*Artemisia adamsii*), вьюнковыми (*Convolvulus ammannii*) сообществами.

Крыловоковыльные степи распространены на равнинах с щебнистыми почвами легкого механического состава, на шлейфах и склонах сопков разной экспозиции. Большой разброс их распределения по высоте – от 1400 м до 2300 м. По своей структуре они разнообразны и объединены нами в три группы: разнотравно-крыловоковыльную, полынно-крыловоковыльную и караганово-крыловоковыльную.

Разнотравно-крыловоковыльные степи встречаются, в основном, в лесостепной части аймака. Общее проективное покрытие в них (ОПП) 40–55 %. Видовой состав насчитывает 10–20 видов. Местами заметное участие в сообществах наряду со *Stipa krylovii* принимают такие злаки, как *Koeleria macrantha* и *Festuca lenensis*. Проективное покрытие (ПП) разнотравья 10–20 %. Наиболее обычными видами разнотравья являются *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, *Veronica incana*, *Thermopsis dahurica*, *Serratula centauroides*. В степной части аймака большие площади занимают луковые крыловоковыльные степи с *Allium polyrrhisum*.

Группа полынно-крыловоковыльных степей включает сообщества с доминированием нескольких видов полыней: *Artemisia frigida*, *A. obtusiloba*, *A. glauca*, *A. dracunculus*. ОПП в них 40–60 %. ПП полыней 10–20 %. Количество видов 5–17. Наиболее часто отмечены холоднополынно-крыловоковыльные степи (*Stipa krylovii*, *Artemisia frigida*). Эта группа представляет собой один из пастбищных вариантов крыловоковыльных степей.

1 Названия растений приводятся по И.А. Губанову (1996).

Для исследованной территории очень характерны караганово-крыловоковыльные степи по каменисто-щебнистым склонам и шлейфам гор, на межгорных щебнисто-песчаных равнинах. Особенно широко распространены карагановые степи с *Caragana bungei* и *C. pygmaea*, на западе – и *C. leucophloea*. ОПП 30–50 %. ПП караган 5–15 %. Количество видов 10–15. При сильном выпасе в составе сообществ участвуют обычные для пастбищных вариантов злаки – *Leymus chinensis* и *Cleistogenes squarrosa*.

Заметную роль в растительном покрове Завхана играют караганники. В долинах рек есть обширные карагановые заросли из *Caragana spinosa*. Разреженные карагановые (*Caragana bungei*) сообщества (ОПП 20 %) формируются на песчаных барханах и щебнисто-каменистых склонах сопок (из *Caragana pygmaea*). В их составе участвует около 15 видов.

Слабо (2) и средне нарушенные (3) типчаковые (*Festuca lenensis*) степи занимают, в основном, верхние части склонов горных массивов Хангая на 2100–2500 м над ур. м. Как и крыловоковыльники, их можно объединить в три группы: осоково-типчаковые, разнотравно-типчаковые и полынно-типчаковые. Все сообщества имеют сомкнутый покров (ОПП 70–90 %) и включают 15–20 видов. Покрытие осоки *Carex pediformis* местами достигает 20–40 %. Разнотравье (ПП 15–20 %) представлено петрофитными видами – *Arctogeron gramineum*, *Astragalus* sp., *Leontopodium conglabatum*, *Potentilla* sp., *Orostachys spinosa* и др. Из злаков в небольшом количестве присутствуют *Koeleria macrantha*, *Poa attenuata*. Полынно-типчаковые (*Festuca lenensis*, *Artemisia frigida*, *A. commutata*) степи не занимают больших площадей.

На плато и склонах гор выше 2000 м встречаются сильно нарушенные (4) злаковые сообщества с обилием *Artemisia adamsi* и *Heteropappus altaicus*, относящиеся к житняковой (*Agropyron cristatum*), мятликовой (*Poa attenuata*) и тонконоговой (*Koeleria macrantha*) формациям.

Большие площади в лесостепном Завхане заняты холоднополынниками (*Artemisia frigida*). Они являются как более или менее естественными сообществами на склонах гор и плато и выше 1700 м (1700–2800 м), так и вторичными. ОПП 30–55 %. ПП *A. frigida* 15–25 %. В составе холоднополынников участвуют 10–15 видов – *Arctogeron gramineum*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Veronica incana*, *Potentilla bifurca*, *Potentilla nivea*, *Festuca lenensis*, *Poa attenuata* и др. Часть видов, в том числе и *Artemisia frigida*, при усилении выпаса разрастаются.

Для западных сомонов Завханского аймака (Сантмаргац, Ургамал и Дурвэлжин) и юга сомона Шилуустэй характерны ковыльные степи двух ксерофитных формаций: *Stipa glareosa* и *Stipa gobica*. Сообщества этих ковылей сильно нарушены (4). Они разрежены (ОПП 20–30 %). В составе 8–12 видов. Кроме ковылей обильна *Cleistogenes squarrosa*, местами обильны луки – *Allium mongolicum*, *A. odorum*, *A. polyrrhizum*, иногда – *Iris tenuifolia*.

В степных сомонах Завханского аймака (Завханмандал, Эрдэнэхайрхан, Сантмаргац) на значительных площадях распространены степи с доминированием представителей рода *Allium*, которые являются хорошими пастбищами.

На юго-западе аймака в сомоне Дурвэлжин отмечены сообщества пустынных формаций – вьюнковой (*Convolvulus gortschakovii*), реомюриевой (*Reaumuria soongorica*) и баглуровой (*Anabasis brevifolia*). В этом же сомоне на песках обычны сообщества псаммофитной полыни *Artemisia klementzae*.

Сообщества змеевковой (*Cleistogenes squarrosa*), разнотравной (олигодоминантной), полынной (*Artemisia adamsii*) и рогоплодниковой (*Ceratocarpus arenarius*) формаций, в основном, вторичные, возникающие при выпасе и перевыпасе (4 и 5). Змеевковые степи занимают большие площади в сомоне Сантмаргац. Разнотравные сообщества характерны для лесостепных сомонов Завханского аймака (в горах выше 2200 м). В них обильны *Arctogeron gramineum*, *Potentilla acaulis* и др. Рогоплодниковые (*Ceratocarpus arenarius*) сообщества довольно редки. Они приурочены к сусликовинам. Полынные (*Artemisia adamsii*) выбитые пастбища отмечены по всему аймаку, местами они доминируют в ландшафтах. Часто при перевыпасе формируются сообщества *Convolvulus ammanii*.

Оценив современное состояние степных сообществ, мы пришли к заключению, что в сомонах Завханского аймака слабонарушенных (2) степей сохранилось мало, на больших пространствах доминируют средне- (3) и сильно нарушенные (4). Местами степи очень сильно нарушены (5). Самое плохое состояние (5) степей в сомоне Асгат, плохое (4) – в сомонах Нумрэг, Завханмандал, Сантмаргац, местами – в сомонах Тосонцэнгэл, Тэлмэн, Их-Уул, Яруу, Алдархаан, Дурвэлджин; неплохое состояние пастбищ (3) в сомонах Баянтэс, Тувтэдэй, местами в сомонах Тэлмэн, Их-Уул, Идэр, Яруу, Цагаанхайрхан, Цагаанчулут, Эрдэнэхайрхан, Шилуустэй. В будущем необходимо оценить устойчивость средне нарушенных степей к дальнейшему антропогенному воздействию и оценить скорость их восстановления при его снижении.

ЛИТЕРАТУРА

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). – М.: Изд-во «Валанг», 1996. – 136 с.

Гунин П. Д., Востокова Е. А. Методология оценки состояния и картографирования экосистем в экстремальных условиях. – Пушинский науч. центр РАН, 1993. – 202 с.

Карта растительности Монгольской Народной Республики. М 1 : 1500000 / Сост. А. А. Юнатовым и Б. Дашнямом при участии А. А. Гербиха. Общ. науч. редакция Е. М. Лавренко. Легенда дополнена Б. Дашнямом, З. В. Карамышевой, Е. М. Лавренко, Е. И. Рачковской, Б. М. Миркиным при участии А. В. Калининой. – М.: ГУГК, 1979. – 4 л.

Кручкина Ю. Монголия. Географическая энциклопедия. – Улан-Батор, 2009.

Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. (Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. XXXV.) – Л., 1991. – 145 с.

Экосистемы Монголии: Распространение и современное состояние. – М.: Наука, 1995. – 223 с.

Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – 223 с.

УДК 631.526(574.4)

Ресурсная оценка диких сородичей культурных растений хребтов Тарбагатай, Саур, Манырак

The resource assessment of wild relatives of cultivated plants on Tarbagatai, Saur, Manyrak mountain ridges

Г. Т. Ситпаева, Н. Г. Гемеджиева, К. Л. Мусаев, М. С. Рамазанова

G. T. Sitpayeva, N. G. Gemejiyeva, K. L. Musayev, M. S. Ramazanova

*Институт ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК, Алматы, Республика Казахстан
E-mail: sitpaeva@mail.ru, ngemed58@mail.ru, musaev55@mail.ru, r.madin.c@mail.ru*

Реферат. В статье приводятся результаты ресурсного обследования полезных растений хребтов Тарбагатай, Саур, Манырак. Дана современная оценка сырьевой базы диких сородичей культурных растений, образующих промысловые заросли на обследованной территории.

Summary. The article presents the results of resource assessment of useful plants on Tarbagatai, Saur, Manyrak mountain ridges. The present evaluation of resource base of wild relatives of cultivated plants which forms commercial thickets on the investigated area is given.

Сохранение и эффективное использование генетических ресурсов (в том числе диких сородичей культурных растений) является задачей первоочередной важности любого государства. В связи с этим весьма актуальны исследования по современной оценке, сохранению, изучению и устойчивому использованию ботанического разнообразия диких сородичей культурных растений Казахстана для обеспечения, в первую очередь, продовольственной безопасности страны.

Настоящая работа выполнялась в рамках целевой научно-технической программы «Ботаническое разнообразие диких сородичей культурных растений Казахстана как источник обогащения и сохранения генофонда агробиоразнообразия для реализации продовольственной программы» (2013–2015 гг.).

Цель исследования: ресурсная оценка диких сородичей культурных растений (ДСКР), образующих промысловые заросли на территории хребтов Тарбагатай, Саур, Манырак, сбор семенного материала.

Объекты исследования: виды диких сородичей культурных растений (ДСКР) природной флоры хребтов Тарбагатай, Саур, Манырак.

Исходя из нашего, более широкого представления об объеме «сородичей» культурных растений, в качестве таковых привлекались не только общепризнанные виды – «дикие родичи, эволюционно-генетически близкие к культурным растениям виды естественной флоры, потенциально пригодные для введения в культуру или использования в процессе получения новых сортов» (Смекалова, Чухина, 2005), но и потенциально востребованные социально-экономически значимые виды (пищевые, лекарственные, кормовые), используемые при интродукции, прямом «окультуривании» или потенциально пригодные для создания новых сортов культурных растений (Данилова, Семенова, 2013; Комплексные исследования..., 2014).

В августе 2015 г. было проведено ресурсное обследование на территории хребтов Тарбагатай, Манырак, Саур в пределах Аягозского, Тарбагатайского, Зайсанского и Урджарского р-нов Восточно-Казахстанской области (ВКО). При выполнении работ использовались традиционные методы геоботанических (Быков, 1957; Корчагин, 1964; Понятовская, 1964) и ресурсоведческих (Методика определения..., 1986) исследований.

Хребты Тарбагатай, Манырак, Саур расположены на юго-востоке Восточно-Казахстанской области, характеризующейся резко континентальным климатом. Низкогорья хребтов, обращенные к Зайсанской котловине, заняты ландшафтами полупустынного типа с кустарниково-полынно-типчачковыми формациями, развивающимися на неполноразвитых светло-каштановых почвах. Характерной особенностью растительности хребтов Тарбагатай, Манырак и Саур является наличие кустарниковых степей и значительного ко-

личества петрофильных видов (Степанова, 1962; Флора Восточного Казахстана, 1991; Джаналиева и др., 1998).

Ранее проводилось ресурсное исследование хребтов Тарбагатай, Саур, Манырак для оценки современного состояния растительных ресурсов региона, в результате которых были изучены распространение, видовой состав и запасы лекарственных, ароматических и других полезных растений, образующих заросли промыслового значения (Гемеджиева и др., 2004; Кузьмин и др., 2004; 2006); описан видовой состав древесно-кустарниковой флоры Тарбагатай-Саурской горностепной подпровинции (Ситпаева, 2006), а также выявлены дикие сородичи злаков Восточного Казахстана (Ситпаева, 2003).

В результате проведенных в августе 2015 г. ресурсных работ на хребте Тарбагатай обследовано 9 точек, из них 5 точек северного макросклона в пойме р. Аягоз на территории Аягозского р-на и 4 точки южного макросклона в ущелье р. Урджар на территории Урджарского р-на, собрано 96 образцов семян.

На хребте Манырак обследованы 3 точки в пойме р. Кандысу и в ущелье Сушисай на территории Тарбагайского р-на и собрано 35 образцов семян. На хребте Саур обследовано 3 точки в ущельях Муздыбулак, Шуршитсай, Алатайсай в бассейне р. Кендерлик на территории Зайсанского р-на и собрано 101 образец. По дороге на хребте Саур в Зайсанской котловине на территории Зайсанского р-на была обследована 1 точка и собрано 6 образцов.

На обследованной территории хребтов выявлено распространение, видовой состав полезных растений (в том числе ДСКР), включающий не менее 128 видов из 38 семейств. По количеству видов лидируют семейства Asteraceae (26 видов), Rosaceae (16), Poaceae (13), Lamiaceae (9), Apiaceae (7), Fabaceae (7 видов). Семейства Polygonaceae, Ranunculaceae, Scrophulariaceae содержат по 4 вида, Alliaceae, Brassicaceae, Caprifoliaceae, Elaeagnaceae, Liliaceae, Malvaceae, Plantaginaceae, Rubiaceae, Typhaceae, Urticaceae – по 2 вида, 18 семейств представлены по одному виду.

Анализ видового состава и распространения выявленных видов, у которых были собраны семена, по обследованным хребтам области показал, что в видовом отношении по количеству видов лидируют хребте Тарбагатай (южный макросклон) (90 видов) и Саур (80 видов), в Маныраке отмечено 68 видов. Однако, следует учесть, что эти данные являются предварительными, поскольку получены нами в полевой сезон только для обследованной части перечисленных хребтов.

Несмотря на видовое разнообразие и распространение выявленных полезных растений и, в первую очередь, ДСКР по обследованным хребтам восточного Казахстана заросли промыслового значения образует лишь часть видов. В период экспедиционного обследования выявлены заросли яблони Сиверса, шиповника рыхлого и ш. колючейшего, боярышника Королькова, кизильника черноплодного, барбариса шароплодного, облепихи крушиновидной, зизифоры пахучковидной, мяты длиннолистной, щавеля курчавого, горца горного, крапивы коноплевой, болиголова пятнистого, лабазника вязолистного и тимьяна Маршалла (табл. 1, 2).

Malus sieversii (Ledeb.) M. Roem. яблоня Сиверса из сем. Rosaceae Juss. является видом с сильно сокращающейся численностью, занесенным в «Красную книгу Казахстана» (2014), очень ценным в связи с богатым генофондом (Джангалиев, 1977). Встречается в горных районах юго-востока Казахстана, вне Казахстана – в горах Средней Азии и Западного Китая. В период экспедиционного обследования запасы свежих плодов *Malus sieversii* были подсчитаны на южном макросклоне хребте Тарбагатай, где яблоня обильно произрастала в ущелье Урджар на высоте 800–1000 м над ур. м. на общей площади 300,0 га, из которых 100,0 га приходилось на долю яблочников. В этом ущелье она образует яблоневые леса с хмелем и высокотравным разнотравьем, представленным *Alfredia cernua* (L.) Cass., *Lilium martagon* L., *Cirsium vulgare* (Savi) Ten., *Clematis integrifolia* L., *Buplerum longifolium* L., *Serratula coronata* L., *Ferula soongarica* Pall. ex Spreng., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. с участием плодоносящих древесно-кустарниковых видов: *Amygdalus ledebourina* Schtdl., *Viburnum opulus* L., *Padus asiatica* Kom., *Frangula alnus* Mill., *Crataegus korolkowii* L. Henry, *Rosa spinosissima* L. и т. д. Урожайность свежих плодов 1500,0 ± 165,0 кг/га, эксплуатационный запас свежих плодов – 150,0 т на площади 100,0 га. Объем возможной ежегодной заготовки не должен превышать 105,0 т (при заготовки плодов объем заготовок не превышает 70 % от эксплуатационного запаса сырья). Выявленные запасы свежих плодов яблони Сиверса можно рекомендовать лишь для сбора семенного материала.

Виды р. *Rosa* L. (сем. Rosaceae Juss.), характеризующиеся ценными витаминными, пищевыми и лекарственными свойствами (Атлас ареалов..., 1994), встречались почти во всех обследованных точках области, и были представлены в основном 2–3 распространенными видами: шиповником рыхлым *Rosa laxa* Retz., ш. колючейшим *Rosa spinosissima* L., реже ш. Альберта *Rosa alberti* Regel, образующих на высотах 869–1253 м над ур. м. вместе с видами жимолости, барбариса, кизильника кустарниковый пояс.

Таблица 1

Запасы свежего сырья некоторых видов диких сородичей культурных растений, выявленных в Тарбагатае, Сауре, Мангыраке (август, 2015 г.)

Семейство, вид, заготавливаемая часть	Местонахождение промыслового массива, высота над ур. м.	Площадь, га		Урожайность свежего сырья, кг/га	Эксплуатационный запас сырья, т	Объем возможных ежегодных заготовок сырья, т
		общая	занимаемая видом			
1	2	3	4	5	6	7
Сем. Rosaceae Juss. <i>Malus sieversii</i> (Ledeb.) M. Roem. яблоня Сиверса, <i>плоды</i>	ВКО, Урджарский р-н, в 6 км северо-восточнее п. Казымбет, ущ. р. Урджар, южный макросклон хребта Тарбагатай, 869 м	300,0	100,0	1500,0 ± 165,0	150,0	105,0
Сем. Rosaceae Juss. <i>Rosa spinosissima</i> L. шиповник колочейший, <i>плоды</i>	ВКО, Урджарский р-н, северо-восточнее п. Казымбет, ущ. р. Урджар, южный макросклон хребта Тарбагатай, 869 м	300,0	40,0	250,0 ± 32,5	10,0	7,0
	ВКО, Зайсанский р-н, в 19 км юго-западнее г. Зайсана, ущ. Муздыбулак, хр. Саур, 1322 м	1750,0	87,5	185,7 ± 24,4	16,2	11,4
Сем. Rosaceae Juss. <i>Rosa laxa</i> Retz., <i>R. spinosissima</i> L. шиповник рыхлый, ш. колочейший, <i>плоды</i>	ВКО, Зайсанский р-н, в 15 км юго-восточнее п. Сарыгтерек, бассейн р. Кендерлик, ущ. Алагайсай, хр. Саур, 1253 м	300,0	15,0	215,7 ± 28,0	3,2	2,3
	ВКО, Зайсанский р-н, в 1,2 км вост. п. Шуршитеу, ущ. Шуршитсай, хр. Саур, 1128 м	280,0	28,0	128,0 ± 16,6	3,6	2,5
Сем. Rosaceae Juss. <i>Crataegus korolkowii</i> L. Ненгу боярышник Королькова, <i>плоды</i>	ВКО, Зайсанский р-н, в 19 км юго-западнее г. Зайсана, ущ. Муздыбулак, хребте Саур, 1322 м	1750,0	87,5	181,4 ± 19,9	15,9	11,1
Сем. Rosaceae Juss. <i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex Blunt кизилычник черноплодный	ВКО, Зайсанский р-н, в 19 км юго-западнее г. Зайсана, ущ. Муздыбулак, хр. Саур, 1322 м	1750,0	80,0	125,0 ± 16,3	10,0	7

Окончание таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7
Сем. Verberidaceae Juss. <i>Verberis sphaerocarpa</i> Kar. et Kit. барбарис шароплод-ный, плоды	ВКО, Зайсанский р-н, в 19 км юго-западнее г. Зайсана, ущ. Муздыбулак, хр. Саур, 1322 м	1750,0	87,6	123,0 ± 12,7	10,8	7,0
Сем. Elaeagnaceae Juss. <i>Hipporhae rhamnoides</i> L. облепиха крушиновидная, плоды	ВКО, Тарбагатайский р-н, в 4,6 км северо-восточ- нее п. Бозша, пойма р. Кандысу, хребте Манырак, 888 м	500,0	50,0	232,0 ± 25,5	11,6	7,5
Сем. Elaeagnaceae Juss. <i>Hipporhae rhamnoides</i> L. облепиха крушиновидная, плоды	ВКО, Тарбагатайский р-н, в 2,3 км юго-восточнее п. Бозша, пойма р. Кандысу, хребте Манырак, 921 м	300,0	30,0	252,0 ± 30,2	7,6	8,1
						5,3

Таблица 2

Запасы воздушно-сухого сырья некоторых лекарственных растений, выявленных на территории хребтов Тарбагатай, Манырак, Саур (август, 2015 г.)

Семейство, вид, заготавливаемая часть	Местонахождение промыслового массива, высота над ур. м.	Площадь, га		Урожайность воздушно-сухого сырья, кг/га	Эксплуатационный запас воздушно-сухого сырья, т	Объем возможных ежегодных заготовок сырья, т
		общая	заняваемая видом			
1	2	3	4	5	6	7
Сем. Lamiaceae Lindl. <i>Mentha longifolia</i> (L.) Huds. мята длиннолистная, наземная	ВКО, Тарбагатайский р-н, в 16,3 км юго-западнее п. Жанаауыл, ущ. Сушисай, хребте Манырак, 1253 м	100,0	2,3	496,0 ± 54,6	1,1	0,3
Сем. Lamiaceae Lindl. <i>Thymus marschallianus</i> Willd. тимьян Маршалла наземная	ВКО, Зайсанский р-н, в 1,2 км вост. п. Шуршитсу, ущ. Шуршитсай, хр. Саур, 1128 м	280,0	5,0	452,0 ± 49,7	2,3	0,6
	ВКО, Зайсанский р-н, в 19 км юго-западнее г. Зайсана, ущ. Муздыбулак, хр. Саур, 1322 м	1750,0	10,0	25,0 ± 3,0	0,3	0,1
	ВКО, Зайсанский р-н, в 1,2 км вост. п. Шуршитсу, ущ. Шуршитсай, хр. Саур, 1128 м	280,0	12,5	67,5 ± 8,1	0,8	0,2
	ВКО, Зайсанский р-н, в 19 км юго-западнее г. Зайсана, ущ. Муздыбулак, хр. Саур, 1322 м	1750,0	25,0	83,7 ± 2,1	2,1	0,5
Сем. Lamiaceae Lindl. <i>Ziziphora clinorodioides</i> Lam. (<i>Z. bungeana</i> Juz. з. Бунге) зизифора пахучковидная, наземная	ВКО, Зайсанский р-н, в 15 км юго-восточнее п. Сарытерек, бассейн р. Кендерлик, ущ. Алаатайсай, хр. Саур, 2067 м	120,0	10,0	85,3 ± 9,2	0,9	0,2
	ВКО, Тарбагатайский р-н, в 16,3 км юго-западнее п. Жанаауыл, ущ. Сушисай, хребте Манырак, 1253 м	100,0	5,0	74,8 ± 8,2	0,4	0,1
	Итого	2250,0	52,5	Ср. 77,8 ± 9,3	4,2	1,0
Сем. Polygonaceae Juss. <i>Rumex crispus</i> L. щавель курчавый подземная	ВКО, Зайсанский р-н, в 15 км юго-восточнее п. Сарытерек, бассейн р. Кендерлик, ущ. Алаатайсай, хр. Саур, 2067 м	120,0	8,4	2780,0 ± 361,4	6	7

Окончание таблицы 2

1	2	3	4	5	6	
Сем. Polygonaceae Juss. Горец горный <i>Aconogon alpinum</i> (All.) Schur (г. альпийский <i>P. alpinum</i>) (All.) Schur) <i>подземная</i>	ВКО, Тарбагатайский р-н, в 16,3 км юго-западнее п. Жанаууыл, ущ. Сушисай, хребте Манырак, 1253 м	100,0	5,0	3500,0 ± 455,0	23,4	3,9
Сем. Urticaceae Juss. <i>Urtica saipabina</i> L. крапива коноплевая <i>надземная</i>	ВКО, Зайсанский р-н, в 15 км юго-восточнее п. Сарытерек, бассейн р. Кендерлик, ущ. Алагатайсай, хр. Саур, 2067 м	120,0	12,0	675,0 ± 81,0	17,5	2,9
Сем. Urticaceae Juss. <i>Urtica saipabina</i> L. крапива коноплевая <i>надземная</i>	ВКО, Тарбагатайский р-н, в 2,3 км юго-восточнее п. Бозша, пойма р. Кандысу, хребте Манырак, 921 м	300,0	10,0	748,6 ± 97,3	8,1	2,0
Сем. Rosaceae Juss. <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. лабазник вязолистный <i>надземная</i>	ВКО, Зайсанский р-н, в 15 км юго-восточнее п. Сарытерек, бассейн р. Кендерлик, ущ. Алагатайсай, хр. Саур, 2067 м	120,0	12,0	769,2 ± 92,3	7,5	1,9
Сем. Ariaceae Lindl. <i>Cornut maculatum</i> L. болиголов пятнистый <i>надземная</i>	ВКО, Урджарский р-н, в 6 км северо-восточнее п. Казымбет, ущ. р. Урджар, южный макросклон хребте Тарбагатай, 869 м	300,0	15,0	766,7 ± 84,3	9,2	2,3
					11,5	2,9

Нами были подсчитаны запасы свежих плодов шиповника в трёх ущельях (Муздыбулак, Алатайсай, Шуршитсай) хребта Саур на территории Зайсанского р-на и в ущелье р. Урджар в Тарбагатае на территории Урджарского р-на Восточно-Казахстанской области. Эксплуатационный запас свежих плодов *Rosa spinosissima* L. в Тарбагатае при урожайности $250,0 \pm 32,5$ кг/га составил 10,0 т на площади 40,0 га с объемом возможной ежегодной заготовки сырья не более 7,0 т (что составляет 70 % от эксплуатационного запаса). На хребте Саур суммарный эксплуатационный запас свежих плодов шиповника составил 23,0 т на общей площади 2330,0 га, из которой на долю шиповника приходится 130,5 га. При этом крупные заросли розариев находятся в ущелье Муздыбулак, где эксплуатационный запас свежих плодов составил 16,2 т с объемом возможной ежегодной заготовки 11,4 т (табл. 1). Таким образом, учтенные запасы сырья шиповника пригодны для промышленных заготовок.

Виды р. *Crataegus* L. (сем. Rosaceae Juss.), произрастающие на горных склонах, по лесным опушкам, берегам и поймам рек горных хребтов, известны как витаминные, лекарственные растения, препараты из которых применяют в качестве кардиотонического средства (Атлас ареалов..., 1994). Во время экспедиционного обследования нами были выявлены 5 местонахождений боярышника Королькова (б. алтайский) *Crataegus korolkowii* L. Henry (*C. altaica* (Loudon) Lange, p.p.) из сем. Rosaceae Juss.: на южном макросклоне хребте Тарбагатай в ущелье р. Урджар, на хребте Манырак в пойме р. Кандысу, на хребте Саур в бассейне р. Кендерлик в ущельях Муздыбулак, Шуршитсай и Алатайсай (табл. 1). Запасы свежих плодов были учтены только в ущелье Муздыбулак, где этот вид произрастал рассеянно, отдельно стоящими, но весьма урожайными экземплярами на высоте 1322 м над ур. м. в составе древесно-кустарниковой растительности. Эксплуатационный запас свежих плодов боярышника составил 15,9 т на общей площади 1750,0 га, из которой на долю боярышника приходится 87,5 га, объем возможной ежегодной заготовки не должен превышать 11,1 т.

Из трех видов кизильника *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *C. multiflorus* Bunge, *C. megalocarpus* Popov из сем. Rosaceae Juss., выявленных нами в двух ущельях на хребте Саур, запасы кизильника черноплодного *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, характеризуемого лечебными и декоративными свойствами, учтены только в ущелье Муздыбулак, где он произрастает в кустарниковом поясе на высоте 1322 м над ур. м. месте с шиповником, жимолостью и барбарисом. При урожайности свежих плодов $125,0 \pm 16,3$ кг/га эксплуатационный запас сырья составил 10,0 т на общей площади 1750,0 га, из которой не менее 80,0 га было занято кизильником, с объемом возможных заготовок не более 7,0 т свежих плодов.

Из видов р. *Berberis* L. (сем. Berberidaceae Juss.), также характеризующихся лекарственными и другими полезными свойствами, барбарис шароплодный *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. был выявлен на хребте Саур в ущельях Шуршитсай, Алатайсай и Муздыбулак. В ущелье Муздыбулак были учтены запасы свежих плодов, имеющие промысловое значение на площади 1750,0 га, из которых не менее 87,6 га занимал барбарис шароплодный. Урожайность свежих плодов составила $123,0 \pm 12,7$ кг/га, эксплуатационный запас – 10,8 т, объем возможной ежегодной заготовки не должен превышать 7,5 т свежих плодов.

Во время экспедиционного обследования нами были выявлены популяции официально признанного лекарственного растения облепихи крушиновидной *Hippophae rhamnoides* L. из сем. Elaeagnaceae Juss., плоды которой служат поливитаминным сырьем для получения облепихового масла, а также имеют пищевое значение, являясь ценным диетическим продуктом (Атлас ареалов..., 1994). Заросли облепихи были отмечены в пойме р. Кандысу на хребте Манырак в пределах Тарбагатайского р-на Восточно-Казахстанской области. Запасы сырья были учтены в 2,3 км юго-восточнее п. Бозша и в 4,6 км северо-восточнее п. Бозша, где облепиховые заросли тянулись полосой вдоль берега реки среди пойменной ивово-кустарниковой растительности на высотах 888–921 м над ур. м. и характеризовались урожайными экземплярами. Заросли облепихи в пойме р. Кандысу располагались на общей площади 800,0 га, из которых не менее 80,0 га занимала облепиха. Урожайность свежих плодов варьировала от $232,0 \pm 25,5$ до $252,0 \pm 30,2$ кг/га, суммарный эксплуатационный запас составил 19,2 т с объемом возможной ежегодной заготовки 13,4 т свежих плодов. Выявленные заросли можно рекомендовать для промышленных заготовок сырья при условии соблюдения рекомендаций и правил сбора плодов облепихи.

Из числа травянистых лекарственных видов выявлены распространение и запасы зизифоры пахучковидной *Ziziphora clinopodioides* Lam. (син. з. Бунге *Z. bungeana* Juz. из сем. Lamiaceae, известной также как эфирномасличное и медоносное растение флоры Казахстана, произрастающей по степным низкогорьям, предгорьям и каменистым склонам всего горного Казахстана (Иллюстрированный определитель..., 1972). На обследованной территории запасы воздушно-сухого сырья зизифоры учтены в 3 ущельях (Шуршитсай, Алатайсай, Муздыбулак) хребта Саур и в 1 ущелье (Сушисай) на хребте Манырак. Зизифора обычно не об-

разуется сплошных зарослей и произрастает в разнотравно-кустарниковом поясе, причем преимущественно на склонах гор юго-восточной экспозиции. Суммарный эксплуатационный запас в обследованных ущельях хребта Саур составил 3,8 т воздушно-сухой надземной фитомассы на занимаемой зизифорой площади 47,5 га с объемом возможной ежегодной заготовки не более 0,9 т (табл. 2). В целом, на обследованной части хребтов Саур и Манырак суммарный эксплуатационный запас зизифоры составил 4,2 т воздушно-сухого сырья на общей площади 2250,0 га с объемом возможной ежегодной заготовки не более 1,0 т, который можно рекомендовать для нужд местной аптечной сети.

Мята длиннолистная *Mentha longifolia* (L.) Huds. (сем. Lamiaceae Lindl.) – известное лекарственное и эфирномасличное растение, произрастающее по влажным берегам рек, заливным лугам, у ключей и родников и в горах Тарбагатай и Джунгарского Алатау (Иллюстрированный определитель..., 1972), которое можно использовать для лекарственных целей аналогично фармакопейному виду – мяте перечной. По содержанию эфирного масла и составных компонентов *Mentha longifolia* равноценна официальному виду (Руководство..., 1999). Этот вид отмечен на высотах 1128–1253 м над ур. м. во всех обследованных ущельях хребтов Саур и Манырак, где растение часто образует неплотные чистые заросли, которые узкой прерывистой лентой (до 2–3 м шириной) тянутся преимущественно по берегам речек, ручьев и родников. В ущелье Сушисай на хребте Манырак и в ущелье Шуршитсай на хребте Саур были подсчитаны небольшие запасы сырья, которые составили на хребте Саур 2,3 т, а на хребте Манырак соответственно 1,1 т воздушно-сухой надземной фитомассы. Объем возможной ежегодной заготовки сырья с учетом 3-летнего «отдыха» заросли после заготовки невелик от 0,3 т до 0,6 т в год. Учитывая крайнюю неустойчивость популяций мяты, являющейся элементом прибрежно-водной растительности и напрямую зависящей от степени водообеспеченности местности, а также незначительные площади, она может быть рекомендована местному населению только для ограниченных заготовок.

Тимьян Маршалла *Thymus marschallianus* Willd. из сем. Lamiaceae Lindl. – популярное лекарственное и эфирномасличное растение, применяемое как седативное, спазмолитическое, отхаркивающее в народной и экспериментальной медицине (Грудзинская и др., 2014). На хребте Саур *Thymus marschallianus* встречался небольшими куртинками размером не более 100 м² по степным склонам и их гребням на незакустаренных участках среди травянистой растительности в ущельях Алатайсай и Муздыбулак. Запасы воздушно-сухой надземной фитомассы были подсчитаны в ущелье Муздыбулак на территории Зайсанского р-на Восточно-Казахстанской области. Эксплуатационный запас тимьяна Маршалла составил 0,3 т воздушно-сухой надземной фитомассы на общей площади 1750,0 га, из которой тимьян занимал 10,0 га, с объемом возможной ежегодной заготовки не более 0,1 т, который можно рекомендовать для нужд местной аптечной сети.

Лабазник вязолистный *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. из сем. Rosaceae Juss. – официально признанное лекарственное растение, применяемое как общеукрепляющее, сосудокрепляющее, гипогликемическое, стресс-протективное и т.д. (Грудзинская и др., 2014), обычно произрастает небольшими группами на открытых лесных полянах или образует заросли по берегам рек, на луговых разнотравных склонах на высоте свыше 1000 м над ур. м. Популяции лабазника были выявлены нами на хребтах Саур (ущелье Алатайсай) и Тарбагатай (ущелье р. Урджар). В ущелье Алатайсай вид произрастал на высоте 2067 м над ур. м. в пойме небольшой речки совместно с крупнотравными видами, представленными *Rumex crispus* L., *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Urtica cannabina* L., *Lavatera thuringiaca* L., *Ferula soongarica* Pall. ex Spreng., *Melica altissima* L., *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. и др. Эксплуатационный запас лабазника вязолистного составил 9,2 т воздушно-сухой надземной фитомассы на общей площади 120,0 га, из которой лабазник занимал 12,0 га, с объемом возможной ежегодной заготовки не более 2,3 т, который можно рекомендовать для промышленных заготовок.

Болиголов пятнистый *Conium maculatum* L. (сем. Apiaceae Lindl.) – официальное лекарственное растение, произрастающее как сорняк у дорог, в садах, огородах, во влажных саях предгорий, изредка на опушках, лугах во всех районах республики, за исключением пустынь. Все части растения ядовиты и имеют неприятный мышьяный запах, связанный с наличием алкалоидов группы пиридина. Содержит до 2 % алкалоидов в плодах, основным является яд – кониин; также кумарины, флавоноиды, монотерпеноиды, углеводы и т.д., наиболее ядовит в период цветения – начала плодоношения (Дикорастущие полезные..., 2001). В народной медицине применяется для лечения онкологических заболеваний. В России и Казахстане препараты *C. maculatum* используются как классическое гомеопатическое средство. Заросли болиголова на хребте Тарбагатай были выявлены по дороге от поселка Урджар до ущелья р. Урджар на протяжении 15 км, в придорожной полосе среди сорной растительности на высоте 869 м над ур. м. Особи болиголова высотой до 2

м находились в фазе начала плодоношения. Среди сопутствующих видов встречались: *Artemisia absinthium*, *Carduus nutans*, *Cannabis ruderalis*, *Urtica cannabina* и др. Эксплуатационный запас воздушно-сухой надземной части *C. maculatum* в ущелье Урджар составил 11,5 т на площади 15,0 га. Объем возможных ежегодных заготовок не должен превышать 2,9 т воздушно-сухого сырья (табл. 2).

Крапива коноплевая *Urtica cannabina* L. из сем. Urticaceae Juss. – травянистый многолетник, встречающийся повсеместно. Надземная часть содержит органические и фенолкарбоновые кислоты, флавоноиды, жирное масло. Используется в народной, восточной и экспериментальной медицине как гемостатическое, лактогенное, антигельминтное, диуретическое и противовоспалительное (Грудзинская и др., 2014). Образует заросли крупными куртинами размером от 4 до 25 м². Между куртинами крапивы, имеющей высоту до 2,5–3 м, встречается мелкотравье из *Berteroa incana* (L.) DC, *Leonurus glaucescens* Bunge, *Achillea millefolium* L. и других видов. Крапива коноплевая на обследуемой территории имела проективное покрытие не менее 10 % и произрастала в диапазоне высот 921–2067 м над ур. м. Нами учтены запасы крапивы коноплевой на хребте Саур в ущелье Алатайсай и на хребте Манырак в пойме р. Кандысу. Установлено, что эксплуатационный запас крапивы коноплевой в ущелье Алатайсай составил 8,1 т воздушно-сухой надземной фитомассы с объемом возможной ежегодной заготовки 2,0 т на занимаемой крапивой площади 12,0 га. В пойме р. Кандысу эксплуатационный запас крапивы коноплевой составил 7,5 т воздушно-сухой надземной фитомассы с объемом возможной ежегодной заготовки 1,9 т на занимаемой крапивой площади 10,0 га. В целом на территории хребтов Саур и Манырак суммарный эксплуатационный запас крапивы коноплевой составил 15,6 т воздушно-сухой надземной фитомассы на занимаемой крапивой площади 22,0 га, суммарный объем возможной ежегодной заготовки не превышал 3,9 т.

Горец горный *Aconogon alpinum* (All.) Schur (г. альпийский *P. alpinum*) из сем. Polygonaceae Juss. – травянистый многолетник, встречающийся от Алтая до Тянь-Шаня. Это лекарственное растение применяется в народной и экспериментальной медицине, также в ветеринарии как вяжущее, тонизирующее, диуретическое, противочинготное, при туберкулезе (Грудзинская и др., 2014). На хребте Саур вид произрастал на высоте 1253 м над ур. м. по дну ущелья Алатайсай длиной полосой до 10–15 м шириной на площади 5,0 га совместно с *Mentha longifolia*, *Urtica cannabina*, *Ligularia thyrsoides* (Ledeb.) DC. и отличался урожайностью до 3500 ± 455,0 кг/га. Суммарный эксплуатационный запас горца горного составил 17,5 т на занимаемой им площади 22,0 га с объемом возможной ежегодной заготовки не более 2,9 т воздушно-сухой подземной фитомассы.

Щавель курчавый *Rumex crispus* L. из сем. Polygonaceae Juss. – лекарственное растение, которое также встречается повсеместно на обследованной территории. Применяется в народной, экспериментальной медицине и в ветеринарии как противоопухолевое, вяжущее, ранозаживляющее, при туберкулезе легких, потогонное, жаропонижающее (Грудзинская и др., 2014). Небольшие по площади, но плотные и продуктивные заросли были выявлены на хребте Саур в ущелье Алатайсай, где щавель произрастал по дну ущелья среди разнотравной растительности на высоте 2067 м над ур. м. Эксплуатационный запас составил 23,4 т воздушно-сухих корней на площади 8,4 га с объемом возможной ежегодной заготовки не более 3,9 т сухих корней.

Таким образом, в течение полевого сезона 2015 года на обследованной территории хребтов Тарбагатай, Саур, Манырак собрано свыше 230 образцов семян 128 видов растений из 38 семейств. Выявлены и учтены запасы сырья 15 видов ДСКР из 7 семейств Rosaceae (6), Lamiaceae (3), Polygonaceae (2), Apiaceae (1), Berberidaceae (1), Elaeagnaceae (1), Urticaceae (1), из которых 11 (73 %) видов обеспечены сырьевой базой.

Запасы промыслового значения образуют боярышник Королькова, кизильник черноплодный, барбарис шароплодный на хребте Саур, облепиха крушиновидная в пойме р. Кандысу на хребте Манырак и виды шиповника – шиповник рыхлый и ш. колючейший, из которых наиболее продуктивные заросли ш. колючейшего отмечены на хребтах Саур и Тарбагатай.

Для промышленных заготовок перспективны выявленные промысловые заросли щавеля курчавого, лабазника вязолистного, крапивы коноплевой в ущелье Алатайсай на хребте Саур, горца горного, крапивы коноплевой на хребте Манырак, болиголова пятнистого в ущелье Урджар на хребте Тарбагатай. Учтенные природные запасы сырья «краснокнижного» вида яблони Сиверса *Malus sieversii* в ущелье Урджар на хребте Тарбагатай следует использовать в качестве резервных участков для сбора семенного и посадочного материала.

Для проведения заготовок в ограниченном количестве и нужд местной аптечной сети можно рекомендовать выявленные на хребтах Саур и Манырак зизифору пахучковидную, мяту длиннолистную и тимьян Маршалла.

Для сохранения природных популяций выявленных ресурсных видов необходимо соблюдать рекомендуемый объем возможной ежегодной заготовки и рекомендации по рациональному использованию промысловых массивов с учетом периода восстановления для каждого вида.

Благодарности

Работа выполнена в рамках целевой научно-технической программы «Ботаническое разнообразие диких сородичей культурных растений Казахстана как источник обогащения и сохранения генофонда агробиоразнообразия для реализации продовольственной программы» (2013–2015 гг.).

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений Казахстана. – Алматы: «Гылым», 1994. – 168 с.
- Быков Б. А.** Геоботаника. – Алма-Ата: Наука, 1957. – С. 22–23.
- Гемеджиева Н. Г., Кузьмин Э. В., Егеубаева Р. А., Мусеев Р. К.** Видовой состав и распространение полезных растений хребта Западный Тарбагатай // Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее интеграция в производство: мат. Междунар. научн. конф. (16–17 сентября 2004 г.). – Ташкент, 2004. – С. 392–393.
- Грудзинская Л. М., Гемеджиева Н. Г., Нелина Н. В., Каржаубекова Ж. Ж.** Аннотированный список лекарственных растений Казахстана. Справочное издание. – Алматы, 2014. – 200 с.
- Данилова Н. С., Семенова В. В.** Дополнительный список диких родичей культурных декоративных и лекарственных растений флоры Якутии // Вестник Алтайского государственного аграрного университета, 2013. № 9 (107). – С. 43–46.
- Джаналиева К. М., Будникова Т. И., Виселов Е. Н., Давлеткалиева К. К., Давлятишин И. И., Жапбасбаев М. Ж., Науменко А. А., Уваров В. Н.** Физическая география Республики Казахстан. – Алматы, 1998. – 266 с.
- Джаналиев А. Д.** Дикая яблоня Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1977. – 283 с.
- Дикорастущие полезные растения России. – Издательство: СПб.: Санкт-Петербургская химико-фармацевтическая академия, 2001. – 663 с.
- Иллюстрированный определитель растений Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1972. – Т. 2. – 643 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Дикие родичи культурных растений России / Составители: Т. Н. Смекалова, И. Г. Чухина. – СПб., 2005. – Вып. 766. – 53 с.
- Кузьмин Э. В., Егеубаева Р. А., Гемеджиева Н. Г., Мусеев Р. К., Ситпаева Г. Т.** Современное состояние запасов некоторых лекарственных растений южного макросклона хребта Западный Тарбагатай // Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее интеграция в производство: мат. Междунар. научн. конф. – Ташкент, 2004. – С. 411–413.
- Кузьмин Э. В., Ситпаева Г. Т., Егеубаева Р. А.** Распространение и местообитания алкалоидоносных растений хребтов Манрак и Саур // Байтеновские чтения-2: Тр. III междунар. конф., посвященной памяти выдающихся ботаников Казахстана. – Алматы, 2006. – С. 191–192.
- Комплексные исследования диких сородичей культурных растений Западного Тянь-Шаня // Г. Т. Ситпаева, П. В. Веселова, Н. Г. Гемеджиева, Л. М. Грудзинская, А. В. Кердяшкин, Г. М. Кудабаева, Г. С. Муканова, Т. Ш. Мурзатаева, Е. В. Рахимова, Э. С. Саметова, К. Усен. – Алматы, 2014. – 194 с.
- Корчагин А. А.** Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. – М. – Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 39–60.
- Красная книга Казахстана. – Изд. 2-е, переработанное и дополненное. – Т. 2: Растения (кол. авт.). – Астана: ТОО «Арт PrintXXI», 2014. – 452 с.
- Методика определения запасов лекарственных растений. – М., 1986. – 50 с.
- Понятовская В. М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. – М. – Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 209–237.
- Руководство по работе с лекарственными растениями. – Алматы, 1999. – С. 164–167.
- Ситпаева Г. Т.** Дикие сородичи злаков юго-востока и востока Казахстана // Междунар. научн.-практ. конф. молодых ученых и специалистов (29–31 октября 2003 г., Алматы): Сб. докл. – Алматы, 2003. – С. 242–245.
- Ситпаева Г. Т.** Древесно-кустарниковая флора Тарбагатай–Саурской горностепной подпровинции // Байтеновские чтения – 2: Тр. III междунар. конф., посвященной памяти выдающихся ботаников Казахстана. – Алматы, 2006. – С. 75–78.
- Степанова Е. Ф.** Растительность и флора хребта Тарбагатай. – Алма-Ата: АН Казахской ССР, 1962. – 433 с.
- Флора Восточного Казахстана. – Алма-Ата, 1991. – 184 с.

УДК 58.009(571.54)

Изучение запасов лекарственных растений Бурятии

Study of stocks of medicinal plants of Buryatia

В. М. Шишмарев, Т. М. Шишмарева

V. M. Shishmarev, T. M. Shishmareva

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, ул. Сахьяновой, 6, г. Улан-Удэ, 670047
E-mail: shishmarevslava@rambler.ru, shishmarevatm@rambler.ru

Реферат. Представлены результаты изучения некоторых лекарственных растений, произрастающих на территории Республики Бурятия. Исследованы ценопопуляции и изучены запасы девяти видов лекарственных растений в разных растительных сообществах. Определена средняя сырьевая фитомасса надземной и подземной части *Astragalus membranaceus*, *Pteridium pinetorum*, *Sanguisorba officinalis*, *Bergenia crassifolia*, корней *Scutellaria baicalensis*, *Glycyrrhiza uralensis* и плодов *Malus baccata*, *Crataegus sanguinea* и *Rosa davurica* в Заиграевском, Тарбагатайском, Кабанском, Кижингинском, Прибайкальском, Баргузинском и Иволгинском р-нах Республики Бурятия. Биологический и эксплуатационный запас рассчитан для надземной и подземной части *Pteridium pinetorum*, *Sanguisorba officinalis* и *Bergenia crassifolia*, плодов *Malus baccata* и *Crataegus sanguinea*. Самые высокие показатели сырьевой фитомассы отмечены в сообществах с доминированием этих растений.

Summary. The results of the distribution of some medicinal plants in the Republic of Buryatia, a part of the dietary supplement «Aterofit» are presented. Coenopopulations and resources of 9 medicinal plants in different plant communities have been studied. Productivity of herb and roots of *Astragalus membranaceus*, *Pteridium pinetorum*, *Sanguisorba officinalis*, *Bergenia crassifolia*, roots of *Scutellaria baicalensis*, *Glycyrrhiza uralensis* and fruits of *Malus baccata*, *Crataegus sanguinea*, *Rosa davurica* in Zaigraevsky, Tarbagatay, Kabansky, Kizhinginsky, Pribaykalsky, Barguzinsky and Ivolginsky districts of the Republic of Buryatia was defined. Biological and exploitation resources were calculated for herb and roots of *Pteridium pinetorum*, *Sanguisorba officinalis* and *Bergenia crassifolia*, and fruits of *Malus baccata* and *Crataegus sanguinea*. The communities with dominating of these plants were most productive.

Лекарственные растения с самых древних времен служили целям практической медицины. Применение лекарственных растений в лечебных целях остается актуальным и в наши дни. В России препараты растительного происхождения составляют приблизительно 40 % от общего количества используемых в практической медицине лекарств. Каждый третий лечебный препарат на мировом рынке растительного происхождения. Преимуществом лекарственных растений является их малая токсичность, комплексность воздействия и возможность длительного применения без существенных побочных явлений. Сочетание лекарственных растений (фитопрепаратов и биологически активных добавок) и синтетических лекарственных средств приводит к более эффективному лечению. С использованием принципов тибетской медицины в ФГБУН Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Улан-Удэ) разработаны способы получения 49 новых лекарственных средств из растений, которые защищены патентами. Разрешены к производству и применению новые лекарственные препараты – полифитохол, кардекаим, гастромукол, бадатон, 3 препарата из алоэ и 47 наименований оздоровительных средств, которые рекомендованы МЗ Республики Бурятия для широкого применения и используются в клинической практике (Петров и др., 2008). В связи с этим актуальным становится вопрос обеспечения производства этих лекарственных препаратов сырьем и, как следствие, необходимость создания устойчивой сырьевой базы (Шишмарев и др., 2014), и проведение ресурсных работ на территории Республики Бурятия.

Исследования проводили на территории Заиграевского, Тарбагатайского, Кабанского, Кижингинского, Прибайкальского, Баргузинского и Иволгинского р-нов Республики Бурятия в 2006–2007, 2013–2015 гг. Часть исследований проводилась в окрест. Байкальского мониторингового стационара «Горячинск» ФГБУН Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, с. Горячинск) и Байкальского эколого-гидробиологического стационара «Монахово» ФГБУН Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Республика Бурятия, Баргузинский р-н, м. Монахово). обследо-

ние территории велось по общепринятым геоботаническим методикам (Методика ..., 1986; Методические ..., 1988; Буданцев, Харитонов, 2006). Сбор материала проводили в пределах одного участка фитоценоза. Для определения средней сырьевой фитомассы, биологического и эксплуатационного запаса сырья (надземной и подземной части) в каждом сообществе через равные промежутки закладывали 10–20 изолированных площадок размером 1 м². Среднюю сырьевую фитомассу сырья (плодов) *Malus baccata* (L.) Borkh, *Crataegus sanguinea* Pallas и *Rosa davurica* Pallas определяли на конкретных зарослях методом модельных экземпляров. Численность товарных экземпляров подсчитывали на 20–30 отрезках маршрутного хода площадью 25 м². Ниже приводим краткие описания распространения изученных видов в алфавитном порядке их видовых названий.

Astragalus membranaceus (Fischer) Bunge (астрагал перепончатый). Астрагал используется в китайской, тибетской и монгольской медицине (Ибрагимов, Ибрагимова, 1960; Варлаков, 1963; Гаммерман, Семичов, 1963; Шретер, 1975). В Бурятии *A. membranaceus* произрастает по лугам, луговым степям, лесным опушкам, закустаренным склонам. Заросли астрагала перепончатого сосредоточены в окрест. сел Тарбагатайского, Заиграевского и Прибайкальского р-нов. Средняя сырьевая фитомасса надземной части *A. membranaceus* составляет от $16,5 \pm 4,0$ до $63,3 \pm 15,1$ г/м² (свежее сырье) и от $8,5 \pm 2,1$ до $19,8 \pm 5,6$ г/м² (возд.-сух. сырье), средняя сырьевая фитомасса корней *A. membranaceus* варьирует от $52,5 \pm 12,7$ до $102,8 \pm 18,9$ г/м² (свежее сырье) и от $20,8 \pm 6,9$ до $54,4 \pm 12,6$ г/м² (возд.-сух. сырье).

Bergenia crassifolia (L.) Fritsch (бадан толстолистный). Препараты бадана обладают кровоостанавливающим, вяжущим, противовоспалительным и противомикробным свойствами (Растительные ..., 1996). Встречается в высокогорьях и лесном поясе; в лесах, зарослях кедрового стланика, на скалах и каменистых склонах, часто образует заросли. Большие заросли сосредоточены в окрест. сел Горячинск, Турка, Гремячинск (Прибайкальский р-н), Добо-Енхор (Заиграевский р-н), в местностях Пески и Пыхта (Прибайкальский р-н), в окрест. г. Макарова и бухты Змеяевая (Баргузинский р-н). Средняя сырьевая фитомасса листьев *B. crassifolia* составляет от $213,8 \pm 41,3$ до $352,5 \pm 55,6$ г/м² (свежее сырье) и от $62,5 \pm 15,0$ до $94,0 \pm 19,1$ г/м² (возд.-сух. сырье), средняя сырьевая фитомасса корней варьирует от $235,5 \pm 37,8$ до $772,5 \pm 126,7$ г/м² (свежее сырье) и от $105,3 \pm 20,1$ до $345,0 \pm 64,4$ г/м² (возд.-сух. сырье). Общий биологический запас листьев *B. crassifolia* на исследованной территории (площадь – 746,6 га) равен 2120,2 т (свежее сырье) и 613,8 т (возд.-сух. сырье), биологический запас корней – 4209,2 т (свежее сырье) и 1897,1 т (возд.-сух. сырье). Общий эксплуатационный запас листьев *B. crassifolia* составил 1384,9 т (свежее сырье) и 374,8 т (возд.-сух. сырье), эксплуатационный запас корней – 2826,5 т (свежее сырье) и 1196,4 т (возд.-сух. сырье).

Crataegus sanguinea Pallas (боярышник кроваво-красный). Препараты боярышника применяются при функциональных расстройствах сердечной деятельности, ангионеврозах, мерцательной аритмии и пароксизмальной тахикардии (Машковский, 2008). Данный вид произрастает группами и рассеянно в лесной и лесостепной зонах, лесном и степном поясах гор в разреженных смешанных, лиственных и лиственничных лесах, по их опушкам, в зарослях кустарников по речным долинам, на лесных лугах. Заросли боярышника сосредоточены в окрест. сел Эрхирик, Дабата, Нижние Тальцы (Заиграевский р-н). Средняя сырьевая фитомасса сырья (плодов) *C. sanguinea* составляет от $22,1 \pm 5,3$ до $28,9 \pm 7,2$ г/м² (возд.-сух.). Биологический запас плодов *C. sanguinea* на исследованной территории Заиграевского р-на (7,4 га) равен 1778 кг, эксплуатационный запас – 867 кг (возд.-сух. сырье).

Glycyrrhiza uralensis Fisch. (солодка уральская). В медицинских целях корни солодки применяются как отхаркивающее и противовоспалительное средство (Машковский, 2008). Растет в степной зоне на солонцеватых лугах, по берегам озер и рек. Небольшие заросли имеются в окрест. сел Дабата (Заиграевский р-н) и Гурульба (Иволгинский р-н). Средняя сырьевая фитомасса сырья (корней) *G. uralensis* составляет от 178 ± 35 до 265 ± 54 г/м² (возд.-сух.).

Malus baccata (L.) Borkh. (яблоня ягодная). Плоды яблони используют в тибетской и китайской медицине, где входят в состав многих рецептов. В виде порошков и отваров их используют при желудочно-кишечных заболеваниях, различных инфекциях и как средство, стимулирующее обмен веществ (Ибрагимов, Ибрагимова, 1960; Варлаков, 1963; Гаммерман, Семичов, 1963; Блинова, Куваев, 1965). Встречается в степных и лесостепных районах по склонам, в долинах рек, кустарниковых зарослях, по лесным опушкам. Проводить заготовку сырья можно в окрест. сел Дабата, Нижние Тальцы, Онохой (Заиграевский р-н). Средняя сырьевая фитомасса сырья (плодов) *M. baccata* составляет от $18,3 \pm 5,2$ до $25,8 \pm 7,5$ г/м² (возд.-сух.). Биологический запас плодов *M. baccata* на исследованной территории Заиграевского р-на (5,2 га) равен 1100 кг, эксплуатационный запас – 464 кг (возд.-сух. сырье).

Pteridium pinetorum C. N. Page et R. R. Mill (орляк сосновый). В качестве лекарственного растения орляк используется в традиционной тибетской, китайской, индийской, монгольской медицине, а также медицине народов Сибири и Дальнего Востока (Лекарственные ..., 1965; Шретер, 1975; Хайдав и др., 1985). В Бурятии *P. pinetorum* произрастает в хвойных, дубовых, сосновых и смешанных лесах, кустарниках, на лесных опушках, полянах и лугах, гарях, высокогорных лугах, в лесной и лесостепной зонах, от равнины до средне-, реже верхнегорного пояса. Особенно интенсивно *P. pinetorum* расселяется на местах лесных вырубок, пожарищах, заброшенных пастбищ, по заросшим лесом оврагам и вдоль берегов малых рек. Заросли орляка соснового сосредоточены в окрест. сел Большая Речка, Посольская, Каменный карьер (Кабанский р-н). Средняя сырьевая фитомасса сырья (надземной части) *P. pinetorum* составляет от $2,84 \pm 0,96$ до $15,75 \pm 2,28$ г/м², биологический запас надземной части на исследованной территории Заиграевского и Прибайкальского р-на (43 га) равен 2,5 т, эксплуатационный запас – 1,4 т (возд.-сух. сырье). Урожайность подземной части *P. pinetorum* варьирует от $61,45 \pm 19,12$ до $163,80 \pm 47,94$ г/м², биологический запас подземной части на исследованной территории составляет 37,0 т, эксплуатационный запас – 14,9 т (возд.-сух. сырье).

Rosa davurica Pallas (шиповник даурский). Плоды шиповника применяются для профилактики и лечения гиповитаминозов С и Р, в составе комплексной терапии при астенических состояниях, в период выздоровления после инфекционных и простудных заболеваний, хирургических операций; используются при лечении аллергических заболеваний кожи, атопического дерматита с сопутствующим дисбактериозом (Машковский, 2008). Произрастает в смешанных, березовых, лиственничных лесах, в пойменных зарослях кустарников, на лугах, в степях на пониженных участках во всех исследованных районах. Средняя сырьевая фитомасса лекарственного сырья (плодов) *R. davurica* составляет от $81,3 \pm 15,4$ до $107,8 \pm 25,5$ г/м² (возд.-сух.).

Sanguisorba officinalis L. (кровохлебка лекарственная). Кровохлебка используется в официальной, китайской, монгольской, корейской, тибетской и народной медицине как вяжущее и кровоостанавливающее средство при диарее и маточных кровотечениях (Ибрагимов, Ибрагимова, 1960; Варлаков, 1963; Гаммерман, Семичов, 1963; Шретер, 1975; Хайдав и др., 1985; Машковский, 2008). На территории Республики Бурятия *S. officinalis* произрастает на лугах, луговых склонах, обочинах дорог, залежах и в разреженных смешанных лесах. Изучение запасов сырья кровохлебки лекарственной проводили в Кижингинском, Прибайкальском и Иволгинском р-нах Республики Бурятия. В зависимости от условий произрастания плотность особей в ценопопуляциях колеблется от 1,4 до 10,3 особей на 1 м². Средняя сырьевая фитомасса надземной части *S. officinalis* составляет от $1,8 \pm 0,4$ до $52,0 \pm 8,8$ г/м², биологический запас надземной части на исследованной территории (117,4 га) равен 20,0 т, эксплуатационный запас – 12,3 т (возд.-сух. сырье). Средняя сырьевая фитомасса подземной части *S. officinalis* варьирует от $16,5 \pm 3,6$ до $207,6 \pm 26,0$ г/м², биологический запас подземной части на исследованной территории составляет 94,3 т, эксплуатационный запас – 55,1 т (возд.-сух. сырье).

Scutellaria baicalensis Georgi (шлемник байкальский). Шлемник является ценным лекарственным растением, издавна применяется в традиционных медицинах Востока: Китае (Ибрагимов, 1960), Монголии (Хайдав, 1985) и Тибета (Дэрид Санчжай-чжамцо, 2014). *S. baicalensis*, в основном, входит в состав многокомпонентных лекарственных сборов, которые отличаются широким спектром фармакологического действия. В настоящее время в Республике Бурятия из семян агинской популяции в условиях культуры выращивается *S. baicalensis*. Опытный участок заложен на территории плодово-ягодной станции в п. Иволгинск (Иволгинский р-н). Средняя сырьевая фитомасса воздушно-сухого лекарственного сырья (корней) *S. baicalensis* на первом году жизни составляет $68,4 \pm 13,5$ г/м², на втором году – $163,8 \pm 35,1$ г/м², на третьем – $252,2 \pm 51,9$ г/м².

Таким образом, изучены запасы девяти видов лекарственных растений (надземная и подземная часть *Astragalus membranaceus*, *Pteridium pinetorum*, *Sanguisorba officinalis*, *Bergenia crassifolia*, корни *Scutellaria baicalensis*, *Glycyrrhiza uralensis*, плоды *Malus baccata*, *Crataegus sanguine*, *Rosa davurica*) в разных растительных сообществах на территории Республики Бурятия. Изучение запасов лекарственных растений, произрастающих в Бурятии, продолжается.

ЛИТЕРАТУРА

Блинова К. Ф., Куваев В. Б. Лекарственные растения тибетской медицины Забайкалья // Вопросы фармакогнозии, 1965. – Т. 19, вып. 3. – С. 163–178.

- Буданцев А. Л., Харитонова Н. П.** Ресурсоведение лекарственных растений. – СПб., 2006. – 84 с.
- Варлаков М. Н.** Список растений Восточного Забайкалья, применяемых в тибетской медицине. Избр. труды. – М., 1963. – С. 122–169.
- Гаммерман А. Ф., Семичов Б. В.** Словарь тибетско-латино-русских названий лекарственного растительного сырья, применяемого в тибетской медицине. – Улан-Удэ, 1963. – 180 с.
- Дэсрид Санчжай-чжамцо** Вайдурья онбо (Гирлянда голубого берилла). – М.: Наука – Вост. лит., 2014. – 1286 с.
- Ибрагимов Ф. И., Ибрагимова В. С.** Основные лекарственные средства китайской медицины. – М., 1960. – 412 с.
- Лекарственные растения дикорастущие / Под ред. А. Ф. Гаммерман, И. Д. Юркевича. – Минск, 1965.
- Машковский М. Д.** Лекарственные средства. – М., 2008. – 1206 с.
- Методика определения запасов лекарственных растений. – М., 1986. – 51 с.
- Методические указания по изучению ресурсов лекарственных растений Сибири. – Абакан, 1988. – 93 с.
- Петров Е. В., Чехирова Г. В., Асеева Т. А., Николаев С. М.** Лекарственные средства на основе растительных ресурсов Байкальского региона. – Новосибирск, 2008. – 94 с.
- Растительные ресурсы России и сопредельных государств. – СПб.: Мир и семья – 95, 1996. – 571 с.
- Хайдав Ц., Алтанчимэг Б., Варламова Т. С.** Лекарственные растения монгольской медицины. – Улан-Батор, 1985.
- Шишмарев В. М., Санданов Д. В., Шишмарева Т. М., Асеева Т. А.** Создание устойчивой сырьевой базы ценных в хозяйственном отношении растений Забайкалья // Вестник БНЦ СО РАН. – 2014. – № 1(13). – С. 30–40.
- Шретер А. И.** Лекарственная флора советского Дальнего Востока. – М., 1975.

УДК 502.4:58(571.150)

Растительный покров природного заказника «Касмалинский» (Алтайский край)

Vegetation of the natural reserve «Kasmalinsky» (Altai Region)

Н. В. Елесова¹, Н. В. Овчарова²

N. V. Elesova, N. V. Ovcharova

Алтайский госуниверситет, пр. Ленина, 61, г. Барнаул, e-mail: ¹elesovanv@mail.ru, ²ovcharova_n_w@mail.ru

Реферат. В статье приводятся результаты полевых геоботанических и флористических работ, проведенных в природном комплексном заказнике «Касмалинский» (Алтайский край) летом 2015 г. На территории заказника выделены и описаны основные типы растительности. Список редких растений насчитывает 12 видов.

Summary. The article presents the results of field geobotanical and floristic work carried out in the natural complex reserve “Kasmalinsky” (Altai Region) in the summer of 2015 on the territory of the reserve allocated and describes the main types of vegetation. List of rare plants consists of 12 species.

Введение

Государственными природными заказниками являются территории (акватории), имеющие особое значение для сохранения или восстановления природных комплексов или их компонентов и поддержания экологического баланса (ФЗ «Об особо охраняемых природных территориях» от 15 февраля 1995 г.).

Государственный природный комплексный заказник «Касмалинский» создан 9.10.1964 г. с целью сохранения природного комплекса интразонального ленточного бора в климатических условиях южной лесостепи. Заказник расположен в Ребрихинском районе Алтайского края на Приобском плато в пределах Касмалинского ленточного бора (рис.). Площадь заказника 18000 га.



Рис. Карта-схема расположения заказника «Касмалинский» на территории Алтайского края (по: Силантьева и др., 2009).

Материалы и методы

Летом 2015 г. сотрудниками лаборатории биосферно-геосферных процессов АлтГУ проведен экспедиционный выезд для изучения флористического и фитоценотического разнообразия планируемого памятника природы. За время работы собрано около 300 листов гербария и выполнено 50 геоботанических описаний растительности.

Результаты

Растительный покров заказника представлен различными вариантами сосновых и березово-сосновых лесов, встречаются на его территории и осиново-березовые заболоченные леса (Хрусталева и др., 2009).

Согласно геоботаническому районированию А. В. Куминовой, Т. В. Вагиной, Е. И. Лапшиной (1963) растительность заказника относится к Южному Приобскому лесостепному округу подпровинции левобережной Приобской лесостепи, который в общих чертах соответствует подзоне Южной лесостепи, выделенной при геоботаническом районировании В. Д. Александровой, Н. П. Гуричевой и Л. И. Ивановой (1958).

Таким образом, на территории Касмалинского заказника отмечены следующие типы растительности: сосновые леса, березово-сосновые леса, заболоченные березовые и осиново-березовые леса, суходольные и низинные луга, степи, болота, прибрежно-водная растительность.

Сосновые леса. На территории Касмалинского заказника отмечены следующие группы ассоциаций сосняков: сосняки травяно-зеленомошные, сосняки брусничники, сосняки черничники, сосняки беломошники, сосняки злаково-разнотравные (сосняк злаково-чистотеловый), сосняки мертвопокровные.

Наиболее часто встречаются сосняки травяно-зеленомошные. Как на вершинах грив, так и в межгривных понижениях, обычны сосняк зимолюбково-купеново-костяничный, сосняк закустаренный касатиково-костяничный, сосняк чернично-плауновый и др.

В 1 км от с. Касмалинка Ребрихинского р-на был описан сосняк зимолюбково-купеново-костяничный.

Формула состава древостоя 10С, реже 1Б9С. Древостой двухъярусный, первый ярус высотой 22 м образован сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris*), второй ярус высотой 17 м образован сосной обыкновенной с участием березы повислой (*Betula pendula*), реже березы белой (*B. alba*). Средний возраст сосен 70–80 лет, максимальный 150–200 лет. Диаметр стволов сосны в среднем – 27–30 см, максимальный – 45 см. Сомкнутость крон варьирует от 0,6 до 0,7. В подлеске встречается карагана древовидная (*Caragana arborescens*), смородина красная (*Ribes rubrum*), черемуха (*Padus avium*), калина обыкновенная (*Viburnum opulus*). Проективное покрытие кустарникового яруса 5–15 %.

Проективное покрытие травянистого яруса 15–30 %, выделяется 2–3 подъяруса. Доминанты травянистого яруса: зимолюбка зонтичная (*Chimaphila umbellata*), ортилия однобокая (*Orthilia secunda*), купена душистая (*Polygonatum odoratum*), касатик русский (*Iris ruthenica*), прострел раскрытый (*Pulsatilla patens*) и др. На 100 м² отмечено 10–15 видов растений. Из краснокнижных видов встречаются гнездоцветка клубучковая (*Neottianthe cucullata*), башмачки – настоящий (*Cypripedium calceolus*), крупноцветковый (*C. macranthon*) и капельный (*C. guttatum*) (Красная книга ..., 2006). В моховом ярусе встречаются: дикран многощетинковый (*Dicranum polysetum*), птилий гребенчатый (*Ptilium crista-costrensis*), гилокомий блестящий (*Hylacomium splendens*), кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune*), плеуроций Шребера (*Pleurocium schreberii*). Проективное покрытие мохового яруса варьирует от 15 до 90 %.

На вершинах грив обычны **сосняки-беломошники** с кладонией оленьей (*Cladonia rangiferina*), кладонией лесной (*C. sylvatica*), изредка встречается кладония альпийская (*C. alpestris*) с небольшим количеством ксерофильного разнотравья. Общее проективное покрытие лишайникового яруса 10–25 %, максимум – 70 %.

Древостой представлен сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris*) высотой до 25 м и диаметром стволом 20–25 см. Сомкнутость крон 0,5. Кустарниковый ярус отсутствует.

Травянистый ярус характеризуется бедностью видового состава, отсутствием доминантов из числа злаков и разнотравья, его общее проективное покрытие не превышает 5–15 %. В травостое отмечены мятлик узколистный (*Poa angustifolia*), тонконог гребенчатый (*Koeleria cristata*), остролодочник колокольчиковый (*Oxytropis campanulata*), ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum*), касатик русский (*Iris ruthenica*), вероники: колосистая (*Veronica spicata*) и белойошничная (*V. incana*), кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica*) и др. Всего в составе травяно-лишайникового яруса встречается не более 10 видов растений.

Сосняки мертвопокровные. Посадки сосны. В 1 км от д. Ключки Ребрихинского района были описаны сосняки мертвопокровные. В процессе роста и развития на месте посадки сосны обыкновенной (*Pinus*

sylvestris) 45–50 летнего возраста сформировались сосняки мертвопокровные. Древостой одноярусный, высотой 15–17 м, сомкнутость древостоя 0,8. Средний диаметр ствола сосны 21 см. По опушкам посадок отмечены отдельные экземпляры подроста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и березы повислой (*Betula pendula*) 10–12-летнего возраста высотой около 50–80 см. Проективное покрытие травянистого яруса 1 %, из злаков встречается кострец безостый (*Bromopsis inermis*), бобовые представлены клевером люпиновидным (*Trifolium lupinaster*) и горошком мышиным (*Vicia cracca*), из разнотравья встречается качим высокий (*Gypsophila altissima*).

В окрестностях д. Ключки Ребрихинского района по опушке соснового бора были выполнены геоботанические описания в посадках сосны 45–50 летнего возраста. Приведем геоботаническую характеристику сосняка пырейно-осокового. Высота деревьев сосны около 18 м, расстояние между деревьями 3–4 м, сомкнутость крон 0,5. Около 60 % деревьев полусухие с обломанными сучьями и остатками хвои, остальные – мертвые с обсыпавшейся корой, на стволах видны следы ходов короедов. Средний диаметр стволов мертвых деревьев 12–20 см. Кустарниковый ярус высотой 3,0–3,5 м образован бузиной сибирской (*Sambucus sibirica*), проективное покрытие кустарникового яруса 10–20 %. Травяной ярус 80–85 см высотой образован доминантами кострецом безостым и пыреем ползучим, из злаков также в небольшом обилии встречается ежа сборная, горошек заборный, крапива двудомная (на 100 м² обнаружено 5 видов растений), общее проективное покрытие травяного яруса 85 %. Единично встречается возобновление сосны примерно 6–10 летнего возраста.

В 2 км от д. Ключки были описаны посадки лесных культур – сосняк кострецовый, 20 % деревьев засохли. Высота основного яруса 18–20 м, высота мертвых деревьев 14–16 м. Средний диаметр стволов сосны 18 см, максимальный 22–23 см. Расстояние между деревьями 3–4 м, присутствуют поваленные деревья. В подросте встречается клен американский (*Acer negundo*) 4–6 м, бузина сибирская (*Sambucus sibirica*) 3–3,5 м. Общее проективное покрытие травяного яруса 80 %, травостой одноярусный 70 см высотой. Единственный доминант – кострец безостый (*Bromopsis inermis*) с проективным покрытием 50 %, в небольшом обилии встречается крапива двудомная (*Urtica dioica*), репешок волосистый (*Agrimonia pilosa*), горошек заборный (*Vicia cracca*), будра плющевидная (*Glechoma hederaceae*), пустырник татарский (*Leonurus tataricum*), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*). Из папоротников изредка встречается кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*) и щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*). Клен американский (*Acer negundo*) и бузина сибирская (*Sambucus sibirica*) активно возобновляются, высота растений до 70 см.

Берёзовые леса. На территории Касмалинского заказника берёзовые леса приурочены к западинам с близким стоянием грунтовых вод или к межгрядным понижениям, в пойме р. Касмалы. Березняки заболоченные представлены березняками осоковыми, березняками разнотравными. Березняк заболоченный осоковый представляет собой вариант заболоченного леса с господством в травяном покрове осок.

В древесном ярусе преобладает берёза белая (*Betula alba*) высотой до 15 м и диаметром ствола около 15 см, сомкнутость крон составляет 0,5. В подлеске встречается смородина красная (*Ribes rubrum*). Доминантами травяного покрова являются осока острая (*Carex acuta*), крапива двудомная (*Urtica dioica*). В травостое выделяются два подъяруса. Первый подъярус 120 см высотой образован крапивой двудомной (*Urtica dioica*), лабазником вязолистным (*Filipendula ulmaria*). Второй подъярус высотой 30–50 см представлен осокой острой (*Carex acuta*), о. береговой (*C. riparia*), сабельником болотным (*Comarum palustre*). Проективное покрытие травяного яруса – 50 %.

Видовая насыщенность достигает 20 видов. Злаковая основа не выражена, разнотравье представлено видами: калужница болотная (*Caltha palustris*), щавель водный (*Rumex aquaticus*), лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), паслён Китагавы (*Solanum kitagawae*), змеевик большой (*Bistorta major*), горец развесистый (*Persicaria lapathifolia*), подмаренник мягкий (*Galium mollugo*) и др. Из мхов встречаются: сфагнум оттопыренный (*Sphagnum squarrosum*), дикранум многоножковый (*Dicranum polysetum*).

В долине р. Касмалы был описан березняк заболоченный разнотравно-лабазниково-крапивный. Древостой одноярусный 8–10 м высотой образован березой белой (*Betula alba*) и березой повислой (*B. pendula*), средний диаметр ствола 18 см, сомкнутость крон 0,7–0,8. Кустарниковый ярус высотой до 2,5 м образует ива козья (*Salix caprea*), во втором подъярусе 110 см смородина красная (*Ribes rubrum*), общее проективное покрытие кустарникового яруса может достигать 20 %. Общее проективное покрытие травянистого яруса 75–80 %, высота 150 см. Из злаков встречается тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), папоротники представлены телиптерисом болотным (*Thelypteris palustris*) и кочедыжником женским (*Athyrium filix-femina*), всего в травостое отмечено 17 видов растений. Группа краснокнижных видов представлена белокрыльником болотным (*Calla palustris*) и вахтой трехлистной (*Menyanthes trifoliata*) (Красная книга ..., 2006).

Там же в пойме р. Касмалы был описан березняк заболоченный крапивно-телиптерисово-осоковый. Формула состава древостоя 10Б. Древостой одноярусный высотой 12–14 м образован березой белой (*Betula alba*) и повислой (*B. pendula*), возрастом до 50 лет. Из кустарников встречается смородина красная (*Ribes rubrum*). Общее проективное покрытие травянистого яруса 60 %, высота первого подъяруса 150 см, второго – 60 см. Разнотравье представлено крапивой двудомной (*Urtica dioica*), лабазником вязолистным (*Filipendula ulmaria*), чистецом болотным (*Stachys palustris*), вехом ядовитым (*Cicuta virosa*), щавелем водным (*Rumex aquaticus*), незабудкой болотной (*Myosotis palustris*), зюзником европейским (*Lycopus europaeus*) и др. Всего в составе травостоя отмечено 15 видов растений.

Смешанные леса. Смешанные леса представлены различными вариантами с доминированием в древостое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), осины обыкновенной (*Populus tremula*), берёзы повислой (*Betula pendula*).

Приведем характеристику купеново-коротконожкового сосново-осиново-березового леса.

Состав древесных пород 2С3О5Б. Древостой двухъярусный, первый ярус образован сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris*), высотой до 25–30 м. Второй ярус (15–20 м) – осинной обыкновенной (*Populus tremula*), берёзой повислой (*Betula pendula*). Средний возраст сосен 80 лет, средний диаметр стволов 30 см, максимальный – 40 см. Средний возраст берёз и осин – 40 лет, диаметр – 20 см, максимальный – 25 см.

Кустарниковый ярус представлен караганой древовидной (*Caragana arborescens*), клёном ясенелистным (*Acer negundo*), черёмухой обыкновенной (*Padus avium*).

Проективное покрытие травяного яруса – 60 %. Выделяются два подъяруса. Первый подъярус 80 см высотой образован коротконожкой перистой (*Brachypodium pinnatum*), дудником лесным (*Angelica sylvestris*), серпухой венценосной (*Serratula coronata*), пустороберником обнажённым (*Cenalophium denudatum*). Второй подъярус (20 см) составляют: костяника (*Rubus saxatilis*), купена душистая (*Polygonatum odoratum*), подмаренник северный (*Galium boreale*), медуница мягкая (*Pulmonaria mollis*) и др.

В травостое отмечается 15 видов растений, большинство из них имеет проективное покрытие около 1 %, и только у коротконожки перистой (*Brachypodium pinnatum*) проективное покрытие составляет 25 %, у купены душистой (*Polygonatum odoratum*) – 15 %. Из разнотравья в травостое отмечается кровохлёбка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*), хвощ зимующий (*Equisetum hyemale*), мята полевая (*Mentha arvensis*), подмаренник северный (*Galium boreale*), медуница мягкая (*Pulmonaria mollis*) и др.

Луга. На территории Касмалинского заказника выделены формации настоящих суходольных разнотравно-злаковых лугов, вейниковых лугов, мятликово-тонконогово-кострецовых и мятликовых суходольных лугов на обыкновенных и выщелоченных черноземах, лугово-черноземных почвах.

Приведём геоботаническую характеристику мятликово-тонконогово-кострецового суходольного луга.

Доминирующими видами являются мятлик узколистый (*Poa angustifolia*), тонконог гребенчатый (*Koeleria cristata*), кострец безостый (*Bromopsis inermis*).

Всего в травостое отмечено 12 видов высших сосудистых растений. Травостой 2-ярусный: первый подъярус 90 см высотой образован генеративными побегами костреца безостого (*Bromopsis inermis*), мятлика узколистого (*Poa angustifolia*). Второй подъярус 30 см высотой составляет разнотравье: лапчатка серебристая (*Potentilla argentea*), горошек заборный (*Vicia sepium*), полынь эстрагон (*Artemisia dracunculus*). Бобовые представлены люцерной серповидной (*Medicago falcata*). Общее проективное покрытие 80 %.

Кострецовые луга имеют довольно густой травостой, в сложении которого принимают участие злаки: кострец безостый (*Bromopsis inermis*), мятлик узколистый (*Poa angustifolia*), тонконог гребенчатый (*Koeleria cristata*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*). Разнотравье представлено небольшим количеством видов, среди которых выделяются лапчатка серебристая (*Potentilla argentea*), мелкопестник канадский (*Erigeron canadensis*), полынь метельчатая (*Artemisia scoparia*). Из бобовых встречаются горошек заборный (*Vicia sepium*), люцерна серповидная (*Medicago falcata*).

На территории Касмалинского заказника отмечены разнотравно-злаковые остепнённые луга с участием следующих видов растений: мятлик узколистый (*Poa angustifolia*), ковыль перистый (*Stipa pennata*), тимофеевка луговая (*Phleum phleoides*), тонконог гребенчатый (*Koeleria cristata*), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), жабрица порезниковая (*Seseli libanotis*). Из бобовых отмечена люцерна серповидная (*Medicago falcata*).

Кроме того, следует выделить деградированные суходольные луга, возникшие на месте вырубки соснового леса, в основном это крапивно-бодяковая и медуницево-крапивно-бодяковая ассоциации.

Доминирующими видами являются крапива двудомная (*Urtica dioica*), бодяк разнолистный (*Cirsium heterophyllum*) и медуница мягкая (*Pulmonaria mollis*).

Всего в травостое отмечено 16 видов высших сосудистых растений. Травостой представлен двумя подъярусами. Средняя высота травостоя в первом подъярусе составляет 180 см (бодяк разнолистный, крапива двудомная). Второй подъярус с высотой 30–50 см представлен осокой большехвостой (*Carex macroura*), лапчаткой серебристой (*Potentilla argentea*), подмаренником северным (*Galium boreale*), медуницей мягкой и др. Общее проективное покрытие 90 %.

Из злаков встречается пырейник (*Elymus* sp.). Разнотравье представлено коровяком обыкновенным (*Verbascum thapsus*), душицей обыкновенной (*Origanum vulgare*), хмелем обыкновенным (*Humulus lupulus*), лапчаткой серебристой (*Potentilla argentea*), медуницей мягкой (*Pulmonaria mollis*). Бобовые представлены горошком мышиным (*Vicia cracca*).

Из кустарников встречаются: малина обыкновенная (*Rubus idaeus*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*), бузина сибирская (*Sambucus sibirica*), клен американский (*Acer negundo*).

Степи. В 1.5 км от с. Ключки был описан участок лапчатково-осочково-ковыльной степи. Доминирующими видами являются ковыль перистый (*Stipa pennata*), лапчатка серебристая (*Potentilla argentea*), осока низкая (*Carex supina*).

Общее проективное покрытие 70 %. Травостой 3-ярусный, 1 подъярус 85 см образован степными злаками: ковылем перистым (*Stipa pennata*), тимофеевкой степной (*Phleum phleoides*) и высокотравьем, второй подъярус 45–50 см образован мятликом узколистным (*Poa angustifolia*) и разнотравьем, в 3 подъярусе доминирует степная осока низкая (*Carex humilis*). Из бобовых присутствует остролодочник колокольчатый (*Oxytropis campanulata*). Разнотравье представлено змееголовником поникшим (*Dracocephalum nutans*), вероникой белойочной (*Veronica incana*), качимом высоким (*Gypsophylla altissima*), полынью замещающей (*Artemisia commutata*), подмаренником настоящим (*Galium verum*), ворсянкой бледно-желтой (*Scabiosa ochroleuca*), клубникой (*Fragaria viridis*), касатиком русским (*Iris ruthenica*) и др. Всего в травостое отмечено 18 видов высших сосудистых растений.

Флористическое богатство заказника определяется примерно в 300 видов. При позднелетнем обследовании было установлено 180 видов растений. Из них редкими видами на территории Алтайского края являются: гнездоцветка клобучковая (*Neottianthe cucullata*), башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus*), б. крупноцветковый (*C. macranton*), б. капельный (*C. guttatum*), ковыль перистый (*Stipa pennata*), липарис Лезеля (*Liparis loeselii*), ятрышник шлемоносный (*Orchis militaris*), ладьян трехраздельный (*Corallorhiza trifida*), белокрыльник болотный *Calla palustris*, вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*), щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*), щ. гребенчатый (*Dryopteris cristatum*) (Красная книга ..., 2006).

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д., Гуричева Н. П., Иванина Л. И. Растительный покров и природные кормовые угодья Алтайского края // Природное районирование Алтайского края. – М.: Изд-во АН СССР, 1958. – С. 135–202.

Хрусталева И. А., Петров В. Ю., Куприянов А. Н. Касмалинский заказник // Красная книга Алтайского края. Особо охраняемые природные территории. – Барнаул, 2009. – С. 66–69.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. – Барнаул: ОАО «ИПП «Алтай», 2006. – 262 с.

Куминова А. В., Вагина Т. А., Лапина Е. И. Геоботаническое районирование юго-востока Западно-Сибирской низменности / Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1963. – С. 35–62.

УДК 582.89+504.062.2(574.42)

Состояние популяций и запасы *Veratrum lobelianum* Bernh. на хребте Ивановский

State of populations and stocks of *Veratrum lobelianum* Bernh. on the Ivanovsky ridge

С. А. Кубентаев¹, А. Н. Данилова²

S. A. Kubentaev, A. N. Danilova

Алтайский ботанический сад, ул. Ермакова, 1, г. Риддер, Восточно-Казахстанская область, 071300, Республики Казахстан
E-mail: kubserik@mail.ru1, altai_bs@mail.ru2

Реферат. В статье приводится фитоценотическая характеристика четырёх ценопопуляций *Veratrum lobelianum* Bernh., описанных на горных массивах хребта Ивановский. Определены сырьевые запасы и проанализировано внутривидовое разнообразие по комплексу метрических признаков. Ивановская популяция чемерицы Лобеля имеет значительные объёмы зарослей и представляет интерес для промышленных заготовок лекарственного сырья в целях обеспечения фармацевтической промышленности всей страны.

Summary. В статье приводится фитоценотическая характеристика четырёх ценопопуляций *Veratrum lobelianum* Bernh., описанных на горных массивах хребта Ивановский. Определены сырьевые запасы и проанализировано внутривидовое разнообразие по комплексу метрических признаков. Ивановская популяция чемерицы Лобеля имеет значительные объёмы зарослей и представляет интерес для промышленных заготовок лекарственного сырья в целях обеспечения фармацевтической промышленности всей страны.

Данная работа была выполнена в рамках государственного грантового проекта «Изучение лекарственных растений Казахского Алтая, применяемых в официальной и народной медицине, оценка их распространения, сырьевых запасов и возможности практического применения»

Казахстанский Алтай по видовому составу лекарственных растений является лидирующим регионом Казахстана (Котухов и др., 2015). Ресурсы многих видов лекарственных растений на территории имеют значительные объёмы и представляют интерес для промышленных заготовок (Гемеджиева, 2015). В связи с вышесказанным, определение ресурсов лекарственных растений и ежегодно возможных объёмов заготовок лекарственного сырья является актуальным и будет служить рационализации использования растительных ресурсов, как на региональном, так и на общенациональном уровне.

Veratrum lobelianum Bernh. in Schrad. N. Journ., 1807, 2, II: 356. Чемерица Лобеля – мезопсихрофит с Евразийским распространением, растёт на заливных лугах, по сырым травянистым и лесным склонам, в горах поднимается до субальпийского пояса. Распространение: Европ. часть быв. СССР, Кавказ, Ср. Азия, Зап. и Вост. Сибирь, Зап. Европа, Балканы, Средиземноморье. В Казахстане встречается в З. Ирт., 12. Зайс., 18. Балх. – Алак., 22 Алтай, 23. Тарб., 24. Джунг. Алат., 25. Заил. Кунг. Алат (Флора Казахстана, 1958).

Исследования проводились маршрутно-рекогносцировочным методом (Быков, 1957). При составлении фитоценотической характеристики ценопопуляции использовался классический метод с визуальной оценкой количества особей по шкале Друде (Быков, 1970). Статистическую обработку материала проводили согласно рекомендациям Г. Н. Зайцева (1973). Для определения запасов сырья чемерицы Лобеля использованы «Методические указания по изучению ресурсов лекарственных растений Сибири» (Положий и др., 1988).

Veratrum lobelianum Bernh. – сильно ядовитое растение. Содержит алкалоиды, углеводы, каротины, флавоноиды. Сырьё – все растение. Используется как противоопухолевое, антибактериальное, фунгицидное, гипотензивное, рвотное, противоотечное, кардиотоническое (Растительные ресурсы ..., 1994; Суладзе, 2006). В народной медицине Казахского Алтая применяется в виде отвара из травы и чая при застарелых простудных заболеваниях у детей, при сухом кашле, головных болях. Ванны из отвара листьев приме-

няются как косметическое средство. С лекарственной целью собираются побуревшие листья в фазу созревания семян.

Анализ имеющихся сведений по запасам сырья чемерицы Лобеля показал, что в Казахском Алтае на хр. Сарымсақты, Нарымский, Курчумский, Листвяга ресурсосведческие исследования этого вида проводились Р.А. Егеубаевой и др. (2007), Э.В. Кузьминым и др. (2007, 2012) и Н. Г. Гемеджиевой и др. (2012). Нами исследована популяция *Veratrum lobelianum* в юго-западной части Казахского Алтая на хр. Ивановский, который входит в состав Юго-Западного Алтая. Восточная часть хребта, как наиболее высокая – около 2900 м, начинается у восточной границы Казахстана, у истоков рек Белой и Черной Убы и тянется на запад до долины р. Громатуха в окр. г. Риддер. На юге граничит с хр. Ульбинский, с северо-запада р. Громатуха отделяет его от хр. Убинский. Высотные отметки лежат в пределах 2000–2900 м над ур. м. (Щербакова, 1987).

Популяция *Veratrum lobelianum*, условно названная нами по месту нахождения как ивановская находится на северо-западном склоне хребта, в верхнем течении р. Большая Поперечка. Занимает склон закрытой древней морены с хорошо выраженным почвенным горизонтом. Подстилающий слой представлен обломками горной породы. Входит на открытых участках в состав кедрово-лиственничных формаций и альпийских лугов в виде отдельных массивов. Общая площадь составляет более 200 га (рис. 1).

В границах ивановской популяции по составу ценофлоры выделены 4 ценопопуляции: соснореево-чемерицевая (*Veratrum lobelianum*, *Saussurea latifolia* Ledeb.), соснореево-зопниково-чемерицевая (*Veratrum lobelianum*, *Phlomis alpina* (Pall.) Adyl. *Saussurea latifolia* Ledeb.); лютиково-чемерицево-дорониновая (*Doronicum altaicum* Pall., *Veratrum lobelianum*, *Ranunculus grandifolius* C.A. Mey.), чемерицево-маралькорневая (*Veratrum lobelianum*, *Rhaponticum chartamoides* (Willd.) Iljin = *Stemmacantha chartamoides* (Willd.) M. Dittrich).

Характеризуемые ниже ценопопуляции отражают наиболее типичные места произрастания исследуемого вида на хр. Ивановский с учетом ярусных доминантов, морфометрических параметров, ресурсных показателей.



Рис. 1. Ивановская популяция *Veratrum lobelianum* Bernh.

Соснуреево-чемерицевая ценопопуляция (*Veratrum lobelianum*, *Saussurea latifolia*) занимает 60 га. Координаты местонахождения: 50°19'16» с. ш. 83°52'51» в. д., 1530–1812 м над ур. м. (рис. 2). Рельеф бугристый в виде пологих гряд, ориентированных с юго-запада на северо-восток. Почвенный слой хорошо выражен, образован рыхлыми горно-луговыми, обогащёнными гумусом почвами. Напочвенный покров умеренно развит, представлен опадом, толщина которого 2–5 см, вес 60 гр/м². В роли доминанта выступают *Veratrum lobelianum* – сор₂, *Saussurea latifolia* – сор₁ – сп. Общее проективное покрытие 100 %.

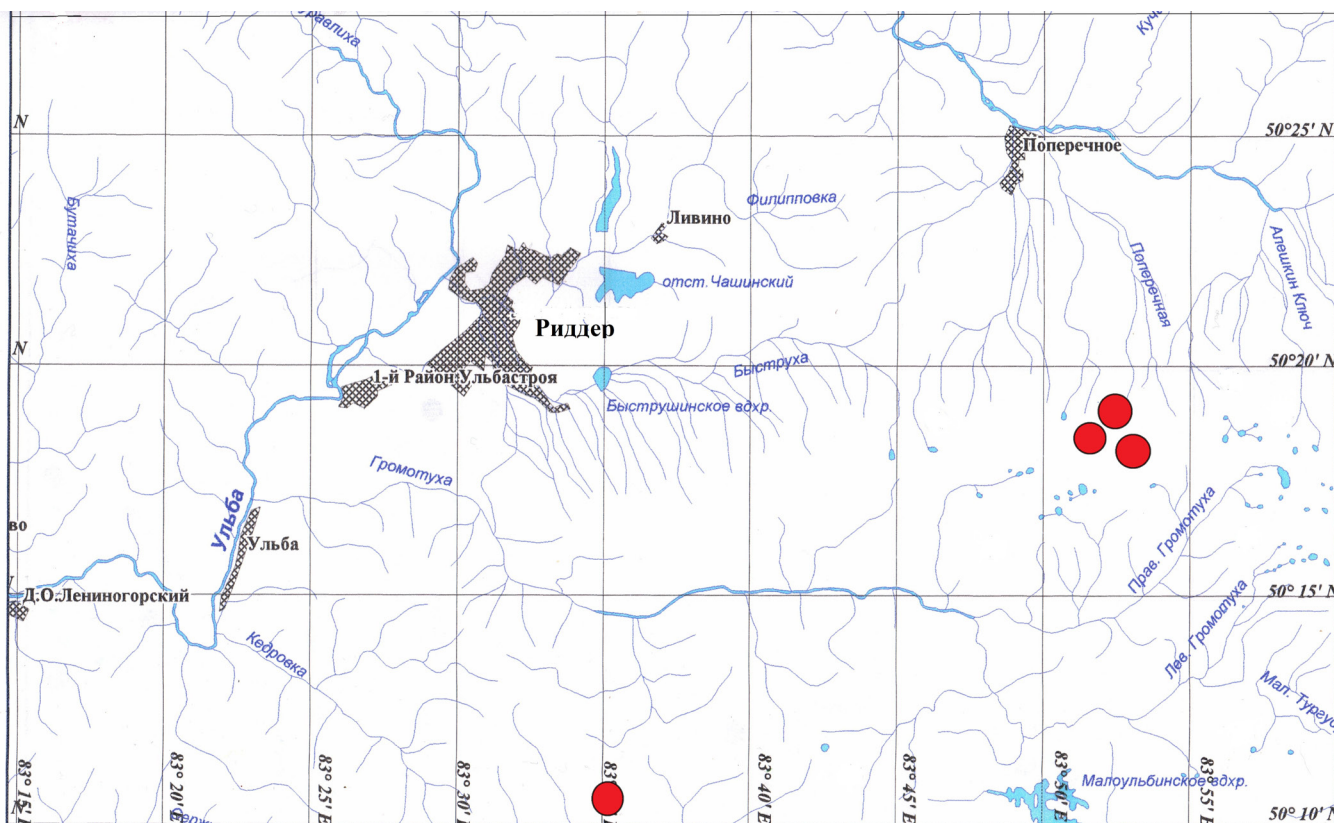


Рис. 2. Картограмма местонахождения *Veratrum lobelianum* Bernh.

Древесный ярус слабо выражен. Участок обрамлён зарослями *Pinus sibirica* Du Tour or (Loudon) Mayr – sol, *Larix sibirica* Ledeb. – sol. Изредка по площади ценопопуляции разбросаны низкорослые растения *Betula pendula* Roth полнотой 01–02. Кустарниковый ярус не сформирован. Травостой хорошо развит, беден в видовом отношении, четко трехъярусный.

Первый ярус, высотой 120–150 см, формируют *Veratrum lobelianum* Bernh. – сор₂. На его долю в покрытии приходится 20 % от общего. Из второстепенных видов встречаются *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. – sol, *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn. – s.

Во втором ярусе, высотой 80–120 см, доминирует *Saussurea latifolia* – сор₁–сп, с долей участия в покрытии – 30 %. Из сопутствующих видов встречаются *Geranium albiflorum* Ledeb. – sol, *Ranunculus grandifolius* – сор₂, *Solidago virgaurea* L. – sp–sol, *Phlomis alpina*, *Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link. – sp, *Hedysarum theinum* Krasnob. – sp, *Carex aterrima* Hoppe – sol, *Poa pratensis* L. – sol, *Doronicum altaicum* Pall. – sol, *Pedicularis proboscidea* Stev. – s, *Rumex acetosa* L. – s, *Ptarmica ledebourii* (Heimerl) Klok. – sp, *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz – s. На долю второго яруса в покрытии приходится 55 %.

Третий ярус, высотой 15–40 см, сформирован *Viola uniflora* L. – сор₂, *Alchemilla acutiloba* Opiz – sol, *Geranium albiflorum* Ledeb. На долю третьего яруса в покрытии приходится 25 %.

Ценопопуляция соснуреево-зопниково-чемерицевая (*Veratrum lobelianum*, *Phlomis alpina*, *Saussurea latifolia*) занимает площадь в 50 га. Координаты местонахождения: 50°19'18» с. ш. 83°52'55» в. д., 1788 м над ур. м. (рис. 2). Рельеф выровненный со слабо выраженной бугристостью. Почвенный слой хорошо выражен, образован горно-луговыми почвами с незначительным включением мелкого щебня. Напочвенный покров развит, представлен слабо перепревшим грубым опадом толщиной 1,5 – 2 см, весом – 50 гр/м².

Ценопопуляция окружена с юго-запада и северо-востока лиственнично-кедровым древостоем (*Pinus sibirica*, *Larix sibirica*). Кустарниковый ярус не сформирован. Травостой развит, представлен тремя ярусами. Общее проективное покрытие 100 %.

Первый ярус, высотой 140–170 см, представлен *Veratrum lobelianum* – сор₃ с покрытием 40 %. Из второстепенных видов встречаются *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. – сол, *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn. – сп, *Rhaponticum chartamoides* – сп.

Второй ярус хорошо сформирован, представлен *Saussurea latifolia* – сос, в покрытии на его долю приходится 60 %. Субдоминантом выступает *Phlomis alpina* – сор₁, доля которого в покрытии составляет 25%. Из сопутствующих видов встречаются *Hedysarum theinum* – сп, *Pedicularis proboscidea* – сол, *Ranunculus grandifolius* – сор₂, *Geranium albiflorum* – сп, *Doronicum altaicum* – сол, *Poa pratensis* – сол, *Rumex acetosa* – с, *Ptarmica ledebourii* (Heimerl) Klok. – сп, *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz – с, *Anthoxanthum odoratum* L. – сол, *Carex tripartita* – сп.

Третий ярус слабо выражен, с покрытием 20 %, представлен *Viola biflora* L. – сор₂, *Dracocephalum grandiflorum* L. – сол, *Swertia obtusa* Ledeb. – сол, *Alchemilla acutiloba* Opiz – сп, единично встречается *Cerastium pauciflorum* Stev. ex Ser. – сол.

Ценопопуляция лютиково-чемерицево-дорониковая (*Doronicum altaicum*, *Veratrum lobelianum*, *Ranunculus grandifolius*) размещена на юго-западном склоне закрытой древней морены. Общая площадь ценопопуляции 80 га. Координаты местонахождения: 50°19'15» с. ш. 83°52'44» в. д., 1810 м над ур. м. (рис. 2). Рельеф выровненный, слабобугристый с хорошо развитым почвенным слоем. Почвы горно-луговые со значительным включением мелкого щебня. Почвенный горизонт – 40–60 см, подстиляющий слой – обломки горной породы. Общее проективное покрытие 100 %. Травостой хорошо развит, беден в видовом отношении, четко трехъярусный.

Первый ярус, высотой 150–180 см, представлен *Veratrum lobelianum* – сор₃, *Calamagrostis neglecta* sp. В покрытии на первый ярус приходится 30 %.

Второй ярус, высотой 90–140 см, сформирован *Doronicum altaicum* – сор₁, с покрытием 50 %. Второстепенные виды: *Geranium albiflorum* – сол, *Ranunculus grandifolius* – сор₂, *Phlomis alpina* – сп, *Aquilegia glandulosa* – сп, *Hedysarum theinum* – сп, *Carex aterrima* – сол, *Ptarmica ledebourii* – сп, *Poa pratensis* – сол, *Doronicum altaicum* сол, *Pedicularis proboscidea* – с, *Rumex acetosa* – с, *Tripleurospermum perforatum* – с. *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. – сол, *Schulzia crinita* (Pall.) Spreng. – сол.

Третий ярус беден в видовом отношении, составлен *Anthoxanthum odoratum* L. – сол, *Solidago virgaurea* L. – сп – сол, *Alchemilla acutiloba* Opiz – сп, *Phleum alpinum* L. – сол, *Festuca borissii* Reverd. – сол, *Swertia obtusa* Ledeb. – сол. В покрытии на третий ярус приходится 20 %.

Ценопопуляция чемерицево-маральеekorневая (*Veratrum lobelianum*, *Rhaponticum chartamoides*) входит в состав чемерицево-разнотравных альпийских лугов, занимая 30 га. Координаты местонахождения: 50°11'19» с. ш. 83°35'15» в. д., 1720 м над ур. м. (рис. 2). Рельеф сложный с пологими продолговатыми грядами. Почвенный слой выражен, образован горными суглинками с незначительным включением щебня. Напочвенный покров слабо выражен, представлен грубым опадом.

Травостой хорошо развит, четко трехъярусный. Общее проективное покрытие – 100 %.

Первый ярус сформирован *Veratrum lobelianum* – сор₃, на его долю в покрытии приходится 25 % от общего; *Rhaponticum chartamoides* – сор₁, его доля в покрытии составляет около 20 %. Из сопутствующих видов встречаются *Angelica decurrens* – сол, *Dactylis glomerata* – сол, *Saussurea latifolia* – сол, *Cirsium helenioides* (L.) Hill – сп, *Sanguisorba alpina* Bunge – сол, *Heracleum dissectum* Ledeb. – сол, *Alopecurus pratensis* L. – сол, *Crepis sibirica* L. – сол.

Второй ярус представлен *Solidago virgaurea* – сп – сол, *Ranunculus grandifolius* – сол, *Geranium albiflorum* – сол, *Trollius altaicus* C.A. Mey – с – сол, *Rumex acetosa* – сол, *Ptarmica ledebourii* Klok. – сол, *Poa pratensis* – сол, *Euphorbia pilosa* L. – сп, *Doronicum altaicum* – сол, *Lathyrus gmelini* Fritsch – сол, *Pedicularis proboscidea* – сол, *Tanacetum vulgare* L. – сол, *Carex aterrima* – сп, *Agrostis gigantea* Roth – сол, *Potentilla chrysantha* – сол. В покрытии на долю второго яруса приходится 60 %.

Третий ярус формируют *Viola disjuncta* W. Beck – сп, *Trifolium pratense* L. – сол, *Alchemilla acutiloba* – сп, *Swertia obtusa* Ledeb. – сол. В покрытии на долю третьего яруса приходится 15 %.

Для определения оптимальных условий произрастания вида в исследованных ценопопуляциях в фазу массового цветения учитывались плотность особей на единице площади и их морфометрические параметры, на основании которых были отобраны в культуру перспективные формообразы (табл. 1).

Таблица 1

Количественные показатели *Veratrum lobelianum* и уровень их изменчивости в ценопопуляциях на хр. Ивановском

Показатели	Ценопопуляция							
	соссюреево-чемерицевого фитоценоза		соссюреево-зопниково-чемерицевого фитоценоза		лютиково-чемерицево-дороницевого фитоценоза		чемерицево-маралькорневого фитоценоза	
	M ± m	C _v , %	M ± m	C _v , %	M ± m	C _v , %	M ± m	C _v , %
Количество генеративных особей, шт./м ²	6,0 ± 0,6	38 высокий	4,9 ± 0,8	62 очень высокий	4,9 ± 0,8	62 очень высокий	6,3 ± 0,7	40 высокий
Количество вегетативных особей, шт./м ²	9,3 ± 0,6	31 высокий	6,5 ± 3,2	49 очень высокий	6,7 ± 0,7	41 очень высокий	5,5 ± 0,8	43 очень высокий
Высота генеративных растений, см	148,0 ± 3,7	10 низкий	133,9 ± 3,1	9 низкий	139,4 ± 0,6	11 низкий	138,1 ± 4,2	13 средний
Длина соцветия, см	48,0 ± 2,1	17 средний	46,2 ± 2,4	средний	52,5 ± 2,2	16 средний	48,5 ± 2,2	18 средний

Таблица 2

Сырьевые запасы *Veratrum lobelianum* Bernh. на хр. Ивановский

Ценопопуляция	Площадь, занимаемая видом, га	Урожайность воздушно-сухого сырья, кг/га		Эксплуатационный запас воздушно-сухого сырья, т		Объем возможных ежегодных заготовок воздушно-сухого сырья, т	
		наземной части	корней	наземной части	корней	наземной части	корней
Соссюреево-чемерицевая (<i>Veratrum lobelianum</i> , <i>Saussurea latifolia</i>)	60	6730	5490	403,8	329,4	80,76	32,94
Соссюреево-зопниково-чемерицевая (<i>Veratrum lobelianum</i> , <i>Phlomidoides alpine</i> , <i>Saussurea latifolia</i> Ledeb.)	50	5140	3320	257,2	166,7	51,4	16,6
Лютиково-чемерицево-дороницево-маралькорневая (<i>Doronicum altaicum</i> , <i>Veratrum lobelianum</i> , <i>Ranunculus grandifolius</i>)	80	4020	2695	321,6	215,6	64,32	21,56
Лютиково-чемерицево-дороницево-маралькорневая (<i>Doronicum altaicum</i> , <i>Veratrum lobelianum</i> , <i>Ranunculus grandifolius</i>)	30	4150	5160	124,5	154,8	24,9	15,48

Ценопопуляция соссюреево-чемерицевая отличается высокой плотностью генеративных и вегетативных особей, $6,0 \pm 0,60$ шт./м² и $9,3 \pm 0,8$ шт./м² с высоким варьированием признаков на уровне 31–38 %. В чемерицево-маралькорневой ценопопуляции очень высокая амплитуда варьирования (C_v 40 %) выявлена для показателя плотности генеративных растений на единице площади и самая их высокая численность $6,3 \pm 0,7$ шт./м².

Для ценопопуляций соссюреево-зопниково-чемерицовой и лютиково-чемерицево-дорониковой отмечена средняя плотность генеративных растений ($4,9 \pm 0,8$ шт./м²) и вегетативных особей ($6,56,3 \pm 0,7$ шт./м²) с очень высоким уровнем варьирования этих параметров, 62 % и 41–49 % соответственно. Во всех ценопопуляциях количественные показатели высоты генеративных побегов и длины соцветия отличаются незначительно. Для этих параметров установлена низкая и средняя изменчивость признаков от 9 до 11 % и 16 до 20 % соответственно.

Таким образом, высокие и средние показатели обилия генеративных и вегетативных особей в популяции с высокой амплитудой варьирования свидетельствуют о благоприятных условиях для произрастания вида на хр. Ивановском. Менее изменчивыми оказались признаки: высота генеративных растений и длина соцветия. По высоким и средним показателям варьирования популяционных признаков перспективными для отбора формообразцов в интродукцию являются чемерицево-маральева и соссюреево-чемерицево-ценопопуляции.

Для сбалансированного использования в качестве лекарственного сырья нами определен ресурсный потенциал *Veratrum lobelianum* для каждой исследованной ценопопуляции (табл. 2).

В соссюреево-чемерицовой ценопопуляции урожайность воздушно-сухого сырья надземной фитомассы составила 6730 кг/га и 5490 кг/га сухих корней; эксплуатационный запас – 403,8 т воздушно-сухого сырья надземной фитомассы и 329,4 т сухих корней. Ежегодно возможный объем заготовки воздушно-сухого сырья для надземной массы на этом участке составил 80,8 т и 32,9 т сухих корней.

В соссюреево-зопниково-чемерицовой ценопопуляции урожайность воздушно-сухого сырья надземной массы составила 5140 кг/га и 3320 кг/га сухих корней; эксплуатационный запас соответственно 257,2 т надземной массы и 166,7 т сухих корней. Объем ежегодно возможной заготовки сырья в воздушно-сухом виде составил 51,4 т надземной массы и 16,6 т корней.

В лютиково-чемерицево-дорониковой ценопопуляции урожайность воздушно сухого сырья надземной массы составил 4020 кг/га и 2695 кг/га сухих корней; эксплуатационный запас воздушно сухого сырья надземной массы – 321,6 т и 215,6 т сухих корней с объемом ежегодно возможной заготовки сухого сырья 64,3 т надземной массы и 21,56 т корней.

В чемерицево-маральеekorневой ценопопуляции урожайность воздушно-сухого сырья надземной массы генеративных побегов составил 4150 кг/га и 5160 кг/га сухих корней; эксплуатационный запас воздушно сухого сырья надземной массы – 124,5 т и 154,8 т сухих корней с объемом ежегодно возможной заготовки сухого сырья 24,9 т надземной массы и 15,48 т корней.

Суммарный эксплуатационный запас сухого сырья *Veratrum lobelianum* в обследованных ценопопуляциях на хр. Ивановский составил 1107,1 т надземной массы и 866,5 т корней с объемом возможной ежегодной заготовки соответственно 221,38 т и 33,7 т на общей площади 220 га.

Таким образом, Ивановская популяция чемерицы Лобеля имеет значительные объёмы зарослей и представляет интерес для промышленных заготовок лекарственного сырья в целях обеспечения фармацевтической промышленности Республики Казахстан.

ЛИТЕРАТУРА

- Быков Б. А.** Геоботаника. – Алма-Ата: Изд-во Академии наук КазССР, 1957. – 287 с.
- Быков Б. А.** Введение в фитоценологию. – Алма-Ата: Издательство АН КазССР, 1970. – 226 с.
- Гемеджиева Н. Г., Кузьмин Э. В., Айдарбаева Д. К., Бекетаев Б. Б.** Ресурсы лекарственных растений Нарымского хребта // Растительный мир и его охрана (Материалы Международной научной конференции, посвященной 80-летию Института ботаники и фитоинтродукции). – Алматы, 2012. – С. 417–420.
- Зайцев Г. Н.** Методика биометрических расчётов. – М.: Наука, 1973. – 150 с.
- Гемеджиева Н. Г.** Анализ видового и ресурсного потенциала лекарственной флоры Казахстана // Проблемы ботаники и Южной Сибири и Монголии. Сб. науч. статей по материалам 14 научно-практической конференции (Барнаул, 25–29 мая 2015). – Барнаул: Изд-во Алтайского гос. ун-та, 2015. – С. 173–181.
- Егеубаева Р. А., Гемеджиева Н. Г., Кузьмин Э. В., Айдарбаева Д. К., Нурмоханова А. С.** Запасы лекарственных растений Куршумского хребта // Растительный мир и его охрана: Труды междунар. конф., посвящ. 75-летию Института ботаники и фитоинтродукции. – Алматы, 2007. – С. 349–351.
- Котухов Ю. А., Данилова А. Н., Кубентаев С. А.** Перечень лекарственных растений Казахстанского Алтая. – Риддер: Медиа-Альянс, 2015. – 156 с.

Кузьмин Э. В., Айдарбаева Д. К., Мырзагалиева А. Б. Чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.) и Чемерица черная (*Veratrum nigrum* L.) – ценные лекарственные растения Казахстана // Растительный мир и его охрана: Труды междунар. конф., посвящ. 75-летию Института ботаники и фитоинтродукции. – Алматы, 2007. – С. 356–360.

Кузьмин Э. В., Айдарбаева Д. К., Бекетаев Б. Б., Гемеджиева Н. Г. Распространение и запасы полезных растений на хр. Сарымсақты // Растительный мир и его охрана (мат. международной научной конференции, посвящ. 80-летию Института ботаники и фитоинтродукции. – Алматы, 2012. – С. 424–428.

Положий А. В., Некратова Н. А., Тимошок Е. Е. Методические указания по изучению лекарственных растений Сибири. – Абакан, 1988. – 91 с.

Флора Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1958. – Т. 2. – 291 с.

Растительные ресурсы России и сопредельных государств: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Butomaceae – Turphaceae. – СПб., 1994. – 271 с.

Суладзе Т. Ш., Вачнадзе В. Ю., Цакадзе Д. М., Гедеванишвили М. Д. и др. Динамика накопления алкалоидов *Veratrum lobelianum*, произрастающей в Грузии, и биологическая активность иервина // Химия природных соединений, 2006. – № 1. – С. 57.

Шербакова Л. И. Флора Восточной части Ивановского хребта: автореф. дисс... канд. биол. наук. – Алма-Ата, 1987. – 19 с.

УДК 581.52: 504.732+581.555.22(574)

Растительность Коскудукской лесной дачи и прилегающей части долины реки Чу (Казахстан)

Vegetation of Koskuduk forest area and the adjacent part of the Chu river valley

В. В. Лысенко, К. Усен, Л. А. Димеева, М. Масимжан, Е. Т. Аблайханов

V. V. Lyssenko, K. Ussen, L. A. Dimeyeva, M. Masimzhan, E. T. Ablaihanov

Институт ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК, ул. Тимирязева, 36-Д, г. Алматы, 050040, Республика Казахстан
E-mail: lyssenko@nur.kz, ussen.kapar@mail.ru, l.dimeyeva@mail.ru, nebo_07@mail.ru, mura08-88@mail.ru, fallen_angel@mail.ru

Реферат. Дана флористическая и фитоценотическая характеристика песков Мойынкум в пределах территории Коскудукской лесной дачи и прилегающей части долины р. Чу. Одним из основных факторов, определяющих разнообразие растительности, является рельеф местности. Основными рельефообразующими факторами в песках являются дефляционные и аккумуляционные процессы.

Summary. The floristic and phytocoenotic characteristics of Koskuduk forest area (the Moiyunkum sands) and the adjacent part of the Chu river valley is presented in the paper. The main factor of vegetation diversity is connected with topography of the area. The main relief-forming factors in the sands are deflation and accumulation processes.

В предпесковой полосе Мойынкумов, прилегающей к долине р. Чу, где грунтовые воды близки к дневной поверхности, но минерализованы, а рельеф выровнен, располагаются знаменитые Коскудукские саксаульники. Ввиду широкого распространения саксауловых лесов от реки Чу вглубь Мойынкумов для охраны и заготовки древесины саксаула в начале прошлого столетия (1903 г.) Царской Россией была организована Коскудукская лесная дача. Регулярно древесина саксаула отправлялись за пределы области по узкоколейной железной дороге, специально построенной для перевозки дров. В настоящее время на данной территории функционирует Коскудукское государственное учреждение по охране лесов и животного мира Министерства сельского хозяйства Республики Казахстан.

Мойынкумский флористический район, в пределах которого расположена территория исследования, по ботанико-географическому районированию относится к Сахаро-Гобийской пустынной области, Ирано-Туранской подобласти, Северо-Туранской провинции, Центрально-Северотуранской подпровинции в подзоне средних пустынь (Рачковская и др., 2003).

Природные условия района привели к возникновению и развитию следующего комплекса экзогенных геологических процессов: ветровая эрозия, засоление, плоскостной смыв, такырообразование, эоловая аккумуляция и перевевание. Засоление почв наблюдается повсеместно, особенно на территориях, прилегающих к долине р. Чу. Засоление хорошо фиксируется различными индикаторами-галофитами и поверхностными отложениями солей.

Определяющими факторами развития структуры растительного покрова территории являются дефицит влаги, резкая континентальность климата со значительными сезонными и суточными колебаниями температуры, интенсивная ветровая деятельность и засоление почв. Эти факторы ограничивают разнообразие растительности, как на видовом, так и на фитоценотическом и ландшафтном уровнях (Бижанова, Курочкина, 1989; Рачковская, 1995; Бижанова, 1998; Рачковская и др., 2003).

В подзоне средних пустынь распространены псаммофитнополынные, псаммофитнозлаковые, псаммофитнокустарниковые, смешанносаксауловые, белосаксауловые и черносаксауловые эколого-физиологические типы растительности. Псаммофитнополынные, псаммофитнозлаковые, псаммофитнокустарниковые типы приурочены к связанопесчаным почвам мелкобугристых закрепленных песков. Они формируют серии полынных сообществ с кустарниками, полукустарниками и совокупности серии сообществ еркековых, эфедровых и белоземельнополынных. Доминантами сообществ являются *Artemisia terrae-albae*, *Agropyron fragile*, *Ephedra distachya*, *Atraphaxis replicata*, *Convolvulus fruticosus*, *Stipa hohenackeriana*, *Krascheninnikovia ceratoides*. На разбитых песках – совокупности серий сообществ полынно-еркековых (*Agropyron fragile*,

Artemisia scoparia, *A. terrae-albae*) и терескеново-белоземельнопопынных (*Artemisia terrae-albae*, *Krascheninnikovia ceratoides*).

На связанопесчаных и пылевато-песчаных почвах встречается совокупность серий

белоземельнопопынно-смешанносаксауловых (*Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Artemisia terrae-albae*) сообществ на полого-бугристых и равнинных песках и совокупность серий растительных сообществ: попынно-псаммофитнокустарниково-смешанносаксауловых (*Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Calligonum aphyllum*, *Astragalus brachypus*, *Artemisia terrae-albae*, *A. arenaria*, *A. songarica*) на закрепленных мелкобугристых песках и осоково-белоземельнопопынно-смешанносаксауловых (*Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Artemisia terrae-albae*, *Carex physodes*) на слабозакрепленных бугристых и бугристо-грядовых песках. В смешанносаксаульниках отмечаются эбелековые (*Ceratocarpus utriculosus*), мохово-мелкотравные (*Ceratocarpus utriculosus*, *Carex physodes*, *Tortula caninervis*) производные сообщества на разбитых песках, в сочетании с белоземельнопопынно-биюргуновыми (*Anabasis salsa*, *Artemisia terrae-albae*, *Haloxylon aphyllum*, *Salsola orientalis*) сообществами на такырах.

Белосаксауловые (*Haloxylon persicum*) пустыни не заходят в северную подзону, а распространены в средних и южных пустынях на связанопесчаных почвах бугристо-грядовых песков. Совокупность серий сообществ белосаксауловых и псаммофитнокустарниковых представлена видами *Haloxylon persicum*, *Calligonum aphyllum*, *C. leucocladum*, *Astragalus brachypus*, *Ammodendron bifolium*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Artemisia scoparia*, *A. terrae-albae*, *A. albicerata*. В сочетании с терескеново-саксауловыми (*Haloxylon persicum*, *Krascheninnikovia ceratoides*) встречаются галофитнолуговые (*Karelinia caspia*, *Alhagi pseudalhagi*) сообщества, а на разбитых песках – попынники (*Artemisia scoparia*, *A. terrae-albae*) с эбелеком и изенем (*Ceratocarpus utriculosus*, *Kochia prostrata*).

В подзоне средних пустынь на связанопесчаных почвах распространены следующие сообщества черносаксаулового эколого-физиономического типа по закрепленным полого-бугристым пескам: 1) серия белоземельнопопынно-черносаксауловых сообществ в сочетании с осоково-еркеково-белосаксауловыми, ажреково-кейреуково-черносаксауловыми, попынно-псаммофитнокустарниковыми и однолетнесолянково-попынными сообществами; 2) совокупность серий сообществ попынно-черносаксауловых, мохово-травяных и псаммофитнокустарниковых. Кроме, *Haloxylon aphyllum*, *Artemisia terrae-albae* встречаются следующие виды: *Salsola arbuscula*, *S. orientalis*, *Artemisia santolina*, *A. songarica*, *A. leucodes*, *Ammodendron connohyi*, *Horaninovia ulicina*, *Corispermum aralo-caspicum*, *Tortula caninervis* (Бижанова, Курочкина, 1989; Бижанова, 1998).

На предпесковой слабоволнистой равнине, так называемой Кускудукской лесной даче, на связанопесчаных почвах закрепленных мелкобугристых песках нами описаны следующие псаммофитнокустарниковые сообщества: жузгуново-тамарисково-жантаковое с селитрянкой (*Alhagi pseudalhagi*, *Tamarix laxa*, *Calligonum aphyllum*, *Nitraria schoberi*), эфемерово-попынно-черносаксауловое (*Haloxylon aphyllum*, *Artemisia terrae-albae*, *A. scoparia*, *Eremopyrum triticeum*, *Anisantha tectorum*, *Poa bulbosa*, *Carex physodes*, *Alyssum turkestanicum*), кейреуково-мятликово-саксауловое (*Haloxylon aphyllum*, *Poa bulbosa*, *Salsola orientalis*). Количество видов в сообществах колеблется в пределах 15–20 наименований.

Общее проективное покрытие жузгуново-тамарисково-жантакового с селитрянкой сообществ, занимающих пологие склоны и пониженные элементы рельефа, составляет 50–55 %, высота кустарникового яруса колеблется в пределах 50–200 см, травяной ярус, высотой 40–60 см, состоит в основном из жантака (*Alhagi pseudalhagi*), в нижнем ярусе присутствуют различные эфемеретумы (*Eremopyrum orientale*, *Poa bulbosa*, *Anisantha tectorum*, *Koelpinia linearis*, *Descurainia sophia* и др.). Сложение травостоя эфемерово-попынных саксаульников, расположенных по пологим склонам и повышенным элементам рельефа трехъярусное, общее проективное покрытие составляет 45 %. Верхний ярус формирует саксаул черный (*Haloxylon aphyllum*), высотой 150–230 см, средний ярус из попыни белоземельной (*Artemisia terrae-albae*). Эфемерный ярус состоит из *Alyssum turkestanicum*, *Poa bulbosa*, *Anisantha tectorum*, *Koelpinia linearis*, *Descurainia sophia* и др. Развитие морткуково-мятликово-камфоросмовых сообществ (*Camphorosma monspeliaca*, *Poa bulbosa*, *Eremopyrum triticeum*) и встречающихся среди них дескурайниево-мятликовых (*Descurainia sophia*, *Poa bulbosa*) микрофитоценозов, которые занимают в основном пониженные элементы рельефа, а также наличие множества колоний песчанок по пологим склонам, является показателем деградации травостоя саксауловых лесов. По выровненным местообитаниям встречаются кейреуково-мятликовые саксаульники с доминированием саксаула черного и общим проективным покрытием 35–40 %, количество видов в сообществах колеблется в пределах от 10 до 15 видов.

На уплотненных связнопесчаных холмах распространены жантаково-терескеново-кустарниковые (*Calligonum aphyllum*, *Haloxylon aphyllum*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Alhagi pseudalhagi*) и белоземельно-попынно-жантаково-саксауловые с жузгуном (*Haloxylon aphyllum*, *Alhagi pseudalhagi*, *Artemisia terrae-albae*, *Poa bulbosa*) сообщества. Видовой состав жантаково-терескеново-кустарниковых и белоземельнопопынно-жантаково-саксауловых с жузгуном сообществ составляет от 7 до 12 видов.

Река Чу в низовьях в летние месяцы пересыхает ввиду того, что воды реки в верховьях забираются на полив. В долине р. Чу, на засоленных в различной степени почвах пятнами распространены шренкиановополынно-солянково-жантаковые с кустарниками сообщества (*Artemisia schrenkiana*, *Petrosimonia oppositiflora*, *Climacoptera brachiata*, *Alhagi pseudoalhagi*, *Halimodendron halodendron*, *Tamarix ramosissima* и др.). Общее проективное покрытие составляет 75–80 %, высота кустарникового яруса 150–250 м, средняя высота полыни и жантака колеблется в пределах 40–60 см, высота нижнего солянкового яруса составляет 10–20 см. Общее проективное покрытие повсеместно распространенных на тех же местообитаниях селитрянково-петросимониево-солодковых со сведой сообществ составляет 80 %. В сложении травостоя сообществ участвуют солянки и разнотравье, такие как виды климакоптеры, парнолистника, кермека, жантак и др.

По долине р. Чу, вдоль сухих русел распространена луговая растительность, представленная солодково-вейниковыми, злаково-разнотравными и разнотравно-злаковыми сообществами (*Glycyrrhiza uralensis*, *Alhagi pseudalhagi*, *Agropyron desertorum*, *Calamagrostis epigeios*, *Aeluropus litoralis*, *Leymus multicaulis*, *Poa pratensis*, *Descurainia sophia*, *Poa bulbosa*, *Rumex confertus* и др.), представленные как грубостебельными так и мягкостебельными злаками. Также встречаются микроценозы с доминированием ажрека, лисохвоста и др. Вдоль сухих русел на солончаках луговых встречаются селитрянково-ажрековое с тамариском (*Aeluropus litoralis*, *Nitraria sibirica*, *Tamarix laxa*, *T. ramosissima*) сообщества, травяной покров которых стравливаются скотом на 90 %.

По долине р. Чу широко распространены заросли древесно-кустарниковой растительности (*Populus diversifolia*, *Elaeagnus oxycarpa*, *Salix alba*, *Tamarix ramosissima*, *T. laxa*, *Lonicera tatarica*) и тамарисково-злаковые (*Calamagrostis epigeios*, *Agropyron desertorum*, *Eremopyrum triticeum*, *Tamarix laxa*, *T. ramosissima*) сообщества на легких супесчаных почвах. Видовой состав зарослей древесно-кустарниковой растительности и гребенщико-злаковых сообществ составляет от 15 до 20 видов.

Нами была обследована также юго-восточная часть песков Мойынкум (Жамбылская область, Меркентский район). Территория мелкобугристых песков, которая имеет аллювиально-эоловое происхождение, деградирована, широкое распространение получили индикаторы сбоя пастбищной растительности: конопля, эремурус, брунец, горчак, лентоостник, эбелек, дурнишник и др.

Общее проективное покрытие солодково-мятликово-лентоостниковых сообществ, распространенных по понижениям составляет 50 %. В сложении травостоя кроме преобладающих видов участвуют жантак, конопля, эремурус, молочай, хондрилла, горчак и др.

Жузгуново-злаково-шагыровые (*Artemisia arenaria*, *Agropyron fragile*, *Anisantha tectorum*, *Taeniatherum crinitum*, *Calligonum aphyllum*) сообщества распространены по склонам и вершинам мелкобугристых песков. В сложении травостоя из злаков участвуют ерекк, ячмень, лентоостник длинноволосый, костер кровельный. Шагыр (попынь песчаная) занимает доминирующее положение, что также является индикатором сбоя песчаных пастбищ.

Белоземельнопопынно-сорнотравно-солодковые (*Glycyrrhiza glabra*, *Heliotropium dasycarpum*, *H. arguzioides*, *Corispermum heptapotamicum*, *Agriophyllum squarrosum*, *Artemisia terrae-albae*, *A. arenaria*,) в основном занимают выположенные участки песков, а шагырово-белоземельнопопынно-песчаноакациевые (*Ammodendron bifolium*, *Artemisia terrae-albae*, *Artemisia arenaria*) и эфемерово-попынно-песчаноакациевые сообщества занимают склоны и ложбины. По ложбинам и выположенным местообитаниям изредка встречаются микрогруппировки триостницы перистой (*Stipagrostis pennata*). Общее проективное покрытие вышеперечисленных сообществ не превышает 45 %.

Одним из основных факторов, определяющих разнообразие растительности, является рельеф местности. Основными рельефообразующими факторами в песках являются дефляционные и аккумуляционные процессы, которые усугубляются человеком при ненормированном выпасе скота.

Основными функциями естественного растительного покрова являются: ландшафтозащитная (рельефостабилизирующая и почвоформирующая, рассолительная – галомелиоративная) и ресурсная (пастбищная, сенокосная и лесохозяйственная), которые могут рассматриваться как определяющие при выборе путей использования и охраны растительности.

Нарушение рельефостабилизирующей функции всегда проявляется в усилении негативных явлений, например, активизации процессов денудации и дефляции.

ЛИТЕРАТУРА

Бижанова Г. К. Антропогенная трансформация растительности песчаных пустынь Казахстана: автореф. дисс... докт. биол. наук. – Алматы, 1998. – 50 с.

Бижанова Г. К., Курочкина Л. Я. Антропогенные смены пастбищ Мойынкумов и их картографирование. – Алма-Ата: Наука, 1989. – 164 с.

Рачковская Е. К. (ред.) Карта растительности Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). Пояснительный текст и легенда к карте М. 1:2500000. – СПб., 1995. – 128 с.

Рачковская Е. И., Волкова Е. А., Храмцов В. Н. (ред.). Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – СПб., 2003. – 424 с.

УДК582.739:581.14(571.150)

**Оценка стабильности развития клевера белого (*Trifolium repens* L.)
в окрестностях г. Алейска (Алтайский край)**

**Estimation of stability of development of white clover (*Trifolium repens* L.)
in the vicinity of the city of Aleysk (Altai Krai)**

Г. Г. Соколова

G. G. Sokolova

Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, Барнаул, 565049, Россия. E-mail: Dean@bio.asu.ru

Реферат. Проведен анализ фенотипического полиморфизма клевера белого. Выявлены различия по степени гетерогенности популяции и частоте встречаемости фена «без рисунка» при разных уровнях антропогенного воздействия. Проведена оценка стабильности развития клевера белого в природных и городских экосистемах по коэффициенту флуктуирующей асимметрии.

Summary. Phenotypic polymorphism of white clover was analyzed. Distinctions on a degree of heterogeneity of a population and frequency of occurrence of an “unmarked” phenotype at different levels of anthropogenous influence are revealed. The estimation of stability of development of white clover in natural and urban ecosystems was carried out at a rate of fluctuating asymmetry.

Сравнительные исследования изменений, происходящих в популяциях растений под влиянием антропогенного воздействия, перспективны в теоретическом и прикладном аспектах: с одной стороны, регистрируемые особенности организмов могут быть использованы для биоиндикации и мониторинга экосистем, с другой – для изучения микроэволюционных процессов в условиях техногенеза (Савинов, 1998).

При исследовании природных популяций травянистых растений успешно применяются фенетические методы, т. к. фены отражают определенные черты генотипа (Яблоков, Ларина, 1985). Степень реализации видового фенофона может служить индикатором уровня благоприятствования условий среды. Поскольку некоторые фены того или иного признака встречаются постоянно и с высокой частотой, а другие – непостоянно или с низкой частотой, можно оценить первую группу фенов как условную «норму» и рассматривать остальные фены как отклонения от условий нормы (аномалии).

Одной из характерных особенностей природных популяций клеверов является полиморфизм по признаку «наличие белого пятна на листовой пластинке». Рисунок у разных особей клевера может отличаться по расположению на листе, окраске, интенсивности проявления, размерам. На его выраженность оказывают влияние возраст, форма, относительный размер листьев (Камчатова, 1990). Форма седого рисунка на пластинках листа клевера белого и частота его встречаемости – индикатор загрязнения среды обитания.

Изучению природных популяций клевера белого (*Trifolium repens* L.) посвящен значительный ряд исследований. Исследовалась эколого-генетическая изменчивость клевера белого в природных популяциях Среднего Приобья (Maximenko et al., 1993; Глотов, Максименко, 1995). Проводился анализ пространственной и возрастной структуры популяций в различных местообитаниях (Денисова, 1995). Проведен анализ генетического полиморфизма клевера белого методом количественного учета неоднородности популяций (Валиев, Яковлева, 2008). Выявлен большой полиморфизм листьев клевера белого в условиях городских экосистем (Камалтдинова, Соколова, 2009).

Характерной экологической особенностью клевера белого является то, что он очень хорошо адаптируется к широкому диапазону абиотических условий, с этим связано его широкое распространение на нарушенных территориях, где он развивается в условиях отсутствия конкуренции с другими видами и за счет генеративного размножения и образования большого количества семян.

Целью данной работы явилось изучение полиморфизма листьев и оценка стабильности развития клевера белого в окрестностях г. Алейска Алтайского края. Сбор растительного материала проводили в летний период времени 2012–2014 гг. Для оценки флуктуирующей асимметрии, учета и идентификации фено-

типов закладывались пробные площадки на участках, различающихся по степени и виду антропогенной нагрузки. Всего было обследовано 10 пробных площадок, с каждой из которых собрано не менее 100 экземпляров средних по размеру и неповрежденных листьев.

Для популяции клевера белого на каждой пробной площадке рассчитывались частоты встречаемости отдельных фенотипов, суммарная частота встречаемости всех форм с рисунком (индекс соотношения фенотипов). Величину флуктуирующей асимметрии листьев и стабильность развития клевера белого оценивали с помощью интегрального показателя – величины среднего относительного различия по морфологическим признакам. Коэффициент флуктуирующей асимметрии листьев клевера ползучего определяли по формуле, предложенной В.М. Захаровым (1996). По величине индекса соотношения фенотипов и значениям коэффициентов флуктуирующей асимметрии на исследуемой территории выделялись участки с повышенной антропогенной нагрузкой (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика состояния окружающей среды по индексу соотношения фенотипов и коэффициенту флуктуирующей асимметрии

Классификация загрязнения среды	Индекс соотношения фенотипов, %	Коэффициент флуктуирующей асимметрии, баллы
Очень чистая	0–30	<0,0089
Чистая	30–45	0,0090–0,0220
Загрязненная	45–70	0,0220–0,0400
Очень грязная	70–100	>0,0400

Сравнительный анализ фенотипического разнообразия листьев клевера белого, произрастающего в условиях г. Алейска и природных экосистемах в его окрестностях, показал, что в целом популяции клевера характеризуются значительным фенотипическим разнообразием. По признаку «седого» пятна обнаружено 15 фенотипов (рис.), выявлено доминирование на всех площадках фенотипа без рисунка, отмечено появление новых форм с частотой встречаемости 1–2 %. В зависимости от уровня загрязнения изменяется количество фенотипов от 4–5 до 12–14 и индекс соотношения фенотипов от 6–30 до 73–75 (табл. 2). Тенденция увеличения разнообразия фенотипов в условиях города связана с разнообразием и большей интенсивностью антропогенной нагрузки (постоянное скашивание газонов, вытаптывание, загрязнение воздушного бассейна города, накопление токсических элементов в городских почвах и др.). Оказывают влияние на фенотип изменения в городе таких экологических факторов, как свет, влажность, температурный режим почв и воздуха.

Таблица 2

Оценка качества окружающей среды в окрестностях г. Алейска

Классификация загрязнения среды	Количество фенотипов, шт.	Индекс соотношения фенотипов, %	Коэффициент флуктуирующей асимметрии, баллы
Очень чистая	4–5	6–30	0,0018–0,0037
Чистая	6–8	31–43	0,0091–0,0190
Загрязненная	9–11	45–68	0,0250–0,0320
Очень грязная	12–14	73–75	0,0410–0,0510

Сравнительный анализ значений коэффициента флуктуирующей асимметрии листьев клевера белого показал, что коэффициент флуктуирующей асимметрии изменяется от 0,0018–0,0037 до 0,0410–0,0510 в зависимости от уровня загрязнения окружающей среды, наибольшее значение коэффициента отмечено для участков произрастания клевера, расположенных вблизи автомагистралей с интенсивным движением транспорта.

Таким образом, клевер белый можно использовать в качестве биоиндикатора для оценки качества окружающей среды и уровня антропогенного воздействия в городских экосистемах, так как на антропогенно нарушенных территориях естественный отбор и мутации генов приводят к увеличению коэффициента флуктуирующей асимметрии, фенотипического разнообразия и частоты встречаемости отдельных фенотипов. Кроме того, в условиях антропогенного воздействия появляются новые формы фенотипов, свойственные исключительно для городских экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

Валиев Р. Р., Яковлева О. М. Сравнительная характеристика наследственного полиморфизма по признаку «седого» пятна на листьях растений в популяциях *Trifolium repens* на территории г. Уфы и некоторых районов республики Башкортостан // Вестник Башкирского университета, 2008. – Т. 13, № 2. – С. 273–276.

Глотов Н. В., Максименко О. Е., Орлинский Д. Б. Эколого-генетическая изменчивость клевера белого (*Trifolium repens* L.) в природных популяциях Среднего Приобья // Экология, 1995. – № 5. – С. 344–346.

Денисова Л. Н. Пространственная и возрастная структура популяций *Trifolium repens* (Fabaceae) в различных местообитаниях // Бот. журн., 1995. – № 4. – С. 18–25.

Захаров В. М. Феногенетический аспект исследования природных популяций // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 47–54.

Камалтдинова Г. Т., Соколова Г. Г. Полиморфизм *Trifolium repens* L. по «маркерному листу» в различных местообитаниях // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы VIII междунар. научно-практ. конф. – Барнаул, 2009. – С. 407–410.

Камчатова И. Е. Внутрипопуляционный генетический полиморфизм у клеверов (*Trifolium*) // Фенетика природных популяций: Материалы IV Всесоюзного совещания (Борок, ноябрь 1990 г.). – М.: Ин-т биологии развития им. Н.К. Кольцова АН СССР, 1990. – С. 106–108.

Савинов А. Б. Анализ фенотипической изменчивости одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg.) из биотопов с разными уровнями техногенного загрязнения // Экология, 1998. – № 5. – С. 362–365.

Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. – М.: Высшая школа, 1985. – 159 с.

Maximenko O. E., Chumashkaev A. N., Glotov N. V. Population structure of white clover (*Trifolium repens* L.) in North-Western Russia and Western Siberia // Вид и его продуктивность в ареале. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – С. 359–361.

УДК 504.732:581.526.426.2(517.3)

Состояние разнотравно-осокового подтаежного сосняка Западного Хэнтэя Монголии

State of herbs-sedge subtaiga pine forest of Western Khentei, Mongolia

Ж. Тушигмаа

J. Tushigmaa

*Институт общей и экспериментальной биологии АН Монголии, пр. Жукова, 77, Улан-Батор, 210351, Монголия
E-mail: tushig_j@yahoo.com*

Реферат. В статье приведены результаты изучения естественного лесовозобновления разнотравно-осокового сосняка, выполненного на Шарынгольском лесном стационаре Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. По распределению категорий состояния деревьев разнотравно-осокового сосняка процент здоровых особей достигает 66,4 %, ослабленных – 12,7 %, сильно ослабленных – 7,3 %, сухих – 13,6 %. Под пологом древостоя формируется подрост сосны обыкновенной в количестве 11400 шт./га и появляются всходы в количестве 6100 шт./га. Встречаемость подроста 75 %. Распределение подроста сосны по высотным группам составляет: 0–10 см – 65,7 %, 11–50 см – 34,3 %.

Summary. The results of state study of natural regeneration in herbs-sedge pine forest, which was conducted in Sharyngol forest station of the Joint Russian-Mongolian complex biological expedition, were presented in the article. To classify by category of trees state in herbs-sedge pine forest, there were 66.4 % of healthy, 12.7 % of weakened and 7.3 % of greatly weakened, 13.6 % of dried individuals. 11400 pine young trees per 1 hectare with 2–3 years old and 6100 pine seedlings per hectare were counted in subtaiga pine forest. Occurrence of young pine trees was 75 %, hereof 65.7 % in height class of 1–10 cm and 34.3 % in height class of 11–50 cm.

Лесные сообщества, сформированные сосной обыкновенной, распространены в Западном Хэнтэе повсеместно и отличаются определенным своеобразием. Оно выражается в их строении и росте, внешнем облике деревьев и древостоев, особенностями строения нижних ярусов (подрост, подлесок, живой напочвенный покров).

Сосновые леса на территории Западного Хэнтэя так же, как и леса других формаций, не образуют сплошных массивов. Они встречаются участками разной величины и конфигурации. Характер лесов здесь определяется не только горизонтальной, но и четко выраженной вертикальной зональностью, связанной с расчлененностью рельефа (Леса ..., 1978).

Для изучения особенностей строения, жизненного состояния, потенциальных возможностей и динамических процессов в сообществах сосны обыкновенной были заложены постоянные пробные площади в не нарушенных или мало нарушенных лесных сообществах.

Методы исследований

Для решения поставленных задач на степных участках примыкающих к лесным массивам были заложены постоянные пробные площади (ППП). На ППП проводили описание и обмер деревьев методами, принятыми в лесной таксации (Молчанов, Смирнов, 1967; Анучин, 1982; Методы..., 2002). Перечет и оценку жизненного состояния деревьев на пробных площадях проводили по поколениям и породам.

Лесовозобновительные процессы древесных пород изучали по методикам А.В. Побединского (1966) и С.В. Белова (1983). Для этого на ППП в регулярном порядке закладывали учетные площадки размером 2 x 2 м в количестве 20 шт., на которых проводили учет подроста по видам, категориям и высотным группам.

Учет и описание живого напочвенного покрова осуществляли в каждом квадрате 10 x 10 м на площадках размером 4 м². При этом для каждого вида было определено проективное покрытие. При описании растительного покрова обилие видов определялось по шкале Друде с указанием проективного покрытия (Сукачев, Зонн, 1961).

Состояние хвойных деревьев оценивались по шкале категорий состояния деревьев, согласно методике изложенной в «Санитарных правилах в лесах Российской Федерации» 2005 г.

Названия видов растений даны по определителям сосудистых растений и мхов Монголии (Грубов, 1982; Цэгмид, 2001).

Материалы исследований обрабатывали статистическими методами (Доржсурэн, 1992).

Результаты исследований

Исследуемый участок расположен в разнотравно-осоковом сосняке в верхней части склона восточной экспозиции крутизной 15–18°, на высоте 1171 м над ур. м., с координатами 49°14'959" с. ш. 106°36'760" в. д.

Древостой одноярусный, чистый по составу 10С(60), III–IV класса бонитета, с полнотой 0.9 и запасом древесины 340 м³/га. Высота древостоя достигает в среднем 21 м, диаметр – 18 см. Исследуемый древостой характеризуется слабой очищаемостью от сучьев. Живые ветви располагаются на стволах сосен на высоте 10–12 м. Рассматриваемая площадь пройдена низовыми пожарами в 1972 и 2005 гг.

Кустарниковый ярус слабо развит и представлен единичными кустами *Rosa acicularis*, *Dasiphora fruticosa* и *Spiraea aquilegifolia* (проективное покрытие 0,6 %, высота от 40 до 50 см).

Под пологом древостоя на участке формируется подрост сосны обыкновенной в количестве 11400 экз./га и появляются всходы в количестве 6100 экз./га. Встречаемость подроста 75 %. Распределение подроста сосны по высотным группам составляет: 0–10 см – 65,7 %, 11–50 см – 34,3 %, возраст от 2 до 5 лет.

В травяно-кустарничковом ярусе (проективное покрытие 22 %, высота от 10 до 20 см) преобладают *Thalictrum minus*, *Phlomis tuberosa*, *Carex pediformis*.

Мохово-лишайниковый ярус не развит и представлен мхами: *Ceratodon purpureus*, *Dicranum bonjeanii*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidium rugosum* (проективное покрытие 0.6 %). Почва – типичная темно-коричневая (Баатар, Даваасурэн, 2007).

На рисунке 1 представлена виталитетная структура сосняка разнотравно-осокового по числу особей. Процент здоровых особей сосны достигает 66,4 %, ослабленных особей насчитывается 12,7 %, сильно ослабленных – 7,3 %, сухих – 13,6 %.

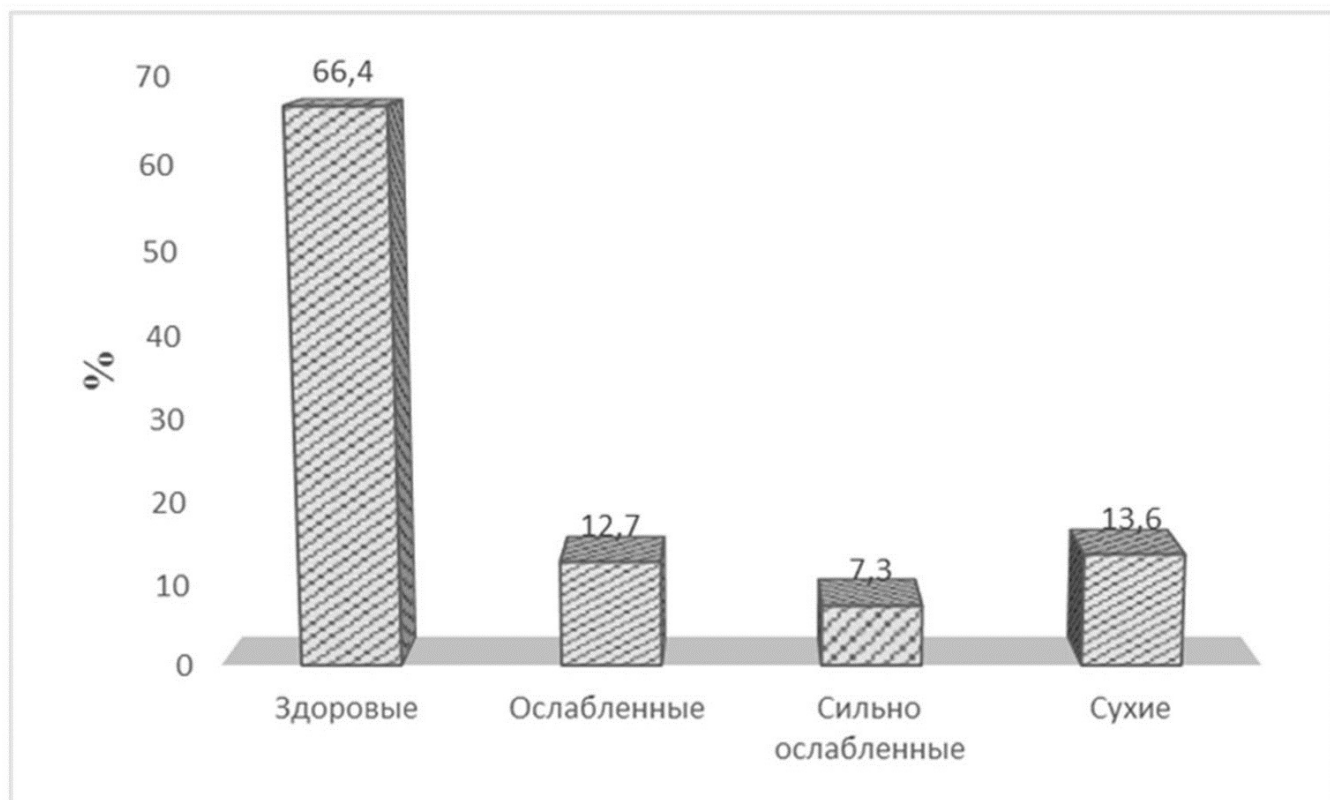


Рис. 1. Категории состояния деревьев.

Радиальный прирост у приспевающего сосняка 70 лет до 1968 г. был сравнительно высоким и изменялся в пределах от 2,3 до 3,5 мм/год (рис. 2). В 1969 г. его значения снизились почти в 2 раза и составляли не более 1,3 мм/год. В период с 1975 по 1995 гг. интенсивность прироста по диаметру у сосны обыкновенной изменялась под влиянием природных и антропогенных факторов в пределах от 0,8–1,0 до 2,5 мм/год. В 1996 г. после достаточно сильного низового пожара прирост древесины у сосны снизился до 0,7 мм/год. Затем интенсивность формирования годичных слоев древесины постепенно стала возрастать до 0,9–1,2 мм/год, но очередное его заметное падение наметилось с 2001 года. С 2006 г. прирост древесины у сосны приобрел положительную тенденцию (рис. 2).

Подводя итог данному разделу можно отметить, что сосна обыкновенная обладает достаточно хорошим приростом по диаметру даже в приспевающем и спелом возрасте (1,5–2,5 мм/год). Анализ кривых абсолютных значений ширины годичных слоев древесины сосны разного возраста показал, что у особей исследованных возрастных групп древостоев 70 лет в районе лесного стационара Шарынгол четко выражены кратковременные циклы естественных флюктуаций прироста по диаметру. Они имеют, как правило, синхронный характер и заметно различаются по амплитудам колебаний значений прироста. На фоне выявленных естественных изменений радиального прироста сосны обыкновенной в исследуемом районе отмечены существенные изменения его под влиянием пожаров. В сосновых древостоях, пройденных лесными пожарами, интенсивность прироста древесины сосны обыкновенной по диаметру снижается до минимальных значений, не превышая при этом 0,2–0,4 мм/год.

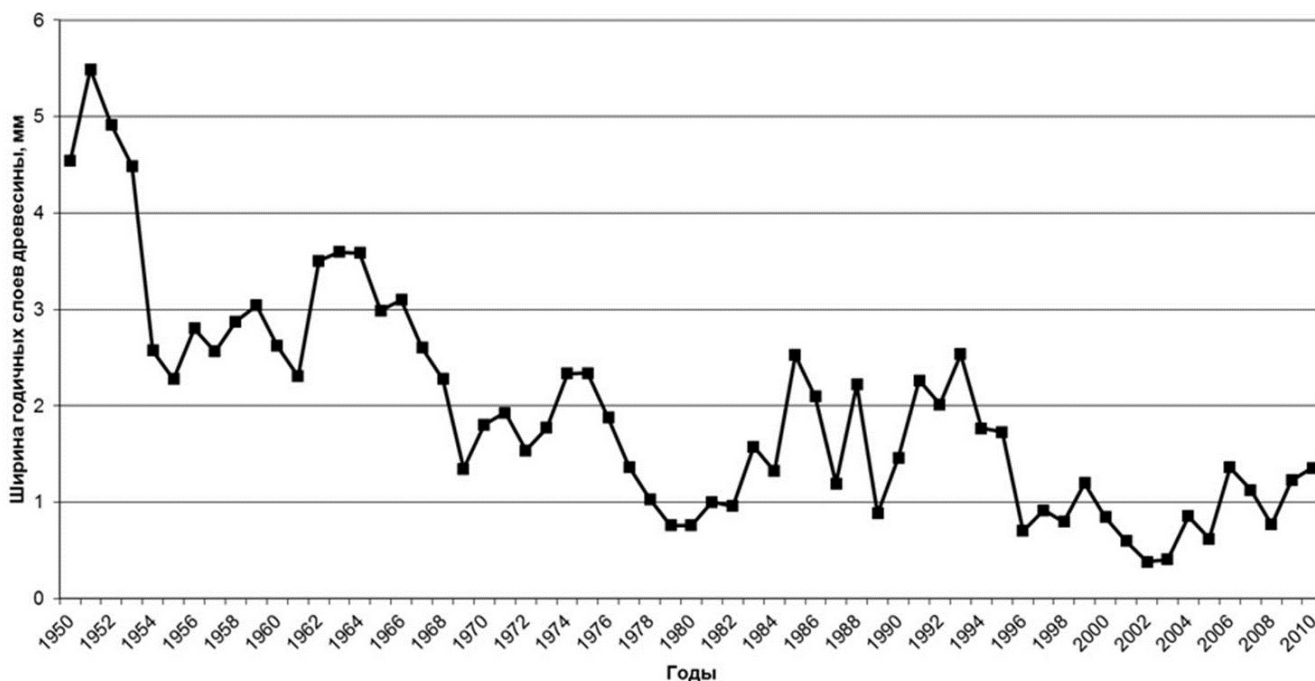


Рис. 2. Динамика радиального прироста сосны обыкновенной.

Выводы

Древесный ярус исследованных лесов формирует преимущественно сосна обыкновенная, таксационные показатели которой варьируют в следующих пределах: возраст 60 лет; диаметр стволов – 18 см; высота – 21 м; полнота 0,9; бонитет – III–IV класса; запас древесины – 340 м³/га.

Большинство древостоев исследованных сосняков представляют собой одновозрастные насаждения с нормальным распределением деревьев по ступеням толщины. Виталитетная структура их характеризует как вполне здоровые, развивающиеся лесные сообщества (здоровые особи в древостое составляют более 70 %, а сухие – около 10 %).

Сосна обыкновенная обладает интенсивным радиальным приростом древесины практически во всех возрастных группах древостоев Западного Хэнтэя. На фоне выявленных естественных флюктуаций прироста отмечено существенное подавление его часто возникающими пожарами. Прирост, являющийся инте-

гральным показателем жизненного состояния особей, свидетельствует о высоких потенциальных возможностях исследуемых древостоев.

ЛИТЕРАТУРА

- Анучин П. Н.* Лесная таксация. 5-е изд. – М.: Лесн. промышленность, 1982. – 550 с.
- Баатар Р., Даваасурэн Д.* Некоторые итоги исследования свойства почвенного покрова окрестности лесного стационара Шарынгол // Тр. Института Ботаники АНМ. – Улан-Батор, 2007, – № 17. – С. 82–86.
- Белов С. В.* Лесоводство: Учебное пособие для вузов. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 352 с.
- Грубов В. И.* Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). – Л.: Наука, 1982. – 442 с.
- Доржсурэн Ч.* Программа обработки материалов растительного покрова постоянной пробной площади исследования // Межинститутский науч.-исслед. сб. тр., 1992. №1. – С. 16–19.
- Леса Монгольской Народной Республики (география и типология). – М.: Наука, 1978. – 127 с.
- Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. – С. 67–73.
- Молчанов А. А., Смирнов В. В.* Методика изучения прироста древесных растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3–95.
- Побединский А. В.* Изучение лесовосстановительных процессов. – М.: Наука, 1966. – С. 1–63.
- Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 144 с.
- Цэгмид Ц.* Определитель мхов Монголии. – Улан-Батор: Соёмбопринтинг, 2001. – 473 с.

УДК 582.751.2:581.55+581.524.34(517.3)

The natural and human impacts on coenopopulation structure of *Geranium pratense* L. in meadow community of Mongolia

Влияние природных и антропогенных факторов на структуру ценопопуляций *Geranium pratense* L. в луговых сообществах Монголии

N. Narantuya

Н. Нарантуя

Институт общей и экспериментальной биологии Академии Наук Монголии, ул. А. Амар, 1, пл. Сухэ-Батора 3,
Улаанбаатар, 210620А, Монголия. E-mail: narntuya@gmail.com

Summary. Age structure in plant populations is determined by plant age state group and this is the age classification for plants displaying different time stages of from seedling to senile. A study on age structure change provides further research motivations on determination of plant adaptation to environment change. Because of that, plant biological process is developed by not only its morphology.

The geobotany comparison research on grass-forb meadow community was conducted in pastureland with continuous and over grazing and fence out areas of the pasture with 1 hectare area.

Increased number of total individuals *Geranium pratense* L. of meadow community in fence out areas of the pasture displayed the results on limitation of grazing. However, the decreased number of total individuals, in particular the young and juvenile individuals between the years could be depended on climate. Because of that, the average air temperature was dropped by from 1.0 to 1.2 °C in the years of 2009 and 2014, and precipitation was increased by 70 mm compared to long term average. Based on our research results, we concluded that the air temperature plays an important role for plant development in the forest steppe region compared to precipitation.

Реферат. Исследование проводилось с 2009 по 2014 г. в злаково-разнотравных луговых сообществах Монголии, находящихся под влиянием интенсивного выпаса. Для того чтобы предотвратить дальнейшую деградацию луговых пастбищ, необходимо изучить структуру ценопопуляции некоторых доминантных луговых видов.

В этом случае мы привели результаты исследования ценопопуляции *Geranium pratense* L. Для изучения влияния выпаса на луговые сообщества мы огораживали от выпаса участок в один гектар, в котором изучали процесс изменения сообщества вне выпаса, и под выпасом, где пасутся почти круглогодично, кроме зимы, изучали процесс его природного восстановления. В этих же сравнительных участках изучалась структура ценопопуляции *Geranium pratense* L., одного из доминантных видов. Результаты исследования показали, что общее число особей *Geranium pratense* вне огороженных участков, где интенсивный выпас, сокращается, уменьшаются ювенильные молодые особи (p-j-im) и преобладают средневозрастные вегетативные (V) особи. Тогда как в огороженном от выпаса участке не только общее число особей, но и числа молодых и генеративных особей увеличиваются. Был сделан вывод о том, что с предотвращением выпаса сообщество восстанавливается и происходит хорошее возобновление растений за счёт прекращения постоянного поедания и вытаптывания скотом (Narantuya, 1997). В связи с этим, растению удаётся проходить полную стадию своего развития. Сравнивая по годам исследований, мы пришли к выводу, что уменьшение общего количества особей и числа молодых особей в огороженных участках связано с изменением климата в данные годы. В последние годы исследований температура воздуха уменьшалась почти на 1,2 °C, а осадков выпало больше на 70 мм, по сравнению с многолетними средними данными (Gomboluudev et al., 2010) и с начальным годом исследований. Следовательно, в лесостепных поясах Монголии для развития растительности ведущим фактором является не осадки, а температура воздуха (Narantuya, 1997).

Introduction

Study background: One of the leading factors indicating the plant development and its dynamic is plant coenopopulation. Coenopopulation study covers three main studies of plant individual number and its changes, plant age structure and plant vitality (Plant coenopopulation, 1976).

Age structure in plant populations is determined by age state group and this is the age classification for plants displaying different time stages of from seedling to senile (Khantemerova, 1997).

A study on age structure change provides further research motivations on determination of plant adaptation to environment change. Because of that, plant biological process is developed by not only its morphology.

In addition, plant vitality, plant survival, and capacity to reproduce can be determined as well. Therefore, a study on coenopopulation structure of dominant meadow community is essential in order to identify how plant communities are changing under the pressures of climate change, and human impacts as overgrazing. Results from this study can be scientific basis for preventing and conserving the meadow plant against degradation.

Study purpose: To determine the natural and human impacts on coenopopulation structure of *Geranium pratense* L. as dominant of the meadow community.

Objectives:

To compare the studies on coenopopulation structure of *Geranium pratense* in pastureland and fence out areas of the pasture.

To determine age structure spectrum of *Geranium pratense*.

Study area and methods

The geobotany comparison research on grass-forb meadow community was conducted in pastureland with continuous and over grazing and fence out areas of the pasture with 1 hectare area.

The study was carried out in the Baidlag Bag, Mungunmorit Soum, Tuv Province and the research site was located in the floodplain area of the Baruun Burkh River (N48°18'622" E108°44'681", 1431 a. s. l). Approximately 60 percent of livestock in the Mungunmorit Soum belong to the Baidlag Bag.

Material and Methods

The research materials on coenopopulation study were collected in the meadow community dominated area with 80 to 90 percent of vegetation cover during the peak vegetation period of July to August. The geobotanical descriptions were filled at the transection area of 50 x 50 cm with a frequency of 15 times at each transection area. According to the age structure the individuals of *Geranium pratense* at each transection area were counted in pastureland and fence out areas of the pasture. For instance: seedlings (p), juvenile (j), immature (im), virginile (v), young (g1), mature (g2) old (g3) reproductive, subsenile (ss), senile (s). The Uranov (1975) classification was used for the determination of age structure.

The age structure spectrum of *Geranium pratense* was calculated using the following equation:

$$Bc = (X_i / X_j) * 100 \% \quad Bc\text{-plant age structure spectrum, \%};$$

X_i -number of individuals in all age state group of species;

X_j -number of individuals in one age state group of species.

Study results. Canopy cover of *Geranium pratense* was 2.4 % within the area of 50 x 50 cm in the pastureland with continuous and over grazing and its average height was 11.4 cm. However, *Geranium pratense* had a 6 % canopy cover with an average height of 20 cm in fence out areas of the pasture. During the research years (2009–2014), a total individual number of *Geranium pratense* was 243 in 2009 and of them, 90 individuals in pastureland and 153 individuals in fence out areas of the pasture were counted. About 60 percent of individuals (90) of meadow community in fence out areas of the pasture belonged to the age structure of virginile (v) and the age groups of seedlings (p), juvenile (j), and immature (im) were distributed with a significant low percentage indicating that there was nearly no chance for community development. In 2014, a total individual number of *Geranium pratense* was 88 and of them, 23 individuals in pastureland and 65 individuals in fence out areas of the pasture were counted. A comparison of the results from 2009 and 2014, the number of individuals was decreased 2.7 times in 2014. According to the age structure, the young and juvenile individuals (age groups of p, j and im) occurred with 19 % and virginile group (V) was distributed by 70.4 percent at selected research sites in pastureland. In fence out areas of the pasture, the young and juvenile individuals (age groups of p, j and im) occurred with 64.5 % and virginile group (V) was distributed by 21.2 percent. The young to old reproductive age groups (g1-g3) were distributed by 18.3 percent (Narantuya et al., 2015).

Discussion

Increased number of total individuals of meadow community in fence out areas of the pasture displayed the results on limitation of grazing. However, the decreased number of total individuals, in particular the young and juvenile individuals between the years could be depended on climate. Because of that, the average air temperature

was dropped by from 1.0 °C to 1.2 °C in the years of 2009 and 2014, and precipitation was increased on 70 mm compared to long term average. Based on our research results, we concluded that the air temperature plays an important role for plant development in the forest steppe region compared to precipitation (Narantuya et al., 2015).

Conclusion

The results on decreased number of young and juvenile individuals and increased individual number of virginile group indicated over grazing impacts. In particular, the young and juvenile groups lost their adaptive capacity and cannot pass through their development groups.

Results of fence out areas of the pasture, growth development of meadow community improved and natural rehabilitation was considerably acceptable. Fencing can be suitable approaches for natural rehabilitation in order to prevent from overgrazing.

Plant coenopopulation study can be scientific basis for sustainable use of pastureland with plant biological development of meadow community.

Air temperature played an important role for plant development in the forest steppe region of Mongolia compared to precipitation.

LITERATURE / ЛИТЕРАТУРА

Gomboluudev P., Natsagdorj L., Sarantuya G. Climate change of Mongolia, their future condition. // The ecological condition of biosphere in transfer ecozone territory of Central Asia and South Sibiria – Ulaanbaatar: Bembi, 2010. – P. 41–44 (**Гомболүүдэв П., Нацагдорж Л., Сарантуяа Г.** Монгол орны уур амьсгалын өөрчлөлт, түүний ирээдүйн төлөв. Төв Ази, Өмнөд сибирийн шижилтийн экобус нутгийн шим мандал дах экологийн үр дагавар.– Улаанбаатар, Бемби сан, 2010. – X. 41–44).

Khantemerova E. V. Reaction coenopopulation herbaceous plant community on environmental chemical pollution: dissertation on Ph. D for biology sciences. – Ecaterinburg, 1997. – 250 p. (**Хантемерова Е. В.** Реакция ценопопуляции травянистого сообщества на химическое загрязнение среды: дисс. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 1997. – 250 с.).

Narantuya N. The influence of using regime on meadow plant communities in East Hentii, Mongolia: avtoref. dissertation of Ph. D for boilogy sciences. – Ulaanbaatar, 1997. – 26 p. (**Нарантуяа Н.** Влияние режима использования на луговые сообщества Восточного Кентея: автореф. дисс.... канд. биол. наук. – Улаанбаатар, 1997, – 26 с.).

Narantuya N., Khosbayar Ch., Munkhzul O. The influence of natural and antropogenic factors on meadow-community (for example Mungunmorit sum of Central aimag) // Ecosystems of Central Asia in modern condition social and economical development: Materials of International conference. Vol. 1. – Ulaanbaatar, 2015. – P. 1716–1726 (**Нарантуяа Н., Хосбаяр Ч., Мөнхзул О.** Влияние климатических и антропогенных факторов на луговые сообщества (на примере сомона Мунгун-морьт Центрального аймака) // Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития: Материалы Междунар. конф. Т. 1. – Улан-батор, 2015. – С. 1716–1726).

Plant coenopopulation. – Moscow, Nauka, 1976. – P. 5–95 (Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 5–95).

Uranov A. A. Age spectrum of phytocoenopopulation is a function of time and energy wave processes. // Scientific reports of high school, biology science, 1975. – № 2. – P. 157–162 (**Уранов А. А.** Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергитических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки, 1975. – № 2. – С. 157–162).

ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА АЛТАЯ, СИБИРИ И МОНГОЛИИ

УДК 581.93(1–925.111)

Флора разнотипных водоемов Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения (полуостров Ямал)

Flora of heterogeneous reservoirs of Bovanenkovo oil-gas condensate field (Yamal Peninsula)

Е. Ю. Зарубина

E. Yu. Zarubina

Институт водных и экологических проблем СО РАН, 656038, г. Барнаул, ул. Молодежная, 1, e-mail: zeur11@mail.ru

Реферат. В статье рассмотрены особенности флоры разнотипных водных экосистем (река Сеяха (Мутная), пойменные старицы, озера Нгарка-Нерадсаято, Недормато и Пелхато), расположенных на территории Бованенковского НГКМ. Показано, что для водоемов и водотоков этой территории характерна бедность видового состава и слабое развитие зарослей макрофитов. Приведен список видов с указанием ареала, экотипа, фенофазы, распространения по территории, индикационной значимости. Выполнен таксономический, ареалогический и экологический анализ флоры.

Summary. The article describes the specific character of the flora of different types of aquatic ecosystems (river Seyakha (Mutnaya), river-bed formers, lakes Ngarka-Neradsalyato, Nedormato and Pelhato), located on the territory of Bovanenkovo gas-condensate field. It is shown that a water bodies and watercourses of this territory are characterized by poverty of species composition and the weak development of macrophytes. A list of species is provided with the indication of the range, ecotype, phenophase, spread on the territory and indicator significance. The analysis of taxonomic, arealogical and ecological characteristics of the flora was made.

Введение

Полуостров Ямал (66°30' – 74° с. ш.) расположен на севере Западно-Сибирской равнины между Байдаракской и Обской губами. Его длина – более 770 км, ширина – 150–200 км. Полуостров характеризуется хорошо и равномерно развитой гидрографической сетью. Наиболее крупные реки Еркутаяха, Юрибей, Сеяха (Мутная), Харасавэй и др. Все они типично равнинные с небольшими уклонами долин и значительной извилистостью русел, пойменные террасы сильно заозерены и заболочены. Особенностью территории является питание рек преимущественно за счет поверхностного стока, при этом дождевое питание значительно уступает снеговому. Подземная составляющая в речном стоке из-за повсеместного развития вечной мерзлоты практически отсутствует (Природа Ямала, 1995; Современное..., 2012; Пыстина и др., 2013). П-ов Ямал находится в тундровой зоне Голарктики, в пределах которой О.В. Ребристая (2013) выделяет 4 подзоны: 1) северной лесотундры; 2) южных тундр; 3) северных гипоарктических тундр; 4) арктических тундр с двумя полосами – южной и северной.

Исследуемая территория Бованенковского месторождения относится к подзоне северных гипоарктических тундр. Это холмисто-увалистая равнина, прорезанная крупными реками (Ясавей, Сеяха (Мутная) и др.). Заозеренность территории высокая, широко распространены термокарстовые озера со средней глубиной 1,2–2,3 м, питающиеся в основном талыми водами, приток которых во все сточные и бессточные озера происходит с ограниченных по площади водосборов. Заболоченность территории – до 50 % площади. В ландшафтной структуре преобладают ерниково-ивовые (*Salix glauca*) моховые тундры на вершинах увалов, кустарничковые (*Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idea*, *Salix nummularis*) на отдельных песчаных останцах, в озерных депрессиях и долине р. Сеяха (Мутная) – гомогенные осоковые и пушицевые болота. В результате разработки Бованенковского НГМ территория находится под сильным антропогенным прессом, что выражается в уничтожении многих экотопов, особенно вдоль высокого правого берега р. Сеяха (Мутная) (Пыстина и др., 2013; Ребристая, 2013).

Ботанические исследования п-ова Ямала проводились еще с начала XX вв. и показали значительное своеобразие и бедность его флоры. Интенсивность ботанических работ возросла в 1970-е гг. в связи с разведкой газовых и нефтяных месторождений (Природа Ямала, 1995; Ребристая и др., 1995; Тетерюк, 1996). Позднее появился цикл работ, посвященных исследованиям антропогенного воздействия на растительный покров Ямала (Юрцев и др., 2004; Московченко, 2013; Савинов, 2014). В 2013 г. вышла в свет монография О. В. Ребристой «Флора полуострова Ямала», где приведен общий список сосудистых растений (410 видов), выявлена специфика флоры, проведено сравнение с другими флорами. Однако, несмотря на хорошо развитую гидрографическую сеть территории, приводимые в литературе сведения о растительном покрове водоемов и водотоков ЯМАО немногочисленны (Николаенко, 2015; Николаенко, Глазунов, 2015) и касаются в основном районов, расположенных южнее изучаемой территории.

В задачи данной работы входило изучение флоры водоемов и водотоков Бованенковского НГКМ как одного из важнейших компонентов водных экосистем.

Материалы и методы

Работа выполнена на основе результатов полевых исследований, проведенных в августе 2015 г. на территории Бованенковского НГКМ (п-ов Ямал). Полевые исследования включали сбор гербария и флористические описания фитоценозов на отдельных участках реки Сеяха (Мутная) и ее пойменных старицах; в озерах Нгарка-Нерадсалято, Недормато и Пелхато; а также временных водоемов и заболоченных участков на территории месторождения. Исследования проводили стандартными методами (Руководство ..., 1992). Используемая в работе номенклатура таксонов по сосудистым растениям соответствует сводке С. К. Черепанова (1995), по мохообразным – сводке M.S. Ignatov с соавт. (2006).

Результаты и обсуждение

Для водоемов и водотоков Бованенковского НГКМ характерна бедность видового состава и слабое развитие зарослей, что связано с особенностями целого комплекса природных факторов. Основными климатическими показателями, определяющими богатство и разнообразие биоты, являются индексы сухости и тепла. Количество биотических таксонов в пределах ЯНАО увеличивается с севера на юг вслед за увеличением этих показателей (Коновалов и др., 2014).

Ниже приводится список видов мхов и сосудистых растений исследованных водоемов и водотоков с указанием: 1) ареала: для мхов – по М.С. Игнатову, Е.А. Игнатовой (2003, 2004), для сосудистых – по О.В. Ребристой (2013); 2) экотипа: ГМФ – гигрофит и гигромезофит, ГГФ – гигрогелофит, ГЛФ – гелофит, ГД – гидрофит; 3) фенофазы: FL – цветущие, BL – отцветающие, FR – плодоносящие, V – вегетирующие. 4) местообитаний и местонахождения (для редких видов); 5) для водных сосудистых указан уровень трофности или индикаторной значимости по (Дубына и др., 1993), для мхов – по М.С. Игнатову, Е.А. Игнатовой (2003, 2004) и Б.Ф. Свириденко (2010). Семейства и роды сосудистых растений в «Списке» расположены по системе Энглера, виды – в алфавитном порядке. Для получения более полной информации о флоре водоемов территории Бованенковского НГКМ в работе использованы литературные данные (Ребристая, 2013). Подчеркиванием выделены виды, впервые указанные для этой территории, * – виды, отмеченные другими авторами.

I. Сем. SPHAGNACEAE Martynov

1. *Sphagnum angustifolium* (С.Е.О. Jensen ex Russow) С.Е.О. Jensen. Голарктический аркто-бореальный вид. ГГФ. V. На заболоченных участках старицы р. Сеяха (Мутная) на торфянистом грунте, образует фон. Олиго-мезотрофный, олигосапробный вид.

2. *S. squarrosum* Strome in Норве. Циркумполярный бореальный вид. ГГФ. V. В старицах р. Сеяха (Мутная) на торфянистых грунтах, образует фон. Олиго-мезотрофный, олиго-бета-мезасапробный вид.

II. Сем. BRYACEAE Schwägr

3. *Pohlia drummondii* (Müll.Hal.) A.L.Andrews. Голарктический аркто-альпийский вид. ГМФ. V. Встречается редко по торфянистым берегам р. Сеяха (Мутная). Олиготрофный, олигосапробный вид.

III. Сем. AMBLYSTEGIACEAE G.Roth

4. *Drepanocladus polygamus* (Bruch et al.) Hedenäs. Плюрегиональный плюризональный вид. ГГФ. V. В старицах р. Сеяха (Мутная) на торфянистых грунтах, образует фон. Олиго-мезотрофный, олиго-бета-мезасапробный вид.

IV. Сем. EQUISETACEAE Rich. ex DC.

5. *Equisetum arvense* L. Циркумпольярный бореальный вид. ГМФ. V. По сырым берегам р. Сеяха (Мутная), на торфянистом грунте, обильно.

V. Сем. POTAMOGETONACEAE Dumort.

6. *Potamogeton friesii* Rupr. Циркумпольярный плюризональный вид. ГД. V. В старице р. Сеяха (Мутная) на глубине до 1 м, на илистом грунте. Эвтрофный вид. Индикатор пресноводных водоемов с колебанием уровня воды и илистыми донными отложениями.

VI. Сем. SPARGANIACEAE Rudolphi

7. **Sparganium hyperboreum* Laest. Циркумпольярный плюризональный вид. ГД. Встречается спорадически в воде озерков и медленно текущих рек. Мезо-эвтрофный вид.

VII. Сем. POACEAE Barnhart.

8. *Poa palustris* L. Циркумпольярный бореальный вид. ГМФ. FR, V. По берегам водоемов и водотоков, а также в воде на глубине до 0,5 м, на торфяном или илистом грунте, массово.

9. *P. turfosa* Litv. Европейский бореальный вид. ГМФ. FR, V. На торфянистых заболоченных берегах р. Сеяха (Мутная), обильно. Для отдельных экземпляров отмечена вивипария.

VIII. Сем. CYPERACEAE Juss.

10. **Eriophorum polystachion* L. Циркумпольярный аркто-бореальный вид. ГГФ. В болотах речных долин, заболоченных тундрах.

11. *E. russeolum* Fries. Циркумпольярный гипоарктический вид. ГГФ. FR. По берегам водоемов и на заболоченных участках по всей территории, массово.

12. *Carex aquatilis* Wahlenb. Циркумпольярный бореальный вид. ГГФ. FR, V. По сырым берегам водоемов и водотоков территории, образует фон.

13. **C. arctisibirica* (Jutz.) Czerep. Западно-евразиатский гипоарктический вид. ГГФ. Доминант осоково-моховых тундр.

IX. Сем. LEMNACEAE S. F. Gray

14. *Lemna trisulca* L. Циркумпольярный плюризональный вид. ГД. V. В пойменной старице р. Сеяха (Мутная) около п. Бованенково на глубине до 1 м, обильно. Мезо-эвтрофный вид. Индикатор илисто-песчаных донных отложений.

X. Сем. SALICACEAE Mirb.

15. *Salix glauca* L. Евразиатско-западноамериканский гипоарктомонтанный вид. ГМФ. V. По берегам реки Сеяха (Мутная), пойменных водоемов и оз. Нгарка-Нерадсалято, доминант верхнего яруса.

XI. Сем. POLYGONACEAE Juss.

16. *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Gray. Циркумпольярный гипоарктоальпийский вид. ГМФ. FR, V. По берегам реки Сеяха (Мутная) и ее пойменных водоемов, на заболоченных участках, обычен.

XII. Сем. RANUNCULACEAE Juss.

17. *Caltha arctica* R. Вг. Азиатско-западноамериканский арктический вид. ГЛФ. FR, V. В старичных озерах р. Сеяха (Мутная) на мелководье на торфянистом грунте, обильно.

18. **C. palustris* L. Евразиатский бореальный вид. ГЛФ. В антропогенно-нарушенной сырой осоково-моховой тундре около пос. Бованенково (Ребристая, 2013). Индикатор эвтрофных и ацидотрофных водоемов, илисто-торфянистых и торфянистых донных отложений.

19. **Ranunculus gmelinii* DC. Циркумпольярный аркто-бореальный вид. ГД. Обычен на отмелях озер, по руслам ручейков, по колеям дорог.

20. *Ranunculus hyperboreum* Rottb. Циркумпольярный арктический вид. ГГФ. FL, BL, FR. В небольших лужах, по берегам р. Сеяха (Мутная) на торфянистых или илистых грунтах, обильно.

21. *R. pallasii* Schlecht. Циркумпольярный арктический вид. ГД. FL, BL, FR. В оз. Нгарка-Нерадсалято на мелководье на торфянистом грунте, образует небольшие заросли.

22. **R. reptans* L. Циркумполярный бореальный вид. ГЛФ. Найден на антропогенно нарушенном местообитании близ пос. Бованенково и на наилке озера в долине р. Сеяха (Зеленая) (Ребристая, 2013).

XI. Сем. ROSACEAE Juss.

23. *Comarum palustre* L. Циркумполярный аркто-бореальный вид. ГМФ. V. По влажным берегам реки Сеяха (Мутная), пойменных водоемов, на заболоченных участках.

XII. Сем. ONAGRACEAE Juss.

24. *Epilobium palustre* L. Циркумполярный аркто-бореальный вид. ГМФ. По берегам реки Сеяха (Мутная), пойменных водоемов, на заболоченных участках. V.

XIII. Сем. HIPPURIDACEAE Link.

25. *Hippuris lanceolata* Retz. Циркумполярный гипоарктический вид. ГЛФ. V. На мелководье оз. Нгарка-Нерадсолято, на торфянистом грунте, обильно.

26. **H. vulgaris* L. Циркумполярный плюризональный вид. ГЛФ. Редко в пересыхающих термокарстовых западинах, в пос. Бованенково на нарушенных местообитаниях (Ребристая, 2013). Индикатор заболачивающихся эвтрофных водоемов с колебанием уровня воды в течение вегетации.

XIV. Сем. MENYANTHACEAE Dumort.

27. *Menyanthes trifoliata* L. Циркумполярный бореальный вид. ГГФ. V. На заболоченных участках по берегам старичных озер.

XV. Сем. ASTERACEAE Dumort.

28. *Matricaria hookeri* (Sch. Bip.) Hutch. Циркумполярный арктический вид. ГМФ. FL, BL, FR. По бортам оврагов, на склонах реки Сеяха (Мутная), на нарушенных участках вблизи п. Бованенково, обильно.

29. *Tephroseris palustris* (L.) Reichenb. Циркумполярный бореальный вид. ГЛФ. FR. На заболоченных антропогенно нарушенных местах вблизи пос. Бованенково, образует фон.

Заключение

Список мохообразных и сосудистых растений водоемов и водотоков Бованенковского НГКМ включает 29 видов из 20 родов, 15 семейств и 3 отделов. По числу видов (24) преобладают цветковые, среди которых наибольшее число видов отмечено в семействах Ranunculaceae (6 в.) и Cyperaceae (4 в.). Несмотря на невысокое видовое разнообразие мхов (4 вида), их роль в сложении растительного покрова водоемов и водотоков территории очень значительна.

Ареалогический спектр представлен 14 вариантами типов ареалов, среди которых преобладают: циркумполярный бореальный – 7 видов (24 %), циркумполярный плюризональный и циркумполярный аркто-бореальный – по 4 вида и циркумполярный арктический – 3 вида. Из широтных наиболее многочисленны бореальная (14 видов) и арктическая (5 видов) фракции, что при их относительно низкой активности является региональной особенностью флоры Ямала (Ребристая, 2013). Среди долготных преобладает циркумполярная фракция (21 вид или 72 %). В целом во флоре преобладают виды, максимально освоившие пространства циркумполярной Арктики, тогда как виды с узким ареалом находятся в минимуме.

В составе флоры только 11 видов (38 %) относятся к настоящим водным растениям. В группе воздушно-водных растений, включающих 15 видов, только 6 являются водными растениями – гелофитами. Это – *Tephroseris palustris*, *Hippuris lanceolata* и *H. vulgaris*, *Caltha arctica* и *C. palustris*, *R. reptans* встречающиеся преимущественно на антропогенно нарушенных местообитаниях. Остальные виды – скорее болотные растения, которые, однако, характерны и для избыточно увлажненных берегов водоемов и водотоков. Это – в первую очередь мхи, образующие на отдельных участках фоновые заросли, представители осоковых и лютиковых.

Погруженные растения (гидрофиты) в целом не характерны для изученных водных объектов. Вероятно, их развитию препятствует ветро-волновое воздействие, колебание уровня воды, низкие температуры, короткий вегетационный сезон, торфянистые донные отложения. Обычно это один-два вида, которые образуют очень редкие и небольшие по площади заросли (*Ranunculus gmelinii* и *R. pallasii*, *Potamogeton friesii*, *Lemna trisulca*, *Sparganium hyperboreum*). Подобное распространение погруженной растительности характерно и для озер Большеземельской тундры (Денисова, 1994).

Благодарности

Автор выражает благодарность к. б. н., н. с. лаборатории водной экологии ИВЭП СО РАН М.И. Кошеникову за сбор гербарного материала.

Работа выполнена при поддержке МЭЦ «Арктика» (г. Салехард).

ЛИТЕРАТУРА

Денисова И. А. Высшая водная растительность, ее продукция, химический состав // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (На примере Большеземельской тундры). – СПб.: Наука, 1994. – С. 72–80.

Дубына Д. В., Гейни С., Гроудова З. и др. Макрофиты – индикаторы изменения природной среды. – Киев: Наукова думка, 1993. – 430 с.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. Том. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. – М.: КМК, 2003. – С. 1–608.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. Том. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. – М.: КМК, 2004. – С. 609–994.

Коновалов А. А., Глазунов В. А., Московченко Д. В., Тигеев А. А., Гашев С. Н. Зависимость структуры биоты от климата на территории ямало-ненецкого автономного округа // Вестник Тюменского государственного университета. Сер. Экология, 2014. – № 12. – С. 15–23.

Московченко Д. В. Особенности многолетней динамики растительности Бованенковского месторождения (полуостров Ямал) // Вестник Тюменского государственного университета, 2013. – № 12. – С. 57–66.

Николаенко С. А. Флора водоемов бассейна р. Полуй (зона лесотундры) // Человек и Север: антропология, археология, экология: Материалы всеросс. конф. – Тюмень, 2015. – С. 359–361.

Николаенко С. А., Глазунов В. А. Флора водоемов нижнего течения реки Пур (север Западной Сибири) // Гидробиотика 2015: Материалы VIII Всерос. конф. (Борок, 16–20 октября 2015). – Ярославль, 2015. – С. 194–195.

Природа Ямала / Под ред. Л.Н. Добринского. – Екатеринбург: УИФ Наука, 1995. – 435 с.

Пыстина Н. Б., Баранов А. В., Ильякова Е. Е., Унанян К. Л. Исследование гидрохимических характеристик водных объектов в районе Бованенковского НГКМ // Научно-технический сборник: Вести газовой науки, 2013. – № 2(13). – С. 107–112.

Ребристая О. В. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования. – СПб.: Изд-во СПб-ГЭТУ «ЛЭТИ», 2013. – 312 с.

Ребристая О. В., Хитун О. В., Чернядьева И. В. Техногенные нарушения и естественное восстановление растительности в подзоне северных гипоарктических тундр полуострова Ямал // Бот. журн., 1993. – Т. 78, № 3. – С. 122–135.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 318 с.

Савинов И. А. Материалы к флоре сосудистых растений среднего течения реки Щучья (Южный Ямал) // Фиторазнообразии Восточной Европы, 2014. – Т. 8, № 3. – С. 81–86.

Свириденко Б. Ф. Гидрофильные мхи Западно-Сибирской равнины: учебное пособие. – Омск: Изд-во «Амфора», 2010. – 134 с.

Современное состояние водных ресурсов и функционирование водохозяйственного комплекса бассейна Оби и Иртыша / Отв. ред. Ю. И. Винокуров, А. В. Пузанов, Д. М. Безматерных. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 236 с.

Тетерюк Б. Ю. Основы управления рекультивационной сукцессией в техногенных ландшафтах тундровой зоны: Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Уфа, 1996. – 18 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.

Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е., Королева Т. М., Петровский В. В., Ребристая О. В., Секретарева Н. А., Хитун О. В., Ходачек Е. А. Пространственная структура видовой разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Бот. журн., 2004. – Т. 89, № 11. – С. 1689.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa, 2006. – Vol. 15. – P. 1–130.

УДК 58.056(571.1+470.55/.58)

Климатическое моделирование ареалов степных сообществ Западной Сибири и Южного Урала

Climatic modeling of steppe plant communities distribution in Western Siberia and Southern Urals

А. Ю. Королюк¹, М. В. Лебедева², Д. В. Санданов³, Ю. С. Отмахов¹

A. Yu. Korolyuk, M. V. Lebedeva, D. V. Sandanov, Yu. S. Otmakhov

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090, Новосибирск, Золотодолинская, 101
E-mail: akorolyuk@rambler.ru, otmachov@mail.ru

²Ботанический сад-институт УНЦ РАН, 450080, Уфа, ул. Менделеева, 195/3. E-mail: lebedevamv@mail.ru

³Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, 670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6. E-mail: sdenis1178@mail.ru

Реферат. В статье обсуждаются возможности применения моделирования распространения растительных сообществ методом максимальной энтропии на базе программного пакета Maxent. В качестве тестовых объектов использованы 4 типа степных сообществ с территории Западной Сибири и Южного Урала. Для зональных луговых и настоящих степей Западно-Сибирской равнины прогнозируемые биоклиматические ареалы соответствуют широтным полосам в пределах степной и лесостепной зон. На примере анализа ранее опубликованных геоботанических описаний настоящих степей с территории Казахстана и Республики Башкортостан показано, что экстраполяция неполных данных имеет прогностическую ценность. Установлено, что для предгорных степей характерен разорванный ареал, что связано со сходством экологических условий предгорий Южного Урала и Алтая. Использование подходов биоклиматического моделирования позволяет подойти к вопросу выделения экологических аналогов в растительности удаленных регионов.

Summary. Modeling possibilities of plant communities distribution using maximum entropy methods on the base of Maxent program have been discussed. Four types of steppe communities from Western Siberia and Southern Urals are tested. Bioclimatic distribution of zonal meadow and typical steppes of Western Siberian Plain correspond to latitudinal bands of steppe and forest-steppe zones. On the base of analysis of previous relevés of typical steppes from Kazakhstan and Republic of Bashkortostan revealed that extrapolation of lacking data has the prognostic value. It is established that steppes at foothills has the disjunctive distribution, which is connected with similar ecological conditions of Southern Urals and Altai foothills. Bioclimatic modeling can be helpful in selection of ecological analogues in vegetation within distant regions.

Анализ закономерностей географического распространения биологических объектов является фундаментальной научной проблемой, которая тесно связана с историей формирования биосферы. В то же время исследования такого рода могут играть ключевую роль в прогнозировании динамических изменений экосистем в контексте глобальной и локальной эволюции природной среды. Познание этих закономерностей предоставляет возможности оценки перспектив дальнейшего существования видов и типов биоценозов, а также характера их ареалов под влиянием различных факторов. В настоящее время в связи с разработкой новых методов появилась возможность моделирования динамики ареалов видов растений и животных на основе анализа связей с климатическими параметрами, геосистемными характеристиками и структурой основных местообитаний (Guisan, Zimmermann, 2000; Douma et al., 2012 и др.). Ряд моделей также охватывает особенности распространения видов в зависимости от условий природопользования и инвазионных характеристик (Guisan, Thuiller, 2005). В современных исследованиях большое внимание уделяется моделированию географического распространения биологических видов методом максимальной энтропии на базе программного пакета Maxent (Phillips, Dudik, 2008). Если анализу ареалов растений посвящена обширная литература, то возможности использования данных технологий в изучении распространения типов растительных сообществ отражены в единичных публикациях (Triverdi et al., 2008; Trejo et al., 2011). Задачей нашего исследования была оценка перспектив использования алгоритмов, реализованных в пакете Maxent, для биоклиматического моделирования распространения типов степных сообществ.

В качестве объектов мы использовали 4 типа сообществ:

1. Настоящие разнотравно-дерновиннозлаковые степи Западно-Сибирской равнины. Сообщества данного типа широко распространены в пределах соответствующей широтной полосы в пределах Заволжско-Казахстанской степной провинции (Лавренко и др., 1991). Сообщества обычны в пределах степной зоны Западно-Сибирской равнины, а также представляют зональный тип сообществ сухих предгорий Западного Алтая (Королюк, 2007). Ценозы довольно бедные – в среднем 21 вид на описание. Одной из причин невысокого разнообразия является то, что данный тип уцелел от распашки преимущественно вблизи населенных пунктов и в настоящее время интенсивно используется в качестве пастбищных угодий. Постоянными доминантами являются *Stipa capillata* и *Festuca valesiaca*. Еще четыре вида нередко выступают содоминантами: *Artemisia frigida*, *Koeleria cristata*, *Artemisia austriaca*, *Carex supina*. С позиций эколого-флористической классификации данные степи относятся к ассоциации *Artemisio austriacae–Stipetum capillatae* Schubert et al. ex Korolyuk 2014 (Королюк, 2014). Массив проанализированных данных составил 99 описаний с точной географической привязкой.

2. Луговые богаторазнотравные степи Западно-Сибирской равнины обычны в северной части степной зоны и в южных районах лесостепи. В своем распространении они связаны с колочными и балочными ландшафтами. Это богатые ценозы – в среднем 55 видов на описание. Сообщества чаще полидоминантные, три вида выделяются своей активностью, при практически стопроцентной встречаемости они имеют среднее покрытие более 10 %: *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Stipa pennata*. Остальные виды могут выступать как доминантами, так и содоминантами: *Poa angustifolia*, *Thymus marschallianus*, *Stipa zalesskii*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca valesiaca*, *Phlomis tuberosa*, *Carex praecox*, *Phleum phleoides*, *Peucedanum morisonii*, *Medicago falcata*, *Carex caryophylla*, *Artemisia pontica*, *Helictotrichon desertorum*, *Iris ruthenica*. Данные сообщества могут формировать крупные контуры, но чаще всего сохраняются в составе комплексов с солонцеватыми степями и колками. В последнем случае они могут обогащаться лугово-лесными растениями. С позиций эколого-флористической классификации они относятся к ассоциации *Trommsdorffio maculatae–Stipetum pennatae* Korolyuk 2014 (Королюк, 2014). Массив проанализированных данных составил 81 описание.

3. Луговые злаково-разнотравные степи северо-западных предгорий Алтая широко распространены на территории Бийско-Чумышской возвышенности и в соседствующих лесостепных предгорьях Салаира. До распашки водоразделов степи данного типа покрывали большие пространства, в настоящее время их фрагменты встречаются по балочным системам, где занимают пологие световые склоны, сочетаясь с тырсовыми степями по выпуклым и крутым участкам. Средняя видовая насыщенность составляет 40 видов на описание. Основными доминантами выступают ковыли (*Stipa pennata*, *S. capillata*), с которыми могут содоминировать *Calamagrostis epigeios*, *Medicago falcata*, *Filipendula vulgaris*, *Phlomis tuberosa*, *Vicia amoena*, *Adonis vernalis*, *Fragaria viridis*, *Veronica spicata*. Данные степи относятся к ассоциации *Filipendulo vulgaris–Stipetum capillatae* Makunina et al. 2010 (Макунина и др., 2010). Проанализированный массив составил 69 описаний с географической привязкой.

4. Луговые богаторазнотравные степи Предуралья и западного макросклона Южного Урала с преобладанием *Stipa pulcherrima* (Ямалов, Миркин, 2010). Сообщества ковыльных степей сохранились в местах с рельефом, неудобным для освоения в пашню – в средних и верхних частях световых склонов, реже по вершинам хребтов. Ценозы обычно встречаются на слабо каменистых почвах и больших площадях не занимают. Средняя видовая насыщенность составляет в среднем 58 видов на описание. В травостое доминируют *Stipa pulcherrima* и *Helictotrichon desertorum*, в качестве содоминантов выступают *Stipa capillata* и *Stipa pennata*. Также с высокой константностью представлены *Astragalus onobrychis*, *Salvia stepposa*, *Filipendula vulgaris*, *Campanula sibirica*, *Festuca pseudovina*, *Thalictrum minus*, *Plantago urvillei*. Вследствие слабой каменистости практически всех местообитаний во флористическом составе сообществ присутствует группа петрофитов – *Carex pediformis*, *Centaurea marschalliana*, *Alyssum tortuosum*, *Artemisia marschalliana*, *Allium rubens*. С позиции эколого-флористической классификации они относятся к ассоциации *Astragalo austriacae–Stipetum pulcherrimae* Yamalov 2011 nom. ined (Ямалов, 2011). Массив составил 47 описаний с географической привязкой.

Был проведен анализ 19 биоклиматических переменных BIOCLIM с разрешением 0.5 arc-minutes (~1 км² на пиксель), усредненных за временной интервал 1950–2000 гг. (www.worldclim.org). Для статистического анализа точности полученные модели проверялись случайной выборкой 25 % местонахождений сообществ. Также проводился тест для измерения важности переменной «jackknife», на каждую биокли-

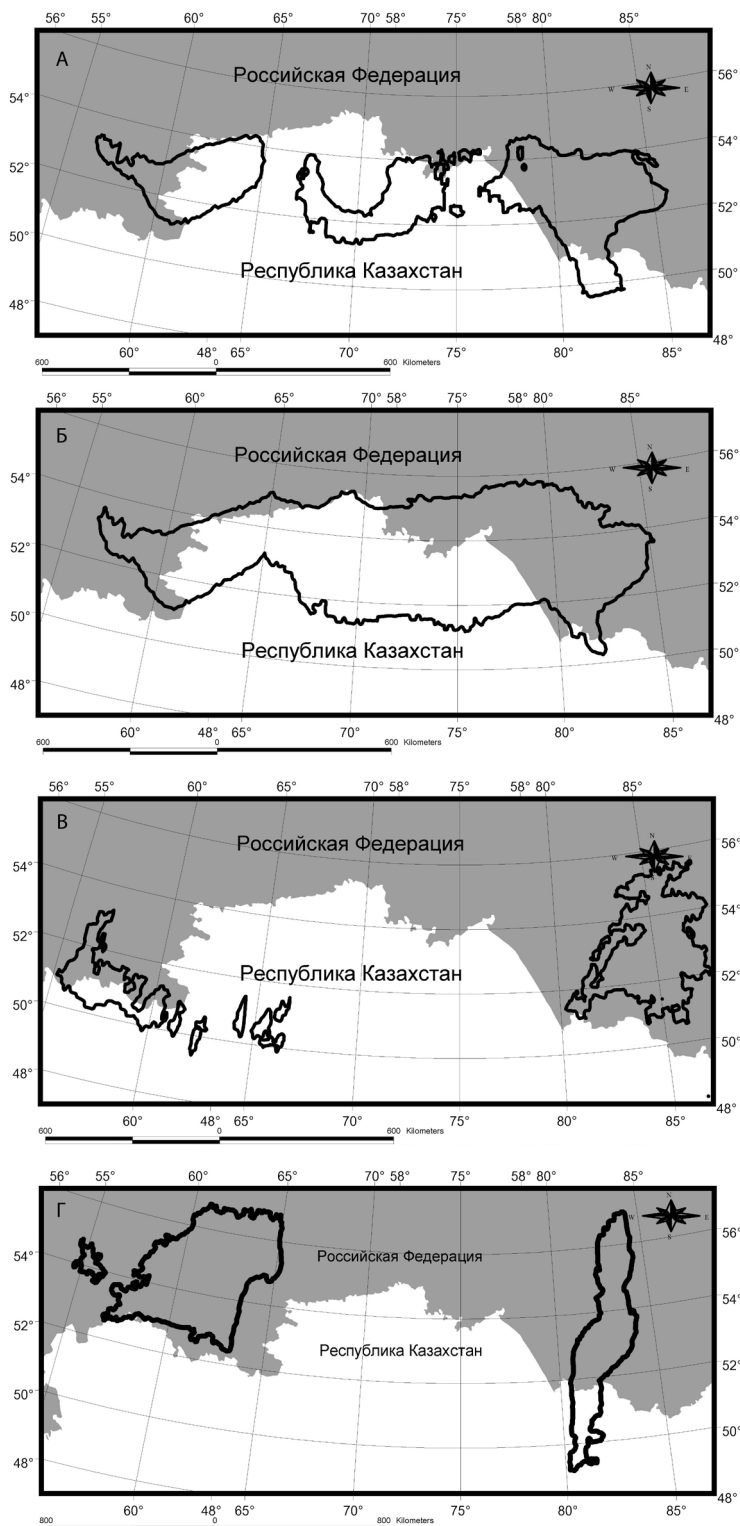


Рис. 1. Биоклиматические ареалы степных сообществ (при пороговом значении вероятности 0.4). Типы степных сообществ: А – настоящие степи Западно-Сибирской равнины, Б – луговые степи Западно-Сибирской равнины, В – луговые степи предгорий Алтая, Г – луговые степи предгорий Урала.

широтного характера (рис. 1В). Он состоит из двух основных частей, более крупный из которых охватывает предгорья и периферийные низкогорья Алтая и Салаирского кряжа (Алтайский край), а также Кузнецкую котловину (Кемеровская область). Вторая часть ареала лежит в южных районах Оренбургской области и на севере Актыубинской области. Разорванным ареалом также характеризуются южноуральские луговые степи

математическую переменную были построены кривые отклика. В итоговых картах использовали логистический выходной формат с градациями от 0 до 1, позволяющий оценивать вероятность пространственного распределения типов растительных сообществ. Дальнейший анализ пространственных данных выполнялся в пакетах ArcGIS 10.0 и DIVA-GIS.

Анализ биоклиматических ареалов (далее ареалов) двух типов степных сообществ, распространенных на территории Западно-Сибирской равнины, показал ожидаемое зональное распределение. Настоящие степи имеют ареал в виде широтной полосы, протягивающейся от Южного Урала до предгорий Северо-Западного Алтая (рис. 1А). Центральная ось широтной полосы лежит в пределах 5–54 градусов северной широты. На территории России потенциальный ареал данного типа степей охватывает степную часть Алтайского края, юго-западные районы Новосибирской области, южные части Челябинской области и Республики Башкортостан. Основная часть ареала располагается в пределах Северного Казахстана, по которому у нас отсутствовали данные с точными географическими привязками. Таким образом, использование алгоритмов Maxent дало возможность экстраполяции результатов по явно неполным данным. Для проверки правильности прогнозных результатов мы использовали опубликованные материалы, которые смогли отнести к анализируемому типу сообществ (Исаченко, Рачковская, 1961; Schubert, 1981). Данные работы подтвердили реальное присутствие анализируемых степей в построенном биоклиматическом ареале. Ареал луговых степей Западно-Сибирской равнины имеет сходный ареал, но его северная граница лежит около 55 градуса северной широты (рис. 1Б). Таким образом, данные степи, помимо северной части степной зоны, могут встречаться и в лесостепной зоне, что подтверждается нашими полевыми наблюдениями. В отличие от настоящих степей, ареал анализируемого типа сообществ на территории России захватывает южные части Новосибирской, Омской и Курганской областей.

Ареал луговых степей, описанных из северо-западных предгорий Алтая не имеет

(рис. 1Г). Основная его часть занимает западную часть Республики Башкортостан, северо-запад Оренбургской области, восточные районы Самарской области и Республики Татарстан. Восточная часть ареала лежит в предгорьях Алтая, Салаирского кряжа и Кузнецкого Алатау.

В целом, оценивая перспективы использования подходов биоклиматического моделирования ареалов растительных сообществ с использованием программного пакета Maxent, можно говорить о перспективности таких работ. Так, для зональных степей Западной Сибири, применение этих подходов позволило экстраполировать фрагментарные данные о конкретных местонахождениях на значительные территории, не изученные в этом отношении. Для предгорных и низкогорных сообществ применение описываемых методик позволило выявить территории, аналогичные по биоклиматическим показателям. Это позволяет подойти к решению вопросов выделения экологических аналогов для типов растительных сообществ, которые будут учитывать климатические показатели, характеристики эдафотопов и биогеографические особенности регионов. Также перспективным нам видится прогнозное моделирование изменения ареалов растительных сообществ, связанное с глобальной динамикой климата.

Благодарности. Исследования проводятся при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 16-05-00908 и 16-04-00747).

ЛИТЕРАТУРА

- Исаченко Т. И., Рачковская Е. И.* Основные зональные типы степей Северного Казахстана // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. – Л., 1961. – С. 133–397.
- Королюк А. Ю.* Степная растительность (Festuco-Brometea) предгорий Западного Алтая // Растительность России, 2007 – № 10. – С. 38–60.
- Королюк А. Ю.* Сообщества класса Festuco-Brometea на территории Западно-Сибирской равнины // Растительность России, 2014. – № 25. – С. 45–70.
- Лауренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И.* Степи Евразии. – Л., 1991. – 146 с.
- Макунина Н. И., Королюк А. Ю., Мальцева Т. В.* Растительность Бийско-Чумышской возвышенности // Растительность России, 2010. – № 16. – С. 40–55.
- Ямалов С. М., Миркин Б. М.* Флористическая и географическая дифференциация настоящих и луговых степей Южного Урала // Растительный мир Азиатской России, 2010. – № 2. – С. 58–65.
- Ямалов С. М.* Синтаксономия и динамика травяной растительности Южно-Уральского региона: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Уфа, 2011. – 32 с.
- Douma J. C., Witte J.-Ph. M., Aerts R., Bartholomeus R. P., Ordoñez J. C., Venterink H. O., Wassen M. J., Van Bodegom P. M.* Towards a functional basis for predicting vegetation patterns; incorporating plant traits in habitat distribution models // *Ecography*, 2012. – Vol. 35. – P. 294–305.
- Guisan A., Thuiller W.* Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // *Ecological Letters*, 2005 – Vol. 8. – P. 993–1009.
- Guisan A., Zimmermann N. E.* Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological Modelling*, 2000. – Vol. 135. – P. 147–186.
- Schubert R., Jager E., Mahn E.-G.* Vergleichende geobotanische Untersuchungen in der Baschkirischen ASSR. 2. Xerotherme Gebusche, Xerothermrassen, Ackerunkrautgesellschaften // *Wiss. Z. Univ. Halle. Math.-nat. Bd*, 1981. – No. 30 – P. 83–113.
- Trejo I., Martinez-Meyer E., Calixto-Perez E., Sanchez-Colon S., Vasquez de la Torre R., Villers-Ruiz L.* Analysis of the effects of climate change on plant communities and mammals in México // *Atmosfera*, 2011. – Vol. 24(1). – P. 1–14.
- Trivedi M. R., Morecroft M. D., Berry P. M., Dawson T. P.* Potential effects of climate change on plant communities in three montane nature reserves in Scotland, UK // *Biological Conservation*, 2008. – Vol. 141. – P. 1665–1675.
- Phillips S. J., Dudik M.* Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*, 2008. – Vol. 31. – P. 161–175.

УДК 582.542.1(5)(235.222)

Исследование злаков Алтая: итоги, проблемы, перспективы

Study of Altai cereals: results, problems and prospects

Е. О. Пунина¹, А. А. Гнутиков², Н. Н. Носов¹, Ю. А. Мякошина¹, А. Р. Коцинян¹, К. С. Добрякова¹,
М. П. Райко¹, Э. М. Мачс¹, Е. Е. Крапивская¹, А. И. Шмаков³, А. В. Родионов¹

E. O. Punina, A. A. Gnutikov, N. N. Nosov, Yu. A. Myakoshina, A. R. Kotsinyan, K. S. Dobryakova,
M. P. Rayko, E. M. Machs, E. E. Kravivskaya, A. I. Shmakov, A. V. Rodionov

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
E-mail: elizaveta_punina@mail.ru

²ФИЦ ВИГРП им. Н.И. Вавилова (ВИР), ул. Большая Морская, 42 44, Санкт-Петербург, 190000, Россия
E-mail: alexandr2911@yandex.ru

³Алтайский государственный университет, жно-Сибирский ботанический сад, пр. Ленина, 61, Барнаул, 565049, Россия
E-mail: ssbgbot@mail.ru

Реферат. Рассмотрена степень изученности видового разнообразия сем. Poaceae на территории Алтайского края и республики Алтай. Обсуждается таксономический статус некоторых традиционно выделяемых родов, триб и подтриб.

Summary. The level of scrutiny of species diversity of Poaceae family in the territory of Altai Krai and Altai Republic is considered. The taxonomic status of some traditionally allocated genera, the tribes and subtribe is discussed.

Критическая ревизия родов многочисленного и широко распространенного семейства Poaceae на Алтае назрела давно. С изучением флоры Алтая и злаков в частности связаны такие выдающиеся имена, как П. С. Паллас, И. Гмелин, К. Ф. Ледебур, П. Н. Крылов, Б. К. Шишкин. В XX веке большой вклад в исследование алтайских злаков внесли также Н. С. Пробатова, Н. Н. Цвелев, Г. А. Пешкова, М. В. Олонова и многие другие отечественные исследователи. Тем не менее, несмотря на существующие относительно недавние обработки большинства родов, полной сводки, отражающей все видовое разнообразие алтайских злаков, до сих пор нет; и «Флора Сибири», к сожалению, также не может считаться таковой.

Согласно «Флоре Сибири» (1990), сем. Poaceae представлено на Алтае¹ 227 видами, относящимися к 53 родам. Такие роды, как *Aeluropus*, *Avena*, *Catabrosa*, *Cinna*, *Digitaria*, *Eriochloa*, *Glyceria*, *Hystrix*, *Leersia*, *Milium*, *Panicum*, *Paracolpodium*, *Phalaris*, *Phalaroides*, *Phragmites*, *Pleuropogon*, *Schizachne*, *Scolochloa* представлены всего одним видом; от 2 до 5 представителей включают в себя роды *Anthoxanthum*, *Beckmannia*, *Brachypodium*, *Bromus*, *Cleistogenes*, *Dactylis*, *Echinochloa*, *Eragrostis*, *Eremopoa*, *Psathyrostachys*, *Ptilagrostis*, *Setaria*, *Achnatherum*, *Avenula*, *Bromopsis*, *Crypsis*, *Deschampsia*, *Helictotrichon*, *Melica*, *Phleum*, *Trisetum*, *Elytrigia*, *Alopecurus*, *Hierochloe*. От 6 до 15 видов насчитывают роды *Agropyron*, *Hordeum*, *Agrostis*, *Koeleria*, *Puccinellia*, *Calamagrostis*, *Leymus*, *Stipa*. И, наконец, роды *Elymus*, *Festuca* и *Poa* представлены на Алтае более чем 20 видами каждый.

Бурно развивающееся в настоящее время направление молекулярной систематики дает основания по-новому взглянуть на объемы и взаимосвязи таксонов Злаков Алтая. В 2014 г. коллектив авторов приступил к ревизии злаков Алтая. Сразу скажем, что злаки всегда считались «трудным» объектом для систематиков. Многие виды могут быть разделены на подвиды, разновидности, формы. При этом отдельные признаки могут варьировать, и четкой границы между подвидовыми категориями и даже видами может не быть. Принято считать, что это связано с широко распространенной у злаков отдаленной гибридизацией (Цвелёв, 1972, 1976, 2005 и др.), которая, на современный взгляд, является одним из мощных механизмов видообра-

¹ Строго говоря, название «Алтай» принято относить к понятию «Алтайская горная страна», которая включает в себя территории не только Алтайского края и республики Алтай, но также часть Казахстана, Хакасии, Тувы, Монголии и Китая (Камелин, 2005). Наша работа охватывает только первые два из перечисленных регионов; и в дальнейшем в тексте под названием «Алтай» мы будем подразумевать именно их.

зования (Soltis P. S., Soltis D. E., 2009; Родионов и др., 2013). Гибридизация может происходить между таксонами различных рангов, в том числе, представителями разных родов, и, сопровождаясь полиплоидией, дает не только новые виды, но и новые рода. Как отмечает Н. С. Пробатова (2007), многие рода злаков частично или полностью являются гибридогенными аллополиплоидами, а если учесть, что процессы гибридизации могли происходить неоднократно, то восстановить происхождение таких таксонов крайне трудно.

В данной статье представлены некоторые итоги этой работы и указаны еще нерешенные проблемы.

Мы проводим комплексное исследование, сочетающее три основных подхода: 1) классический сравнительно-морфологический, 2) методы молекулярно-филогенетического анализа, подразумевающий сравнение секвенированных последовательностей ДНК ядерного и хлоропластного генома, и 3) сравнительно-кариологический методы. Именно комплексные данные о каждом исследованном объекте позволяют принять взвешенное решение о его видовой обособленности и систематическом положении.

В 2004–2015 гг. авторы совершили 11 экспедиционных поездок по территории Алтайского края и республики Алтай, во время которых было собрано более 6000 образцов злаков. Среди этих сборов есть как виды, ранее не указанные для данных регионов, так и новые для науки. Часть новых видов нами уже описана, а часть – намечена к описанию.

До своей кончины в июле 2015 г. активное участие в работе принимал Н. Н. Цвелёв, агронолог с мировым именем, автор фундаментального труда «Злаки СССР» (1976). Согласно представлениям Н. Н. Цвелёва и Н. С. Пробатовой (2012), злаки Алтая представлены 11 трибами 4 подсемейств:

Подсем. *POOIDEAE* Benth.

Триба *BRACHYPODIEAE* Harz (1 род 2 вида)

Триба *HORDEEAE* Martinov. (7 родов 52 вида)

Триба *BROMEAE* Dumort. (2 рода 5 видов)

Триба *POEAE* R. Br. (26 родов 124 вида)

Триба *MELICEAE* Link ex Endl. (4 рода 6 видов)

Триба *STIPEAE* Dumort. (3 рода 20 видов)

Триба *ARUNDINEAE* Dumort. (1 род 1 вид)

Подсем. *ERHARTHOIDEAE* Jacq.- Fel. ex Caro

Триба *ORYZAEAE* Dumort. (1 род 1 вид)

Подсем. *CHLORIDOIDEAE* Kunth ex Beilschm.

Триба *AELUROPODEAE* Nevski ex Bor (1 род 1 вид)

Триба *ERAGROSTIDEAE* Stapf (3 рода 7 видов)

Подсем. *PANICOIDEAE* Link

Триба *PANICEAE* R. Br. (5 родов 7 видов).

В подсемействе *Pooideae* наибольшее количество видов (более половины из всех ныне известных) относится к трибе *Poeae* (*Avena* – 1 вид, *Avenula* – 3, *Helictotrichon* – 3, *Trisetum* – 3, *Koeleria* – 7, *Deschampsia* – 3, *Milium* – 1, *Hierochloë* – 5, *Anthoxanthum* 2, *Calamagrostis* – 13, *Agrostis* 7, *Scolochloa* – 1, *Festuca* – 19, *Poa* – 26, *Arctopoa* – 2, *Eremopoa* – 2, *Paracolpodium* 1, *Cinna* – 1, *Catabrosa* – 1, *Puccinellia* – 8, *Dactylis* – 2, *Phalaris* – 1, *Phalaroides* – 1, *Beckmannia* – 2, *Phleum* – 3 и *Alopecurus* – 5). Триба может быть разделена на несколько подтриб, границы которых требуют уточнения, так же как и границы и объемы некоторых родов.

При исследовании родов *Phalaris*, *Hierochloë* и *Anthoxanthum* мы показали, что подтриба *Phalarideae*, куда традиционно относят эти рода, не является монофилетической. На всех полученных филограммах *Phalarideae* четко разделяется на две удалённые группы, каждая из которых демонстрирует строгую монофилетичность. В одну из них входят представители рода *Phalaris*, а в другую – все *Hierochloë* и *Anthoxanthum* (Райко и др., 2011; Родионов и др., 2011).

Изучение гербарных коллекций и наших собственных сборов по роду *Hierochloë* показало, что в Алтайском крае и Республике Алтай встречаются следующие виды: *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult.², *H. repens* (Host) Beauv., *H. odorata* (L.) Beauv., *H. ochotensis* Prob., *H. sibirica* (Tzvelev) Czer., *H. glabra* Trin.

² Здесь и далее **жирным** шрифтом выделены виды, для которых мы подтверждаем произрастание на указанной территории и признаем их самостоятельность.

Ряд авторов выделяет подвиды *H. glabra* subsp. *bungeana* (Trin.) Peschk. и *H. glabra* subsp. *chakassica* Peschk.). В наших сборах есть также экземпляры, промежуточные между *H. sibirica* и *H. glabra* из Алтайского края, и нетипичные экземпляры *H. sibirica* с очень маленькими метелками с плоскогорья Укок. Отметим, что зубровки – сложная для определения группа ввиду небольших морфологических различий между видами и низкой изменчивости ITS-последовательностей и обычно используемых хлоропластных маркеров. Так, в частности, все виды *Hierochloë* aggr. *odorata* имеют идентичные ITS. Для решения вопроса о их таксономическом статусе, также как таксономическом статусе подвидов *H. glabra*, равно как и статусе переходных и нетипичных образцов необходимо провести дополнительные исследования.

Род *Anthoxanthum* на Алтае представлен 2 видами: *A. odoratum* L. (2n=20) и *A. alpinum* A. Love & D. Love (2n=10). Нами показано, что район ITS1-5.8S-ITS2 не содержит замен, позволяющих чётко разделить *A. odoratum* и *A. alpinum*. При этом генетические расстояния (p-distance) между популяциями *A. odoratum* и *A. alpinum* из географически удаленных регионов (сравнивали ITS растений, собранных в Горном Алтае, Теберде, Хакасии и на Полярном Урале) оказались больше межвидовых расстояний между *A. alpinum* и *A. odoratum* (Родионов и др., 2011a).

Крупнейший для злаков Алтая род *Poa* по нашим данным включает 33 вида с одним подвидом и одной разновидностью, относящимися к 11 секциям, а также 3 нотовида – межсекционных гибрида:

Секция *Alpinae* (Hegetschw. ex Nyman) Soreng

1. *P. alpina* L.

Секция *Bolbophorum* Aschers. et Graebn.

2. *P. bulbosa* subsp. *vivipara* (Koeler) Arcang.

Секция *Ochlopoa* Aschers. et Graebn.

3. *P. supina* Schrad.

4. *P. annua* L.

Секция *Pandemos* Aschers. et Graebn.

5. *P. trivialis* L.

Секция *Nivicolae* (Roshev.) Prob.

6. *P. veresczaginii* Tzvelev

Секция *Homalopoa* Dumort.

7. *P. remota* Forsell.

Секция *Malacanthae* (Roshev.) Olon.

9. *P. smirnowii* Roshev.

9a. *Poa smirnowii* var. *vivipara* Malysch.

Секция *Macropoa* Fr. Herm. ex Tzvelev

10. *P. insignis* Litv. ex Roshev.

11. *P. sibirica* Roshev.

Секция *Poa*

12. *P. urjanchaica* Roshev.

13. *P. pratensis* L.

14. *P. angustifolia* L.

15. *P. alpigena* (Blytt) Lindm.

16. *P. sabulosa* (Roshev.) Turcz. ex Roshev.

17. *P. kuraica* Olon.

18. *P. tianschanica* (Regel) Hack. ex O. Fedtsch.

Секция *Stenopoa* Dumort.

19. *P. nemoralis* L.
20. *P. palustris* L.
21. *P. urssulensis*
22. *P. krylovii* Reverd.
23. *P. transbaicalica* Roshev.
24. *P. altaica* Trin.
25. *P. relaxa* Ovcz.
26. *P. glauca* Vahl
27. *P. shapshalica*OLON.
28. *P. litvinoviana* Ovcz.
29. *P. reverdattoi* Roshev.
30. *P. botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom.
31. *P. actruensis* (OLON.) OLON.
32. *P. attenuata* Trin.
- 32a. *P. attenuata* subsp. *tshuensis* (Serg.) OLON.

Секция *Tichopoa* Asch. et Graebn.

33. *P. compressa* L.

НОТОВИДЫ:

34. *P.* × *levitskyi* Nosov
35. *P.* × *navashinii* Nosov
36. *Poa* × *arzhanensis* Nosov, sp. nova

Сравнительное исследование ITS-последовательностей генома ядра и некоторых хлоропластных последовательностей злаков из рода *Poa* позволило выявить несколько видов, возникших как результат межсекционной, а в некоторых случаях межродовой (между видами *Poa* и видами подтрибы Puccinelliinae) гибридизации. Установлено также филогенетическое положение для новых гибридов, найденных нами на Алтае, и для видов, неясных с точки зрения систематики (Носов и др., 2015; Nosov et al., 2015).

При молекулярно-филогенетическом исследовании однолетних рудеральных мятликов секции Ochlороа, выделяемых некоторыми исследователями в самостоятельный род (Тихомиров, 2013), мы пришли к заключению, что оснований для такого выделения нет. И по хлоропластным, и по ядерным последовательностям эта секция группируется с кладой sect. Alpinae+sect. Volbophorum, образуя общую большую кладу «базальных *Poa*», сестринскую к остальным *Poa* s. str. Внутри же этой большой клады секция Ochlороа s. str. монофилетична. Наши данные подтверждают происхождение тетраплоида *P. annua* ($2n = 28$) от гибридизации диплоидов *P. supina* ($2n = 14$) и *P. infirma* ($2n = 14$). Мы не нашли различий по изученным ядерным и хлоропластным генам между подвидами и разновидностями из комплекса *P. aggr. annua*. Все они не отличаются от *P. annua* s. str. При этом хлоропластный геном *P. annua* получен от *P. infirma*, а ядерный – от *P. supina*.

При исследовании гербарных образцов мы пришли к заключению, что наиболее распространенный на Алтае вид – это *P. supina*. *P. annua* же встречается относительно редко и преимущественно в западной части исследуемой территории. Кроме того, алтайские образцы *P. supina* несколько отличаются от «классических», и, по-видимому, алтайские популяции этого вида требуют дополнительного исследования.

Наши молекулярно-филогенетические исследования (Носов, Родионов, 2008; Родионов и др., 2010; Носов и др., 2015) подтверждают целесообразность выделения видов, ранее составлявших подрод *Arctopoa*, в самостоятельный род, как было предложено Н. С. Пробатовой (1974). Более того, мы и другие авторы (Soreng et al., 2010 и др.) показали, что этот род филогенетически довольно далеко отстоит от рода *Poa*. На Алтае он представлен 2 видами: *Arctopoa tibetica* (Munro ex Stapf) Prob. ($2n = 42$) и *A. schischkinii* (Tzvelev) Prob. ($2n = 70$). Род *Arctopoa* по нашим данным наиболее близок роду *Cinna*, представленный единственным видом *C. latifolia* (Trev.) Griseb., изредка встречающимся в лесах Западного Алтая.

В республике Алтай произрастает 2 вида рода *Eremopoa*, отличающиеся как морфологически, так и хромосомными числами: *E. songarica* (Schrenk) Roshev. ($2n = 28$) и *E. altaica* (Trin.) Roshev. ($2n = 42$). При исследовании хлоропластных генов и ITS этого рода мы показали, что виды рода *Eremopoa* на филогенети-

ческом древе во всех случаях группируются вместе с *Poa sensu stricto*, занимая промежуточное положение между видами секций *Alpinae*, *Paradiochloa*, *Ochlopoa* с одной стороны, и секциями *Poa*, *Malacanthae*, *Homalopoa*, *Acroleucae*, *Oreinos*, *Stenopoa*, *Pandemos*, *Secundae* с другой. Роберт Соренг и соавт. (Soreng et al., 2010) предлагают рассматривать *Eremopoa* как *Poa* секции *Pseudopoa*, и мы не видим причин не соглашаться с этим мнением.

При исследовании рода *Catabrosa* мы установили, что указанного во всех сводках тетраплоидного ($2n = 20$) вида *C. aquatica* (L.) P. Beauv. на Алтае нет. Все алтайские гербарные образцы, ранее относимые к этому виду, представляют новый, ранее неописанный вид, который мы назвали *C. ledebourii* Punina et Nosov sp. nov. Кроме того, на хр. Чихачева нами был найден еще один, по-видимому, эндемичный новый вид, названный *C. bogutensis* Punina et Nosov sp. nov. (Punina et al., in press). Мы также определили хромосомное число $2n = 40$ для обоих видов; это первая находка октоплоидов среди представителей данного рода.

Роду *Catabrosa* весьма близок род *Paracolpodium*, представленный на Алтае, как считалось ранее, единственным видом *P. altaicum* (Trin.) Tzvel, однако на Западном Алтае нами были найдены образцы, возможно, заслуживающие выделения в самостоятельный вид.

Род *Scolochloa* представлен на Алтае единственным видом *S. festucacea* (Willd.) Link и занимает неопределенное положение на молекулярно-филогенетическом древе в составе трибы *Poeae* (Родионов и др., 2015).

Наши молекулярно-филогенетические исследования родов *Beckmannia*, *Phleum* и *Alopecurus* достоверно показали обособленное положение тимофеевки, лисохвоста и бекманнии. Мы полагаем, что значительные молекулярно-генетические различия позволяют вполне обоснованно говорить о существовании трех разных подтриб трибы *Poeae* – *Beckmanniinae*, *Phleinae* и *Alopecurinae*.

Род *Beckmannia* представлен на Алтае двумя видами: *B. eruciformis* (L.) Host и *B. syzigachne* (Steud.) Fernald.

Алтайские представители рода *Phleum* относятся к двум под родам:

Подрод 1. *Chilochloa* (Beauv.) Peterm.

Секция *Chilochloa* (Beauv.) Dumort.

1. *P. phleoides* (L.) H. Karst.

В Алтайском крае нами была обнаружена вивипарная форма тимофеевки степной. Такие же экземпляры недавно были собраны Н.А.Усик (личное сообщение). Ранее мы находили вивипарные формы видов родства *P. aggr. phleoides* при работе с гербарием из Кавказского региона. Не исключено, что вивипарная форма тимофеевки встречается во всех ленточных борах края.

1a. *P. phleoides* var. *vivipara* (L.) H. Karst.

Подрод 2. *Phleum*.

1. *P. pratense* L.

2. *P. bertolonii* DC.

3. *P. alpinum* L.

При исследовании рода *Alopecurus* мы столкнулись с рядом систематических трудностей и необходимостью учета номенклатурных изменений в группе высокогорных видов секции *Alopecurus*. Название голарктического горно-тундрового скально-осыпного вида *A. alpinus* Sm. было общепринятым (J.-E. Smith, 1803), он был описан с гор восточной Шотландии. Однако некоторое время назад было обнаружено, что Доминик Вийяр (D. Villars) за 17 лет до Смита описал *A. alpinus* Vill. 1786, Hist. Pl. Dauph. 1: 306. Вероятно, что эти образцы были описаны из Котских Альп с высотами до 4000 метров. Название Смита оказалось нелегитимным. По правилам Кодекса название *A. alpinus* Sm. можно было бы законсервировать, но этого сделано не было. Казалось бы, что законным становится название с авторством Вийяра – *A. alpinus* Vill. Хронологически, следующим названием является *A. borealis* Trin. K.A. (1820). Вид описан с гербарных образцов из Сибири и Сев. Америки. Позднее вид Триниуса был сведён в синонимы *A. alpinus* Sm.

Недавно Н. Н. Цвелёв предложил использовать для вида название – *A. borealis* Trin. (Цвелёв, 2012). Существует две разновидности *A. borealis* Trin. (= *A. alpinus* Sm.) – безостая var. *muticus* и типовая остистая var. *borealis* – они распространены по всему ареалу, но количество длинноостистых возрастает с запада на восток. *A. borealis* Trin. var. *muticus* (Sarfatti ex Lange) Tzvelev (= *A. alpinus* Sm. var. *muticus* Sarfatti ex Lange) – обычная разновидность в европейской Арктике, но ее ареал не всегда совпадает с ареалом остистой разно-

видности. Ранг этих разновидностей требует дополнительного исследования. *A. borealis* Trin. var. *borealis* – типовая разновидность, которую Б.А. Юрцев (1965) принимал за подвид *A. alpinus* subsp. *borealis* (Trin.) Jurtzev.

В 1964 г. Б.А. Юрцев (Аркт. фл. СССР, 2: 33) указал, что «экземпляры с Алтая и гор Восточной Сибири, подобно шотландским, отличаются довольно крупными размерами, но почти всегда имеют длинные хорошо развитые ости. По-видимому, они также образуют [...] эколого-географическую расу с приоритетным названием в ранге вида – *A. altaicus* (Griseb.) Petrov, базирующимся на *A. glaucus* var. *altaicus* Griseb.». О.Д. Никифорова (1988) описала этот вид под названием *A. turczaninovi* O.D. Nikif., не учитывая работы А. Гризебаха, В.Л. Крылова, В.А. Петрова и Б.А. Юрцева. Поэтому название *A. altaicus* для данной разновидности, предложенное Б.А. Юрцевым, является приоритетным. Но в 2012 году Н.Н. Цвелёв обнаружил ещё более раннее название вида, описанного по тем же сборам Н.С. Турчанинова с оз. Байкал, что и вид О.Д. Никифоровой – *A. vlassovii* Trin. Таким образом, из *A. agg. borealis* на Алтае встречаются *A. borealis* Trin. (указываются обе разновидности), и *A. vlassovii* Trin.

Из типовой секции *Alopesigus* в Алтайской горной стране встречаются *A. pratensis* L. (некоторые авторы выделяют *A. songaricus* (часто как *A. soongo(a)ricus*) в качестве отдельного подвида *A. pratensis*), и мы разделяем мнение, что данная форма отчасти уклоняется в сторону родства арктического *A. alpestris* Czerep., который также входит в *A. agg. pratensis*. Самостоятельность этих двух таксонов нуждается в дополнительных исследованиях. Требуют дополнительных исследований также *A. arundinaceus* Poir., *A. brachystachyus* Vieb. (указан: Камелин и др., 2001) и обнаруженная нами на Алтае в пойме р. Юстыт особая форма, промежуточная между *A. vlassovii* и *A. borealis*. Эти исследования планируется осуществить в 2016 г.

Остальные роды трибы *Poeae* (*Avena*, *Avenula*, *Helictotrichon*, *Trisetum*, *Koeleria*, *Deschampsia*, *Milium*, *Calamagrostis*, *Agrostis*, *Festuca*, *Puccinellia*, *Dactylis*) мы планируем исследовать в дальнейшем.

Небольшая триба *Meliceae* Link ex Endl. представлена на Алтае родами *Glyceria*, *Pleuropogon*, *Schizachne* и *Melica*. Нами установлено, что эти роды, традиционно относимые в трибу *Meliceae*, образуют единую монофилетическую кладу, что подтверждает данные классической систематики. Вместе с тем эта клада разделяется на 2 субклады, в одну из которых попадают роды *Schizachne* и *Melica*, а в другую – *Glyceria*, и *Pleuropogon*. При этом виды рода *Pleuropogon* на филогенетическом древе, несмотря на морфологическое своеобразие, занимают положение среди видов секции *Glyceria* в роде *Glyceria* (Родионов и др., 2011б; Коцинян и др., 2013).

На Алтае произрастают следующие представители трибы: *Glyceria plicata* (Fries) Fries, *G. lithuanica* (Gorski) Gorski, *G. triflora* (Korsh.) Kom., *Pleuropogon sabinii* R. Br., *Melica nutans* L., *M. transsilvanica* Schur, *M. altissima* L., *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi.

Триба *Hordeae* Martinov. – вторая по численности и включает в себя роды *Elymus* (около 20 видов), *Elytrigia* (4), *Agropyron* (6), *Leymus* (13), *Psathyrostachys* (2), *Hordeum* (6) и *Hystris* (1).

В настоящее время мы проводим молекулярно-филогенетическое исследование видов рода *Elymus*. Это один из самых трудных в систематике родов, так как, во-первых, все его представители – аллополиплоиды (тетраплоиды и гексаплоиды), возникшие в результате серии независимых межвидовых гибридизаций и продолжающих существовать в состоянии постоянного потока генов между отдельными расами (видами). Р.В. Камелин (2005) называет такое состояние интрогрессивно-межвидовым комплексом гибридных форм. Это приводит к тому, что на филогенетическом древе не видно скольконибудь заметного соответствия принятым в классической таксономии рода *Elymus* (Цвелёв, Пробатова, 2010) секциям и подсекциям. Мы согласны с тем, что систематика данного рода обязательно должна учитывать геномную конституцию видов; и проблема заключается в том, что для ряда видов, произрастающих исключительно на территории России, эта геномная конституция пока неизвестна (Агафонов и др., 2015) Кроме того, для многих представителей рода характерна высокая внутривидовая изменчивость, что также затрудняет его систематику (Кобозева и др., 2012, Агафонов и др., 2015) Мы полагаем, что молекулярно-филогенетические исследования как ядерных, так и хлоропластных генов в совокупности с исследованием хромосомных чисел помогут решить вопрос о геномном составе алтайских пырейников.

Триба *Stipeae* Dumort. представлена на Алтае тремя родами: *Achnatherum* (3 вида), *Ptilagrostis* (2) и *Stipa* (около 15). В 2015 году мы начали исследование алтайских ковылей. Род *Stipa* также систематически весьма непростой. С одной стороны, регулярные находки морфологически промежуточных между различными близкими видами экземпляров наводит на мысль о межвидовой гибридизации у ковылей; но, с другой стороны, ни одного доказательства такой гибридизации до сих пор нет. Довольно высокое и постоянное чис-

ло хромосом ($2n = 44$) у подавляющего большинства исследованных видов (при том, что у видов близкого к *Stipa* рода *Ptilagrostis* $2n = 22$) заставляет предполагать участие в формировании рода как минимум двух разных геномов, но и гипотез о геномном составе разных видов ковылей пока нет. При этом имеются отдельные данные и о других хромосомных числах у видов рода – для *S. orientalis* Trin ($2n = 36, 44$) и *S. kirghisorum* P. Smirnov ($2n = 32$), поэтому определение хромосомных чисел у видов рода *Stipa* остается важной задачей.

Особенно интересным нам представляется также исследование редкого для Алтая вида *S. consanguinea* Trin. et Rupr., который, как нам представляется, занимает промежуточное положение между перистоостистыми и волосовидноостистыми ковылями и, возможно, имеет гибридогенное происхождение.

В будущем мы планируем также исследование остальных алтайских представителей подсем. Pooideae: триба Brachypodieae Harz (род *Brachypodium*, 2 вида), триба Bromoeae Dumort. (роды *Bromopsis*, 3 вида и *Bromus*, 2 вида) и, по-видимому, единственного представителя рода *Leersia* (Подсем. Erharthoideae Jacq.- Fel. ex Caro, триба Oryzaceae Dumort.).

Отдельного внимания заслуживает и род *Phragmites*, который по современным представлениям, стоит относить не к трибе Arundineae Dumort. подсем. Pooideae, а к другой группе подсемейств, формирующих хорошо обособленную молекулярно-филогенетически кладу PACMAD (Soreng et al., 2015). Некоторые исследователи, в частности, Н.Н. Цвелёв (2011) полагают, что считавшийся ранее космополитным вид *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud на самом деле следует разделить на несколько видов.

К молекулярно-филогенетической кладе PACMAD относятся также несколько видов и родов алтайских злаков, часть из которых – это естественные элементы растительных сообществ, такие, как виды подсем. Chloridoideae Kunth ex Beilschm. (триба Aeluropodeae Nevski ex Bor, род *Aeluropus* (1 вид) и триба Eragrostideae Stapf – роды *Cleistogenes* (2 вида) и *Crypsis* (3 вида)).

Представители же подсем. Panicoideae Link из трибы Paniceae R. Br. (по 1-3 вида из родов *Panicum*, *Echinochloa*, *Eriochloa*, *Digitaria*, *Setaria*) – это сорные или адвентивные виды, расширяющие в настоящее время свой ареал. В частности, мы подтвердили недавние находки таких новых сорных растений для Алтайского края, как *Setaria faberi* Herrm. и *Eriochloa villosa* (Thunb.) Kunth.

Благодарности

Работа выполнена по госзаданию, номер государственной регистрации 01201255614, при частичном финансировании из средств грантов РФФИ № №15-04-06438, 14-04-01416 и программы «Динамика генофондов».

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А. В., Кобозева Е. В., Асбаганов С. В., Шмаков Н. А.** Современные достижения и перспективы в построении филогенетически ориентированной системы таксонов рода *Elymus* (Poaceae: Triticeae) // 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. 314–322.
- Камелин Р. В., Шмаков А. И., Смирнов С. В., Куцев М. Г., Чубаров И. Н.** Дополнения к флоре Алтая // Turczaninowia, 2001. – Т. 4, вып. 1–2. – С. 79–85.
- Камелин Р. В.** Новая флора Алтая (Задачи и концепция новой флористической сводки) // Флора Алтая. Т. 1 / Ред. Р. В. Камелин. – Барнаул: Азбука, 2005. – С. 7–22.
- Кобозева Е. В., Овчинникова С. В., Агафонов А. В.** Изменчивость и таксономические взаимоотношения между StY-геномными видами *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (Triticeae: Poaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2012. – Т. 1, № 2. – С. 87–93.
- Коцинян А. Р., Гнутиков А. А., Родионов А. В.** Молекулярная филогения трибы Meliceae Link ex Endl. (Poaceae) // Хромосомы и эволюция: Материалы VII конф. по кариологии, кариосистематике и молекулярной филогении и II Школы-Симпозиума молодых ученых памяти Г. А. Левитского «Хромосомы и эволюция». – СПб., 2013. – С. 63–65.
- Никифорова О. Д.** К систематике *Alopecurus glaucus* s. l. (Poaceae) в Сибири // Бот. журн., 1988. – Т. 73, № 11. – С. 1600–1603.
- Носов Н. Н., Родионов А. В.** Молекулярно-филогенетическое изучение взаимоотношений между представителями рода *Poa* (Poaceae) // Бот. журн, 2008. – Т. 93, № 12. – С. 1919–1936.
- Носов Н. Н., Пунина Е. О., Мачс Э. М., Родионов А. В.** Межвидовая гибридизация в происхождении видов растений на примере рода *Poa sensu lato* // Успехи современной биологии, 2015. – Т. 135, № 1. – С. 21–39.
- Пробатова Н. С.** О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (Poaceae) // Новости сист. высш. раст., 1974. – Вып. 11. – С. 44–55.

- Пробатова Н. С.** Хромосомные числа в семействе Poaceae и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения, 2007. – № 55. – С. 9–103.
- Райко М. П., Глускер Г. М., Мачс Э. М., Родионов А. В.** Молекулярно-филогенетическое исследование трибы Phalarideae Kunth // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – Сборник научных статей по материалам X международной научно-практической конференции (24–27 октября 2011 г., Барнаул). – Барнаул: АРТИКА, 2011. – С. 136–143.
- Родионов А. В., Носов Н. Н., Ким Е. С., Мачс Э. М., Пунина Е. О., Пробатова Н. С.** 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.
- Родионов А. В., Райко М. П., Крапивская Е. Е., Пунина Е. О., Мачс Э. М.** Сравнительное исследование высокоизменчивых последовательностей ядерного и хлоропластного геномов растений: сравнительное исследование мутаций в районах ITS и в гене trnL-межгенном спейсере trnL-trnF как индикаторах дивергенции таксонов у Пахучеколосниковых // Генофонды и генетическое разнообразие. – М., 2011а. – С. 132–135
- Родионов А. В., Коцинян А. Р., Гнутиков А. А., Доброрадова М. А., Мачс Э. М.** Изменчивость последовательности ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 в ходе дивергенции видов рода Манник (*Glyceria* R. Br.) // Экологическая генетика, 2011б. – Т. 9, №4. – С. 63–69.
- Родионов А. В., Коцера В. В., Ким Е. С., Пунина Е. О., Носов Н. Н.** Эволюция геномов и хромосомных наборов злаков // Цитология, 2013. – Т. 55, № 4. – С. 225–229.
- Родионов А. В., Носов Н. Н., Коцинян А. Р., Коцера В. В., Пунина Е. О., Гнутиков А. А., Терентьева Л. А.** Межвидовая гибридизация в эволюции Poaceae // 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. 359–374.
- Тихомиров В. Н.** Род *Ochlopoa* (Arsch. et Graebn.) N. Scholz (Poaceae) в Беларуси // Новости сист. высш. раст., 2013. – Т. 44. – С. 13–19.
- Флора Сибири. Т. 2: Poaceae (Gramineae) / Сост. Г. А. Пешкова, О. Д. Никифорова, М. Н. Ломоносова и др. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. – 361 с.
- Цвелёв Н. Н.** Новые таксоны злаков (Poaceae) флоры СССР // Новости сист. высш. раст., 1972. – Т. 9. – С. 55.
- Цвелёв Н. Н.** Злаки СССР. – Л., 1976. – 788 с.
- Цвелёв Н. Н.** Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. Сб. избр. тр. / Н. Н. Цвелёв; под ред. Д. В. Гельтмана; Рос. акад. наук, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – М., 2005. – 407 с.
- Цвелёв Н. Н.** О родах тростник (*Phragmites adans.*) и меевка (*Cleistogenes keng*) семейства злаков (Poaceae) в России // Новости сист. высш. раст., 2011. – Т. 43. – С. 30–44.
- Цвелёв Н. Н.** Заметки о злаках (Poaceae) // Новости сист. высш. раст., 2012. – Т. 43. – С. 45–56.
- Цвелёв Н. Н., Пробатова Н. С.** Роды *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski и *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) во флоре России // Комаровские чтения, 2010. – № 57. – С. 5–102.
- Цвелёв Н. Н., Пробатова Н. С.** Обзор видов *Deschampsia*, *Agrostis*, *Calamagrostis* (Poaceae – Poeae) и система злаков флоры России // Комаровские чтения, 2012. – Т. 59. – С. 7–75.
- Nosov N. N., Punina E. O., Rodionov A. V.** Two new species of *Poa* (Poaceae) from the Altai Mountains, Southern Siberia // Ann. Bot. Fennici, 2015. – Vol. 52. – P. 19–26.
- Soltis P. S., Soltis D. E.** The role of hybridization in plant speciation // Annu Rev Plant Biol, 2009. – Vol. 60. – P. 561–88. DOI: 10.1146/annurev.arplant.043008.092039.
- Punina E. O., Nosov N. N., Myakoshina Yu. A., Gnutikov A. A., Shmakov A. I., Olova M. V., Rodionov A. V.** New octoploid *Catabrosa* species from Altai // Kew Bulletin. In press.
- Soreng R. J., Bull R. D., Gillespie L. J.** Phylogeny and reticulation in *Poa* based on plastid trnF and nrITS sequences with attention to diploids // Diversity, Phylogeny and Evolution in the Monocotyledons / Eds Seberg O, Petersen G., Barfod A. S. and Davis J. I. – Denmark: Aarhus Univ. Press, 2010. – P. 619–643.
- Soreng R. J., Peterson P. M., Romaschenko K., Davidse G., Zuloaga F. O., Judziewicz E. J., Filgueiras T. S., Davis J. I., Morrone O.** A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) // Journal of Systematics and Evolution, 2015. – Vol. 53, No. 2. – P. 117–137.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕТОДЫ В ИССЛЕДОВАНИИ РАСТЕНИЙ И
ХЕМОСИСТЕМАТИКА ОТДЕЛЬНЫХ ТАКСОНОВ

УДК 582.594:575.113.2

Генетический полиморфизм *Cypripedium calceolus*, *C. macranthon*, *C. shanxiense*,
C. × ventricosum (Orchidaceae) по данным пиросеквенирования

Genetic polymorphism of *Cypripedium calceolus*, *C. macranthon*, *C. shanxiense*,
C. × ventricosum (Orchidaceae) inferred from pyrosequencing data

Е. В. Андропова¹, Э. М. Мачс¹, Е. Г. Филиппов²

E. V. Andronova, E. M. Machs, E. G. Filippov

¹ Ботанический сад Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия, e-mail: filorch@mail.ru

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: elena.andronova@mail.ru

Реферат. Ранее были высказаны предположения, что особи *C. × ventricosum* представляют собой гибриды первого поколения между *C. calceolus* и *C. macranthon*, а в местах произрастания *C. shanxiense* и *C. calceolus* последний таксон замещен гибридами *C. calceolus × C. shanxiense*. Для проверки гипотез были исследованы участки *ITS1* гена 5,8S рибосомальной ДНК и *trnL-F* хлоропластной ДНК с использованием методики пиросеквенирования. У некоторых образцов *C. calceolus* был выявлен внутригеномный полиморфизм *ITS1* участка по замене С на Т в позиции 320 (в соответствии с аналогичными позициями у референса из Генбанка). Полиморфные образцы *C. calceolus* были собраны в разных частях ареала, какой-либо географической приуроченности не установлено. У *C. shanxiense* в *ITS1* участке в позициях 268 и 276 имелись замены G на T, которые являлись специфичными только для данного таксона (из числа изученных), а в позиции 320 имела замена С на Т (в 100 % прочтений). Позиции 268 и 276 оказались полиморфными: замены обнаружены в 50 % прочтений у образцов из Забайкалья, в 85–87 % – из Приморья, 70–73 % – с Сахалина. Все *C. shanxiense* имели 13–50 % последовательностей идентичных *C. calceolus*, тогда как у *C. calceolus* из мест совместного произрастания двух таксонов замены G на T встречались в единичных (не более 1,5 %) прочтениях. *ITS1* участки у *C. macranthon* и референса отличались по замене С на Т в позициях 269, 320 и 352 (практически 100 % прочтений). Анализ *ITS1* участка *C. × ventricosum* выявил полиморфизм в позициях 269 и 352 и подтвердил, что это гибриды первого поколения между *C. calceolus* и *C. macranthon*. Участок хлоропластной ДНК оказался идентичным у всех изученных образцов *C. shanxiense* и у *C. calceolus* из Забайкальского края и из Приморья. Он имел существенные различия при сравнении с образцами *C. calceolus*, собранными в Сибири, Урале, Европейской части России и запада Забайкалья (Бурятия). У двух из 11 изученных образцов *C. × ventricosum* изученный участок хлоропластной ДНК имел сходство с *C. calceolus* из Забайкальского края и из Приморья, у всех других он был идентичен таковому *C. macranthon*. Исследования с применением 454 метода секвенирования не подтвердили предположение о том, что в Забайкалье и Приморье *C. calceolus* замещен гибридом *C. calceolus × C. shanxiense*. Однако было показано, что *C. calceolus* на территории России представлен двумя разными группами (а возможно и таксонами) на основании различий участка хлоропластной ДНК и данных аллозимного анализа.

Summary. It was assumed early that the individuals of *C. × ventricosum* were the hybrids of the first generation between *C. calceolus* and *C. macranthon*, and in the locations of sympatric populations of *C. shanxiense* and *C. calceolus* the last one was substituted by hybrids (*C. calceolus × C. shanxiense*). For checking the hypotheses the 5,8S of ribosomal (*ITS1*) DNA and chloroplast DNA (*trnL-F*) were investigated with the using of a pyrosequencing. In some samples of *C. calceolus* the intragenomic polymorphism in *ITS1* by the replacement of C by T in the position 320 (here and throughout designated in according with the analogous positions in reference from GenBank) was revealed. Polymorphous samples of *C. calceolus* were collected in the different parts of the area, any geographical confinement was not established. In *C. shanxiense* in the positions 268 and 276 of *ITS1* replacements of G by T occurred, which were specific only for this taxon (from the number of studied), while in the position 320 there was a replacement of C by T (in 100 % reads). Positions 268 and 276 proved to be polymorphous: replacements were discovered in 50 % reads in the samples from Transbaikalia, in 85–87 % – from the Primorye, in 70–73 % – from Sakhalin. All samples of *C. shanxiense* had 13–50 % of the sequences identical to *C. calceolus*, whereas in *C. calceolus* from the places of the joint vegetation of both taxa, replacement of G by T occurred in the single (not more 1.5 %) reads. *ITS1*

in *C. macranthon* and in reference were differed in the replacement of C by T in the positions 269, 320 and 352 (practically 100 % reads). Analysis of *ITS1* in *C. × ventricosum* revealed polymorphism in the positions 269 and 352, and confirmed that these were the hybrids of the first generation between *C. calceolus* and *C. macranthon*. Chloroplast DNA was proved to be identical in all studied samples of *C. shanxiense* and of *C. calceolus* from the Transbaikalia and from the Primorye. It is demonstrated essential differences comparing with the samples of *C. calceolus*, collected in Siberia, Urals, European part of Russia and West of Transbaikalia (Buryatia). In two of 11 samples *C. × ventricosum* studied chloroplast DNA resembled *C. calceolus* from the Transbaikalia and from the Primorye, in all others it was identical to the same in *C. macranthon*. Studies with the using of 454 method did not confirm the assumption about the fact that in Transbaikalia and Primorye *C. calceolus* was substituted by the hybrids (*C. calceolus* × *C. shanxiense*). However, it was shown that *C. calceolus* in the territory of Russia was represented by two different groups (but possibly also by taxa) on the basis of differences of chloroplast DNA and of allozyme analysis data.

На основании морфологического исследования и анализа генетической структуры популяций с использованием аллозимного анализа 10 генных локусов (*PGI*, *6PGD*, *NADHD*, *SKDH*, *GDH*, *PGM*, *DIA*, *ADH*, *GOT-1*, *GOT-2*) было сделано заключение, что в зоне перекрытия ареалов *Cypripedium calceolus* и *C. shanxiense* в Забайкальском, Хабаровском и Приморском краях, образовался межвидовой интрогрессивно гибридный комплекс. В его состав входят в основном гибриды (*C. calceolus* × *C. shanxiense*), а доля особей родительских видов в нем невелика. Один из родительских видов – *C. shanxiense* относится к наиболее редким представителям рода. Особи *C. shanxiense* характеризуются облигатной автогамией. Эта особенность обеспечивает биологическую изоляцию таксона от близкого к нему *C. calceolus*. Второй из родительских видов – *C. calceolus* в норме относится к перекрестно опыляемым растениям и является облигатным энтомофилом. Однако на юге Приморского края большое число особей имеют нетипичные для *C. calceolus* признаки цветка (губа коричневого цвета) и особенности репродуктивной биологии (факультативное самоопыление). У некоторых из них была выявлена генетическая нестабильность при формировании пыльцы и семян (высокая доля аномалий в строении пыльцевых зерен, сниженная семенная продуктивность). Это давало возможность предположить, что представители *C. calceolus* на большей территории Дальнего Востока и Забайкальского края отсутствуют, а растения, морфологически похожие на них, являются гибридами *C. calceolus* × *C. shanxiense* (Андропова и др., 2007, 2009; Филиппов, Андропова, 2011).

Для подтверждения высказанной гипотезы было проведено исследование внутригеномного полиморфизма с использованием методики 454 участков *ITS1* гена 5,8S рибосомальной ДНК и *trnL-F* хлоропластной ДНК у *C. calceolus*, *C. macranthon*, *C. shanxiense* и *C. × ventricosum*. Секвенирование проводили на приборе GS Junior System (Roche Diagnostics Corporation) с использованием фьюжин-праймеров. Все полученные прочтения сравнивали с последовательностью из генбанка. В качестве референса для *ITS1* участка был использован образец *C. calceolus* из Европы, для *trnL-F* – *C. macranthon* из генбанка (рис. 1, 2).

Сравнительный анализ *ITS1* участка у 16 образцов *C. calceolus* показал, что у 4 из них имеется внутригеномный полиморфизм в позиции 320 (позиция здесь и далее обозначены в соответствии с аналогичными позициями у референса (табл., рис. 1). У трех образцов преобладали последовательности аналогичные

Таблица

Наличие замен в локусе *ITS1* и их доля в общем числе прочтений (в %) у некоторых изученных образцов по сравнению с референсом из генбанка (образец *C. calceolus* из Швейцарии, см. рисунок 1) по данным пиросеквенирования (454 метод)

Вариант замены, позиция	<i>C. macranthon</i>				<i>C. ventricosum</i>		<i>C. calceolus</i>			<i>C. shanxiense</i>			
	Иркутск. обл	Урал	Приморье (розовый)	Приморье (белый)	Урал	Приморье	Приморье	Урал	Ленинградская обл	Сахалин	Забайкалье 1	Забайкалье 2	Приморье
269:С/Т	100.00	99.72	98.81	99.32	46.7	45.55	0.39	1.43	1.53	2.81	3.97	3.94	0.60
320:С/Т	98.89	99.74	99.83	99.88	98.58	99.45	100.0	99.61	51.02	99.46	99.05	99.39	99.40
352:С/Т	97.05	97.26	96.25	97.67	45.01	45.34	0.00	0.6	1.17	2	0.73	0.85	0.00
276:G/T	0.00	0.03	0.07	0.04	0.36	0.00	0.00	0.07	0.11	69.82	49.85	46.04	85.12
268:G/T	0.00	0.15	0.17	0.14	1.3	0.25	0.58	1.89	0.77	73.08	54.48	51.92	81.97

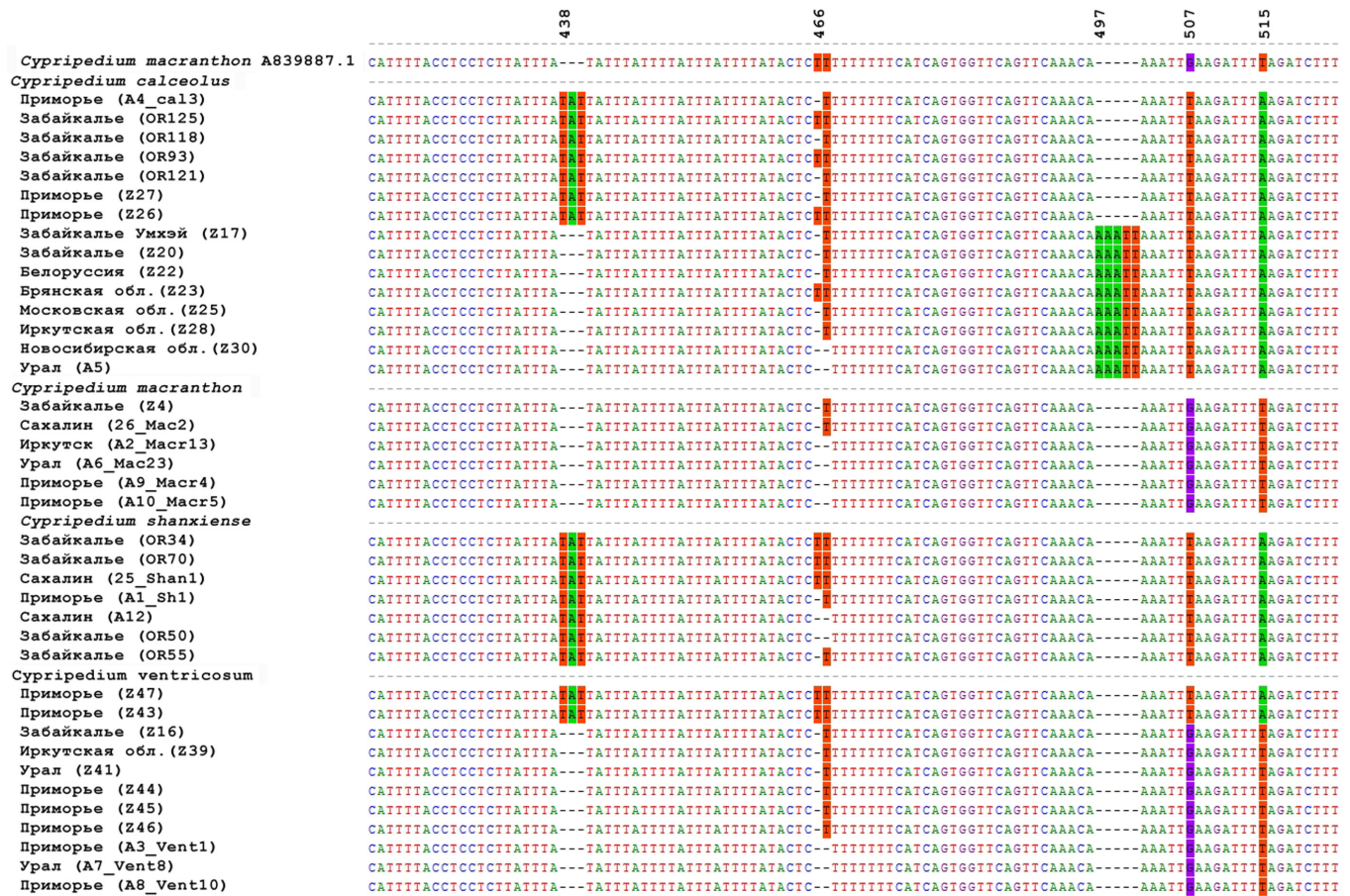


Рис. 2. Полиморфизм участка *Cyp2* (Fay et al., 2009) межгенного спейсера хлоропластной ДНК (*trnL-trnF*) у 4 таксонов рода *Cypridium*.

референсу, у одного образца преобладали последовательности с заменой С на Т. У большинства изученных образцов замена в 320 позиции была практически во всех рядах. Полиморфные образцы *C. calceolus* были собраны в разных частях ареала в Ленинградской обл., Брянской обл., в Забайкалье и в Приморье; географической дифференциации между локальными популяциями по данному признаку не выявлено.

Сравнительный анализ *ITS1* участка у 7 образцов *C. shanxiense* (4 образца из Забайкалья, 2 – с Сахалина, 1 – из Приморья) показал, что в позициях 268 и 276 имеются замены G на T, а в позиции 320 – С на Т. Замена в позиции 320 была практически в 100 % прочтений. Как оказалось, по позициям 268 и 276 особи *C. shanxiense* отличаются и от референса, и от всех других изученных таксонов. Это специфичные для данного таксона замены.

Следует отметить, что по позициям 268 и 276 у образцов *C. shanxiense* имелся внутригеномный полиморфизм. Так, образцы из Забайкалья отличались от референса по позициям 268 и 276 в 50 % прочтений, из Приморья – в 85–87 %, а с Сахалина 70–73 % (табл.). Это указывает на различие ядерной ДНК у *C. shanxiense* из различных местонахождений. При этом в образцах *C. shanxiense* из Забайкалья последовательности идентичные *C. calceolus* присутствовали в большом числе (табл.). По данным аллозимного анализа, все изученные особи были полностью мономорфными по всем 10 изученным генным локусам.

В образцах *C. calceolus* замены G на T в позициях 268 и 276 были обнаружены только в единичных рядах. Из этого следует, что изученные образцы *C. calceolus* нельзя отнести к гибридам. Полученные результаты с использованием метода 454 отличаются от данных аллозимного анализа. Тем самым, вопрос об интрогрессивной гибридизации между *C. calceolus* и *C. shanxiense* в реальном времени остается нерешенным.

Сравнительный анализ *ITS1* участка у 5 образцов *C. macrantho*n показал, что они отличаются от референса по позициям 269, 320 и 352, где есть замены С на Т. По позициям 269 и 352 они отличаются также от *C. calceolus* и *C. shanxiense*.

Сравнительный анализ *ITS1* участка у 11 образцов *C. x ventricosum* показал, что имеется полиморфизм в позициях 269 и 352, по которым различаются родительские виды *C. calceolus* и *C. macrantho*n. Число

прочтений с заменами в позиции 269 и 352 было примерно 50 % (табл.). В позиции 320 замена была практически в 100 % прочтений. Согласно результатам исследования, практически все образцы *C. x ventricosum* являются гибридами первого поколения между *C. calceolus* и *C. macranthon*. Эти данные полностью согласуются с результатами аллозимного анализа. Ни одного гибрида между *C. macranthon* и *C. shanxiense* не обнаружено.

У двух из 11 изученных образцов *C. x ventricosum* изученный участок хлоропластной ДНК имел сходство с *C. calceolus* из Забайкальского края и из Приморья, у всех других он был идентичен таковому *C. macranthon*. Тем самым, особи этого гибридного таксона могут образовываться с участием как *C. macranthon*, так и *C. calceolus* в качестве женских растений.

Если изученные образцы *C. calceolus* не различались по *ITS1* участку, то по хлоропластной ДНК они разделились на 2 группы. Нуклеотидная последовательность участка хлоропластной ДНК оказалась идентичной у всех изученных образцов *C. shanxiense* и у *C. calceolus* из Забайкальского края и из Приморья. Однако при сравнении с образцами *C. calceolus*, собранными в забайкальской части Бурятии и западнее (Сибирь, Урал и Европейская часть России), были выявлены существенные различия по наличию вставок/делений в позиции 438 и 497 (рис. 2). Вероятная граница между группами *C. calceolus* проходит в Забайкальском крае. Эти данные хорошо согласуются с результатами аллозимного анализа.

Из полученных результатов следует, что на территории России имеются две разные линии *C. calceolus*, которые различаются по хлоропластной ДНК. Она, как известно, наследуется по материнской линии, и полученные данные с использованием 454 метода подтверждают это, т. к. полиморфизм по изученному участку хлоропластной ДНК выявлен не был.

Участки хлоропластной ДНК у одной из линий *C. calceolus* и *C. shanxiense* оказались идентичными, тогда как *ITS1* участок ДНК у данных представителей имел существенные различия. Интересно отметить, что особи *C. calceolus* с таким гаплотипом произрастали только в пределах ареала *C. shanxiense*. Поскольку хлоропластная ДНК наследуется по материнской линии, то можно предположить, что имеется ограничение расстояния, на которое происходит рассеивание семян после диссеминации. Полученные данные по анализу хлоропластной ДНК не подтверждают, но и не опровергают возможное гибридогенное происхождение линии *C. calceolus* с гаплотипом, идентичным *C. shanxiense*. Очевидно, что эти два таксона имеют общее происхождение по материнской линии.

Зона гибридизации между *C. calceolus* и *C. shanxiense*, определенная на основании аллельного состава локусов *PGI* и *SKDH* (по дифференцирующим *C. shanxiense* аллелям у *C. calceolus*) представляется более широкой, т. к. она распространяется не только на территорию совместного произрастания двух таксонов, но и на прилегающие к ней районы. Это может быть связано с тем, что имеет место поток генов, который осуществляется посредством переноса пыльцы на большие расстояния, по сравнению с дисперсией семян. Однако статистическая обработка данных аллозимного анализа показала, что популяции *C. calceolus* находятся в равновесном (Харди-Вайнберга) состоянии по локусам, в которых были выявлены дифференцирующие *C. shanxiense* аллели. Следовательно, обмен генетическим материалом между гибридами или таксонами происходит очень редко.

Как оказалось, не все гипотезы, высказанные на основании данных аллозимного анализа, нашли подтверждение после проведения исследования внутригеномного полиморфизма двух участков ДНК. Так, например, была уверенность, что аллельный состав двух локусов *PGI* и *SKDH* у *C. calceolus* из Приморья указывает на интрогрессивную гибридизацию со стороны *C. shanxiense*, которая осуществляется в реальном времени. Однако в исследовании внутригеномного полиморфизма *ITS1* участка ДНК у *C. calceolus* последовательности идентичные *C. shanxiense* встречались очень редко (не более 1,5 % от числа всех прочтений). Тогда как в генотипе *C. shanxiense*, который по данным аллозимного анализа является мономорфным по всем 10 генным локусам, *ITS1* участок ДНК имел сходство на 13–50 % с *C. calceolus*. По этим данным, наоборот, именно *C. shanxiense* является гибридным, и имеет место интрогрессия со стороны *C. calceolus* (табл.).

Благодарности. Работа выполнена по государственным заданиям № 01201255606 и № 012001459509 при финансовой поддержке гранта РФФИ (проект № 14-04-92004 ННС_а) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН: «Живая природа: современное состояние и проблемы развития». Прочтение последовательностей ДНК с использованием метода 454 (пиросеквенирование) проводилось в отделение Геномных технологий Центра коллективного пользования научных оборудованием отделением земле-

делия Российской академии сельскохозяйственных наук «Геномные технологии и клеточная биология» ГНУ ВНИИСХМ Россельхозакадемии. Авторы благодарят сотрудников лаборатории и лично заведующего лабораторией Андропова Евгения Евгеньевича за выполнение высокотехнологичного молекулярно-генетического исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Андропова Е. В., Филиппов Е. Г., Мельникова А. Б., Аверьянов Л. В. Морфологический анализ и соотношение типичных и уклоняющихся форм в популяциях *Cypripedium calceolus* на юге Хабаровского и Приморского краев // Вестник ТвГУ. Серия Биология и Экология, 2007. – № 7(35). – С. 17–19.

Андропова Е. В., Филиппов Е. Г., Мельникова А. Б. Об особой генетической структуре популяций *Cypripedium calceolus* L. в Хабаровском и Приморском краях // Амур заповедный: сб. тр. II регион. науч.-практ. конф. (Комсомольск-на-Амуре, 7–9 октября 2008) / под ред. Г. П. Телицина. – Хабаровск, 2009. – С. 122–127.

Филиппов Е. Г., Андропова Е. В. Генетическая дифференциация представителей рода *Cypripedium* России по данным аллозимного анализа // Генетика, 2011. – Т. 47, № 5. – С. 615–623.

Fay M. F., Bone R., Cook P., et al. Genetic diversity in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) with a focus on north-western Europe, as revealed by plastid DNA length polymorphisms // Ann. Bot., 2009. – Vol. 104. – P. 517–525.

УДК 575.222.73:582.734.3

Система размножения и дифференциация *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* в сравнении с *Sorbus sibirica* и *Cotoneaster melanocarpus*

Reproductive system and differentiation of *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* in comparison with *Sorbus sibirica* and *Cotoneaster melanocarpus*

С. В. Асбаганов, Е. В. Кобозева, А. В. Агафонов

S. V. Asbaganov, E. V. Kobozeva, A. V. Agafonov

Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, 630090
E-mail: cryonus@mail.ru, ekobozeva87@mail.ru, agalex@mail.ru

Реферат. Приводятся данные о характере репродуктивных отношений между биотипами *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, *Sorbus sibirica* и *Cotoneaster melanocarpus*. На основании выявленной в природе изменчивости морфотипов *Sorbocotoneaster*, а также по результатам SDS-PAGE анализа запасных белков семян предполагается, что *Sorbocotoneaster* выступает составной частью современного агамного комплекса. Гибридные биотипы *Sorbocotoneaster* за счет апозиготического способа размножения сохраняют в поколениях свой рекомбинантный гетерозиготный генотип, формируют фертильную пыльцу и продолжают нераспространенные репродуктивные отношения преимущественно с *S. sibirica*.

Summary. Traits of reproductive relationship between biotypes of *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, *Sorbus sibirica* and *Cotoneaster melanocarpus* are presented. On the basis of revealed variation in natural *Sorbocotoneaster* morphotypes, as well as on the results of SDS-PAGE analysis of cotyledon proteins, it was assumed that *Sorbocotoneaster* was a part of an agamic complex. Hybrid biotypes *Sorbocotoneaster* retain as heterozygous ones in generations by the apozygotic (apomictic) way of reproduction, produce fertile pollen and continue non-reciprocal reproductive relationships mainly with *S. sibirica*.

Введение

Многие современные перекрестно опыляемые (ксеногамные) виды рябины (*Sorbus* L.) характеризуются слабыми межвидовыми и межродовыми репродуктивными барьерами (Поляркова, 1953; Габриэлян, 1978; Liljefors, 1953, 1955; Robertson et al., 2010). Нередко в гибридизации участвуют виды с различающимися гапломными составами геномов (амфиплоиды) и плоидностью (авто- и амфилоиплоиды). Образующиеся спонтанные отдаленные гибриды либо репродуктивно изолируются, либо сохраняют частичную фертильность и продолжают скрещиваться с исходными видами. В любом случае гибридные морфотипы могут создавать видимость морфологической непрерывности между исходными таксонами. При возникновении репродуктивной изоляции гибридные рябины воспроизводят свой новый морфотип, формируя семена бесполом путем (апомиксис, агамоспермия, апозиготия). Если такие гибриды получают селективное преимущество за счет удачной комбинации признаков, то происходит «мгновенное» образование нового таксона – микровида. При смешанном (симпатричном) произрастании эволюционно молодых микровидов с исходными видами бывает крайне сложно найти границы таксонов в рамках сравнительно-морфологических методов классификации. Задачи такого рода намного проще решаются с помощью комплексного подхода с использованием гибридологического и молекулярно-генетического анализов. В случае, когда отдаленные гибриды продолжают скрещиваться с исходными видами, классические таксономические критерии оказываются размытыми, протекают активные процессы современной эволюции с образованием сложных гибридных сетей (агамных комплексов). Выявление генетической структуры популяций симпатричных таксонов по плоидности, геномному составу и системам размножения значительно упрощает решение задач филогенетики и классификации в таких сложных таксономических комплексах как род *Sorbus*. Руководствуясь этим принципом, мы проводим изучение структуры и дифференциации естественной популяции узколокального эндемика Южной Якутии – гибридогенного рода \times *Sorbocotoneaster* Pojark. (рябинокизилник).

На предыдущих этапах исследований нами было установлено, что *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark. формирует фертильную пыльцу и может выступать в качестве опылителя для *Sorbus sibirica* Hedl. Были получены искусственные гибриды F_1 ♀ *S. sibirica* \times ♂ *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, и методами электрофореза запасных белков семядолей (SDS PAAG) и межмикросателлитных последовательностей ДНК

(ISSR) выявлена рекомбинация молекулярно-генетических и морфологических маркеров (Асбаганов и др., 2014). Анализ последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 rDNA подтвердил близкое родство *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* с видами рода *Sorbus* из Азиатской части России. В геноме искусственных гибридов F_1 *S. sibirica* × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* обнаружен рекомбинантный фрагмент последовательности между современными видами *Sorbus* и *Cotoneaster* Medik., что подтверждает происхождение *Sorbocotoneaster* путем гибридизации между представителями этих родов (Асбаганов и др., 2015).

Результаты

В 2015 г. при экспедиционном обследовании района произрастания *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* в долине р. Алдан от пос. Томмот до устья р. Суннагин было обнаружено множество промежуточных и переходных форм между местными видами *Sorbus sibirica* и *Cotoneaster melanocarpus* (рис. 1). Отмечена широкая вариабельность морфотипов по габитусу, морфологии плодов, листьев и других вегетативных органов. При этом рекомбинантные растения характеризовались выраженной эндогенной (в пределах одного растения) изменчивостью морфологических признаков в диапазоне лимитов родительских видов. Например, у морфотипов, уклоняющихся в сторону кизильника, в пределах одного побега формировались как цельные, так и рассеченные листья.

Причины такого многообразия переходных морфологических форм могут быть обусловлены продолжающимися репродуктивными отношениями *Sorbocotoneaster* с *S. sibirica* и *C. melanocarpus* в рамках единого рекомбинационного комплекса. Известно, что хромосомный набор *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* может быть $2n = 51, 68, 85$ (Гладкова, 1967; Крюгель, 1990), что в случае гибридогенной природы рябинокизильника характеризует его как амфиполиплоид, и, соответственно, допускает возможность существования различных способов размножения. Однако гаметофитный апомиксис остается наиболее вероятным вариантом репродукции у полиплоидных биотипов в агамных комплексах рябины (Liljefors, 1953, 1955). Агамоспермное (однородительское) размножение одновременно создает репродуктивную изоляцию и обеспечивает генетическую и морфологическую стабильность гибридных биотипов в поколениях, что в совокупности с достаточно обширным ареалом позволяет относить каждый из агамных морфотипов *Sorbocotoneaster* к самостоятельному микровиду. В качестве примера такого близкородственного комплекса видов и гибридогенных микровидов (агамный комплекс) можно привести популяцию симпатричных таксонов *Sorbus* в английском ущелье Эйвон (Robertson et al., 2010), где всё многообразие описанных видов является результатом межвидовой гибридизации и дальнейшей рекомбинации геномов трех исходных ксеногамных диплоидных видов с дальнейшей репродуктивной изоляцией амфиплоидов посредством агамоспермного размножения. Каждая из таких морфологических форм зачастую рассматривается как самостоятельный таксономический вид. Стоит заметить, что регистрация нового вида, как правило, не подкрепляется данными о его системе размножения и механизме стабилизации морфологической формы.

Для определения системы размножения биотипа *Sorbocotoneaster*, который представлен в коллекции ЦСБС СО РАН несколькими взрослыми растениями в генеративной фазе развития, была выполнена его искусственная гибридизация с *S. sibirica*, *C. melanocarpus* и *Cotoneaster lucidus* Schlecht. По причине неблагоприятных погодных условий во время цветения рябинокизильника в 2015 г. гибридизацию не удалось выполнить в полном объеме, часть эмаскулированных (с удаленными пыльниками) цветков погибла. Поэтому полученные данные (табл.) следует считать предварительными.

Наиболее интересным результатом является образование плодов и семян в реципрокных комбинациях скрещиваний *Sorbocotoneaster* с *S. sibirica*. Анализ электрофоретических спектров запасных белков семян,



Рис. 1. Вариабельность формы и рассеченности листовой пластинки у *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, выявленная в природных популяциях в долине р. Алдан (Якутия).

полученных в этих комбинациях, подтвердил гибридную природу семян ♀ *S. sibirica* × ♂ *Sorbocotoneaster* (рис. 2); наблюдалась рекомбинация молекулярных и морфологических маркеров (Асбаганов и др., 2014). В обратной комбинации скрещивания ♀ *Sorbocotoneaster* × ♂ *S. sibirica* рекомбинация полипептидных компонентов отсутствовала, электрофоретические профили были мономорфны и идентичны семенам от самоопыления и свободного опыления (рис. 3, треки 1–4; рис. 6, треки 21–25). Сеянцы, выращенные из семян от свободного опыления, по своим морфологическим характеристикам не отличались от материнского морфотипа. На данном этапе исследований можно предположить, что задействованный в гибридизации биотип рябинокизильника характеризуется агамоспермным способом репродукции, но нуждается в стимулирующем влиянии своей или чужеродной пыльцы (стимулятивный апомиксис, псевдогамия).

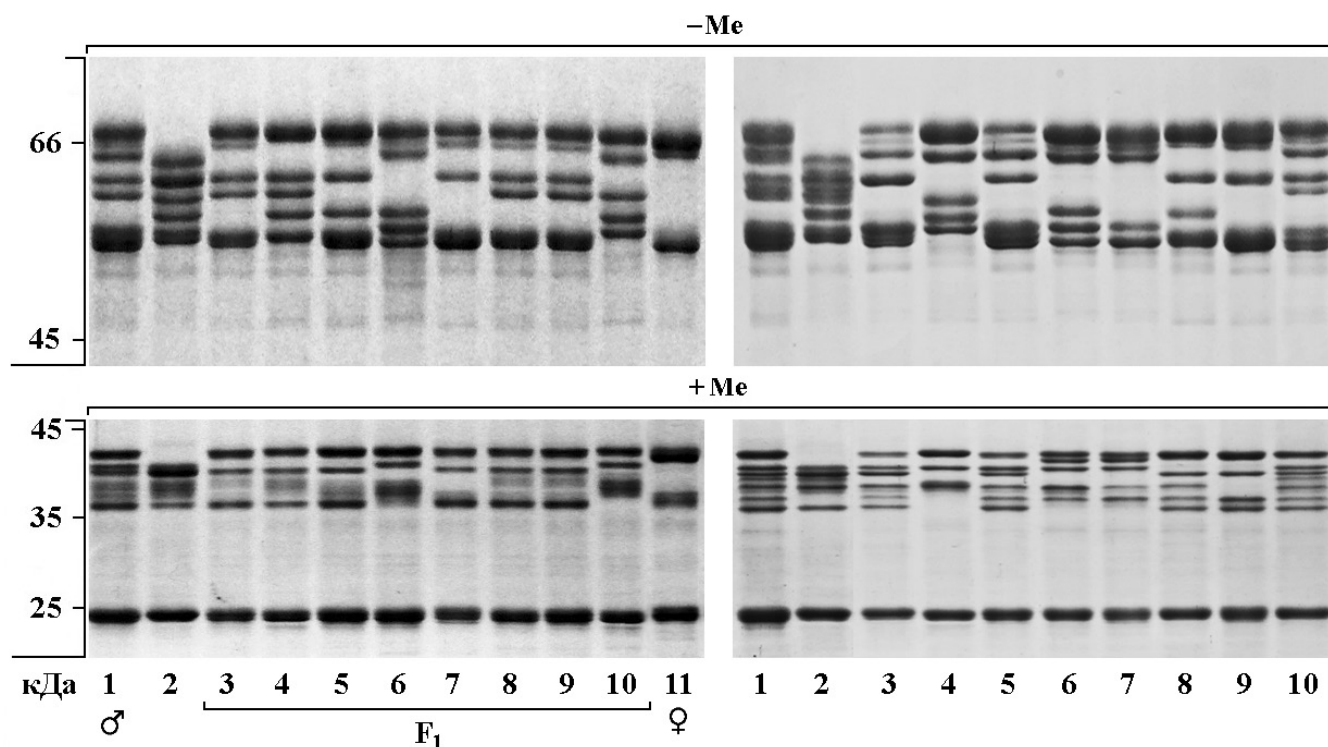


Рис. 2. SDS-электрофореграммы белков семядолей. Полипептидные спектры отдельных семян в вариантах –Me и +Me: Слева: гибридные семена F_1 (*S. sibirica* × *S. pozdnjakovii*) в сравнении с родительскими формами. 1. ♂ – отцовская форма *S. pozdnjakovii*. 2. *C. lucidus*; 3–10. F_1 – выборка гибридных семян; 11. ♀ – Материнская форма *S. sibirica*. Справа: 1, 2. Те же образцы, что и на рисунке слева. 3–10. Природные образцы *S. pozdnjakovii*.

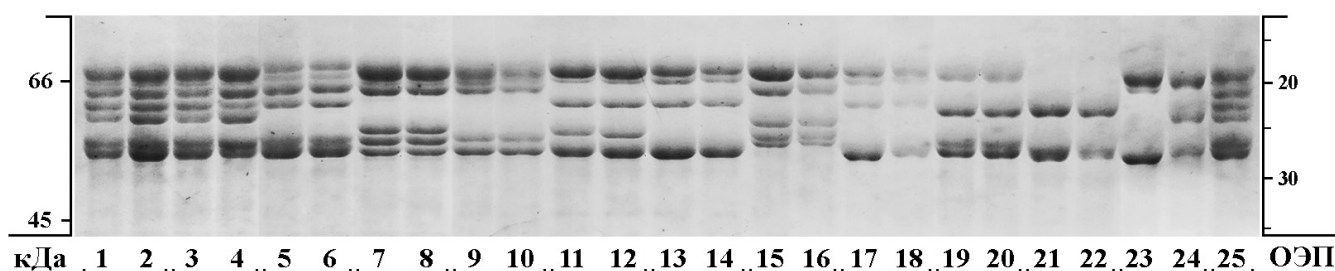


Рис. 3. SDS-электрофореграммы белков семядолей семян морфотипов *S. pozdnjakovii* промежуточных между *C. melanocarpus* и *S. sibirica* (1–6, 25) и морфотипов уклоняющихся в сторону *S. sibirica* (7–20) в сравнении с *C. melanocarpus* (21–22) и *S. sibirica* (23–24).

1–2, 25. SRCT-CSBG-9002 (семена от псевдогамного опыления в комбинации ♀ *S. pozdnjakovii* × ♂ *S. sibirica*); 3–4. SRCT-CSBG-9002 (семена от автогамного опыления); 5–6. SRCT-SNG-1525 (*); 7–8. SRCT-SNG1-1527 (*); 9–10. SRCT-SNG1-1529 (*); 11–12. SRCT-SNG1-1530 (*); 13–14. SRCT-SNG-15506 (*); 15–16. SRCT-UNG-1502 (**); 17–18. SRCT-UNG2-15400 (**); 19–20. SRCT-UNG2-15563 (**); 21–22. MELA-SNG-1526 (*); 23–24. SIBI-SNG-1502 (*). Происхождение образцов: * – Якутия, лев. бер. р. Алдан, окр. устья р. Суннагин; ** – Якутия, прав. бер. р. Алдан, окр. п. Угино. Полипептидные спектры отдельных семян в варианте –Me.

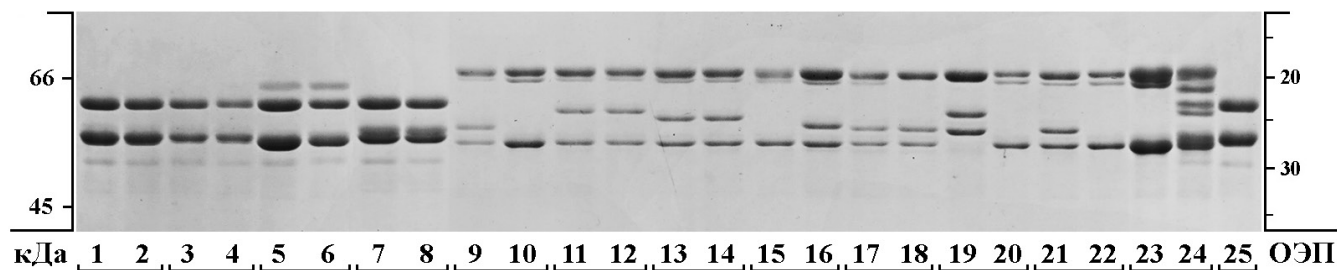


Рис. 4. SDS-электрофореграммы белков семядолей семян *C. melanocarpus* (1-8, 25) и *S. sibirica* (9-22) в сравнении с *S. ausciparia* s. str. (23) и *S. pozdnjakovii* (24): 1-2. MELA-NSR-1301 (Новосибирская обл., окр. с. Лесниковское); 3-4. MELA-NSR-1302 (Новосибирская обл., окр. с. Лесниковское); 5-6. MELA-TUV1-1501 (Тыва, окр. оз. Азас); 7-8. MELA-TUV2-1502 (Тыва, Каа-Хемский р-он, окр. с. Бояровка); 9-10. SIBI-LENA-1503 (Якутия, пр.б. р. Лена, Ленские столбы); 11-12. SIBI-TIM1-1555 (Якутия, устье р. Тимптон); 13-14. SIBI-UGN1-1556 (Якутия, прав. бер. р. Алдан, окр. п. Угино); 15-16. SIBI-UGN1-1550 (Якутия, прав. бер. р. Алдан, окр. п. Угино). 17-18. SIBI-SNG1-1526 (Якутия, устье р. Суннагин); 19-20. SIBI-SNG1-15103 (Якутия, устье р. Суннагин); 21-22. SIBI-TIM2-1553 (Якутия, устье р. Тимптон). Полипептидные спектры отдельных семян в варианте –Ме.

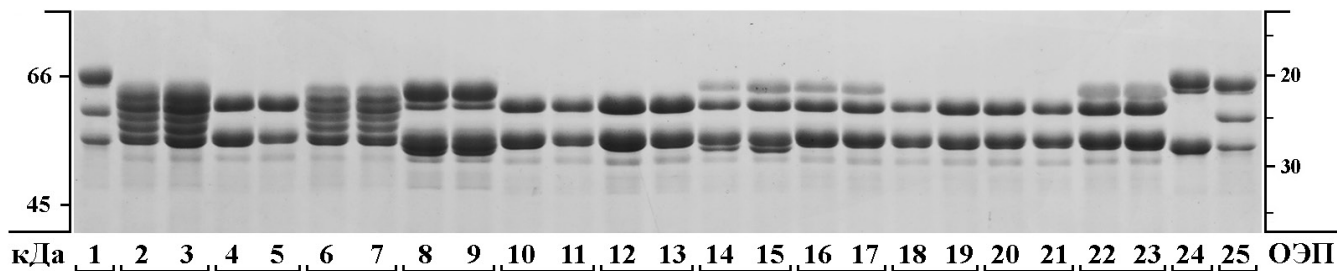


Рис 5. SDS-электрофореграммы белков семядолей семян *C. melanocarpus* (4-5, 8-23) в сравнении с *C. lucidus* (2-3, 6-7) и *S. sibirica* (1, 24-25): 1, 24-25. SIBI-SNG-1502 (Якутия, лев. бер. р. Алдан, окр. устья р. Суннагин); 2-3. LUCI-CSBG-9652 (репродукция ЦСБС); 4-5. MELA-CSBG-1316 (репродукция ЦСБС); 6-7. LUCI-TCHN-0701 (Приморский край, бухта Тачингоуз); 8-9. MELA-CSBG-7540 (репродукция ЦСБС, красноплодная форма); 10-11. MELA-CSBG-1502 (репродукция ЦСБС); 12-13. MELA-LENA-1501 (Якутия, пр.б. р. Лена, Ленские столбы); 14-15. MELA-TIM1-1554 (Якутия, устье р. Тимптон); 16-17. MELA-TIM1-1555 (Якутия, устье р. Тимптон); 18-19. MELA-UGN1-1574 (Якутия, прав. бер. р. Алдан, окр. п. Угино); 20-21. MELA-UGN1-1575 (Якутия, прав. бер. р. Алдан, окр. п. Угино); 22-23. MELA-BRYA-15154 (Якутия, устье р. Бырая). Полипептидные спектры отдельных семян в варианте –Ме.

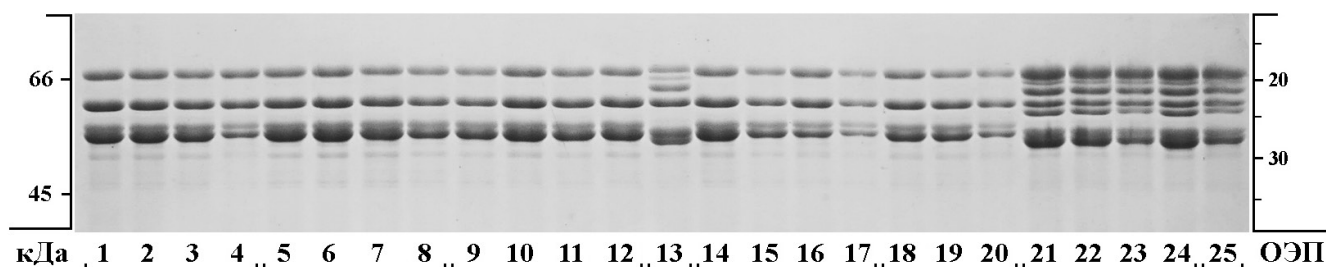


Рис. 6. SDS-электрофореграммы белков семядолей семян: 1-20. Морфотипы *S. pozdnjakovii*, уклоняющиеся в сторону *C. melanocarpus*, 21-25. Промежуточный морфотип между *C. melanocarpus* и *S. sibirica*. 1-4. SRCT-R2SNG-15494 (Якутия, лев. бер. р. Алдан, окр. устья р. Суннагин); 5-8. SRCT-UGN2-15404 (*); 9-12. SRCT-UGN1-15952 (*); 13. SRCT-UGN1-1582; 14-17. SRCT-UGN2-15402; 18-20. SRCT-UGN1-15300. 21-24. SRCT-CSBG-9002 (Якутия, репродукция ЦСБС биотипа SRCT-JAK-1501, семена от свободного опыления); 25. SRCT-CSBG-9002 (семена от автогамного опыления). Происхождение образцов: * – Якутия, прав. бер. р. Алдан, окр. п. Угино. Полипептидные спектры отдельных семян в варианте обработки без β-меркаптоэтанола (–Ме).

Таблица

Результаты гибридизации (2015 г.) *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* с *Sorbus sibirica*,
Cotoneaster lucidus и *Cotoneaster melanocarpus*

№ п/п	Материнское растение	Опылитель	Опылено цветков	Процент завязываемости плодов	Число выполненных семян
1.	<i>Sorbocotoneaster pozdnjakovii</i>	<i>S. sibirica</i>	171	18,1	42
		Смесь пыльцы <i>C. lucidus</i> и <i>C. melanocarpus</i>	185	0,0	-
		Свободное опыление	100	52,0	94
		Самоопыление	5	40,0	4
2.	<i>S. sibirica</i>	<i>S. pozdnjakovii</i>	300	75,0	521
		<i>C. melanocarpus</i>	350	4,3	6
		Смесь пыльцы <i>C. lucidus</i> и <i>C. melanocarpus</i>	400	0,0	-
		Свободное опыление	150	56,0	-
		Самоопыление	150	1,3	-

Анализ электрофоретических профилей запасных белков у семян, собранных в природной популяции с отдельных растений *Sorbocotoneaster*, не выявил эндогенных различий (в пределах одного растения) в полипептидных спектрах (рис. 3), что, как и в случае с биотипом из коллекции ЦСБС, свидетельствует о преимущественно агамоспермной системе размножения у природных биотипов рябинокизильника. Для большинства природных биотипов *S. sibirica* экспериментально подтверждена ксеногамия, что отражается в эндогенном полиморфизме полипептидных спектров семян у исследованных образцов (рис. 4). Биотипы рябины сибирской, задействованные в искусственной гибридизации, автостерильны (не завязывают семена при самоопылении).

Нами была предпринята попытка искусственного ресинтеза *Sorbocotoneaster* путем прямой гибридизации *S. sibirica* с *C. melanocarpus*. При опылении 350 цветков рябины сибирской удалось получить только шесть выполненных семян. Четыре семени оказались жизнеспособными и проросли после холодной стратификации при температуре +1...+3 °С. Два проростка по морфологическим признакам были патроклинными (уклонялись в сторону отцовского морфотипа), что можно объяснить эффектом двойной дозы генов, поскольку *C. melanocarpus* является тетраплоидом ($2n = 68$), а *S. sibirica* – диплоид (Гладкова, 1967). Гибридные сеянцы были депрессивными и погибли на ранней стадии развития. Тетраплоидный *C. melanocarpus* вероятнее всего завязывает семена путем облигатного или факультативного апомиксиса, что характерно для полиплоидов подсемейства Яблоневые (Dickinson et al., 2007). Анализ электрофоретических профилей запасных белков у семян, собранных с отдельных растений *C. melanocarpus*, не выявил эндогенных различий в полипептидных спектрах (рис. 4 и 5), что может свидетельствовать об автогамном (при самоопылении) или апозиготическом (без опыления) происхождении семян. Всего было обнаружено два фенотипа полипептидных спектров, характерных для популяций *C. melanocarpus*. Причем оба спектра встречаются как в популяциях при совместном произрастании с рябинокизильником (рис. 5, треки 12–23), так и в популяциях, где не наблюдается признаков гибридизации кизильника с рябиной (рис. 4, треки 1–8). Если предположить, что кизильник, как и рябина, является агамным комплексом, то не исключено, что в рамках одного морфотипа *C. melanocarpus* на территории Сибири могут существовать несколько симпатричных полиплоидных агамных микровидов, геномы которых более или менее совместимы с геномом рябины сибирской. Данное обстоятельство необходимо учитывать в дальнейших экспериментах по искусственной гибридизации *S. sibirica* с *C. melanocarpus*.

Таким образом, можно предположить, что в популяциях при совместном произрастании *S. sibirica*, *S. pozdnjakovii*, *C. melanocarpus* генный поток в основном направлен в сторону *S. sibirica*. Такая нересипрокность в репродуктивных отношениях должна отражаться в виде большей индивидуальной гомогенности морфотипов, уклоняющихся в сторону кизильника и, соответственно, в большей гетерогенности «рябино-

вых» морфотипов, что удалось экспериментально подтвердить SDS-PAGE анализом. Было установлено, что большинство природных морфотипов рябинокизильника, уклоняющихся в сторону кизильника, характеризуются почти идентичными полипептидными спектрами (рис. 6), а морфотипы, уклоняющиеся в сторону рябины, напротив – индивидуальным полиморфизмом полипептидных спектров (рис. 3). Экспериментальное моделирование репродуктивных отношений *S. sibirica*, *S. pozdnjakovii*, *C. melanocarpus* хорошо согласуется с выявленными в природе закономерностями. При искусственной гибридизации в направлении *S. pozdnjakovii* × *S. sibirica* наблюдается единообразное апомиктическое образование семян, тогда как при обратном скрещивании *S. sibirica* × *S. pozdnjakovii* наблюдается генетическая рекомбинация и образование различающихся форм (рис. 2.), которые по характеристикам морфологических признаков и молекулярных маркеров соответствуют обнаруженным в природе биотипам.

В естественных условиях такие биотипы за счет апомиксиса (апозиготического способа размножения) сохраняют в поколениях свой рекомбинантный гетерозиготный генотип, формируют фертильную пыльцу и продолжают нересипрочные репродуктивные отношения преимущественно с *S. sibirica*. Таким образом, выявленные особенности репродуктивных взаимоотношений и их моделирование в экспериментальных условиях подтверждают гибридогенное происхождение и продолжающуюся дифференциацию *Sorbocotoneaster* в рамках межродового агамного комплекса с участием биотипов *Sorbus* L. и *Cotoneaster* Medik.

ЛИТЕРАТУРА

Асбаганов С. В., Кобозева Е. В., Агафонов А. В. Анализ нуклеотидных последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 rDNA *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark. в сравнении с видами из родов *Cotoneaster* Medik. и *Sorbus* L. // 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 АлтГУ, 2015. – С. 323–327.

Асбаганов С. В., Кобозева Е. В., Агафонов А. В. Применение электрофореза запасных белков семядолей и ISSR-маркеров для идентификации гибридов между *Sorbus sibirica* Hedl. и *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark. // Вавилов. журн. генет. и селекции, 2014. – Т. 18, № 3. – С. 486–496.

Габриэлян Э. Ц. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. – Ереван: АН. Арм. ССР, 1978. – 264 с.

Гладкова В. Н. Цитологическое изучение спонтанного гибридогенного рода *Sorbocotoneaster* Pojark. // Бот. журн., 1967. – Т. 52, № 3. – С. 981–983.

Крюгель Т. С. Числа хромосом некоторых видов рода *Cotoneaster* и межродового гибрида ×*Sorbocotoneaster pozdnjakovii* (Rosaceae) // Бот. журн., 1990. – Т. 75, № 3. – С. 437.

Пояркова А. И. × *Sorbocotoneaster* Pojark. – новый естественный межродовой гибрид // Ботанические материалы гербария Бот. института АН СССР, 1953. – Т. 15. – С. 92–108.

Dickinson T. A., Lo E., Talent N. Polyploidy, reproductive biology, and Rosaceae: understanding evolution and making classifications // Plant Syst. Evol., 2007. – Vol. 266. – P. 59–78.

Liljefors A. Studies on propagation, embryology and pollination in *Sorbus* // Acta Horti Bergiani, 1953. – Vol. 16. – P. 277–329.

Liljefors A. Cytological studies in *Sorbus* // Acta Horti Bergiani, 1955. – Vol. 17. – P. 47–113.

Robertson A., Rich T. C. G., Bridle J. R., Harris S. A., Hiscock S. J. Hybridization and polyploidy as drivers of continuing evolution and speciation in *Sorbus* // Molecular Ecology, 2010. – Vol. 19, No. 8. – P. 1675–1690.

УДК 57.088+581.522.4

Секвенирование *de novo* и сравнительный анализ хлоропластных геномов четырех видов рода *Allium*, произрастающих в условиях высокогорий или на равнинах

De novo sequencing and comparative analysis of the chloroplast genome of four species of the genus *Allium*, growing in various altitude

М. С. Беленикин¹, А. А. Криницына¹, М. Д. Логачева², С. В. Купцов³, А. С. Сперанская¹

M. S. Belenikin, A. A. Krinitsina, M. D. Logacheva, C. V. Kuptsov, A. S. Speranskaya

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, e-mail: molecular.modeler@gmail.com, krinitsina@mail.ru, hanna.s.939@gmail.com

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, факультет Биоинженерии и Биоинформатики, 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 73, e-mail: maria.log@gmail.com

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ботанический сад, 119899, Москва, Ленинские горы, ул. Менделеева, e-mail: het_mastin@rambler.ru

Реферат. Исследование последовательностей хлоропластных (хп) геномов позволяет получить большое количество разнообразной информации об эволюции и физиологии растений. В данной работе проведено выделение хпДНК, высокопроизводительное секвенирование и сборка хп-геномов для видов рода *Allium*: *A. elatum* Regel., *A. obliquum* L., *A. paradoxum* (M. Bieb.) G. Don. Сравнительный анализ хп-геномов позволил установить различия, отражающие дивергенцию этих видов и *A. cepa* L. Также были найдены особенности, потенциально связанные с эволюционной адаптацией видов к различным условиям произрастания. В двух видах (*A. elatum* и *A. paradoxum*) были найдены инсерции в интроне I гена *ycf3*, в хп-геноме *A. elatum* установлена делеция гена *infA*.

Summary. Chloroplast genomes provide various genetic information for evolutionary and functional studies in plants. In this study, the chloroplast DNA (cpDNA) extraction, next-generation sequencing and chloroplast genome assembling were made for *A. elatum* Regel., *A. obliquum* L. and *A. paradoxum* (M. Bieb.) G. Don. Comparative analysis of these and *A. cepa* L. sequences provides insights into the evolutionary events in the *Allium* cpDNA. Comparison of protein-coding regions reveals insertions in the *ycf3* gene intron I for two species (*A. elatum* and *A. paradoxum*) and *infA* gene loss in the cpDNA of *A. elatum*. The potentially ecophysiological role of these genetic traits during the adaptation of *Allium* species to different habitats are discussed.

Введение

Род *Allium* L. (Alliaceae) насчитывает около 780 видов и является одним из крупнейших родов мировой флоры (Серегин, 2007). Представители данного рода произрастают в Северном полушарии, среди них довольно большое количество редких и эндемичных видов. Наличие в роде *Allium* большого числа экономически важных растений объясняет практическую важность исследований их диких родичей, в частности, приспособившихся в процессе эволюции к выживанию в неблагоприятных для сельскохозяйственной деятельности условиях, например, подверженных воздействию повышенной дозировки ультрафиолетового излучения и недостаточного увлажнения.

У видов, адаптировавшихся к произрастанию в подобных условиях, в частности, на различных высотных поясах гор, могут возникать адаптационно значимые перестройки хлоропластного генома. На сегодняшний день информации о возникновении нарушений в геномах пластома, в частности, в хлоропластных геномах, под действием условий высокогорья (повышенного уровня ультрафиолета и недостатка влаги) достаточно мало и связана она, в основном, с изучением системы репарации. Сравнительный анализ полных последовательностей хлоропластных геномов (хпДНК), полученных при помощи высокопроизводительного секвенирования, позволит выявить подобные перестройки, в том числе и функционально значимые нуклеотидные замены, которые могут быть использованы как для разработки системы генетических маркеров, например, детекторов состояния окружающей среды, связанных с влиянием на растительный организм ульт-

трафиолетового излучения, так и для отбора перспективных дикорастущих форм для использования в селекции.

До настоящего времени исследование полных последовательностей хпДНК растений рода *Allium* было ограничено видом *A. cepa* L. (von Kohn et al., 2013). В базе данных RefSeq представлено шесть полных последовательностей хпДНК для этого вида, но о последовательностях хпДНК из иных видов этого рода информация ограничена отдельными филогенетически информативными генами или межгенными участками. В настоящей работе было проведено сравнительный анализ последовательностей хпДНК *A. cepa* с хпДНК трех видов луков, отличающихся в природе ареалом и экологическими условиями обитания: *A. elatum* Regel. (syn. *A. macleanii* Baker.), *A. obliquum* L. и *A. paradoxum* (M. Bieb.) G. Don.

A. elatum – высокогорный вид, обитающий в безлесных долинах с выраженным сухим летним периодом. Этот вид произрастает в северном Пакистане, Афганистане, юго-восточном Казахстане, горном Туркменистане, южной Киргизии, западном Непале и северо-западной Индии (Кашмир, Уттар-Прадеш), южном Таджикистане (Wendelbo, 1971).

A. obliquum обитает на относительно влажных лугово-степных участках и в редколесьях лесостепного типа. Произрастает на западе Монголии, северо-западе Синцзян-Уйгурского АР (Китай), в Восточном Казахстане, Кыргызстане, Средней Азии, Монголии, Закарпатской Украине и Венгрии. Также встречается в южной части Западной Сибири от верхнего течения Иртыша до Енисея, в Новосибирской, Томской, Кемеровской областях, Алтайском крае, республике Алтай, Красноярском крае, в Хакасии, на Урале, юго-западном Предуралье и на юге европейской части России (Jiemei, Kamelin, 2000; Фризен, 1988; Fritsch, Friesen, 2002).

A. paradoxum обитает в нижнем ярусе сезонно-влажных листопадных лесов нижнего и среднего горного пояса, в особенности на влажной почве вдоль временных водотоков, избегает открытых мест. Широко распространен в Западной Европе и части Азии (Ricoch et al., 2005).

Материалы и методы

Для исследования хлоропластных геномов растений рода *Allium* в качестве материала были использованы растения, в настоящее время произрастающие в коллекции Ботанического сада МГУ им. М.В. Ломоносова: *A. elatum* Regel. (syn. *A. macleanii* Baker.), *A. obliquum* L. и *A. paradoxum* (M. Bieb.) G. Don. Последовательности хпДНК *A. cepa* были получены из GenBank (NCBI).

Библиотеки для высокопроизводительного секвенирования были приготовлены из препаратов нуклеиновых кислот, обогащенных фракцией хпДНК. Для этого из свежего листового материала массой 2–20 г было проведено выделение хпДНК с помощью протокола, разработанного нами на основе методов, описанных в статьях Shi et al. (2012) и Do Nascimento Vieira et al. (2014). Для выделения хпДНК: (1) 2–20 г листового материала, предварительно выдержанного при +4 °С в течение 1 недели, гомогенизировали с помощью бытового погружного блендера в охлажденном буфере HSPS-A (рН 3,0–4,0), затем профильтровали через нетканую салфетку и центрифугировали при +4 °С в течение 15 мин, при ускорении 200 g. (2) Полученный осадок ресуспендировали в буфере HSPS-B, объемом 50 мл и повторно центрифугировали при +4 °С в течение 20 мин, при ускорении 3000 g. (3) Полученный осадок мягкой кисточкой ресуспендировали в буфере HSPS-wash объемом 2 мл и затем центрифугировали в градиенте сахарозы в пробирках объемом 15 мл при +4 °С в течение 1 часа, при ускорении 3500 g. (4) Интерфазу, полученную в результате центрифугирования, собирали с помощью пипетки и выделяли из нее ДНК согласно методу (Doyle J.J., Doyle J.L., 1987) с использованием лизирующего ЦТАБ-буфера, с последующей очисткой при помощи хлороформа и precipitation изопропанолом.

Библиотеки для высокопроизводительного секвенирования были приготовлены по стандартному протоколу Nextera (Illumina, США). Для упрощения процедуры биоинформатической обработки данных для образцов *A. paradoxum* и *A. obliquum* проводилось секвенирование двух независимых библиотек, различавшихся длиной вставки (со средней длиной 350 п.о. и 450 п.о.). Амплификация библиотек проводилась с использованием высокоточной полимеразы KAPA HiFi DNA Polymerase (Kapa Biosystems). Секвенирование проводилось на приборе MiSeq (Illumina) на базе лаборатории эволюционной геномики факультета Биоинформатики и Биоинженерии МГУ имени М.В. Ломоносова.

Была проведена сборка последовательностей хлоропластных геномов. В качестве референсной последовательности использовали полные последовательности участков хпДНК *A. cepa* [KM088015.1, KM088014.1, KM088013.1, NC_024813.1, KF728080.1, KF728079.1]. Референсные последовательности

были использованы в качестве первоначального фильтра для отбора прочтений, относящихся к хлоропластному геному. Далее прочтения, отобранные с помощью фильтра, собирали *de novo* в контиги с помощью ряда сборщиков (Velvet, MIRA). Оставшиеся после фильтрации прочтения также подвергли сборке *de novo* с последующим выявлением фрагментов хлоропластных геномов. Объединение контигов проводили с помощью Newbler, валидировали и проверяли в ручном режиме с помощью картирования собранных контигов на референсный геном *A. sepa*, а также на собранные *de novo* геномы. Сравнительный анализ осуществляли по результатам выравнивания геномов с помощью ClustalX.

Результаты и обсуждение

Как показали результаты анализа (рис.) препараты, полученные с помощью приведенного протокола, оказались значительно обогащены фракцией хпДНК. Результаты высокопроизводительного секвенирования показали, что 50–60 % прочтений, полученных при секвенировании библиотек, приготовленных из обогащенных препаратов, относились к хпДНК. Для сравнения: секвенирование библиотек, приготовленных из геномной ДНК, выделенной по стандартному протоколу, основанному на применении ЦТАБ-буфера с последующей очисткой хлороформом, показало, что хлоропластным последовательностям относятся лишь 5–10 % прочтений. Использование описанного подхода значительно удешевляет проведение исследования хпДНК методом высокопроизводительного секвенирования.

В результате проведенной биоинформатической обработки данных высокопроизводительного секвенирования была получена информация о полной последовательности хлоропластного генома *A. obliquum*, ее длина составила 153049 п.о. Также получена информация о 90 % последовательностей хлоропластных геномов видов *A. elatum* и *A. paradoxum*.

По сравнению с *A. sepa*, хлоропластный геном *A. elatum* содержит значительное количество инсерций-делетий, которые обнаруживаются, в основном, в межгенных спейсерах, например, *rps16-trnQ* (инс. 602 п.о.), *trnS-trnG* (инс. 283 п.о.), *trnF-ndhJ* (инс. 107 п.о.), *trnE-trnT* (дел. 107 п.о.), *rpl36-infA* (дел. 305 п.о.).

В хп-геноме *A. obliquum* также имеется ряд заметных делеций в межгенных спейсерах, например, *ycf4-cemA* (дел. 148 п.о.), *petB-petD* (дел. 83 п.о.). Однако локализация инсерций-делетий в хп-геномах *A. elatum* и *A. obliquum*, как правило, не совпадает. Эти результаты совпадают с данными систематики, т.к. перечисленные виды относятся к различным под родам: *A. elatum* – подрод *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Rouy, *A. obliquum* – подрод *Polyprason* Radic по классификации N. Friesen с соавт. (2006, цит. по Серегин, 2007).

Кроме различий в межгенных спейсерных участках также обнаружен ряд изменений в последовательностях генов хп-геномов, которые кодируют ряд белков, участвующих в различных процессах, связанных с фотосинтезом. У двух видов, *A. elatum* и *A. paradoxum*, были найдены инсерции в последовательностях интрона I генов *ycf3* (по сравнению с *A. sepa*): инсерция 5 п.о. для *A. elatum* и инсерция 11 п.о. для *A. paradoxum*. Ген *ycf3*, найденный в геномах хлоропластов зеленых водорослей и сосудистых растений, кодирует белок, участвующий в сборке белкового ансамбля фотосистемы I. Этот ген состоит из трех экзонов, разделенных двумя интронами. Первый интрон гена *ycf3* участвует в прохождении сплайсинга и формировании зрелой мРНК. Наличие двух точечных мутаций в первом интроне этого гена (Т→С в позиции 528 и мононуклеотидная инсерция между нуклеотидами в положении 150 и 151) у ячменя приводит к формированию мутантного фенотипа (Landau et al., 2009). При этом фенотипические проявления – формирование светло-зеленой окраски листовой пластинки, наблюдаются только при выращивании в условиях повышенной температуры. Это связано с нарушением образования транскрипта гена

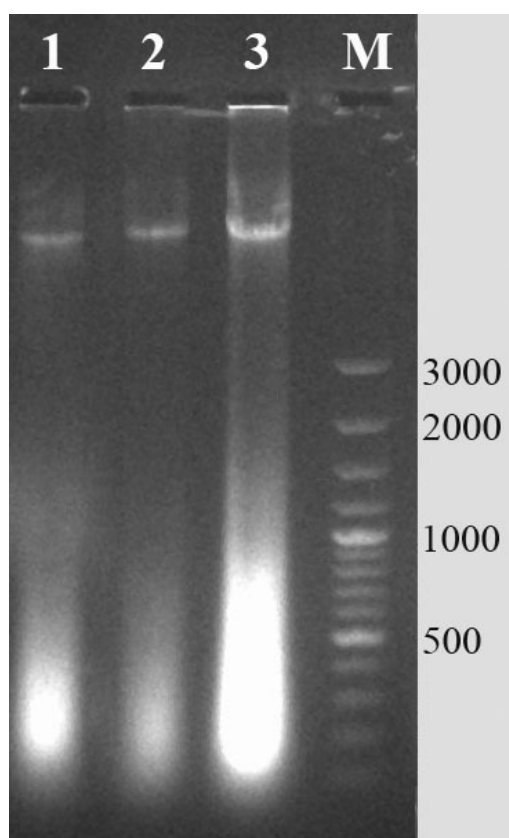


Рис. Электрофореграмма препаратов ДНК, обогащенных фракцией хпДНК. 1 – *A. elatum*, 2 – *A. obliquum*, 3 – *A. paradoxum*, М – маркер молекулярных масс.

ycf3. Похожий фенотип также имеют мутанты табака, у которых делеция первого интрона гена *ycf3* в условиях недостаточной освещенности приводит к снижению на 30 % количества хлорофилла в листовой пластинке, в результате чего листья становятся светло-зелеными (Petersen, 2011).

Также в хп-геноме *A. elatum* было обнаружено отсутствие гена *infA*, который кодирует фактор инициации трансляции 1. Большинство изученных видов покрытосеменных содержит в хп-геноме функциональный ген *infA*, хотя в 24 эволюционных линиях он утратил функциональную активность. При этом, как было показано на примере нескольких видов, отсутствие функционирующего гена *infA* в хп-геноме может сопровождаться наличием его экспрессирующейся копии в ядерном геноме (Millen et al., 2001). Авторы ряда работ, выполненных на ячмене, предполагают, что наличие мутации в этом гене может быть ассоциировано с формированием мутантного (хлорофилл-недостаточного) фенотипа (Landau et al., 2007; Landau et al., 2011).

Кроме вышеперечисленного, в хп-геноме *A. paradoxum* был найден ряд существенных структурных отличий, которые локализованы преимущественно в области, размером около 10 000 п.н. Одним из таких отличий является наличие делеций суммарным размером около 3 500 п.н. Однако дальнейшее уточнение положения данных делеций требует дополнительного изучения.

Можно предположить, что наличие некоторых вышеперечисленных делеций может быть связано с особенностями функционирования фотосистем и играть важную роль при адаптации растений к различным экологическим условиям таким, как уровень освещенности, годовые температурные максимумы.

Благодарности

Работа выполнена при грантовой поддержке РФФИ №14-04-01852а (пробоподготовка и биоинформатический анализ полученных результатов) и РФФИ №14-50-00029 (высокопроизводительное секвенирование).

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский А. И.** Род лук – *Allium* // Флора СССР / гл. ред. Комаров В. Л. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1935. – Т. 4. – 760 с.
- Серегин А. П.** Род *Allium* L. (Alliaceae) во флоре восточной Европы: Автореф. дис... канд. биол. наук. – М., 2007. – 27 с.
- Фризен Н. В.** Луковые Сибири: систематика, кариология, хорология. – Новосибирск: Наука, 1988. – 184 с.
- Do Nascimento Vieira L., Faoro H., Fraga H. P., Rogalski M., de Souza E. M., de Oliveira Pedrosa F., Nodari R. O., Guerra M. P.** An improved protocol for intact chloroplasts and cpDNA isolation in conifers // PLoS One, 2014. – Vol. 9, No 1. – e84792.
- Doyle J. J., Doyle J. L.** A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phyt. Bull., 1987. – Vol. 19. – P. 11–15.
- Friesen N., Fritsch R. M., Blattner F. R.** Phylogeny and new intrageneric classification of *Allium* (Alliaceae) based on nuclear ribosomal DNA ITS sequences // Aliso, 2006. – Vol. 22. – P. 372–395.
- Fritsch R. M., Friesen N.** Evolution, Domestication and Taxonomy // In: Rabinowitch, H. D. and Currah, L., Eds., *Allium* Crop Science: Recent Advances. – CABI Publishing, Wallingford, U. K., 2002, P. 5–30.
- Jiemei X., Kamelin R. V.** *Allium* Linnaeus // Flora of China. – 2000. – Vol. 24. – P. 165–202. URL.: <http://www.efloras.org>
- Landau A, Pacheco M. G., Prina A. R.** A second *infA* plastid gene point mutation shows a compensatory effect on the expression of the cytoplasmic line 2 (CL2) syndrome in barley // Journal of Heredity, 2011. – Vol. 102, No. 5. – P. 633–639.
- Landau A, Paleo A. D., Civitillo R., Jauregui-alzo M., Prina A. R.** Two *infA* gene mutations independently originated from a mutator genotype in barley // Journal of Heredity, 2007. – Vol. 98, No. 3. – P. 272–276.
- Landau A. M., Lokstein H., Scheller H. V., Lainez V., Maldonado S., Prina A. R.** A cytoplasmically inherited barley mutant is defective in photosystem I assembly due to a temperature-sensitive defect in *ycf3* splicing // Plant Physiol., 2009. – Vol. 151, No. 4. – P. 1802–1811.
- Millen R. S., Olmstead R. G., Adams K. L., Palmer J. D., Lao N. T., Heggie L., Kavanagh T. A., Hibberd J. M., Gray J. C., Morden C. W., Calie P. J., Jermiin L. S., Wolfed K. H.** Many Parallel Losses of *infA* from Chloroplast DNA during Angiosperm Evolution with Multiple Independent Transfers to the Nucleus // The Plant Cell, 2001. – Vol. 13. – P. 645–658.
- Petersen K., Schottler M. A., Karcher D., Thiele W., Bock R.** Elimination of a group II intron from a plastid gene causes a mutant phenotype // Nucleic Acids Res., 2011. – Vol. 39, No. 12. – P. 5181–5192.
- Ricroch A., Yockteng R., Brown S. C., Nadot S.** Evolution of genome size across some cultivated *Allium* species // Genome, 2005. – Vol. 48. – P. 511–520.

Shi C., Hu N., Huang H., Gao J., Zhao Y. J., Gao L. Z. An improved chloroplast DNA extraction procedure for whole plastid genome sequencing // PLoS One, 2012. – Vol. 7, No. 2. – e31468.

von Kohn C., Kielkowska A., Havey M. J. Sequencing and annotation of the chloroplast DNAs and identification of polymorphisms distinguishing normal male-fertile and male-sterile cytoplasms of onion // Genome, 2013. – Vol. 56. – P. 737–742.

Wendelbo P. Alliaceae // Flora Iranica / Rechinger K. H. (ed.). Vol. 76. – Austria: Akademische Druck und Verlagsanstalt, Graz, 1971. – 100 s.

УДК 575.22:582.675.1

Взаимоотношение видов *Paeonia anomala*, *P. intermedia* и *P. hybrida* (Paeoniaceae) по данным о последовательностях ITS ядерной рибосомной ДНК и *ycf1* хлоропластной ДНК

Phylogenetic relationships of the *Paeonia anomala*, *P. intermedia* and *P. hybrida* (Paeoniaceae) inferred from nuclear ITS rDNA and plastid *ycf1* gene

С. В. Ефимов¹, Г. В. Дегтярева¹, Е. И. Терентьева¹, Т. Х. Самигуллин², К. М. Вальехо-Роман²

S. V. Efimov, G. V. Degtjareva, E. I. Terenteva, T. Kh. Samigullin, C. M. Valiejo-Roman

¹ Ботанический сад биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, e-mail: efimov-msu@yandex.ru, degavi@mail.ru, el.terenteva@mail.ru

² НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова, 119992, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 40, e-mail: samigul@belozersky.msu.ru, vallejo@genebee.msu.ru

Реферат. Изучено взаимоотношение трех травянистых видов рода *Paeonia* – *P. anomala*, *P. intermedia* и *P. hybrida*, распространенных в Сибири, Средней Азии и прилегающих регионах, основываясь на данных по полиморфизму нуклеотидных последовательностей ITS яд-рДНК и фрагмента гена *ycf1* хлоропластной ДНК. По сравнению с морфологическими данными, молекулярные данные позволяют более четко разграничить виды, в частности, отличить *P. anomala* от *P. intermedia* и *P. hybrida*. Показана перспективность использования участка *ycf1* в молекулярно-филогенетическом анализе на низком таксономическом уровне в роде *Paeonia*, а также при уточнении видовой принадлежности.

Summary. Variability of nuclear ITS rDNA and plastid *ycf1* gene was studied to elucidate relationships between three *Paeonia* species, *P. anomala*, *P. intermedia* and *P. hybrida*, distributed in Siberia, Middle Asia and adjacent regions. In comparison to morphological data, molecular data allow to differentiate more accurately these species, especially to distinguish *P. anomala* from *P. intermedia* and *P. hybrida*. *Ycf1* is shown to be suitable for a molecular phylogenetic analysis in *Paeonia*, as well as for barcoding.

Введение

Род *Paeonia* L. насчитывает около 35 видов кустарниковых и многолетних травянистых растений, распространенных в северном полушарии. Род хорошо выделяется филогенетически, являясь единственным представителем семейства Paeoniaceae. Однако взаимоотношения между видами внутри рода достаточно запутаны. Отчасти ситуация осложняется тем, что в формировании видовых комплексов имели и имеют место гибридизационные процессы, которые были подтверждены также и молекулярными методами (Sang et al., 1995; Punina et al., 2012). Одним из таксономически сложных комплексов представляется группа травянистых видов родства *Paeonia anomala* L., распространенных в Сибири, Средней Азии и прилегающих регионах. Комплекс включает виды *P. anomala*, *P. intermedia* C. A. Mey., *P. hybrida* Pall., *P. sinjagensis* K. Y. Pan, *P. altaica* K. M. Dai & T. H. Ying и *P. veitchii* Lynch и характеризуется дважды тройчатосложными сильно сегментированными листьями, сверху по жилкам покрытыми щетинками. Все виды комплекса – диплоиды (Верещагина, 2003; Hong, Pan, 2004; Wang, 2014).

Изучение биоморфологических особенностей *P. anomala* и *P. hybrida* на территории Алтайского края показало высокую внутривидовую изменчивость в пределах обоих видов по целому ряду признаков: высоте куста; размеру, форме сегментов и степени рассечения листовой пластинки; степени развития листовых придатков чашелистиков; окраске и размеру цветка, форме и числу лепестков; степени опушения и углу отклонения листовок (Верещагина, 2003). Наиболее четкие различия между видами наблюдаются в подземной части, а также экологии. Так, *P. anomala* в отличие от *P. hybrida* характеризуется более крупными и высокими кустами, более крупными и менее рассеченными сегментами листьев, слабым или отсутствующим (но не войлочным) опушением листовок, наличием короткого, толстого, с хорошо заметными годичными кольца-

ми корневища с цилиндрическими, равномерно утолщенными по всей длине корнеклубнями. У *P. hybrida* корневище представлено шнуровидным корневищеподобным образованием, не имеющим годичных колец, с корнеклубнями, утолщенными неравномерно, иногда почти шаровидными. *P. intermedia* по ряду признаков занимает промежуточное положение между *P. anomala* и *P. hybrida*, характеризуясь густым, но не плотным опушением листовок, наличием утолщенного, с хорошо заметными годичными кольцами, корневища с утолщенными корнеклубнями. Все виды различаются по местам обитания: *P. anomala* – мезофит, произрастающий по лесам, опушкам, полянам; *P. hybrida* – ксерофит, распространенный в степной области; *P. intermedia* обитает в горах, предгорьях, горно-степных лесах.

Высокая морфологическая изменчивость создавала большие трудности при установлении границ между видами. В последней таксономической ревизии (Hong, Pan, 2004) было признано только два вида *P. anomala* и *P. intermedia*, остальные предложено перенести в ранг подвидов (*P. anomala* subsp. *veitchii*) или синонимов.

Для изучения взаимоотношений видов рода *Paeonia* привлекают нуклеотидные последовательности различных участков ДНК, среди которых малокопийные гены ядерной ДНК (*Adh*, *GPAT*), гены хлоропластной ДНК (*rbcL*, *matK*), межгенные спейсеры хлоропластной ДНК (*trnL-trnF*, *psbA-trnH*, *trnK-matK*), а также спейсеры ядерной рибосомной ДНК (ITS) (Sang et al., 1995; Sang et al., 1997; Tank, Sang, 2001; Sang et al., 2004; Pan et al., 2007; Punina et al., 2012). Проводились молекулярно-филогенетические исследования и для прояснения взаимоотношений группы видов *P. anomala*. Так, основываясь на различиях в топологиях филогенетических деревьев, построенных по ядерным и хлоропластным участкам, сделан вывод о гибридном происхождении вида *P. anomala*, возникшим от скрещивания между *P. veitchii* и *P. lactiflora* (Pan et al., 2007). Также было показано, что *P. hybrida* и *P. intermedia* не близки по молекулярным данным к *P. anomala* и представляют собой разные линии развития. Однако надо отметить, что одновременно все три вида не были вовлечены в филогенетический анализ.

Целью нашего исследования было изучение взаимоотношений видов *P. anomala*, *P. intermedia* и *P. hybrida*, основываясь на данных по нуклеотидным последовательностям двух молекулярных маркеров, ITS ядерной рибосомной ДНК и гена *ycf1* хлоропластной ДНК. Первый маркер широко применяется в молекулярно-филогенетических исследованиях на низком таксономическом уровне. Ген *ycf1* хлоропластной ДНК был предложен в настоящее время в качестве универсального ДНК-штрихкода для растений (Dong et al., 2015). В хлоропластном геноме часть гена *ycf1* входит в состав обращенного повтора и является достаточно консервативной, в то время как оставшаяся часть, расположенная в малой однокопийной области, характеризуется высокой вариабельностью.

Материалы и методы

Для выделения ДНК были использованы образцы растений из коллекций гербариев ALTB, LE, MW, МНА, а также собранные в ходе экспедиционных поездок по Алтайскому краю и Республике Алтай. Для изучения внутривидовой изменчивости использованы образцы из разных точек ареала: 11 образцов *P. anomala* (Красноярский край, Коми, Алтай, Тыва, Монголия), 3 образца *P. hybrida* (Алтайский край), 4 образца *P. intermedia* (Алтайский край, Узбекистан, Казахстан, Таджикистан).

Для филогенетического анализа по гену *ycf1* число видов было увеличено. Поскольку этот участок был использован впервые для изучения взаимоотношения травянистых видов рода *Paeonia*, в анализ были включены также виды *P. arietina* G. Anderson, *P. daurica* Andrews, *P. japonica* (Makino) Miyabe & Takeda, *P. lactiflora* Pall., *P. mascula* (L.) Mill., *P. mlokosewitschii* Lomakin, *P. obovata* Maxim., *P. officinalis* L., *P. oreogeton* S. Moore, *P. peregrina* Mill., *P. tenuifolia* L., *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. В качестве внешней группы использован кустарниковый вид *P. delavayi* Franch.

Препараты ДНК получали с помощью набора для экстракции растительной ДНК – NucleoSpin Plant II. Для амплификации внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) яд-рДНК использовали пару праймеров L и 4 (White et al., 1990). Для амплификации фрагмента хлоропластного гена *ycf1* были использованы праймеры *ycf1bF* и *ycf1bR* (Dong et al., 2015). Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводили методом циклического секвенирования с использованием набора реагентов ABI Prism BigDye Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе ДНК ABI Prism 3100-Avant. Последовательности были выровнены и отредактированы с помощью программы BioEdit (Hall, 1999). Филогенетический анализ проводили с помощью метода Байеса, используя программу MrBayes 3.2.5 (Ronquist et al., 2012).

Результаты и обсуждение

Длина выравнивания последовательностей ITS яд-рДНК у 18 образцов комплекса *P. anomala* составила 646 п.н. Сравнение последовательностей ITS у видов *P. anomala*, *P. hybrida* и *P. intermedia*, для которых были взяты образцы из разных частей ареала, показало наличие варибельности, которая была меньше, чем при сравнении последовательностей на межвидовом уровне. Данные о варьирующих позициях последовательностей ITS приведены в Таблице. Нуклеотидных замен, которые были бы синапоморфными для группы *P. anomala*, *P. hybrida* и *P. intermedia*, не обнаружено. *P. anomala* представляет собой обособленную от *P. hybrida* и *P. intermedia* линию развития. Для *P. anomala* характерно несколько полиморфных позиций в последовательностях ITS, часть из которых (226, 529, 620) свидетельствуют о гибридном происхождении вида. Доказательства гибридного происхождения вида *P. anomala* были получены ранее (Pan et al., 2007), однако интересно отметить, что полиморфизм по позициям проявляется не у всех образцов. Полиморфизм, наблюдаемый в позиции 612, не имеет гибридного происхождения и не встречается у других видов рода *Paeonia*, что, возможно, связано с возникновением мутаций в последовательностях некоторых аллелей, апоморфных для вида *P. anomala*.

Таблица

Варьирующие позиции нуклеотидных последовательностей ITS яд-рДНК *Paeonia anomala*, *P. hybrida* и *P. intermedia*

Вид, место сбора	ITS1									ITS2				
	0 7 4	0 8 1	0 8 3	1 0 5	1 0 8	2 2 6	2 2 7	2 3 1	2 4 2	4 0 3	5 2 9	6 1 2	6 2 0	6 3 7
<i>P. anomala</i> Коми	С	А	Г	А	Т	Г	Т	Т	Г	Т	Т	А/Г	Т	Т
<i>P. anomala</i> Монголия (1)	С	А	Г	А	Т	Г	Т	Т	Г	Т	Т	А/Г	Т	Т
<i>P. anomala</i> Монголия (2)	С	А	Г	А	Т	Г	Т	Т	Г	Т	Т	А/Г	Т	Т
<i>P. anomala</i> Красн. край	С	А	Г	А	Т	Г	Т	Т	Г	Т	Т	А/Г	Т	Т
<i>P. anomala</i> Тыва	С	А	Г	А	Т	Г	Т	Т	Г	Т	Т	А/Г	Т	Т
<i>P. anomala</i> Алтай (1)	С	А	Г	А	Т	Г	Т	Т	Г	Т	Т	А/Г	Т	Т
<i>P. anomala</i> Алтай (2)	С	А	Г	А	Т	Г/А	Т	Т	Г	Т/С	Т/С	А/Г	А/Т	Т/С
<i>P. anomala</i> Алтай (3)	С	А	Г	А	Т	Г	Т	Т	Г	Т	Т	А/Г	Т	Т
<i>P. anomala</i> Алтай (4)	С	А	Г	А	Т	Г/А	Т	Т	Г	Т/С	Т/С	А/Г	А/Т	Т/С
<i>P. anomala</i> Алтай (5)	С	А	Г	А	Т	Г/А	Т	Т	Г	Т/С	Т/С	А/Г	А/Т	Т/С
<i>P. anomala</i> Алтай (6)	С	А	Г	А	Т	Г/А	Т	Т	Г	Т/С	Т/С	А/Г	А/Т	Т/С
<i>P. hybrida</i> Алт. край (1)	Т	А/Г	Г/Т	Г	Г	Г	А	С	А/Г	С	С	Г/Т	А	С
<i>P. hybrida</i> Алт. край (2)	Т	А/Г	Г/Т	Г	Г	Г	А	С	А/Г	С	С	Г	А	С
<i>P. hybrida</i> Алт. край (3)	Т	А/Г	Г/Т	Г	Г	Г	А	С	А/Г	С	С	Г	А	С
<i>P. intermedia</i> Алт. край	Т	А/Г	Г/Т	Г	Г	Г	А	С	А/Г	С	С	Г	А	С
<i>P. intermedia</i> Казахстан	Т	А/Г	Г/Т	Г/С	Г	Г	А	С	Г	С	С	Г	А	С
<i>P. intermedia</i> Узбекистан	Т	А/Г	Г/Т	Г/С	Г	Г	А	С	Г	С	С	Г	А	С
<i>P. intermedia</i> Таджикистан	Т	А/Г	Г/Т	Г/С	Г	Г	А	С	Г	С	С	Г	А	С

Виды *P. hybrida* и *P. intermedia* оказываются достаточно близки между собой, при этом они отличаются от *P. anomala* семью нуклеотидными заменами. Несмотря на то, что *P. hybrida* и *P. intermedia* довольно хорошо обособлены, различия между видами не так сильно выражены. В пределах группы выделяются две подгруппы, одна включает образцы, идентифицированные как *P. hybrida* и собранные в Алтайском крае, другая включает образцы, идентифицированные как *P. intermedia* и собранные в Средней Азии и Казахстане. Различия между подгруппами обусловлены мутациями в последовательностях ITS. Интересно отметить наличие четырех полиморфных позиций, две из которых характеризуют группы *P. hybrida* + *P. intermedia* в целом (позиции 81 и 83), две другие – каждый из этих видов в отдельности (позиции 105 и 242). Полиморфизм по этим позициям обусловлен появлением дополнительных нуклеотидов, не отмеченных у других видов, и не вызван гибридным происхождением.

В дополнение к последовательностям ITS яд-рДНК, были получены последовательности фрагмента гена *ycf1* хлоропластной ДНК. Всего получено 37 последовательностей. Длина выравнивания анализируемого фрагмента составила 813 п.н., при этом длина самого фрагмента варьирует от 786 до 810 п.н. Различия

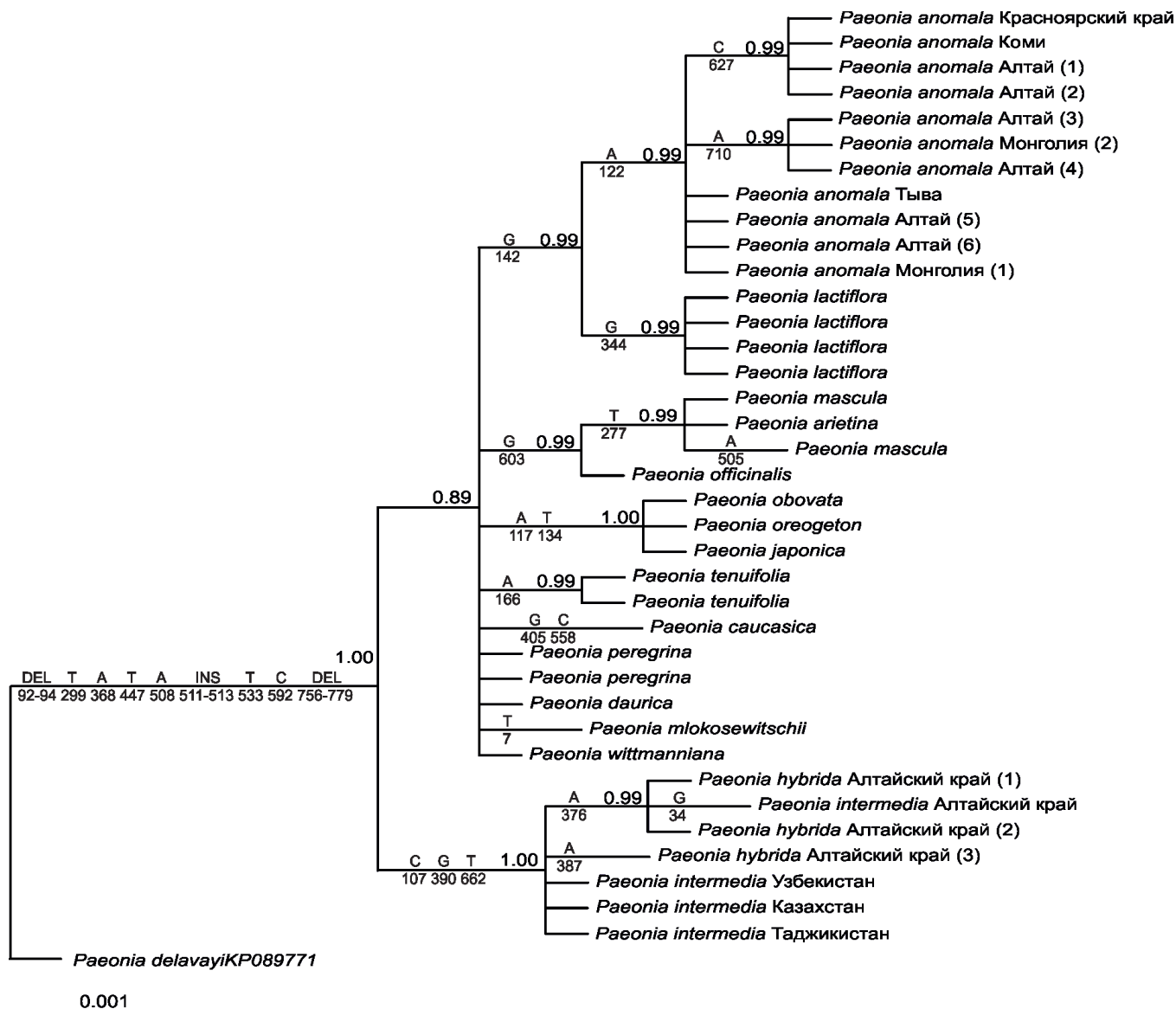


Рис. 1. Консенсусное дерево, полученное по нуклеотидным последовательностям гена *usc1* хлоропластной ДНК методом Байеса на основании 20000000 деревьев с использованием модели GTR. Числа около узлов представляют значения апостериорной вероятности. Узлы с поддержкой менее 0,5 не показаны. Отмечены варьирующие позиции выравнивания.

по длине вызваны инделями, наблюдаемыми у группы травянистых видов (вставка в 3 п.н. и две делеции в 3 и 24 п.н.). В пределах группы травянистых пионов различия по длине не отмечены так же, как не отмечено присутствие инверсий. Вариабельность фрагмента обусловлена мононуклеотидными заменами. Филогенетическое дерево, отражающее взаимоотношения между видами, представлено на рис. 1. В целом, дерево достаточно хорошо разрешенное, клады, представленные группами видов или несколькими образцами одного вида, поддержаны 1–3 заменами.

Как и по данным ITS, по данным *usc1* вид *P. anomala* далек от *P. hybrida* и *P. intermedia*. В пределах *P. anomala* выявляется три гаплотипа гена *usc1*, не скоррелированные с географическим распространением. Существование трех подгрупп, соответствующих разным гаплотипам, не выявляется при анализе последовательностей ITS.

Виды *P. hybrida* и *P. intermedia* формируют высоко поддержанную кладу, в пределах которой выделяется подклада, соответствующая образцам *P. hybrida* и *P. intermedia* из Алтайского края, которая выделялась и по данным ITS. Имеющейся выборки таксонов по видам *P. hybrida* и *P. intermedia* пока недостаточно, чтобы точно установить, связан ли наблюдаемый полиморфизм в последовательностях ITS и мононуклео-

тидные замены в последовательностях *ycf1* с географическим распространением видов или является видо-специфичным. Расширение выборки анализируемых таксонов из разных регионов поможет в дальнейшем установить, проникает ли *P. hybrida* в Среднюю Азию или ареал этого вида ограничивается Алтайским краем и Республикой Алтай.

По сравнению с последовательностями ITS, фрагмент гена *ycf1* обладает меньшей вариабельностью. Однако её достаточно, чтобы различать виды в роде *Paeonia* в целом и в группе родства *P. anomala* в частности. Оба молекулярных маркера обладают значительно более выраженной дискретностью по сравнению с морфологическими признаками в группе родства *Paeonia anomala* и достаточным уровнем изменчивости, чтобы служить в качестве инструмента при идентификации видов в этом комплексе.

Изучение последовательностей ядерной ДНК поддержано грантом РФФИ № 14-04-01486, молекулярно-филогенетический анализ последовательностей хлоропластной ДНК выполнен при поддержке гранта РНФ № 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

ЛИТЕРАТУРА

- Верещагина И. В.** Дикорастущие пионы Алтая. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2003. – 230 с.
- Dong W., Xu C., Li C., Sun J., Zuo Y., Shi S., Cheng T., Guo J., Zhou S.** *Ycf1*, the most promising plastid DNA barcode of land plants // Sci. Rep., 2015. – Vol. 5. – P. 8348.
- Hall T. A.** BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids Symp., 1999. – Vol. 41. – P. 95–98.
- Hong D. Y., Pan K. Y.** A taxonomic revision of the *Paeonia anomala* complex (Paeoniaceae) // Ann. Missouri Bot. Gard., 2004. – Vol. 91. – P. 87–98.
- Pan J., Zhang D., Sang T.** Molecular phylogenetic evidence for the origin of a diploid hybrid of *Paeonia* (Paeoniaceae) // Amer. J. Bot., 2007. – Vol. 94. – P. 400–408.
- Punina E. O., Machs E. M., Krapivskaya E. E., Kim E. S., Mordak E. V., Myakoshina Yu. A., Rodionov A. V.** Interspecific hybridization in the genus *Paeonia* (Paeoniaceae): polymorphic sites in transcribed spacers of the 45S rRNA genes as indicator of natural and artificial peony hybrids // Russ. J. Genet., 2012. – Vol. 48. – P. 684–697.
- 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.
- Sang T., Crawford D. J., Stuessy T. F.** Documentation of reticulate evolution in peonies (*Paeonia*) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA: implications for biogeography and concerted evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1995. – Vol. 92. P. 6813–6817.
- 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.
- Sang T., Pan J., Zhang D., Ferguson D., Wang C., Pan K. Y., Hong D. Y.** Origins of polyploids: as example from peonies (*Paeonia*) and a model for angiosperms // Biol. J. Linn. Soc., 2004. – Vol. 82. – P. 561–571.
- Tank D. C., Sang T.** Phylogenetic utility of the glycerol-3-phosphate acyltransferase gene: evolution and implications in *Paeonia* (Paeoniaceae) // Mol. Phyl. Evol., 2001. – Vol. 19. – P. 421–429.
- Wang S. Q.** Karyotype in *Paeonia intermedia* C. A. Mey // Bangladesh J. Bot., 2014. – Vol. 43. – P. 101–105.
- White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J.** Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // PCR protocols: a guide to methods and applications / Eds Innis M. A., Geifand D. H., Snisky J. J., White T. J. – New York: Academic Press, 1990. – P. 315–322.

УДК 582.675.1

Современное представление о системе семейства *Ranunculaceae* Juss.

Modern view on the system of family *Ranunculaceae* Juss.

И. Ю. Евдокимов

I. Yu. Evdokimov

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, пр. Ленина, 61, 656049, e-mail: ivan.evdokimov.92@mail.ru

Реферат. В статье приведён обзор одних из последних систем семейства лютиковых. Предложены изменения в систематике семейства *Ranunculaceae*, уточнен состав и положение таксонов разного ранга с учётом основных направлений филогенетических преобразований. На основе данных молекулярно-генетических исследований построены филогенетические деревья на основе хлоропластных и ядерных фрагментов ДНК: trnL-trnF (63 последовательности, включая 18отсеквенированных самостоятельно), rbcL (42 представителя), ITS1-ITS2 (46 представителей родов семейства). В состав семейства нашей системы входит 14 подсемейств, 26 триб, 61 род и около 2500 видов.

Summary. The article gives an overview of some of the latest systems of family *Ranunculaceae*. We proposed changes to the taxonomy of the family *Ranunculaceae*, specified the composition and position of the taxa of different ranks, taking into account the main directions of phylogenetic transformations. On the basis of these molecular genetic studies we constructed phylogenetic trees based on the chloroplast and nuclear DNA fragments: trnL-trnF (63 sequences, including 18 new own), rbcL (42 sequences), ITS1-ITS2 (46 genera family of sequences). The structure of our system of the family consists of 14 subfamilies, 26 tribes, 61 genera and about 2500 species.

Семейство *Ranunculaceae* Juss. включает 61 род и около 2500 видов. Представители семейства распространены по всему Земному шару, но главным образом в умеренных и холодных областях северного полушария (Tamura, 1993; Wu et al., 2003).

В истории изучения систематики семейства *Ranunculaceae* существует несколько основных значимых работ, которые сыграли основную роль в становлении систематики и позволили определить объем и границы исследуемого семейства (Евдокимов, 2015).

Основополагающий вклад в становление систематики семейства *Ranunculaceae* внес М. Тамура (Tamura, 1993, 1995). Он не только обобщил результаты многих частных анатомо-морфологических исследований видов этого семейства, но и дополнительно использовал данные по кариотипам и формированию плодов. Итогом его работ стала система семейства, в состав которой входило 5 подсемейств, 10 триб и 14 подтриб.

Еще одной, не менее значимой работой по изучению *Ranunculaceae* была работа С. Н. Зиман (1985). Она провела сравнительный анализ всех жизненных форм и предложила свой вариант системы семейства. В ее варианте *Ranunculaceae* состояло пяти подсемейств (*Ranunculoideae*, *Thalictroideae*, *Coptidoideae*, *Kingdonioideae*, *Hydrastidoideae*), 14 триб и насчитывало 47 родов (Зиман, 1985). После этого ею же с коллегами проведена часть работ, посвященная р. *Anemone*, а именно его систематике, таксономическому пересмотру и доработке (Ziman et al., 2005–2007, 2011).

Позже разными группами ученых проводились исследования разных групп семейства. Например, С. Хут с коллегами (Hoot et al., 2008) провели исследование причастности эндемичного южноамериканского р. *Hamadryas* (*Ranunculaceae*), считающимся тесно связанным с р. *Ranunculus* (триба *Ranunculeae*). Его филогенетическое размещение в семействе до них не исследовалось. Сообщаются результаты двух молекулярных исследований: использование генов хлоропластной ДНК *atpB* и *rbcL*, чтобы нагляднее показать положение рода *Hamadryas* в семействе; вторые – использующие ядерные рибосомальные спейсеры (ITS), чтобы более точно определить положение данного рода.

Еще одна объемная работа принадлежит К. Емадзаде. Ею проведено исследование трибы *Ranunculeae* (Emadzade, 2010), которая представляет собой очень разнообразную и космополитную группу в семействе *Ranunculaceae*. Автором проведен ряд молекулярных филогенетических исследований, основанных на ядерных и пластидных маркерах (*nrITS*, *matK*, *trnK*, *psbJ-petA*), которые служат основой для понимания фило-

генетических отношений родов и видов. Она же сделала предположение, что географическая изоляция и адаптация вызывали развитие морфологических признаков. Классификация маленьких родов (*Arcteranthis*, *Beckwithia*, *Callianthemoides*, *Ceratocephala*, *Coptidium*, *Cyrtorhyncha*, *Ficaria*, *Halerpestes*, *Hamadryas*, *Krapfia*, *Kumlienia*, *Laccopetalum*, *Myosurus*, *Oxygraphis*, *Paroxygraphis*, *Peltocalathos*, *Trautvetteria*) и большого рода *Ranunculus* (включая *Batrachium*, *Aphanostemma* и *Gampsoceras*) отражает лучше всего молекулярную филогению и морфологическое разнообразие трибы.

Целью нашего исследования явилось изучение филогении и таксономии семейства Ranunculaceae в целом. Для достижения этой цели мы использовали методы молекулярной биологии. Для построения деревьев были взяты уже имеющиеся последовательности из ведущих генетических банков (EMBL-EBI, NCBI). Часть видов, не представленных в генетических базах данных, была отобрана из гербарного материала Южно-Сибирского ботанического сада. После чего нами проводилось выделение из них ДНК, амплификация нужных фрагментов, секвенирование. Все работы проводились в лаборатории биоинженерии Южно-Сибирского ботанического сада. Были расшифрованы последовательности 18 видов растений для дополнения остального набора сиквенсов для создания филогенетических деревьев. До настоящего времени у 14 представителей изучаемого семейства ДНК последовательности по разным генам не были расшифрованы и не имеются в генетических базах данных (*Hegemone lilacina* Bunge, *Trollius altaicus* C. A. Mey., *T. asiaticus* L., *Callianthemum sajanense* (Regel) Witasek, *Halerpestes salsuginosa* (Pall.) Green, *Pulsatilla astragalifolia* Pobed., *P. kostyczewii* (Korshinsky) Juzepczuk, *P. multifida* (Pritz.) Juz., *P. companella* Fisch. ex Regel et Tiling, *Aconitum pallasii* Rchb., *Ranunculus pedatifidus* Smith in A. Rees, *R. longicaulis* C. A. Mey., *R. altaicus* Laxm., *R. albertii* Regel et Schmalhause).

Ранее, большая часть родов была распределена в разные группы на основе сравнительно морфологического анализа. Для исследования филогении семейства нами строились дендрограммы и кладограммы на основе данных молекулярной биологии. Наши деревья, построенные на основе последовательностей ядерных и хлоропластных генов (ITS1-ITS2, rbcL, trnL-trnF), они наглядно разделяются на клады (рис. 1–4). Генетическая поддержка разделения на клады достаточна для определения их в разные филогенетические группы (рис. 2, 3). На их основе мы предлагаем выделить эти группы в ранг подсемейств. Это такие группы, как *Hydrastidoideae*, *Glaucidioideae*, *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 данных, например, *Isopyroideae*, *Trollioideae*, *Calthoideae*, *Anemonoideae*, *Ranunculoideae*, *Thalictroideae* (Лангле, 1932; Зиман, 1985; Тамура, 1995 и т. д.). На основе молекулярно-генетического анализа помимо ранее выделенных клад, нам представились новые. Как пример, исходя из дендрограммы на основе trnL-trnF фрагментов (рис. 2), видно обособление с минимальной поддержкой от остальных групп видов р. *Helleborus*, остальные, представленные нами деревья по разным фрагментам ДНК демонстрируют то же (например, на рис. 1 – 13 %; на рис. 2 – 16 %; менее 50 % поддержка на рисунках не отображается). Группа с родом *Callianthemum* таким же образом отделяется от всех других клад, поэтому, опираясь на данные филогенетического анализа можно определить её самостоятельным подсемейством (рис. 2). Используя данные молекулярно-генетических исследований, нами построена новая система семейства, имеющая следующий вид:

- Subfamily *Hydrastidoideae*
- Tribus *Hydrastideae*: *Hydrastis*
- Subfamily *Glaucidioideae*
- Tribus *Glaucideae*: *Glaucidium*
- Subfamily *Coptidoideae*
- Tribus *Coptideae*
- Subtribus *Coptidinae*: *Coptis*
- Tribus *Xanthorhizeae*: *Xanthorhiza*
- Subfamily *Isopyroideae*
- Tribus *Isopyreae*
- Subtribus *Isopyrinae*: *Enemion*, *Isopyrum*, *Leptopirum*
- Subtribus *Paraquilegiinae* Ziman: *Paraquilegia*
- Tribus *Aquilegiae*: *Aquilegia*, *Semiaquilegia*, *Urophysa*
- Tribus *Dichocarpinae*: *Dichocarpum*

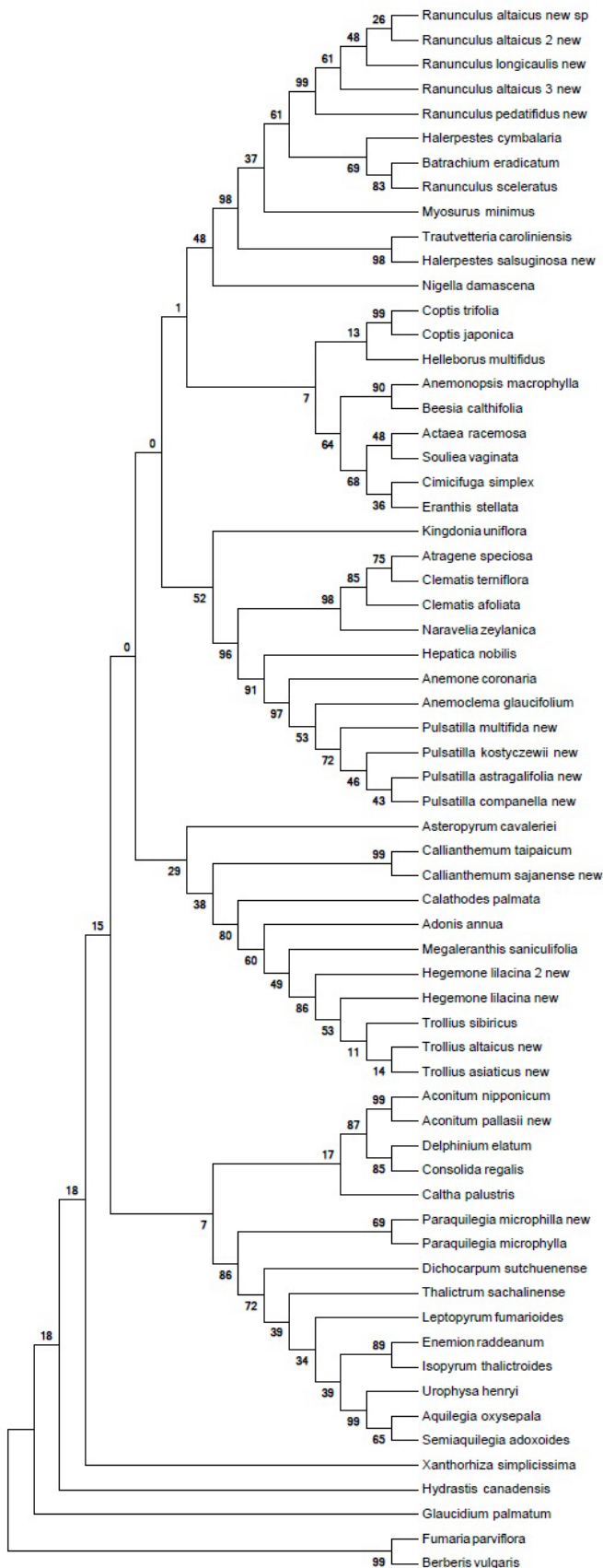


Рис. 1. Филогенетическое дерево, построенное на основе trnL- trnF фрагментов хлоропластной ДНК. Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae просчитаны программой MEGA 6.06, методом Neighbour-Joining.

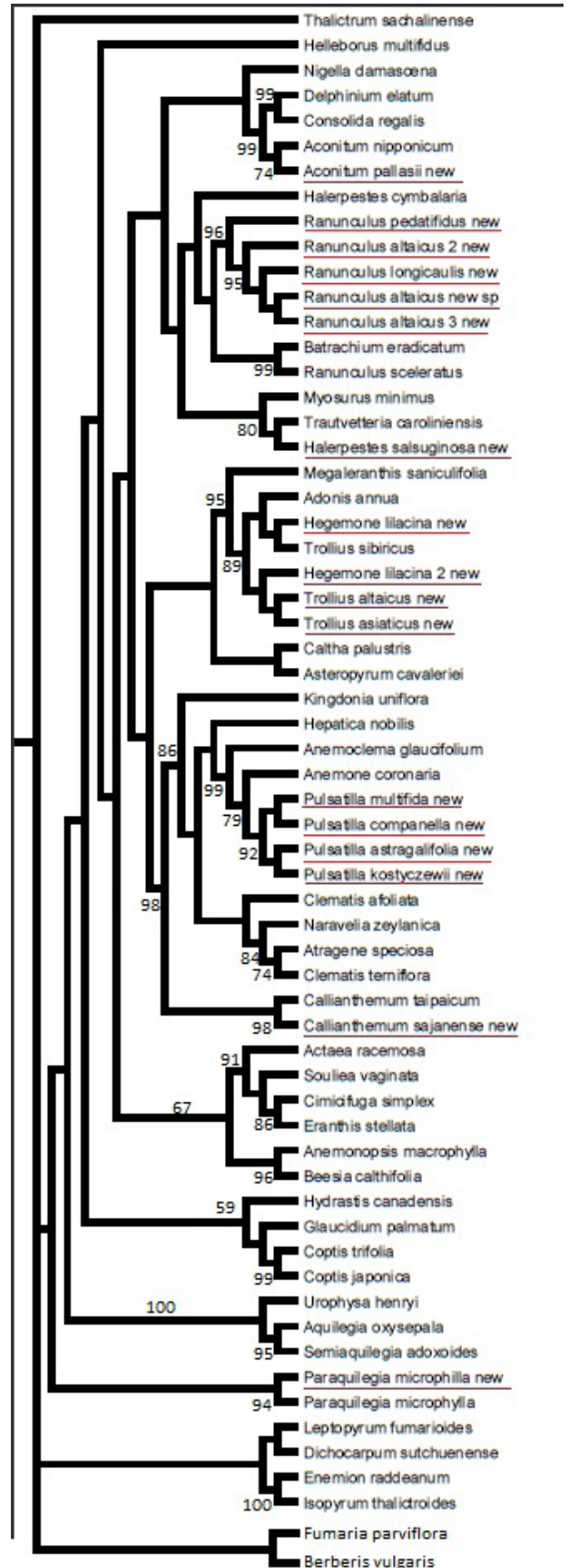


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное на основе trnL-trnF фрагментов хлоропластной ДНК. Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae просчитаны программой MrBayes 3.2.

- Subfamily *Thalictrioideae*
- Tribus *Thalictreae*: *Thalictrum*
- Subfamily *Aconitoideae*
- Tribus *Aconiteae*: *Aconitum*
- Tribus *Delphinieae*: *Delphinium*, *Consolida*
- Subfamily *Callianthemoideae*
- Tribus *Callianthemeae*: *Callianthemum*
- Subfamily *Trollioideae*
- Tribus *Trollieae*: *Hegemone*, *Megaleranthis*, *Trollius*
- Tribus *Adonideae*
- Subtribus *Adonidinae*: *Adonis*
- Subfamily *Calthoideae*
- Tribus *Caltheae*
- Subtribus *Calthinae*: *Caltha*
- Tribus *Calathodeae*: *Calathodes*
- Tribus *Asteropyreae*: *Asteropyrum*
- Subfamily *Actaeaceae*
- Tribus *Actaeae*

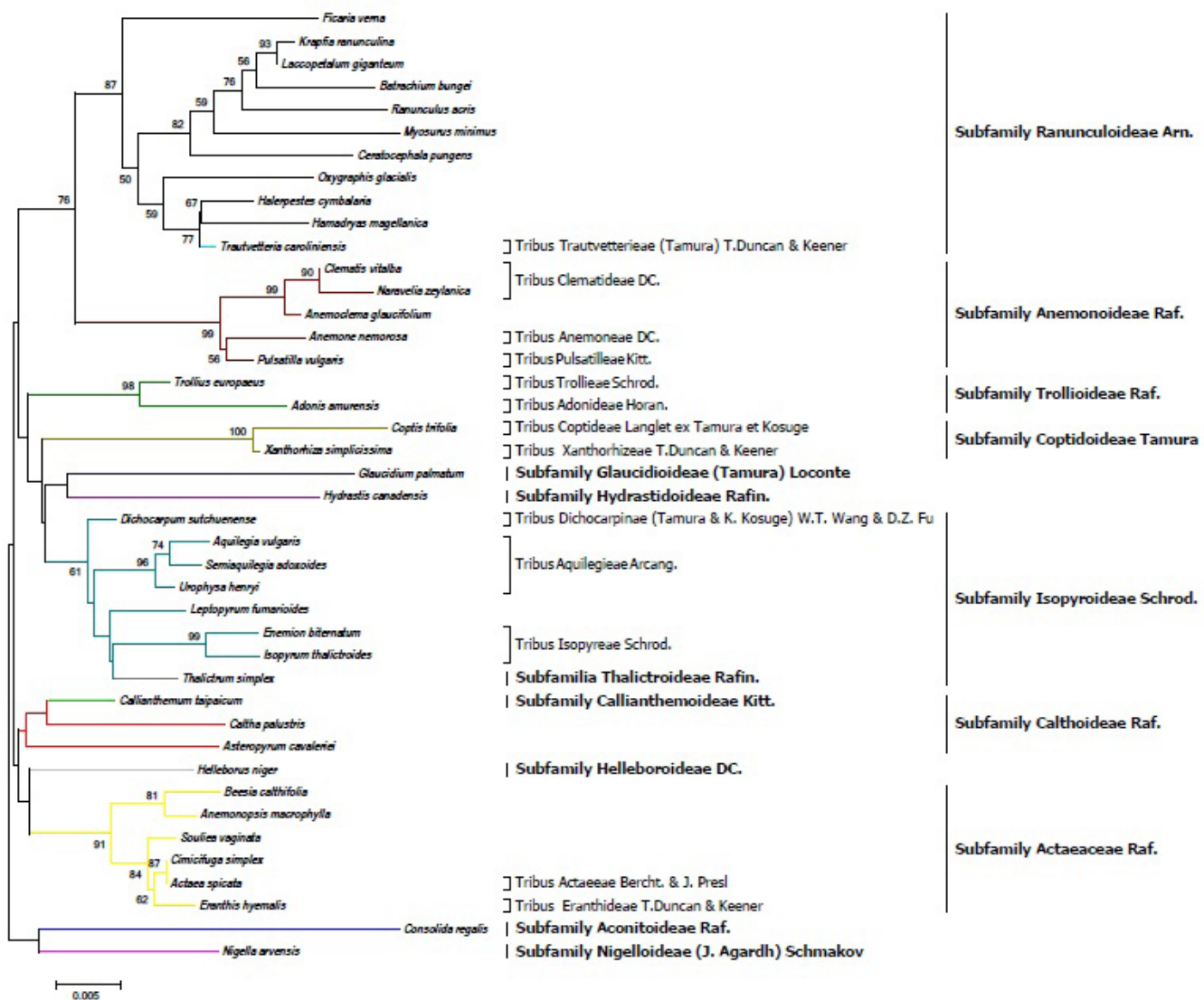


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное на основе rbcL фрагментов хлоропластной ДНК. Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae просчитаны методом Neighbour-Joining (MEGA 6.06).

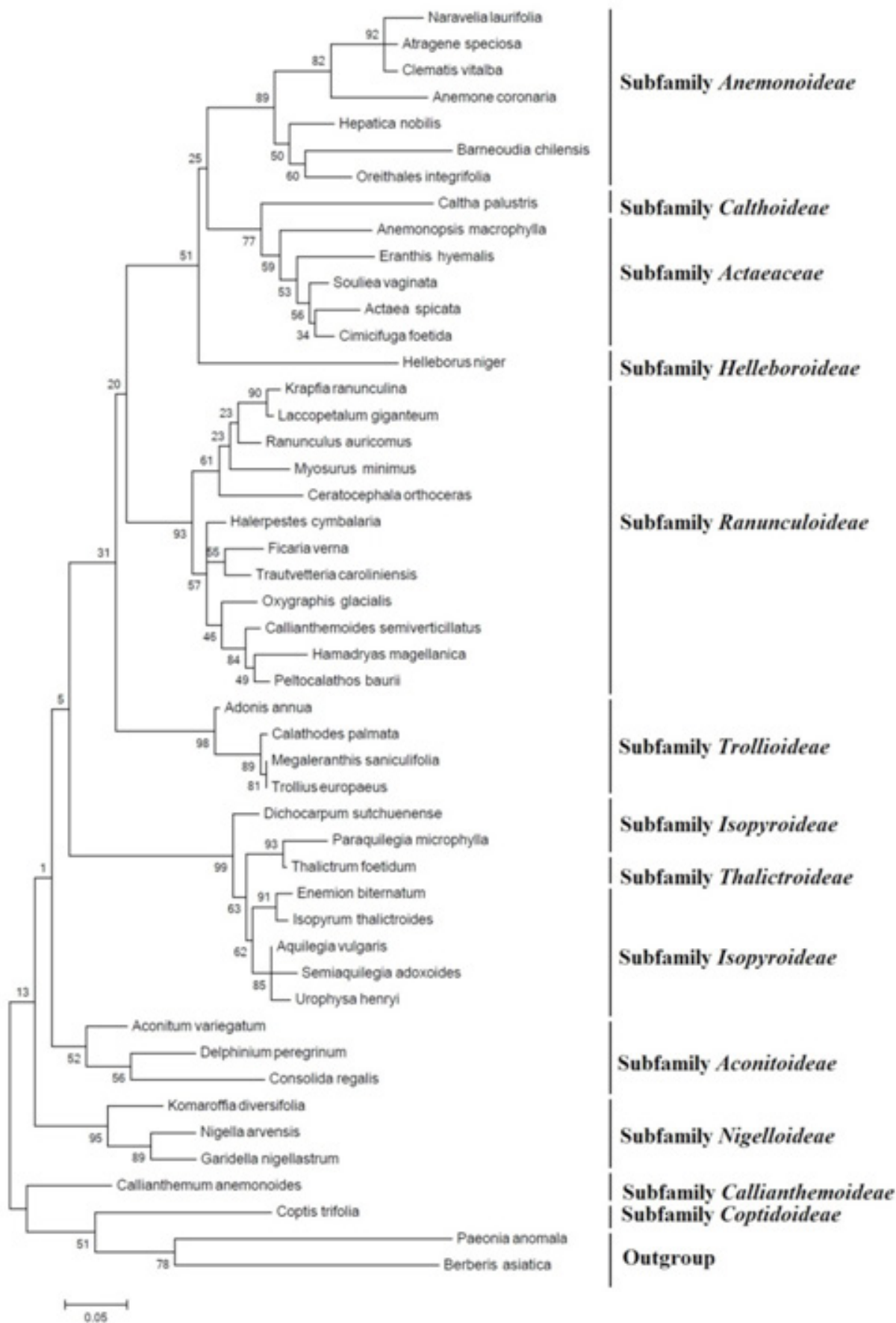


Рис. 4. Филогенетическое дерево, построенное на основе ITS1, ITS2 фрагментов ядерной ДНК. Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae просчитаны в программе MEGA 6.06 методом Maximum Likelihood.

Subtribus *Actaeinae*: *Actaea*
Tribus *Cimicifugeae*
Subtribus *Beesiinae*: *Anemonopsis*, *Beesia*
Subtribus *Cimicifuginae*: *Cimicifuga*, *Souliea*
Tribus *Eranthideae*
Subtribus *Eranthinae*: *Eranthis*
Subfamily *Helleboroideae*
Tribus *Helleboreae*: *Helleborus*
Subfamily *Nigelloideae*
Tribus *Nigelleae*: *Garidella*, *Komaroffia*, *Nigella*
Subfamily *Anemoneideae*
Tribus *Anemoneae*: *Anemoclema*, *Anemone*, *Barneoudia*, *Hepatica*, *Metanemone*, *Knowltonia*, *Oreithales*
Tribus *Pulsatilleae*: *Miyakea*, *Pulsatilla*
Tribus *Clematideae*: *Atragene*, *Clematis*, *Naravelia*
Tribus *Kingdonieae*: *Kingdonia*
Subfamily *Ranunculoideae*
Tribus *Ranunculeae*: *Batrachium*, *Callianthemoides*, *Ceratocephala*, *Ficaria*, *Halerpestes*, *Hamadryas*, *Laccopetalum*, *Myosurus*, *Oxygraphis*, *Paroxygraphis*, *Peltocalathos*, *Ranunculus*
Tribus *Trautvetteriae*: *Trautvetteria*

ЛИТЕРАТУРА

- Евдокимов И. Ю.** Обзор систем семейства Ranunculaceae Juss. в хронологической последовательности // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. статей по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул, 2015. – С. 140–144.
- Зиман С. Н.** Морфология и филогения семейства лютиковых. – Киев: Наукова думка, 1985. – 248 с.
- Emadzade K., Lehnebach, C., Lockhart P., Horandl E.** A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of *Ranunculeae* (Ranunculaceae) // *Taxon*, 2010. – Vol. 59, No. 3. – P. 809–828.
- Hoot S. B., Kramer J., Arroyo M. T. K.** Phylogeny position of the South American dioecious genus *Hamadryas* and related *Ranunculeae* (Ranunculaceae) // *International Journal of Plant Sciences*, 2008. – Vol. 169. – P. 433–443.
- Langlet C.** Über Chromosomenverhältnisse und systematic der Ranunculaceae // *Svensk. Bot. Tidkr.*, 1932. – Vol. 26, No. 1–2. P. 381–400.
- 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 // *Natiirliche Pflanzenfamilien*, second Hiepko P. (ed.). – Berlin, Duncker and Humblot. 1995. 17a IV. – P. 223–519.
- Wu Z. Y., Lu A. M. & Tang Y. C.** The Families and Genera of Angiosperms in China: A Comprehensive Analysis. – Science Press, Beijing, 2003. – P. 378.
- Ziman S., Ehrendorfer F., Kadota Y., Keener C., Tsarenko O., Bulakh E., Datton B.** A taxonomic revision of *Anemone* L. Section *Omalocarpus* DC. sensulato (*Ranunculaceae*): Part I // *Journ. Jap. Bot.*, 2005. – Vol. 80, No. 5. – P. 282–302.
- Ziman S., Ehrendorfer F., Kadota Y., Keener C., Tsarenko O., Bulakh E., Datton B.** A taxonomic revision of *Anemone* L. Section *Omalocarpus* DC. sensulato (*Ranunculaceae*): Part II // *Journ. Jap. Bot.*, 2006. – Vol. 81, No. 1. – P. 1–19.
- Ziman S., Keener C., Kadota Y., Bulakh E., Tsarenko O.** A Revision of *Anemone* L. (Ranunculaceae Juss.) from the Southern Hemisphere // *Journ. Jap. Bot.*, 2006. – Vol. 81, No. 4. – P. 35–60.
- Ziman S.N., Ehrendorfer F., Keener C.S., Tsarenko O.M. et al.** Revision of *Anemone* sect. *Himalayicae* (Ranunculaceae) with three new series // *Edinburgh Journ. Botany*, 2007. – Vol. 64. – P. 51–99.
- Ziman S., Bulakh E., Tsarenko O.** *Anemone* L. (Ranunculaceae): comparative morphology and taxonomy of the species from the Balkan flora // *Bot. Serbica*, 2011. – Vol. 35, No. 2. – P. 87–97.

УДК 57.08 : 582.681.26(571.1/.5)

Молекулярно-генетические исследования сибирских видов рода *Viola* L.

Molecular genetic studies of Siberian species of the genus *Viola* L.

Т. В. Елисафенко, И. Н. Кубан, О. В. Дорогина

T. V. Elisafenko, I. N. Kuban, O. V. Dorogina

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Золотодолинская 101, Новосибирск-90, 630090
E-mail: tveli@ngs.ru, irinakuban@gmail.com, olga-dorogina@yandex.ru

Реферат. Рассмотрены направления исследований видов рода *Viola* L. в России. Выявлены возможности изучения сибирских фиалок методами SDS-электрофореза запасных белков и ДНК (ISSR-анализ). Установлена стабильность генотипа при длительном культивировании (20–30 лет) изученных видов *V. acuminata*, *V. incisa* и *V. irinae*. Показано гибридное происхождение *V. incisa*, генетическое сходство *V. irinae* и *V. jenseensis*, полиморфизм *V. dissecta* и *V. milanae*.

Summary. The directions of research of the genus *Viola* L. in Russia were considered. The possibilities for application of the method electrophoretic spectra and DNA-analysis (ISSR-markers) for Siberian violets were studied. The genotype stability during long-term cultivation (20–30 years) was established for studied species *V. acuminata*, *V. incisa* and *V. irinae*. The results of hybrid origin *V. incisa*, genetic similarity *V. irinae* and *V. jenseensis*, polymorphism *V. dissecta* and *V. milanae* were obtained.

В мировой флоре насчитывают 550 видов рода *Viola* L. (Violaceae) (Ballard, 1999). Род известен с VIII века, однако подробные сведения о сибирских видах относятся к началу 20 века. Во флоре Азиатской России Б. А. Федченко (1915) на основе работ А. К. Беккер рассмотрел некоторые сибирские виды с иллюстрациями гинцея. Позже в своей работе М. Г. Попов (1979) представил обзор рода *Viola* в Сибири, где им приведены для Средней Сибири 31 вид, 8 вариаций и подвидов. В конце 20 века – начале 21 века предпринята новая попытка переосмысления таксономии рода В. В. Никитиным (1986–2006). Итогом его работы явился критический анализ рода для Алтайского края (Никитин, Силантьева, 2006). В этот же период опубликована сводка видов Сибири В. В. Зуевым (1996). Данная работа имеет ряд расхождений с обработкой В. В. Никитина.

Основные исследования видов рода *Viola* до 21 века касались европейских и североамериканских представителей и были связаны, главным образом, с вопросами таксономии. Это кариологический анализ североамериканских видов рода с гипотезой филогении (Clausen, 1929), обзоры по региональным видам семейства (McKinney, 1992; Ballard, 1999). Существует и ряд работ по морфологии, антрологии и размножению представителей американской флоры (Beattie, 1975; Mayers, Lord, 1983), по изучению клейстогамии (Urhof, 1938), ультраскульптуры спермодермы (Nir, 1998), популяционные исследования (Solbrig, 1981). Исследования в России касались, в основном, представителей европейской и дальневосточной флоры и кроме обзора региональных флор, это изучение жизненных форм видов рода *Viola* (Смирнова, Кагарлицкая, 1972; Серебрякова, Богомолова, 1984), онтогенеза, антрологии и репродуктивной биологии (Верещагина, 1980; Ракова, 1980; Богомолова, 1984). В начале 21 века начинается интенсивное изучение в направлении молекулярно-генетических исследований, опять главным образом североамериканских фиалок (Culley, 2001; Marcussen et al., 2005; Nordal et al., 2005; Navran et al., 2009). Исследования сибирских видов до настоящего времени относились к изучению интродукционных популяций и морфологии (Безделева, Безделев, 2003; Елисафенко, Семенова, 2004; Семенова, 2007); для некоторых видов проводились популяционные исследования (Елисафенко, Жмудь, 2011; Степанцова 2014).

Основная проблема фрагментарности изучения этого рода – таксономическая путаница. Различные авторы понимают многие виды рода по-разному. До сих пор остается не выясненным таксономический статус некоторых видов, что связано с отсутствием комплексного исследования биологических особенностей видов. На данном этапе можно считать, что флора Сибири включает 47 видов, 5 подвидов, 10 гибридов рода *Viola* (Никитин, Силантьева, 2006; Зуев, 2012; Елисафенко, Овчинникова, 2015). Таким образом, к настоящему времени для сибирских видов становятся актуальными комплексные исследования, включающие молекулярно-генетические методы.

В Центральном сибирском ботаническом саду с 1979 г. проводятся исследования сибирских видов рода *Viola*. Осенью 2015 г. коллекция состояла из 64 видов и гибридов (154 популяции), из них – 37 сибирских видов (76 популяций). Создана многолетняя семенотека рода *Viola*. Данная коллекция по своему объему и видовому составу позволяет решать задачи в различных областях ботаники.

Цель данной статьи – показать возможности молекулярно-генетических исследований сибирских видов рода *Viola* по запасным белкам семян методом SDS-электрофореза и анализа межмикросателлитных участков геномной ДНК при использовании ISSR-маркеров.

Запасные белки семян

Исследования запасных белков позволяют выявлять внутривидовой полиморфизм в независимости от условий произрастания растений, а также выявлять видоспецифичность электрофоретических спектров, которую можно использовать для идентификации растений (Агафонова (Дорогина), Агафонова, 2004). По изменчивости спектра можно косвенно судить о способе опыления у конкретной популяции, как это отмечено для видов семейства *Fabaceae* (Егги, Потокина, 1988). В литературе нами не найдены сведения об анализе запасных белков семян у фиалок. Особенностью биологии видов двух подродов *Nomimium* и *Dichidium* является способность образовывать два типа цветков: хазмогамные (ксеногамные) и клейстогамные (автогамные). Причем основное размножение у таких видов происходит за счет клейстогамных цветков, что должно приводить к снижению гетерогенности популяций. Остальные виды образуют только хазмогамные цветки. Поэтому одной из задач является проведение скрининга по запасным белкам с целью определения возможности идентификации видов по спектрам белков. Материалом послужили семена коллекции «*Viola-seae*» лаборатории Интродукции редких и исчезающих видов растений Центрального сибирского ботанического сада. В литературе встречаются неподтвержденные данные об изменчивости генотипа при интродукции. Поэтому следующей задачей было изучение изменчивости электрофоретических спектров запасных белков семян у культивируемых видов в течение длительного времени. Реализацию решения данной задачи обеспечило наличие созданной в ЦСБС семенотеки видов рода *Viola*, культивируемых в течение 10 лет, а некоторых видов – в течение 30 лет.

Для изучения электрофоретических спектров запасных белков семян с помощью метода SDS-электрофореза у видов фиалок за основу был взят метод Леммли (Laemmli, 1970). Было изучено 14 видов всех 4 подродов, 10 секций, урожая 2004–2014 гг. Исследования проводились в 2014–2015 гг. Нами выявлено, что помимо общих компонентов запасных белков, на электрофоретических спектрах присутствует небольшое число минорных компонентов.

Для изучения изменчивости электрофоретических спектров запасных белков семян у культивируемых видов в течение длительного времени были исследованы семена 3 видов (*V. acuminata* Ledeb., *V. incisa* Turcz. (Красноярский край) и *V. irinae* N. Zolot.) разных сроков сбора семян из коллекции при хранении в комнатных условиях (рис. 1). Первый сбор – в начале интродукции (1985, 1983, 1994 гг. соответственно), 2 сбор – в 2002 г., 3 сбор – в 2014 г. При длительном хранении семян только у *V. irinae* наблюдается деструкция некоторых компонентов и появления новых компонентов запасных белков. Вероятно, состав запасных белков эндосперма семян является консервативным и стабильным признаком, по крайней мере, на уровне подрода.

Анализ межмикросателлитных участков геномной ДНК при использовании ISSR-маркеров

Исследования проводили на гербарном материале, использовали листья. Брали по два образца из популяции. Экстракция ДНК проводилась методом СТАВ (Doyle J. J., Doyle J. L., 1987) с небольшими модификациями. Изначально использовали праймеры, указанные для трех видов из комплекса *Viola canadensis* (McCreary Cheryl, 2005), – 844A, 99B, HB10. Нами апробированы еще 8 праймеров: 98A, 98B, 99A, M1, M2, M10, M14, HB14. Для дальнейшего анализа были отобраны от 4 до 6 праймеров (98A, 98B, 99A, 99B, HB12, HB14) благодаря высокому полиморфизму амплифицированных фрагментов и репрезентативности полученного ISSR-профиля. В качестве эталонного спектра запасных белков использовали *Elymus sibiricus* L. Обработка результатов ПЦР анализа проводилась с помощью компьютерной программы «Treecon». По рассчитанным матрицам были построены соответствующие консенсусные дендрограммы методом UPGMA и проведен бутстреп-анализ достоверности кластеров. Нами были рассмотрены три группы видов, в соответствии с поставленными задачами.

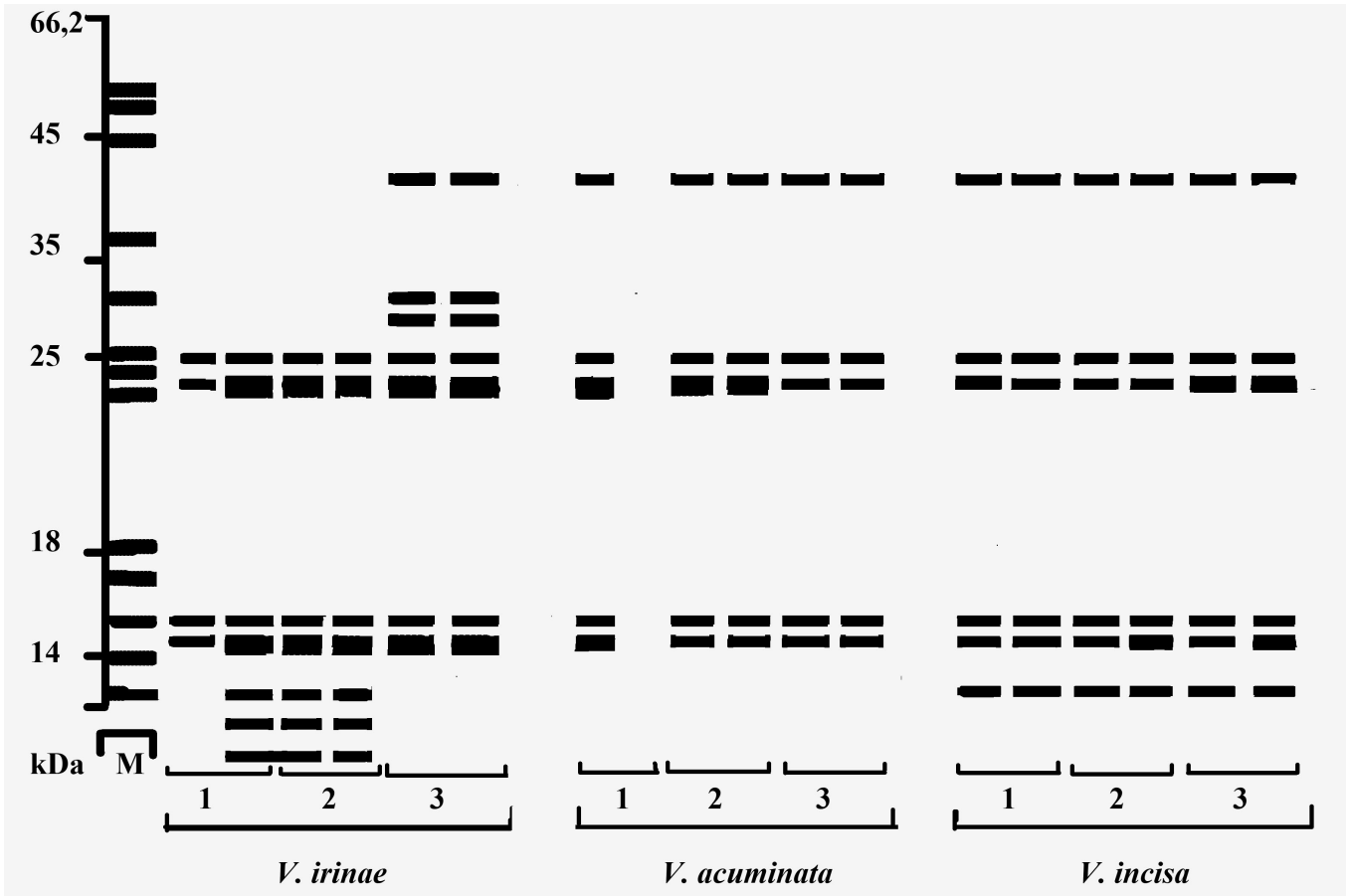


Рис. 1. Электрофоретический спектр запасных белков *Viola acuminata*, *V. incisa*, *V. irinae*: 1 – сбор семян в 1985–1994 гг., 2 – сбор семян в 2002 г., 3 – сбор семян в 2014 гг.

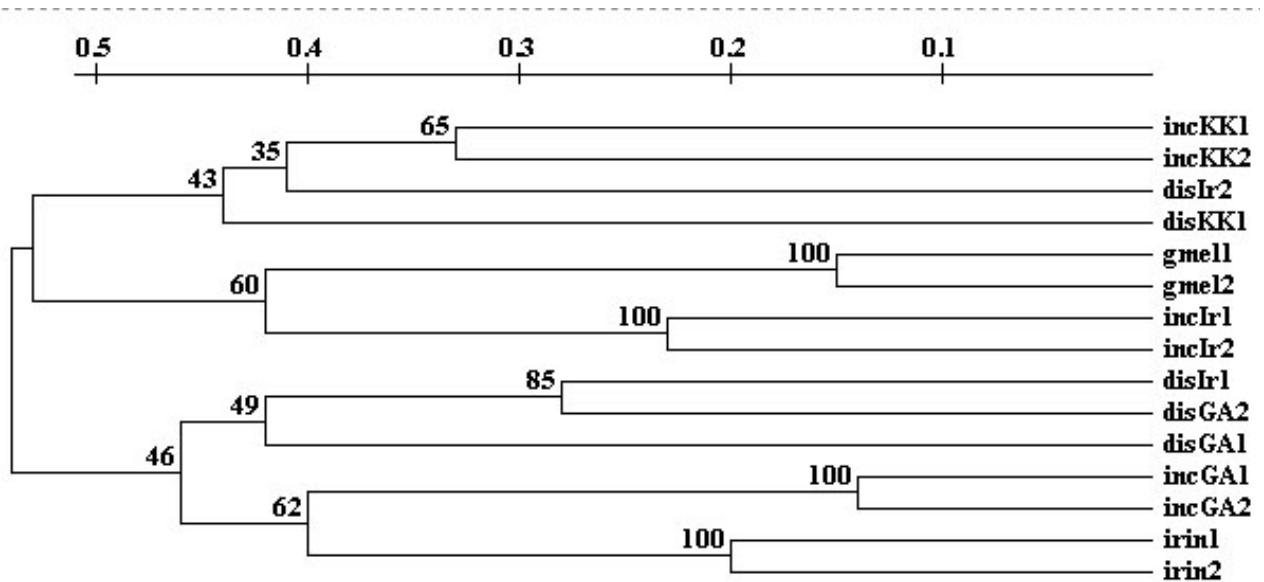


Рис. 2. Консенсусная дендрограмма ДНК-анализа *Viola incisa*, *V. dissecta*, *V. irinae*, *V. gmeliniana*: disGA – *V. dissecta*, окр. г. Горно-Алтайск (Республика Алтай); disIr – *V. dissecta*, окр. пос. Большое Голоустное (Иркутская область); disKK – *V. dissecta*, окр. оз. Инголь (Красноярский край); gmel – *V. gmeliniana*, окр. пос. Большое Голоустное (Иркутская область); incGA – *V. incisa*, окр. г. Горно-Алтайск (Республика Алтай); incIr – *V. incisa*, locus classicus, окр. пос. Большое Голоустное (Иркутская область); incKK – *V. incisa*, окр. оз. Инголь (Красноярский край); irin – *V. irinae*, окр. г. Горно-Алтайск (Республика Алтай).

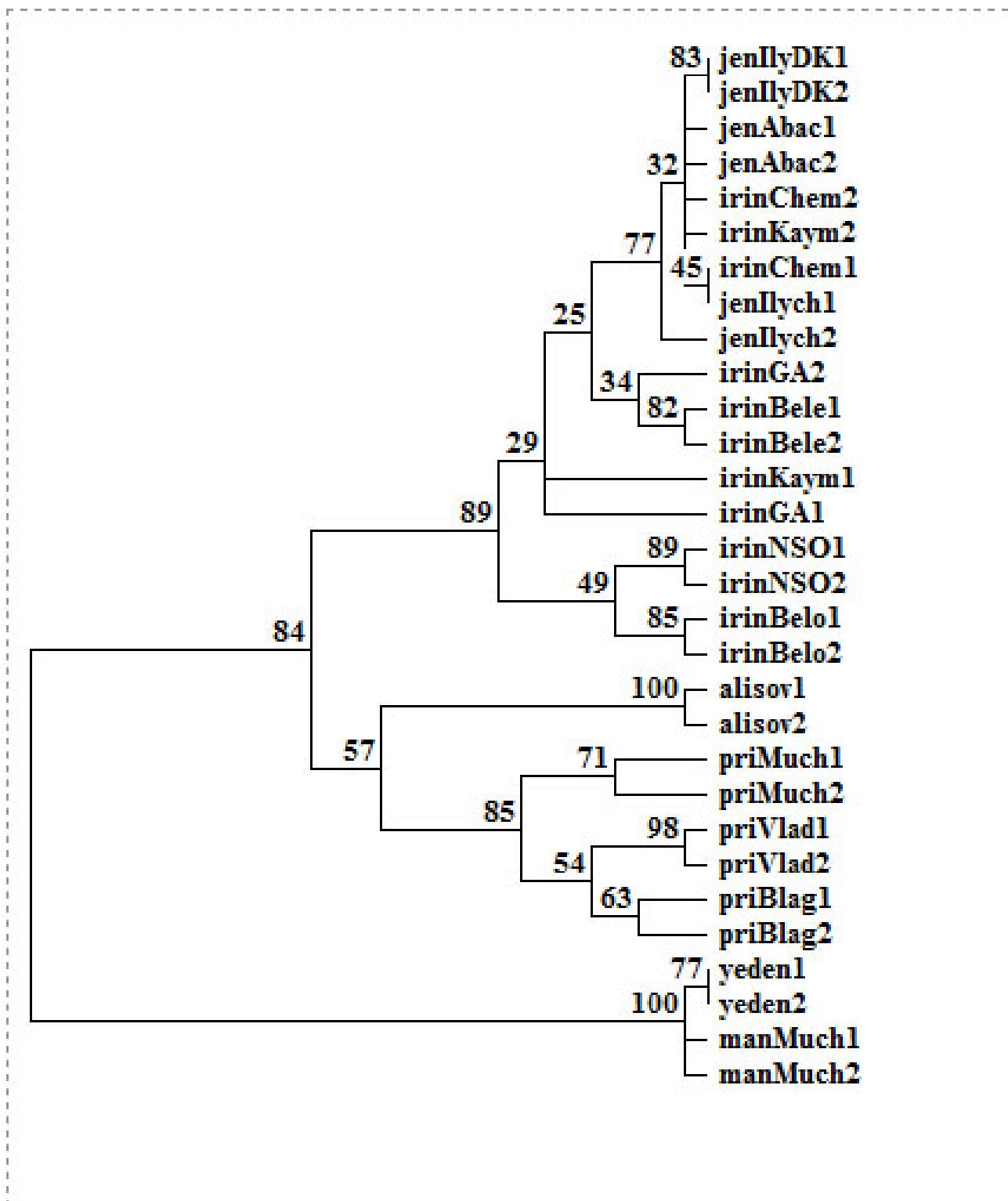


Рис. 3. Консенсусная дендрограмма ДНК-анализа *Viola alisoviana*, *V. irinae*, *V. jenseensis*, *V. mandshurica*, *V. prionanta*, *V. yedoensis*: alisov – *V. alisoviana*, г. Владивосток (Приморский край); irinChem – *V. irinae*, окр. с. Чемал (Республика Алтай); irinBele – *V. irinae*, locus classicus, с. Беле (Республика Алтай); irinBelo – *V. irinae*, окр.г.Белокуриха, Алтайский край; irinGA – *V. irinae*, окр. г. Горно-Алтайск (Республика Алтай). irinKaym – *V. irinae*, устье р. Куюм (Республика Алтай); irin NSO – *V. irinae*, окр. с. Колывань, Новосибирская область; jenllych – *V. jenseensis*, locus classicus, окр. пос. Ильичево (Красноярский край); jenllyDK – *V. jenseensis*, пос. Ильичево, газон Дома Культуры (Красноярский край); manMuch – *V. mandshurica*, окр. г. Благовещенска (Амурская область); priBlag – *V. prionanta*, г. Благовещенск (Амурская область); priMuch – *V. prionanta*, окр. г. Благовещенска, урочище Мухинка (Амурская область); priVlad – *V. prionanta*, окр. г. Благовещенска (Амурская область); yeden – *V. yedoensis*, окр. г. Благовещенска (Амурская область).

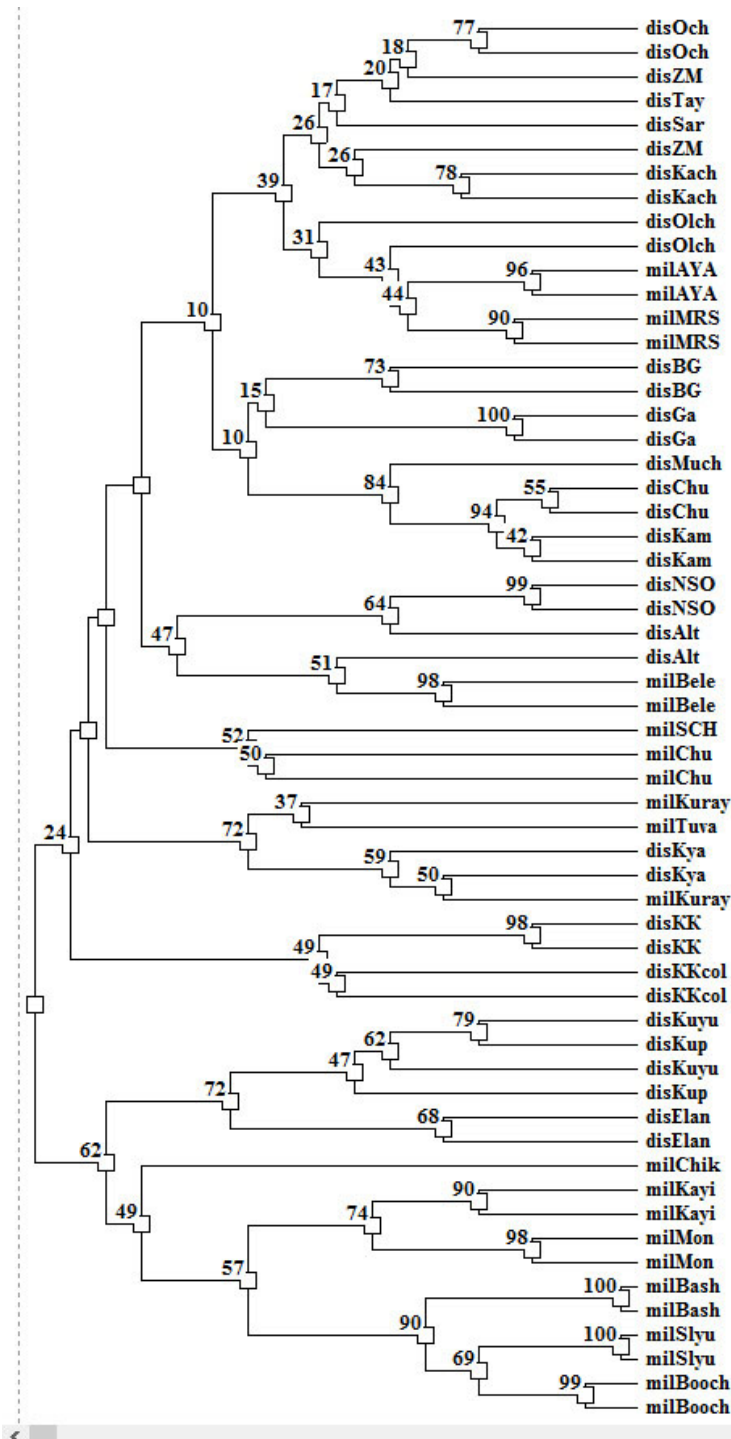


Рис. 4. Консенсусная дендрограмма ДНК-анализа *Viola dissecta* и *V. milanae*: dis – *V. dissecta*; mil – *V. milanae*; Alt – с. Алтайское (Алтайский край); АYA – бухта Ая (Иркутская обл.); Bash – долина р. Башкаус (Республика Алтай); Bele – окр. с. Беле (Республика Алтай); BG – окр. с. Б. Голоустное (Иркутская обл.); Booch – окр. дер. Боочи (Республика Алтай); Chik – пер. Чике-Таман (Республика Алтай); Chu – устье р. Чуя (Республика Алтай); Elan – окр. с. Еланда (Республика Алтай); Ga – г. Горно-Алтайск (Республика Алтай); Kach – орк. с. Качуг (Иркутская обл.); Kam – пойма р. Камышта (Республика Хакасия); Kayi – окр. д. Мендур-Соккон (Республика Алтай); KK – оз. Инголь (Красноярский край); KKcol – оз. Инголь (Красноярский край), коллекция ЦСБС; Kyp – окр. с. Купчегень (Республика Алтай); Kuray – долина р. Айгулак (Республика Алтай); Kuyu – устье р. Куюм (Республика Алтай); Kya – окр. г. Кяхта (Республика Бурятия); Mon – окр. с. Монды (Республика Бурятия); MRS – пос. MPC (Иркутская область); Much – окр. г. Благовещенск (Амурская область); NSO – окр. пос. Колывань (Новосибирская обл.); Och – окр. с. Очуры (Республика Хакасия); Olch – о. Ольхон (Иркутская обл.); Sar – окр. пос. Сарма (Иркутская обл.); SCH – мыс. Сага-Хушун (Иркутская обл.); Slyu – окр. пос. Слюдянка (Иркутская обл.); Tay – дер. Тайна (Алтайский край); Tuva – окр. с. Берг-Даг (Республика Тыва); ZM – окр. пос. Зун-Мурино (Республика Бурятия).

1. Для выяснения генетической неоднородности популяций *V. incisa* и доказательства гибридогенной природы этого вида были взяты образцы листьев у растений из трех сообществ:

1) окр. пос. Большое Голоустное (Иркутская область) – *V. incisa* (locus classicus), *V. dissecta* Ledeb., *V. gmeliniana* Roem et Schultes;

2) окр. оз. Инголь (Красноярский край) – *V. incisa*, *V. dissecta*;

3) окр. г. Горно-Алтайск (Республика Алтай) – *V. incisa*, *V. dissecta*, *V. irinae*.

Несмотря на то, что растения *V. incisa* из всех трех популяций явно отличаются морфологически, их относят к одному виду, при этом вид включен в Красную книгу Российской Федерации (2008). При анализе дендрограммы были выявлены следующие кластеры: gmel1 и gmel2, inc1r1 и inc1r2, incGA1 и incGA2, irin1 и irin2 (бутстреп поддержка 100 %), что указывает на их высокую достоверность и на низкую внутривидовую изменчивость (рис. 2). Древо разделилось на две клады, в кладе с более высокой достоверностью представлены образцы из Республики Алтай (за исключением 1 образца *V. dissecta* из Иркутской области), в кладе с более низкой – образцы с Красноярского края и Иркутской области. Последняя клада так же разделилась на два кластера с образцами разного географического происхождения. Образцы популяций *V. incisa* из Иркутской области (locus classicus), из Красноярского края и Республики Алтай оказались в разных кластерах. При этом *V. incisa* (locus classicus) имеет большее сходство с *V. gmeliniana*, чем с *V. dissecta*. Таким образом, фертильная популяция *V. incisa* из Красноярского края, вероятно, является другим видом, а растения стерильной популяции из окр. г. Горно-Алтайска – это гибриды между *V. irinae* x *V. dissecta*.

2. Проведены исследования 15 популяций видов *V. jenseensis* Zuev и *V. irinae* – двух южно-сибирских эндемиков, которые не всеми исследователями признаются как самостоятельные таксоны. В. В. Никитин и М. М. Силантьева (2006) считают *V. irinae* как *V. prionanta* Bunge, произрастающий на Дальнем Востоке. *V. prionanta* морфологически сходен с *V. alisoviana* Kiss. и *V. yedoensis* Makino. Нами были взяты образцы из популяций: *V. jenseensis* (Красноярский край: окр. пос. Ильичево (locus classicus) и пос. Ильичево; Республика Хакасия, г. Абакан), *V. irinae* (Республика Алтай: с. Беле (locus classicus), окр. с. Чемал (2 популяции), окр. г. Горно-Алтайска; Новосибирская область, окр. с. Колывань; Алтайский край, окр. г. Белокуриха), *V. prionanta* (Амурская область, окр. г. Благовещенска (2 популяции) и г. Благовещенск), *V. alisoviana* (Приморский край, г. Владивосток), *V. yedoensis* (Амурская область, окр. г. Благовещенска) и близкородственный вид к изучаемым – *V. mandshurica* Beckt (Амурская область, окр. г. Благовещенска). При анализе дендрограммы, полученной в результате анализа ISSR-маркеров были выявлены две клады: *V. mandshurica* и *V. yedoensis* и остальные виды (рис. 3). Причем *V. mandshurica* и *V. yedoensis* имели высокое сходство. Вторая клада разделилась на 2 кластера, которые имели значения бутстрепа поддержки 100 %, что указывает на их высокую достоверность. В первом представлены дальневосточные виды *V. prionanta* и *V. alisoviana*, во втором – *V. irinae* и *V. jenseensis*.

3. Третья группа изученных видов характеризуется высокой изменчивостью морфологических признаков – *V. dissecta* и *V. milanae* V. Nikit. Основной диагностический признак этих видов – надрезанная листовая пластинка. В природе встречаются популяции *V. dissecta* с разной степенью опушения растений. Б. А. Федченко (1915) выделил несколько подвидов в рамках *V. dissecta* в зависимости от степени расчлененности пластинки и опушения. С. В. Юзепчук (1949) не считал целесообразным по этим признакам выделять подвиды. В. В. Никитин (Никитин, Силантьева, 2006) описал *V. milanae* как вид с менее расчлененной листовой пластинкой. Нами исследованы 19 популяций *V. dissecta* и 13 популяций *V. milanae*. Ранее было обнаружено, что эти два вида отличаются по морфологическим признакам листа и плода, биологии прорастания семян, экологической приуроченности. Тем не менее, в некоторых популяциях наблюдаются растения с переходными морфологическими признаками, чаще всего связанные со степенью расчленения листовой пластинки и цветом плода. При анализе дендрограммы мы не выявили четких различий ни между видами, ни географической приуроченностью популяций, ни с экологическими особенностями сообществ, где они произрастали (рис. 4). Необходимы дополнительные исследования с использованием других праймеров для изучения межвидовой и межпопуляционной изменчивости.

Таким образом, нами начаты молекулярно-генетические исследования сибирских видов рода *Viola*. Подобраны и модифицированы методики SDS-электрофореза запасных белков и ДНК-анализа (ISSR-маркеры). Установлена стабильность генотипа при длительном культивировании (20-30 лет) изученных ви-

дов *V. acuminata*, *V. incisa* и *V. irinae*, несмотря на неоднократную смену поколений. Подтверждена гипотеза гибридного происхождения *V. incisa* и наличие гибридных форм в других местообитаниях, выявлены предполагаемые родители. Установлено, что таксоны *V. jenseensis* и *V. irinae* близки и, вероятно, являются западной расой *V. prionanta* и *V. alisoviana*. Последние виды также показали высокое генетическое сходство и морфологически незначительные различия, возможно, они также являются одним видом. Не выявлено четких генетических различий между популяциями видов *V. dissecta* и *V. milanae* и не установлена связь генотипов с географической приуроченностью популяций.

Благодарности. Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 13-04-00351. Авторы выражают признательность за помощь в организации полевых исследований для поиска популяций и сбора материала В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман, сотрудникам Амурского филиала БСИ ДВО РАН (г. Благовещенск), и А. В. Верхожиной, С. Г. Казановскому, сотрудникам СИФИБР (г. Иркутск).

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонова (Дорогина) О. В., Агафонова М. А.** Идентификация близкородственных видов *Hedysarum theinum*, *H. neglectum*, *H. austrosibiricum* (Fabaceae) с помощью запасных глобулинов семян // Бот. журн., 2004. – Т. 89, № 10. – С. 1637–1645.
- Бездева Т. А., Безделев А. Б.** Модели побегообразования и жизненные формы фиалок Уссурийского заповедника // Растения в муссонном климате: Материалы III межд. конф. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – С. 204–209.
- Богомолова Т. В.** К биологии фиалки одноцветковой (*Viola uniflora* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биология, 1984. – Вып. 89, № 6. – С. 97–105.
- Верещагина В. А.** Гинодиэция, клейстогамия и гетеростилия у покрытосеменных (морфологические и эмбриологические аспекты): Автореф. дисс... д. б. н. – Л., 1980. – 36 с.
- Егги Э. Э., Потюкина Е. К.** Перекрестник или самоопылитель? Электрофоретическое разделение полипептидов семян для определения способа опыления у бобовых // Бот. журн., 1988. – Т. 83, № 12. – С. 77–83.
- Елисафенко Т. В., Жмудь Е. В.** Состояние природных популяций *Viola incisa* (Violaceae) в Южной Сибири // Бот. журн., 2011. – Т. 96, № 5. – С. 622–633.
- Елисафенко Т. В., Овчинникова С. В.** Лектотипификация *Viola taynensis* (Violaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2015. – № 4. – С. 12–13.
- Елисафенко Т. В., Семенова Г. П.** Стратегия жизни редких сибирских видов рода *Viola* L. (Violaceae) в культуре // Бот. журн., 2004. – Т. 89, № 6. – С. 986–999.
- Зуев В. В.** Семейство Violaceae Batsch // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – С. 147–151.
- Зуев В. В.** Семейство Violaceae // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1996. – С. 82–99. Красная книга Российской Федерации. – М: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.
- Никитин В. В., Силантьева М. М.** Фиалки (*Viola* L., Violaceae) Алтайского края // Новости сист. высш. раст., 2006. – Т. 38. – С. 165–201.
- Попов М. Г.** Флора Центральной Сибири. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1979. – Т.2. – С.657–665.
- Ракова М. В.** О редком дальневосточном виде фиалки *Viola rossi* // Бот. журн., 1980. – Т. 65, № 7. – С. 994–1000.
- Семенова Г. П.** Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2007. – 408 с.
- Серебрякова Т. И., Богомолова Т. В.** Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* L. // Бот. журн., 1984. – Т. 69, № 6. – С. 729–741.
- Смирнова О. В., Казарлицкая Т. Н.** О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* L. // Бот. журн., 1972. – Т. 57, № 5. – С. 481–492.
- Степанцова Н. В.** *Viola incisa* Turcz. в Байкало-Ленском заповеднике (северо-западное побережье Байкала, Иркутская область) // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология, 2014. – Т. 9. – С. 44–54.
- Федченко Б. А.** Фиалковые // Флора Азиатской России. – Петроград: типография А. Э. Коллинс, 1915. – Вып. 8. – 106 с.
- Юзенчук С. В.** Семейство Violaceae // Флора СССР. – М.-Л.: Из-во Академии наук СССР, 1949. – Т. 15. – С. 350–452.
- 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.
- Beattie A. J., Lyons N.** Seed dispersal in *Viola* (Violaceae) adaptations and strategies // Amer. J. Bot., 1975. – Vol. 62, No. 7. – P. 714–722.

Clausen J. Chromosome number and relationship of some North American species of *Viola* // Ann. Bot., 1929. – Vol. 43, No. 172. – P. 741–764.

Culley, T.M., Wolfe A.D. Population genetic structure of the cleistogamous plant species *Viola pubescens*, as indicated by isozyme and ISSR molecular markers. // Heredity, 2001. – Vol. 86, No. 5. – P. 545–556.

Doyle J. J., Doyle J. L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochem. Bull. Bot. Soc. Amer., 1987. – Vol. 19. – P. 11–15.

Havran C. J., Sytsma K. J., Ballard Jr. H. E. Evolutionary relationships, interisland biogeography, and molecular evolution in the Hawaiian violets (*Viola*: Violaceae) // Amer. J. Bot., 2009. – Vol. 96. – P. 2087–2099.

Laemmli U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature, 1970. – Vol. 227, No. 5259. – P. 680–685.

Marcussen T., Borgen L., Nordal I. New distributional and molecular information call into question the systematic position of the West Asian *Viola sintenisii* (Violaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society, 2005. – Vol. 147, No. 1. – P. 91–98.

Mayers A. M., Lord E. M. Comparative flower development in the cleistogamous species *Viola odorata*. I. A growth rate study // Amer. J. Bot., 1983. – Vol. 70, No. 10. – P. 1548–1555.

McCreary Ch. S. Genetic relationships, morphological divergence and ecological correlates in three species of the *Viola canadensis* complex in western North America // Ph.D. Dissertation. – Ohio University, 2005. – 209 p.

McKinney L. A. A taxonomic revision of the acaulescent blue violets (*Viola*) of North America // Sida. Bot. Misc., 1992. – No. 7 – P. 1–60.

Nir L. Gil-Ad. The micromorphologies of seed coats and petal trichomes of the taxa of *Viola* subsect. Boreali-Americanae (Violaceae) and their utility in discerning orthospecies from hybrids // Brittonia, 1998. – Vol. 50, No. 1. – P. 91–121.

Nordal J., Bengt J. L., Marcussen T. *Viola rupestris*: molecular analyses to elucidate postglacial migration in Western Europe // Journal of Biogeography, 2005. – Vol. 32, No. 8. – P. 1453–1459.

Solbrig O. T. Studies on the population biology of the genus *Viola* II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia* // Evolution, 1981. – Vol. 35, No. 6. – P. 1080–1093.

Uphof J. C. Th. Cleistogamic flowers // Bot. Rev., 1938. – Vol. 1, No. 4. – P. 21–49.

УДК 575.222.582.594.6(470)

Использование морфологических и молекулярных методов для определения видовой принадлежности растений рода *Liparis* (Orchidaceae) в ГПБ заповеднике «Кедровая падь»

Species delimitation in *Liparis* (Orchidaceae) based on morphological and molecular methods in reserve «Kedrovaya Pad'»

Е. И. Терентьева¹, Г. В. Дегтярева¹, С. В. Ефимов¹, Т. Х. Самигуллин², Т. И. Варлыгина¹

E. I. Terentieva, G. V. Degtjareva, S. V. Efimov, T. H. Samigullin, T. I. Varlygina

¹ Ботанический сад Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские Горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119991. 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, Ленинские Горы, д. 1, стр. 40, Москва, 119992. E-mail: tagrai@mail.ru

Реферат. На территории государственного природного заповедника «Кедровая падь» ДВО РАН было проведено обследование популяций видов рода *Liparis* и первичное определение растений. Так как виды рода *Liparis* (*L. japonica*, *L. krameri*, *L. kumokiri* и *L. makinoana*) морфологически трудно различимы, то для оценки видовой принадлежности представителей природных популяций были взяты фрагменты растений для молекулярно-филогенетических исследований. В качестве молекулярного маркера были выбраны внутренние транскрибируемые спейсеры (ITS1,2) участка 18S-26S ядерной рибосомной ДНК. В полученных нами дендрограммах представители природных популяций рода *Liparis* формируют 3 хорошо поддержанных клады (А, С, D) и субкладу (В). ITS последовательности анализируемых растений каждой клады имеют группоспецифические замены. Анализ морфологических признаков и молекулярных данных позволил нам провести видовую идентификацию представителей природных популяций рода *Liparis*.

Summary. The species of the genus *Liparis* were sampled on the territory of reserve «Kedrovaya Pad'». 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 (ITS1 and 2) of a portion of 18S-26S nuclear ribosomal DNA were selected as a molecular marker for molecular analysis. The representatives of natural populations of the genus *Liparis* are formed 3 well-supported clades (A, C, D) and subclade (B) in the phylogenetic trees. The ITS sequences of analyzed plants of each clade have specific substitution. Analysis of morphological characters and molecular data allowed us to conduct species identification of representatives of natural populations of the genus *Liparis*.

Введение

На территории ФГБУ национального парка «Земля леопарда» и государственного природного биосферного заповедника «Кедровая падь» (Приморский край) с 28 июля по 3 августа 2016 г. группой сотрудников биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова проводились исследования в рамках проекта Российского Научного Фонда «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем» и подготовки следующего издания Красной книги РФ, поэтому особое внимание уделялось популяциям редких видов, а также видам с неясным таксономическим статусом из семейства Orchidaceae, к которым относятся и представители рода *Liparis* Rich. из трибы *Malaxideae*. Род насчитывает около 250–300 видов, которые встречаются преимущественно в тропических областях Старого Света. На территории России произрастает 6 видов рода *Liparis*. Все они занесены в Красную книгу РФ (2008). Один из них распространен в европейской части и в Сибири (*L. loeselii*), а пять других встречаются на Дальнем Востоке: *L. japonica* (Miq.) Maxim., *L. krameri* Franch. et Savat., *L. kumokiri* F. Maek., *L. makinoana* Schlechter и *L. sachalinensis* (Nakai), который, вероятно, является эндемиком острова Сахалин (Вышин, 1996; Вахрамеева и др., 2014).

Согласно литературным источникам на территории заповедника произрастает 4 вида рода *Liparis*: *L. japonica*, *L. krameri*, *L. kumokiri* и *L. makinoana* (Ракова, 1990; Шибнева, Коркишко, 2001; Шибнева, 2004). В задачу нашего исследования входило изучение состояния популяций видов рода *Liparis*, выявленных на

территории заповедника (возрастной спектр, плодообразование, наличие возобновления), оценка размеров популяций (площадь, численность и плотность). Оказалось, что в некоторых случаях сложно провести видовую идентификацию наблюдаемых популяций. Несмотря на многочисленные работы различных авторов, посвященных систематике видов этого рода (Schlechter, 1919; Невский, 1935; Ohwi, 1965; Kim S. N., Kim Y. S., 1986; Ракова, 1990, 1992; Шибнева, 2005, 2006, 2008; Tsutsumi, Yukawa, 2008; Lee et al., 2010; Ефимов, 2010) на сегодняшний день род *Liparis* является одним из наиболее сложных в систематическом отношении в семействе Orchidaceae. К основным диагностическим признакам видов рода *Liparis* относят такие морфологические признаки, как: размеры частей околоцветника, форму и степень скрученности губы, длину соцветия и цветоножек, длину черешка, форму листьев и др. И.В. Шибнева (2011) предполагает, что строение колонки (гиностемия), ее форма, размеры могут быть важны для диагностики и систематики видов рода *Liparis*. Так для *L. krameri* специфическая форма и детали строения колонки резко отличают этот вид от других видов рода *Liparis*, отмеченных на Дальнем Востоке. По наблюдениям в природе, гербарным сборам, а также по литературным данным (Ohwi, 1965; Kim S.N., Kim Y.S., 1986; Tsutsumi, Yukawa, 2008; Невский, 1935; Шибнева, 2005, 2006, 2008; Ефимов, 2010) морфологические признаки проявляют высокую внутривидовую вариабельность, что делает виды рода *Liparis* трудно различимыми. Поэтому, по-прежнему, остается актуальным поиск новых диагностических признаков для надежного разграничения видов рода *Liparis*. В качестве таких признаков могут выступать молекулярные маркеры для различных участков ядерного и хлоропластного геномов (Tsutsumi et al., 2008; Lee et al., 2010; Su et al., 2015).

Материалы и методы

Согласно материалам, полученным при изучении гербарных коллекций (MW, MHA, LE, VLA, VBG1) и предоставленных сотрудником заповедника И.В. Шибневой, было уточнено географическое распространение видов рода *Liparis* на территории заповедника и составлены рабочие маршруты для наблюдений и сбора материала в природе: северный склон Сухореченского хребта (Первый Золотой ключ), центральная часть заповедника (долина р. Кедровой), склон Гаккелевского хребта, долина Гаккелевского ключа, гора Известковая (юго-восточный склон), северный склон горы Скалистой и окрестности станции Рязановка. Картирование выявленных местонахождений видов проводилось с использованием GPS. Отдельные растения из популяций были сфотографированы на цифровую камеру. У растений из найденных популяций видов рода *Liparis* были взяты фрагменты вегетативных и генеративных частей растений (18 образцов) для молекулярных исследований с целью уточнения их таксономического статуса. В данной работе в молекулярный анализ также была включена популяция видов рода *Liparis* острова Большой Пелис (ДВМЗ). В качестве реперных видов рода *Liparis* были использованы гербарные образцы из гербариев (LE и MW) (прил.). Внутренние транскрибируемые спейсеры (ITS1,2) участка 18S – 26S ядерной рибосомной ДНК были выбраны в качестве молекулярного маркера для молекулярно-филогенетического анализа. Выделение ДНК, амплификация и секвенирование участка (ITS1,2) проводилось согласно методике, описанной в работе Valiejo-Roman et al. (2002).

Результаты и обсуждение

Для молекулярно-филогенетического анализа были взяты дополнительно нуклеотидные последовательности (ITS1,2) 14 видов рода *Liparis* и 2 видов рода *Malaxis* (близкородственный таксон к роду *Liparis*) из базы данных GenBank (см. прил.). Выборку таксонов для молекулярного анализа осуществляли, опираясь на работу Su et al. (2015).

Все ITS последовательности анализируемых видов, выравнивались в программе MUSCLE (Edgar, 2004). Просмотр результатов выравнивания нуклеотидных последовательностей и последующая ручная доработка выполнялась в программе BioEdit version 5.0.9. (Hall, 1999). Набор из 54 выровненных последовательностей ITS 1,2 яДНК содержит 732 позиции, из которых 427 – консервативные 166 – парсимонно-информативные и 139 – парсимонно-неинформативные. Молекулярно-филогенетические деревья, были построены по ITS последовательностям двумя методами – методом Mr. Bayes 3.1 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) и методом максимальной экономии PAUP* 4.0b8 (Swofford, 2003). Полученные топологии деревьев не идентичны, но конгруэнтны в основных узлах. В статье мы приводим консенсусное молекулярно-филогенетическое дерево, построенное методом Mr. Bayes 3.1 (рис. 1).

В полученных нами молекулярных деревьях образцы из популяций разных видов рода *Liparis* формируют 3 хорошо поддержанных клады (A, C, D), что подтверждает их естественность, (рис. 1). Все таксо-

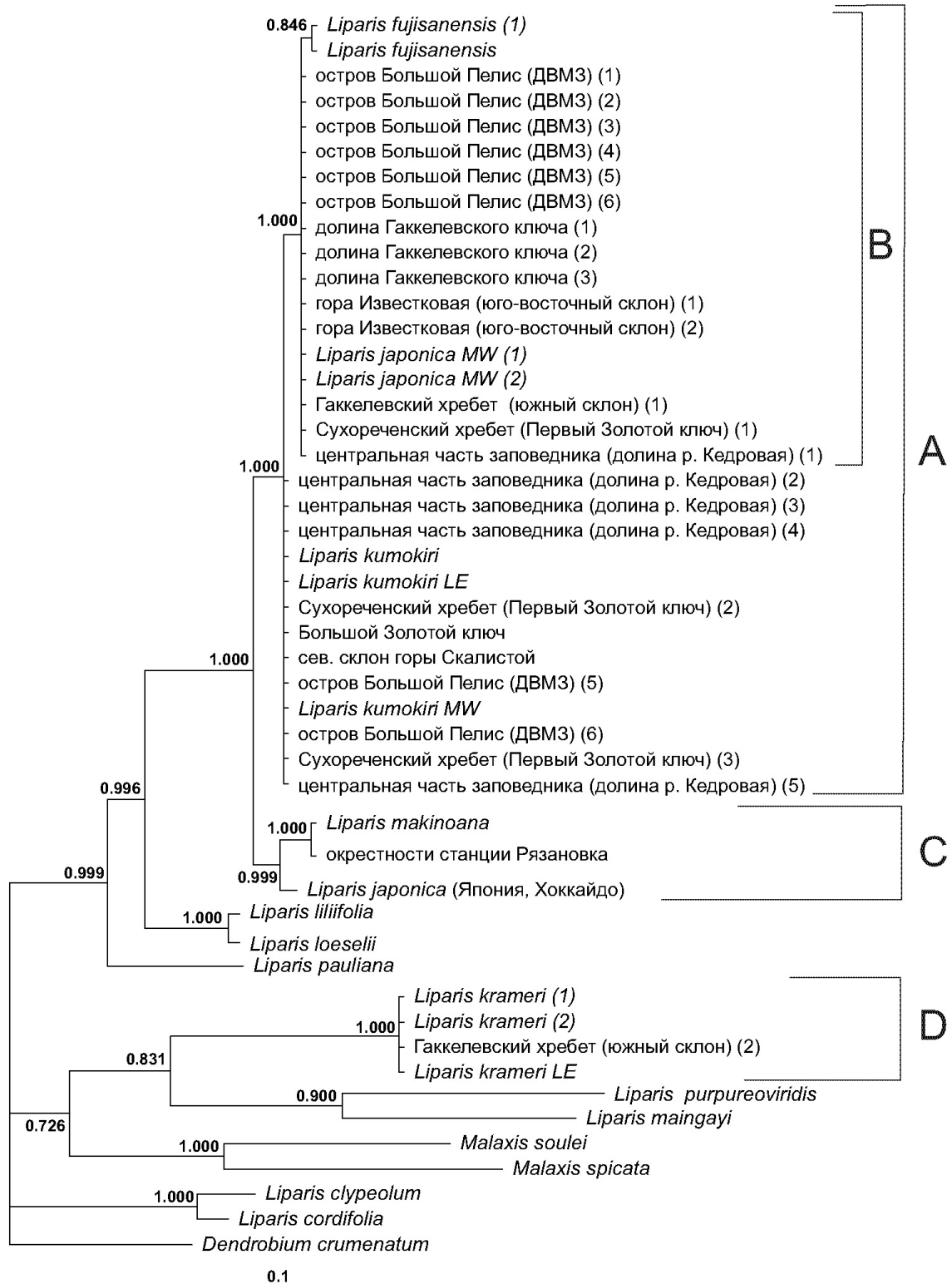


Рис. 1. Консенсусное дерево, полученное по результатам анализа последовательностей участка ITS ядерной рибосомной ДНК 48 видов с помощью метода Mr. Bayes 3.1 на основании 5500000 деревьев. Числа около узлов представляют значения апостериорной вероятности. Узлы с поддержкой менее 0,50 не показаны.

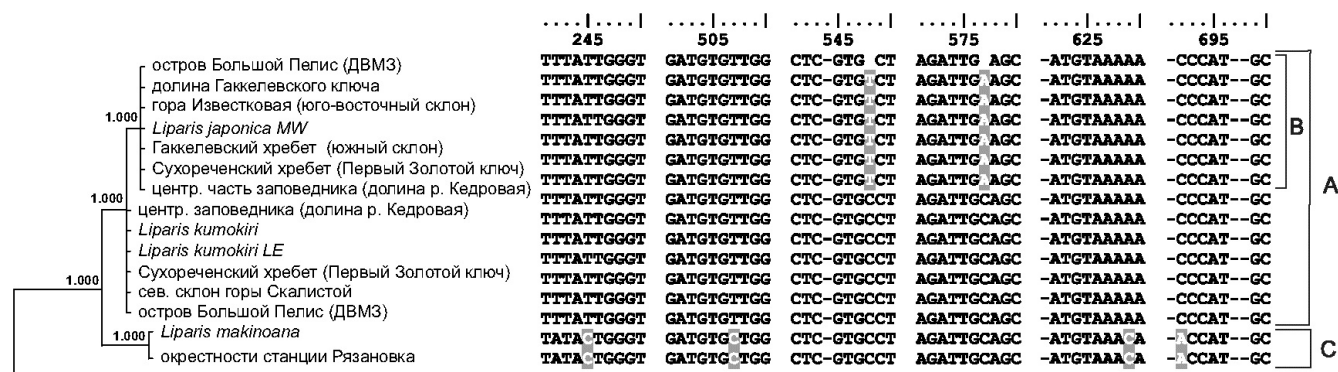


Рис. 2. Фрагменты молекулярно-филогенетического дерева, полученного с помощью метода Mr. Bayes 3.1 и фрагменты выравнивания последовательностей участка ITS ядерной рДНК, анализируемых образцов с группоспецифичными заменами.

ны клады А близки между собой и имеют довольно низкий уровень дивергенции последовательностей (0,05 %). Клада А включает в себя хорошо поддержанную субкладу В. Все образцы популяций субклады В близки между собой и имеют идентичные нуклеотидные последовательности с реперными образцами *Liparis japonica* (см. прил.). Полученные данные позволяют нам предположить, что образцы из популяций субклады В представлены видом *L. japonica*, что согласуется и с морфологическими признаками (высота растения – до 25 – 30 см, с хорошо выраженным листовым черешком – до 7 см, с широкими листьями, с широкой губой, загнутой по краю, с зеленоватыми и окрашенными цветками). Образцы растений клады А не вошедшие в субкладу В имеют идентичные нуклеотидные последовательности с реперными образцами *L. kumokiri* (см. прил.). В таком случае мы можем отнести эти образцы к *L. kumokiri*, что соответствует морфологическим признакам (высота растения – до 25 см, отсутствие длинного черешка, более короткое соцветие, желто-зеленоватые цветки, узкая, сильно закрученная губа) и согласуется с литературными данными (Шибнева, 2008, 2011; Ефимов, 2010). При сравнении ITS последовательностей образцов клады А были отмечены синапоморфные замены в положении 548 (С→Т) и 577 (С→А), которые согласуются с положением видов на филогенетическом дереве и маркируют виды клады А от видов субклады В (рис. 2). Образец, собранный из популяции в окрестности станции Рязановка, вместе с *L. makinoana* из базы данных GenBank формируют хорошо поддержанную субкладу в кладе С. ITS последовательности этих образцов идентичны. Таким образом, полученные молекулярные данные позволяют нам предположить, что образец, собранный в окрестности станции Рязановка – *L. makinoana*. Синапоморфные замены в ITS последовательностях в положении 245 (Т→С), 507 (Т→С), 629 (А→С) и 692 (С→А) маркируют виды субклады (*L. makinoana*) в кладе С (рис. 2). Базальное положение в кладе С занимает *Liparis japonica* (Япония, Хоккайдо) (Su et al., 2015), что согласуется с молекулярными данными (Lee et al., 2010) и морфологическими признаками (Шибнева, 2011).

Клада D занимает на филогенетическом дереве (рис.1) обособленное положение относительно клад А и С. В кладу D входит образец, собранный на южном склоне Гаккелевского хребта и два образца *L. krameri* из базы данных GenBank. Все образцы клады D имеют идентичные нуклеотидные последовательности. Обособленное положение клады D, определяется достаточно высокой вариабельностью ITS последовательностей *L. krameri* по сравнению с последовательностями (*L. japonica*, *L. kumokiri* и *L. makinoana*). Согласно полученным данным, популяция на южном склоне Гаккелевского хребта образована *L. krameri*, что согласуется как с морфологическими (мелкие размеры растений: высота до 15 см, листья длиной до 5 см, шириной – до 2,5 см, мелко-волнистые, заостренные; губа 0,8 × 0,5 см, в средн. части с резким перегибом и с изогнутым острием на кончике), так с молекулярными данными (Lee et al., 2010).

Анализ ITS последовательностей растений популяции рода *Liparis* с острова Большой Пелис (ДВМЗ)

Популяция занимала довольно большую площадь на сырой поляне в широколиственном лесу. Здесь по соседству группами располагались растения, у которых морфологические признаки (высота растения, ширина листовой пластинки, окраска цветов, ширина губы, степень скрученности губы, длина цветоножки) сильно различались. Вариабельность была настолько выражена, что трудно было понять, что мы наблюда-

ем: полиморфизм признаков одного вида в пределах популяции, популяции разных видов, произрастающих совместно или гибриды. Чтобы разобраться в этом, были взяты образцы для молекулярного анализа с растений: с окрашенной и неокрашенной широкой губой и с узкой сильно закрученной губой.

По результатам анализа последовательностей участка ITS ядерной рибосомной ДНК растения из популяции разделились на две группы в кладе А: 2 образца остались в кладе А, а 6 образцов оказались в субкладе В. В кладе А, состоящую из *Liparis kumokiri* попали растения с желто-зеленоватыми цветками и узкой, сильно закрученной губой и более коротким соцветием. В субкладе В, состоящую из *Liparis japonica* попали растения с широкой губой, зеленоватыми и окрашенными цветками, с хорошо выраженным листовым черешком и более широкими листьями. Параллельное применение морфологической и молекулярной методик показало, что в этом местообитании одновременно произрастают 2 вида рода *Liparis*.

Исследования показали, что анализируемые виды рода *Liparis* хорошо различимы на молекулярном уровне. Таким образом, параллельное использование морфологических и молекулярных методов позволяет более точно провести таксономическую идентификацию растений рода *Liparis*, особенно в сложных случаях.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФ № 14-50-00029: сбор материала на территории Приморского края, анализ материала морфологическими методами; при поддержке гранта РФФИ № 14-04-01486: молекулярно-филогенетический анализ.

ЛИТЕРАТУРА

- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В.** Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.
- Вышин И. Б.** Семейство Ятрышниковые или орхидные – Orchidaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб., 1996. – Т. 8. – С. 301–339.
- Ефимов П. Г.** Род *Liparis* (Orchidaceae) на территории России // Бот. журн., 2010. – Т. 95, № 10. – С. 1458–1480.
- Невский С. А.** Род *Liparis* L. С. Rich. // Флора СССР. – Л.: АН СССР, 1935. – Т. 4. – С. 601–604.
- Ракова М. В.** *Liparis krameri* (Orchidaceae) – новый вид для флоры СССР из заповедника «Кедровая Падь» (Приморский край) // Бот. журн., 1990. – Т. 75, № 12. – С. 1780–1782.
- Ракова М. В.** // Биология редких видов растений заповедника «Кедровая Падь». – Владивосток, 1992. – 175 с.
- Татаренко И. В.** // Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.: Аргус, 1996. – 207 с.
- Шибнева И. В., Коркишко Р. И.** О новом местонахождении *Liparis kumokiri* F. Maek. в заповеднике «Кедровая Падь» // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Сер. Экология и систематика растений. 2001. – Вып. 5. – С. 46–52.
- Шибнева И. В.** *Liparis kumokiri* (Orchidaceae) на Дальнем Востоке России // Бот. журн., 2004. – Т. 89, № 10. – С. 1633–1636.
- Шибнева И. В.** Заметки о видах рода *Liparis* (Orchidaceae) из Приморского края // Растения в муссонном климате: Матер. конф. (10–13 октября 2006 г., Владивосток). – Владивосток, 2007. – С. 264–268.
- Шибнева И. В.** Что такое *Liparis japonica* (Miq) Maxim. и *L. makinoana* Schltr. (Orchidaceae) – заметки флориста // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Междунар. науч. конф. (26–30 сентября 2011 г., Санкт–Петербург). – СПб., 2011. – С. 287–289.
- Edgar R. C.** MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // Nucleic Acids Research, 2004. – Vol. 32. – P. 1792–1797.
- Hall T. A.** BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucl. Acids Symp. 1999. – Ser. 41. – P. 95–98.
- Kim S. N., Kim Y. S.** Morphological and cytological Study on genus *Liparis* in Korea // Kor. J. Plant Tax., 1986. – Vol. 16. – P. 59–88.
- Lee C. S., Tsutsumi C., Yukawa T., Lee N. S.** Two New Species of the Genus *Liparis* (Orchidaceae) from Korea Based on Morphological and Molecular Data // J. Plant Biol., 2010. – Vol. 53, No. 3. – P. 190–200.
- Ohwi J.** Flora of Japan. – Washington, 1965. – 1067 p.
- Sataka Y., Ohwi J., Watari S., Tominari T.** Wild flowers of Japan. I. – Tokyo, 1982. – 305 p.
- Schlechter R.** Orchideologiae-Japonicae Prodromus // Repert. Sp. Nov. Fedde Beih. 1919. – Bd. 4. – P. 63.
- Su Y. Y., Huang Y. L., Chen L. J., Zhang P. W., Liu Z. J., Zhang G. Q.** *Liparis wenshanensis*, a new orchid species from China; Evidence from morphological and molecular analyses // Phytotaxa, 2015. – Vol. 204, No. 4. – P. 253–264.
- Swofford D. L.** PAUP*: version 4.0. Sunderland, Massachusetts: Inc. Publishers, Sinauer Associates, 2003

Tsutsumi C., Yukawa T., Lee N. S et al. Phylogeny and comparative seed morphology of epiphytic and terrestrial species of *Liparis* (Orchidaceae) in Japan // *Plant Res.*, 2007. – Vol. 120. – P. 405–412.

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.

Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I., Samigullin T. H., Pimenov M. G. Relationships among genera in Saniculoideae (Umbelliferae) and connected taxa inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // *Taxon*, 2002. – Vol. 51. – P. 91–101.

УДК 582.594:575.113.2

Генетическая структура популяций представителей рода *Cypripedium* (*C. calceolus*, *C. macranthon*, *C. shanxiense* и *C. × ventricosum*) России по данным аллозимного анализа

Genetic structure of the Russian *Cypripedium* populations (*C. calceolus*, *C. macranthon*, *C. shanxiense* and *C. × ventricosum*) inferred from allozyme data

Е. Г. Филиппов¹, Е. В. Андропова²

E. G. Filippov, E. V. Andronova

¹ Ботанический сад Уральского отделения РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а, Россия, e-mail: filorch@mail.ru

² Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова д.2, Россия, e-mail: elena.andronova@mail.ru

Реферат. Проведен анализ 10 генных локусов (*PGI*, *6PGD*, *NADHD*, *SKDH*, *GDH*, *PGM*, *DIA*, *ADH*, *GOT-1*, *GOT-2*) у особей *Cypripedium calceolus*, *C. macranthon*, *C. shanxiense* и *C. × ventricosum*, произрастающих в Забайкалье, Центральной и Западной Сибири, на Урале и на Европейской части России. Исследование подтвердило ранее установленный факт на примере изучения популяций с юга Дальнего Востока, что аллельный состав локусов *6-PGD*, *NADHD*, *GDH*, *ADH*, *GOT-1* и *PGI* являются диагностическими для *C. calceolus* и *C. macranthon*. Все изученные особи *C. × ventricosum*, также как и ранее изученные из Приморья, оказались гетерогизотными по всем диагностическим для *C. calceolus* и для *C. macranthon* аллелям. Особи *C. shanxiense* из Забайкалья также как и из Приморского края и с Сахалина оказались мономорфными по всем 10 изученным локусам, это подтверждает, что признак является диагностическим для данного вида. Как оказалось, *C. macranthon* в Забайкалье характеризуется большим полиморфизмом морфологических признаков. Здесь были отмечены растения *C. macranthon* с двумя цветками на генеративном побеге, имеющие более открытый тип цветка, лодочкообразный стаминодий. Эти вышеперечисленные признаки в ботанических определителях указываются исключительно для *C. × ventricosum*. На основании частот аллелей были вычислены генетические дистанции по Nei et al. (1983) между изученными популяциями и построена дендрограмма с использованием алгоритма UPGMA. Кластерный анализ разделил изученные выборки 4 таксонов на 2 большие группы. В первую группу попали все *C. macranthon* и *C. × ventricosum*, которые в свою очередь разделились на отдельные достоверные (100 %) подгруппы. Во вторую группу попали все *C. shanxiense* и *C. calceolus*, которые также распались на две достоверно разные подгруппы с высокой бутстреп оценкой (99 %). В подгруппе *C. × ventricosum* с вероятностью 94 % разделились популяции из Приморья и с Урала. В подгруппе *C. macranthon* с вероятностью 100 % отделились популяции из Приморья и Сахалина. Популяции *C. macranthon* с Урала с вероятностью 56 % отделились от популяций из Сибири и из Забайкалья, которые в свою очередь разделились между собой с поддержкой 64 %. Группа популяций *C. calceolus* разделилась на 2 подгруппы с бутстреп поддержкой 58 % на Приморско-Забайкальские и все остальные.

Summary. The analysis of 10 gene loci (*PGI*, *6PGD*, *NADHD*, *SKDH*, *GDH*, *PGM*, *DIA*, *ADH*, *GOT-1*, *GOT-2*) in *Cypripedium calceolus*, *C. macranthon*, *C. shanxiense* and *C. × ventricosum*, growing in Transbaykal, Central and West Siberia, in the Urals and on the European Russia is carried out. A study confirmed the previously established fact based on the example of the studied populations from the south of the Far East, that the allelic composition of loci *6-PGD*, *NADHD*, *GDH*, *ADH*, *GOT-1* and *PGI* are diagnostic for *C. calceolus* and *C. macranthon*. All studied *C. × ventricosum*, just as those previously studied from the Primorie, were heterozygote on all diagnostic alleles for *C. calceolus* and for *C. macranthon*. *C. shanxiense* from Transbaykal just as from the Primorskiy Kray and from Sakhalin was homozygote on all 10 studied loci, this confirms that it is a diagnostic for this species. *C. macranthon* in Transbaykal is characterized by the large morphological polymorphism. The plants with two flowers on the generative shoot, with the more open type of flower, and having a staminode in the form of boats were found here. In the botanical determinants these characteristic features are indicated exclusively for *C. × ventricosum*. On the basis the frequencies of the alleles were calculated genetic distances between the studied populations according to Nei et al. (1983) and the UPGMA dendrogram is built. Cluster analysis divided the studied samples into 2 the large groups. In the first group burn all *C. macranthon* and *C. × ventricosum*, which in turn were divided into the separate reliable (100 %) subgroups. In the second group burn all *C. shanxiense* and *C. calceolus*, which also be made burning hot to two reliably different subgroups with the high bootstrap estimation (99 %). In the subgroup *C. × ventricosum* with the probability 94 % populations from the

Prymorie were divided from the Urals ones. In the subgroup *C. macranthon* the populations from Prymorie and Sakhalin were separated with the probability 100 % from others. Populations *C. macranthon* from the Urals with the probability 56 % were separated from the populations from Siberia and from Transbaykal, which in turn were divided between themselves with the support 64 %. Group of the populations *C. calceolus* was divided into 2 the subgroups: Prymorie-Transbaikal and all others, with bootstrap 58 %.

На примере изучения представителей рода, произрастающих на юге Дальнего Востока и на Урале, было показано, что аллельные составы локусов *6-PGD*, *NADHD*, *GDH*, *ADH*, *GOT-1* и *PGI* являются диагностическими для видов *C. calceolus* и *C. macranthon*, что особи *C. × ventricosum* представляют собой гибриды *C. calceolus* × *C. macranthon*, что особи *C. shanxiense* мономорфны по всем 10 изученным локусам, и этот признак является диагностическим для данного таксона (Князев и др., 2000; Knyasev et al., 2000; Филиппов, Андропова, 2011). Также было выявлено, что аллельный состав локусов *PGI* и *SkDH* у *C. calceolus* из западной и восточной частей ареала различается. Аллели, отсутствующие у особей *C. calceolus* из западной части ареала, встречались у представителей вида с юга Дальнего Востока с высокой частотой (28–41 % и 55–68 %, соответственно). Эти аллели были обнаружены у особей *C. shanxiense* (Дальний Восток) в гомозиготном состоянии (Филиппов, Андропова, 2011). Было высказано предположение, что особая структура популяций *C. calceolus* на юге Дальнего Востока связана с гибридизацией с *C. shanxiense*. Поскольку последний вид встречается также и на юге Забайкальского края (Аверьянов, 1999), была высказана гипотеза, что зона гибридизации, вероятнее всего, должна распространяться также и на эту территорию. В связи этим были проведены полевые исследования для сбора материала на северо-востоке и юго-востоке Бурятии в Забайкалье, на западе Бурятии, на юго-востоке Иркутской обл., на юго-востоке и юго-западе Забайкальского края, где предположительно могла бы проходить граница зоны гибридизации между *C. calceolus* и *C. shanxiense*. Кроме этого проведено исследование структуры популяций представителей рода из Центральной и Западной Сибири, Урала и из Европейской части России, которые ранее не исследовались. В работе проведен анализ 10 генных локусов 9 ферментных систем (*PGI*, *6PGD*, *NADHD*, *SKDH*, *GDH*, *PGM*, *DIA*, *ADH*, *GOT-1*, *GOT-2*). Изоферментный анализ проводили с использованием электрофореза в пластинках полиакриламидного геля в трис-ЭДТА-боратном буфере. Материалом служили свежие листья генеративных побегов. Экстракцию белков и электрофорез в полиакриламидном геле и гистохимическое окрашивание ферментов осуществляли по общепринятым методикам (Murphy et al., 1990; Shurkhal et al., 1992).

Исследование подтвердило ранее установленный факт различия *C. calceolus* и *C. macranthon* по аллельной структуре локусов *6-PGD*, *NADHD*, *GDH*, *ADH*, *GOT-1* и *PGI*. Все изученные особи *C. × ventricosum*, также как и ранее изученные из Приморья и Урала, оказались гетерогизотными по всем диагностическим для *C. calceolus* и для *C. macranthon* аллелям. Особи *C. shanxiense* из Забайкалья также как и из Приморского края и с Сахалина оказались мономорфными по всем 10 изученным локусам.

Полученные данные по *Cypripedium* не дают никаких оснований считать, что между *Cypripedium macranthon* и *C. calceolus*, в зоне их совместного произрастания, имеет место интрогрессивная гибридизация. *C. × ventricosum* – это, в основном, гибриды первого поколения. Скрещивания *C. × ventricosum* с родительскими видами возможны, но возвратные гибриды встречаются очень редко.

Аллельные составы двух локусов *PGI* и *SkDH* при исследовании *C. calceolus* представляли наибольший интерес. Как оказалось, аллели, которые у *C. shanxiense* находятся в гомозиготном состоянии (аллель № 6 в локусе *PGI* и аллель № 4 в локусе *SkDH*), были выявлены у *C. calceolus* из юго-восточной части Забайкальского края (2 популяции из Газимуро-Заводского р-на) и с северо-востока Бурятии (2 популяции из Курумканского р-на). Частота аллеля № 6 в локусе *PGI* достигала 15 %, а аллеля № 4 в локусе *SkDH* варьировала от 17 до 62 %. С более низкой частотой (до 6 %) эти аллели встречались в одной популяции (небольшая выборка из 15 особей) с запада Бурятии (Мойготы, Тункинская долина). Тогда как в изученной популяции *C. calceolus* с юго-востока Бурятии (озеро Круглое, Селенгинский р-н), находящейся на более близком расстоянии от Забайкальского края, чем Тункинская долина, данные аллели не были выявлены совсем. Не были обнаружены данные аллели также в популяциях из Центральной и Западной Сибири, с Урала, из европейской части России. Проведенное исследование подтвердило точку зрения о том, что особые аллельные структуры локусов *PGI* и *SkDH* в популяциях *C. calceolus* обнаруживается только в зоне возможной гибридизации с *C. shanxiense* (в местах совместного произрастания двух видов и прилегающей к ней территории).

Как оказалось, *C. macranthon* в Забайкалье характеризуется большим полиморфизмом морфологических признаков. Здесь были отмечены растения *C. macranthon* с двумя цветками на генеративном побе-

ге, имеющие более открытый тип цветка, лодочкообразный стаминодий (рис. 1). Эти вышеперечисленные признаки в ботанических определителях указываются исключительно для *C. × ventricosum*. Был проведен аллозимный анализ выборки нетипичных *C. macranthon* из Сохондинского заповедника. Он не выявил присутствие специфичных аллелей каких-либо других таксонов за исключением *C. macranthon*. На основании полученных результатов можно констатировать тот факт, что *C. macranthon* и *C. × ventricosum* в некоторых местонахождениях имеют сходные морфологические признаки, в связи с чем, их сложно различать друг от друга. Аллозимный анализ позволяет четко различить особи гибридного происхождения – *C. × ventricosum*, от особей одного из родителей – негибридных *C. macranthon*.



Рис. 1. *Cypripedium macranthon* из Сохондинского заповедника. 1, 2 – общий вид растений с одним цветком и двумя цветками (2) на генеративном побеге, 3 – общий вид цветка, 4 – завязи растения с 2 цветками на побеге (увеличено), видно, что они не имеют железистого опушения, 5–9 – стаминодии в норме уплощенные (5,6, 8) и лодочкообразные (7,9), 10, 11 – аномалии строения рыльца.

По какой-то пока не понятной причине *C. × ventricosum* в Забайкальском крае, на севере и на востоке Бурятии, в местах совместного произрастания *Cypripedium macranthum* и *C. calceolus*, встречается в виде единичных особей. В период полевых исследований в 2010 г. в Забайкальском крае и в 2015 году в Бурятии были обнаружены несколько предположительно *C. × ventricosum* (среди отцветших растений). Аллозимный анализ показал, что только 2 особи (по одной из Забайкальского края и Бурятии) являются *C. × ventricosum*, а все остальные оказались *C. macranthum*.

Проведена статистическая обработка данных аллозимного анализа. Статистические показатели полиморфизма – частоты аллелей, наблюдаемую и ожидаемую гетерозиготности, F-коэффициенты (Райта), а также тест Хи-квадрат для проверки равновесия Харди-Вайнберга и попарные сравнения субпопуляций на основании дисперсионного анализа (AMOVA) проведены с помощью программы GenAlEx версия 6.4 (Peakall, Smouse, 2006). Определение генетических дистанций между популяциями по Nei et al. (1983), а также построение дендрограммы с использованием метода невзвешенных парно-групповых средних, кластерный анализ и бутстреп оценка проводились с помощью программы PowerMarker V. 3.25 (Liu, Muse, 2005). Дендрограмма с бутстреп оценкой получена в программе Phylip 3.69 (Felsenstein, 1988) и визуализирована в программе Mega 6.0 (Tamura, et al., 2007). В статистическую обработку были включены все, исследованные к настоящему времени популяции представителей рода *Cypripedium*.

Генетический анализ 18 популяций *C. macranthum* не выявил статистически существенных отклонений от соотношения Харди-Вайнберга, что свидетельствует об их равновесном состоянии. F-коэффициенты составили $F_{is} = -0,032$, $F_{it} = 0,085$, $F_{st} = 0,113$. Генетическая дифференциация между локальными популяциями от Урала до Сахалина составляет 11 %. Дисперсионный анализ (AMOVA) показал, что варьирование генотипов между локальными популяциями составляет 17 %, а внутри популяций – 83 %. Дисперсионный анализ (AMOVA) на основании варьирования частот аллелей показал, что различия между локальными популяциями составляет 10 %, внутри субпопуляций – 4 %, а на индивидуальном уровне достигает 86 %.

Генетический анализ 24 локальных популяций *C. calceolus* не выявил статистически существенных отклонений от соотношения Харди-Вайнберга, что свидетельствует об их равновесном состоянии. F-коэффициенты составили $F_{is} = 0,062$, $F_{it} = 0,191$, $F_{st} = 0,124$. Генетическая дифференциация между локальными популяциями от Европейской части России до Приморья составляет 12 %. Дисперсионный анализ (AMOVA) показал, что варьирование генотипов между локальными популяциями составляет 25 %, а внутри популяций – 75 %. Дисперсионный анализ варьирования частот аллелей (AMOVA) показал, что различие между локальными популяциями составляет 15 %, внутри популяций – 5 %, а на индивидуальном уровне достигает 80 %.

Генетический анализ 5 локальных популяций *C. × ventricosum* показал, что они характеризуются очень высоким полиморфизмом. Это был ожидаемый результат, т.к. данный таксон имеет гибридное происхождение (*Cypripedium macranthum* × *C. calceolus*). По 6 локусам из 10 изученных все особи *C. × ventricosum* оказались гетерозиготными. Эти локусы имеют дифференцирующие аллели родительских видов. Хи-квадрат тест указал на существенные различия между ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготностями и на неравновесное состояние популяций. F-коэффициенты составили: $F_{is} = -0,638$, $F_{it} = -0,608$, $F_{st} = 0,021$. Генетическая дифференциация между субпопуляциями составила 2 %. Дисперсионный анализ (AMOVA) генотипических данных показал, что полиморфизм между локальными популяциями находится в пределах 4 %, а внутри составляет 96 %. AMOVA анализ на основании частот аллелей указывает, что изменчивость имеет индивидуальный характер на 99 %.

На основании частот аллелей были вычислены генетические дистанции по Nei et al. (1983) между изученными популяциями и построена дендрограмма с использованием алгоритма UPGMA (Рисунок 2). В нее также были включены данные по выборкам гибридных растений (*C. shanxiense* × *C. calceolus*) из разных местонахождений. Кластерный анализ разделил изученные выборки 4 таксонов на 2 большие группы. В первую группу попали все *C. macranthum* и *C. × ventricosum*, которые в свою очередь разделились на отдельные достоверные (100 %) подгруппы. Во вторую группу попали все *C. shanxiense* и *C. calceolus*, которые также распались на две достоверно разные подгруппы с высокой бутстреп оценкой (99 %). В подгруппе *C. × ventricosum* с вероятностью 94 % разделились популяции из Приморья и с Урала. В подгруппе *C. macranthum* с вероятностью 100 % отделились популяции из Приморья и Сахалина. Популяции *C. macranthum* с Урала с вероятностью 56 % отделились от популяций из Сибири и из Забайкалья, которые в свою очередь разделились между собой с поддержкой 64 %.

Группа популяций *C. calceolus* разделилась на 2 подгруппы с бутстреп поддержкой 58 % на Примор-

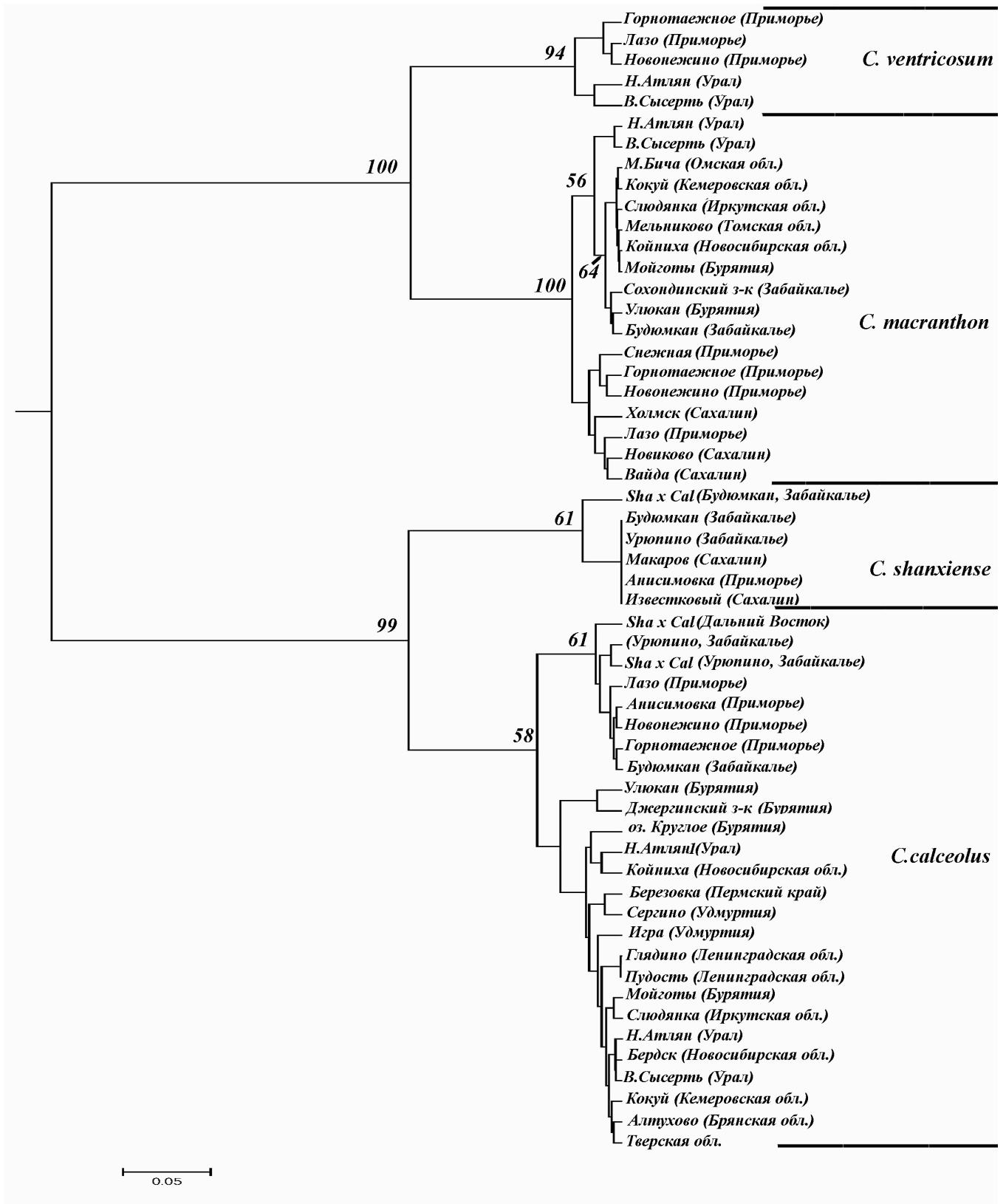


Рис. 2. Дендрограмма, построенная на основании генетических расстояний по Nei et al (1983) по данным аллозимного анализа 10 генных локусов и алгоритма UPGMA, для популяций *Cypripedium calceolus*, *C. macranthon*, *C. shanxiense* и *C. × ventricosum* (генетические расстояния и файл для построения дерева с бутстрепоценкой получены в программе PowerMarker V3.25, дерево в программе Phylip 3.69, визуализация дерева с бутстреп оценкой ветвей выполнена в программе Mega 6.06).

ско-Забайкальские и все остальные. Кластерный анализ на основе данных аллозимного анализа 10 генных локусов показал, что особи *C. calceolus*, встречающиеся на территории России, образуют две группы, граница между ними проходит по Забайкалью.

Благодарности

Работа выполнена по государственным заданиям № 01201255606 и № 012001459509 при финансовой поддержке гранта РФФИ (проект № 14-04-92004 ННС_а) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН: «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

ЛИТЕРАТУРА

- Аверьянов Л. В.** Род Башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // *Turczaninowia.*, 1999. – Т. 2, вып. 2. – P. 5–40.
- Андропова Е. В.; Филиппов Е. Г., Мельникова А. Б., Аверьянов Л. В.** Морфологический анализ и соотношение типичных и уклоняющихся форм в популяциях *Cypripedium calceolus* на юге Хабаровского и Приморского краев // Вестник ТвГУ. Серия Биология и Экология, 2007. – № 7(35). – С. 17–19.
- Князев М. С., Куликов П. В., Князева О. И., Семериков В. Л.** О межвидовой гибридизации евразийских видов рода *Cypripedium* (Orchidaceae) и таксономическом статусе *C. ventricosum* // Бот. журн., 2000. – Т. 85, № 5. – С. 94–102.
- Филиппов Е. Г., Андропова Е. В.** Генетическая дифференциация представителей рода *Cypripedium* России по данным аллозимного анализа // Генетика, 2011. – Т. 47, № 5. – С. 615–623.
- Felsenstein J.** Phylogenies and quantitative characters // *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1988. – Vol. 19. – P. 445–471.
- Knyasev M. S., Kulikov P. V., Knyaseva O. I., Semerikov V. I.** Interspecific hybridization in northern eurasian *Cypripedium*: morphometric and genetic evidence of the hybrid origin of *C. ventricosum* // *Lindleyana*, 2000. – Vol. 15, No. 1. – P. 15–26.
- Liu K., Muse S. V.** PowerMarker: Integrated analysis environment for genetic marker data // *Bioinformatics*, 2005. – Vol. 21, No. 3. – P. 2128–2129.
- Murphy R. W., Sites J. W., Buth D. G., Haufler C. H.** Proteins I: Isozyme Electrophoresis // *Molecular Systematics* / Eds. Hillis D.M., Moritz C. – Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates, Inc. Publ., 1990. – P. 45–126.
- Nei M., Tajima F., Tateno Y.** Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data // *J. Mol. Evol.*, 1983. – Vol. 19. – P. 133–170.
- Peakall R., Smouse P. E.** GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecular Ecology Notes*, 2006. – Vol. 6. – P. 288–295.
- Shurkhal A. V., Podogas A.V., Zhivotovsky L.A.** Allozyme differentiation in the genus *Pinus* // *Silvae Genetica*, 1992. – Vol. 41. – P. 105–109.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipinski A., Kumar S.** MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // *Molecular Biology and Evolution*, 2013. – Vol. 30. – P. 2725–2729.

УДК 575.17:582.52

Изменчивость последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 видов *Elymus*, связанная с гибридизацией и рекомбинацией: филогенетическая сеть NeighbourNet

The ITS 1-5.8S-ITS2 sequences variability of *Elymus* L. species associated with hybridization and recombination: phylogenetic network NeighbourNet

К. С. Добрякова

K. S. Dobryakova

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, e-mail: kdobryakova@mail.ru

Реферат. Картина распределения ITS последовательностей видов *Elymus* в сети NeighbourNet зависит от географии видов. Сравнительный анализ последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 выявил две группы родства видов *Elymus*.

Summary. Distribution of the *Elymus* ITS sequences in NeighbourNet network depends on geographic location of species. Comparative analysis of the sequences ITS1-5.8S-ITS2 showed that the species of *Elymus* had two kinship groups.

Процессы видообразования в пределах аллополиплоидного рода *Elymus* могут быть успешно описаны с помощью алгоритмов, учитывающих возможность сетчатой микроэволюции, например, программы SplitsTree4, сеть NeighbourNet. Также для выявления молекулярно-филогенетических связей традиционно используют алгоритмы, продуктом которых являются молекулярно-филогенетические деревья.

Образцы растений были собраны в Алтайском крае, в Республиках Алтай, Хакасия, на данный момент они хранятся в гербарии лаборатории Биосистематики и цитологии БИН РАН. Растительный материал для исследования были также взят из гербарных коллекций БИН РАН (LE). ДНК из листового материала была выделена с помощью СТАВ-метода (Doyle, Doyle, 1987). ПЦР была проведена на амплификаторе «Technе TC412» (BarloworldScientific, Великобритания). Амплификация района ITS была проведена с использованием праймеров ITS 1P (Ridgway et al., 2003) и ITS 4 (White et al., 1990). Параметры циклов амплификации следующие: 1 цикл: 5 мин. – 95 °С; 30 циклов: 1 мин. – 94 °С; 1 мин. – 52 °С; 1 мин. – 72 °С; 1 цикл: 10 мин. – 72 °С и цикл: 3 мин. – 94 °С; 34 цикла: 30 сек. – 94 °С; 30 сек. – 54 °С; 50 сек. – 72 °С. Для амплификации последовательности *trnL-trnF* использовали праймеры с, d, e, f (Taberlet et al., 1991). Параметры амплификации: цикл: 3 мин. – 94 °С; 30 циклов: 30 сек. – 94 °С; 40 сек. – 55 °С; 1 мин. – 72 °С; цикл: 10 мин. – 72 °С.

Полученные в ходе амплификации фрагменты выделяли из 1 % агарозного геля с помощью набора QiaGen Extraction Kit (Qiagen, Inc., Германия). Для установления 5'–3' последовательности нуклеотидов молекулы ДНК интересующих участков применяли технику секвенирования с использованием флуоресцентно меченных терминирующих реакцию аналогов нуклеотидов на базе ЦКП БИН РАН. Последовательности были выравнены с помощью программы ClustalW, входящей в пакет программ MEGA 6, с последующей визуальной проверкой (Добрякова, Носов, 2015). Была построена филогенетическая сеть NeighbourNet с помощью программы SplitsTree4 (Huson, Bryant, 2006). Для анализа межвидовой изменчивости видов *Elymus* и других видов трибы *Triticeae* было проанализировано 43 уникальных ITS последовательности (каждая ITS-последовательность отличалась от другой не менее чем одним нуклеотидом) (табл. 1).

Общая длина выровненных последовательностей видов *Elymus*, всего 37 видов с учетом инсерций/делений, составила 603 п. н., из них 510 консервативных сайтов, 58 переменных, из которых парсимоничных – 18. (Парсимоничные сайты – это переменные сайты, в которых как минимум два нуклеотида встречаются не менее двух раз).

В ITS1 насчитывалось 8 парсимоничных сайтов, в гене 5,8 S – 0, в ITS2 – 10. Отметим, что в некоторых положениях выравнивания, где были обнаружены парсимоничные сайты, также были детектированы полиморфные сайты (PS). Так в 158 положении ITS1 у разных образцов: А, Т или W; в 588 положении А, G или R. На рисунке изображена филогенетическая сеть NeighbourNet 37 последовательностей ITS видов *Elymus*, 1 последовательности *Elytrigia geniculata*, 1 последовательности *×Elyhordeum schmidii*, 2х после-

Таблица 1

Секвенированные и проанализированные последовательности ITS1-5.8S-ITS2

Номер в GenBank	Вид	Местонахождение ваучера, место и дата сбора и информация об определении образца
KM871828	<i>E. amurensis</i> (Drob.) Czer.	ЛЕ. Ворошиловский р-н, 18.07.1952. Собр.: С. К. Черепанов. Опр.: Н. Н. Цвелев.
KJ561233	<i>E. caninus</i> (L.) L.	РА. Чарышский р-н., 51°12' с.ш., 83°51' в.д., 25.08.2007. Собр.: А. В. Родионов (АР), Е. О. Пунина (ЕП), Н. Н. Носов (НН). Опр.: Н. Н. Носов (НН), Н. Н. Цвелев (НЦ). Alt 1031.
KJ561234	<i>E. caninus</i> (L.) L.	Сев. Кавказ, сев. склон г. Оштен. Собр.: АР, ЕП. Опр.: Н Н, Н Ц К 26.
KJ540222	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	Респ. Хакасия, Орджоникидзевский р-н, 54°47' с.ш., 89°45' в.д. 22.08.2009. Собр.: АР, НН. Опр.: К. С. Добрякова (КД), НЦ. Ха 09–157.
KJ540223	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	Респ. Алтай (РА), Онгудайский р-н. 50°59' с.ш., 88°44' в.д. 13.08.2011. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: КД, НЦ. Alt 11–39.
KM363383	<i>E. fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel.	РА. Кош-Агачский р-н, 07.09.2008. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: Н Н, Н Ц Alt 1491.
KM871830	<i>E. fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel.	ЛЕ. Ex herbario universitatis ouluensis. Finland. 29.07.1978. Leg.: Т. Ulvinen, А. Ylimartimo & Со.
KJ540225	<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	Алтайский край, на границе Змеиногорского и Курьинского р-нов, 51°10' с.ш., 82°49' в.д., 22.08.2007. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: Н Н, Н Ц Alt 971.
KM363382	<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	РА, Улаганский р-н, 50°35' с.ш., 88°02' в.д., 23.08.2012. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: КД. Alt 12–193.
KM363384	<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	Кемеровская обл., Тисульский р-н, 55°46' с.ш., 88°22' в.д., 24.08.2009. Собр.: АР. Опр.: КД, НЦ. Ке 09–15.
KM871831	<i>E. hyperarcticus</i> (Polun.) Tzvel.	ЛЕ. Западная Чукотка, 07.08.1976. Собр., опр.: В. В. Петровский, Т. М. Королева.
KM363381	<i>E. jacutensis</i> (Drob.) Tzvel.	Якутия, Булунский р-н. 24.07.2007. Собр., опр.: Е. Г. Николин. JaK 5.
KM575844	<i>E. jacutensis</i> (Drob.) Tzvel.	РА, Шебалинский р-н, 51°07' с.ш., 85°36' в.д., 11.08.2006. Собр.: АР, ЕП. Опр.: НН. Alt 239.
KM871826	<i>E. karakabanicus</i> Kotuch.	РА. Улаганский р-н. 21.08.2012. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: КД. Alt 12–137.
KJ561237	<i>E. kronokensis</i> (Kom.) Tzvel.	РА. Онгудайский р-н, 50°39' с.ш., 86°19' 31.08.2006. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: Н Н, Н Ц Alt 660.
KM502299	<i>E. macrourus</i> (Turcz.) Tzvel.	Якутия, Кобяйский р-н., 10.07.1986. Собр.: Е. Г. Николин. Опр.: Г. А. Пешкова. JaK38.
KM871827	<i>E. mutabilis</i> (Drob.) Tzvel.	РА, Усть-Коксинский р-н, 50°17' с.ш., 85°22' в.д., 26.07.13. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: ЕП, КД.
KM871824	<i>E. peschkovae</i> Tzvel.	ЛЕ. Якутия, Сусуманский р-н, около пос. Тангора, 03.07.1957. Собр.: П. П. Реутт. Опр.: НЦ.
KM502300	<i>E. sajanensis</i> (Nevski) Tzvel.	РА. Кош-Агачский р-н, 50°04' с.ш., 87°46' в.д., 20.08.2010. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: ЕП. Alt 10–131.
KM871825	<i>E. sajanensis</i> (Nevski) Tzvel.	Респ. Тыва, берег р. Моген-Бурен, 50°10' с.ш., 89°45' в.д., 2200 м над ур. м. Собр.: АР. Опр.: НН, НЦ. Tuva 49.
KM502297	<i>E. schrenkianus</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel.	РА. Кош-Агачский р-н, 49°18' с.ш., 87°45' в.д., 22.08.2006. Собр.: АР, ЕП.
KM502301	<i>E. schrenkianus</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel.	РА. Кош-Агачский р-н, 49°84' с.ш., 89°21' в.д., 20.08.2010. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: КД. Alt 11–653.
KJ540220	<i>E. sibiricus</i> L.	РА. Кош-Агачский р-н, 50°02' с.ш., 88°16' в.д., 25.08.2010. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: КД, НЦ. Alt 10–409
KM975705	<i>E. subfibrosus</i> (Tzvel.) Tzvel.	ЛЕ. Якутия, 200 км южнее от г. Якутска, 03.07.1969. Собр.: Т. Г. Леонова. Опр.: Т. Г. Леонова, НЦ.

Окончание таблицы 1

Номер в GenBank	Вид	Местонахождение ваучера, место и дата сбора и информация об определении образца
KM575845	<i>E. transbaicalensis</i> (Nevski) Tzvel.	РА, Кош-Агачский р-н, 50°09' с.ш., 88°18' в.д., 29.08.2006. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: НН, НЦ. Alt 544.
KM363385	<i>E. transbaicalensis</i> (Nevski) Tzvel.	РА, Улаганский р-н, 50°19' с.ш., 87°43' в.д., 30.08.2010. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: КД, НЦ. Alt 10–545.
KM379150	<i>E. turuchanensis</i> (Reverd.) Czer.	РА, Усть-Коксинский р-н, пер. Ажу. 27.08.2012. Собр.: АР, ЕП. Опр.: КД. Alt 12–374.
KJ540221	<i>E. vernicosus</i> (Nevski ex Grub.) Tzvel	РА, Улаганский р-н. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: КД, НЦ. Alt 12–142.
KJ561239	<i>Elymus</i> sp. ×	РА, Чемальский р-н. 51°38' с.ш., 85°46' в.д., 386 м над ур. м. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: КД, НЦ. Alt 11–60.
KJ561241	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	РА, Кош-Агачский р-н, 49°48' с.ш., 89°22' в.д., 20.08.2011. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: КД, НЦ. Alt 11–377.
KJ561240	<i>A. krylovianum</i> Schischk.	РА, Улаганский р-н. 50°54' с.ш., 88°12' в.д., 23.08.2012. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: КД, НЦ. Alt 12–264.
KJ755830	× <i>Elyhordeum schmidii</i> (Melderis) Melderis	РА, Шебалинский р-н. Чуйский тракт, окр. пос. Черга, берег р. Сема. 51°35' с.ш., 85°35' в.д., 450 м над ур. м. 28.08.2004. Собр.: АР, ЕП, С. А. Дьяченко. Опр.: НЦ. Alt 053
KJ561242	<i>Elytrigia geniculata</i> (Trin.) Nevski	Респ. Хакасия, Орджоникидзеvский р-н, 54°41' с.ш., 89°42' в.д., 23.08.2009. Собр.: АР, НН. Опр.: КД, НЦ. Ха 09–180.
KJ561243	<i>Psathyrostachys desertorum</i> (Fisch.) Nevski (<i>P. juncea</i>)	РА, Кош-Агачский р-н, 50°09' с.ш., 88°18' в.д., 21.08.2010. Собр.: АР, ЕП, НН. Опр.: ЕП, НЦ. Alt 10–261.

Таблица 2

Последовательности ITS1-5.8-ITS2 международной базы данных GenBank

Номер в GenBank	Вид	Происхождение образца	Авторы
GQ373284	<i>E. caninus</i> (L.) L.		Dizkirici et al., 2010
AY740808	<i>E. caucasicus</i> (K. Koch) Tzvelev	Armenia: Dilidjan	Liu et al., 2006
FJ040160	<i>E. confusus</i> (Roshev.) Tzvelev	China?	Wang X., Zhou Y.
KF905146	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Yongdeng, Gansu	Song et al., 2015
AY740883	<i>E. himalayanus</i> (Nevski) Tzvelev	Pakistan: Astor valley, Gilgit	Liu et al., 2006
KF713228	<i>E. repens</i> (L.) Gould	South Korea	Lee J., Kim C.-S., Lee I. Y.
GQ373268	<i>E. repens</i> (L.) Gould	Turkey	Dizkirici et al., 2010
GQ373309	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	Turkey	Dizkirici et al., 2010

довательностей *Agropyron cristatum*, последовательности *A. krylovianum*, а также ITS-последовательности *Psathyrostachys desertorum*. Виды близких родов к роду *Elymus* трибы *Triticeae* были взяты в качестве внешней группы; нас также интересовало положение видов разных родов на филогенетической сети в связи с возможными процессами межродовой гибридизации.

На рисунке сети NeighbourNet представлены три группы родства видов *Elymus*. Первую группу родства образуют следующие виды (образцы № 1–30): *E. confusus*, *E. dahuricus* var. *cylindricus* (Китай); *E. hyperarcticus* (Западная Чукотка); *E. gmelinii* (Кем. обл.); Республика Алтай: *E. caninus*, *E. fibrosus*, *E. gmelinii*, *E. jacutensis*, *E. kronokensis*, *E. mutabilis*, *E. sajanensis*, *E. schrenkianus*, *E. pendulinus*, *E. sibiricus*, *E. transba-*

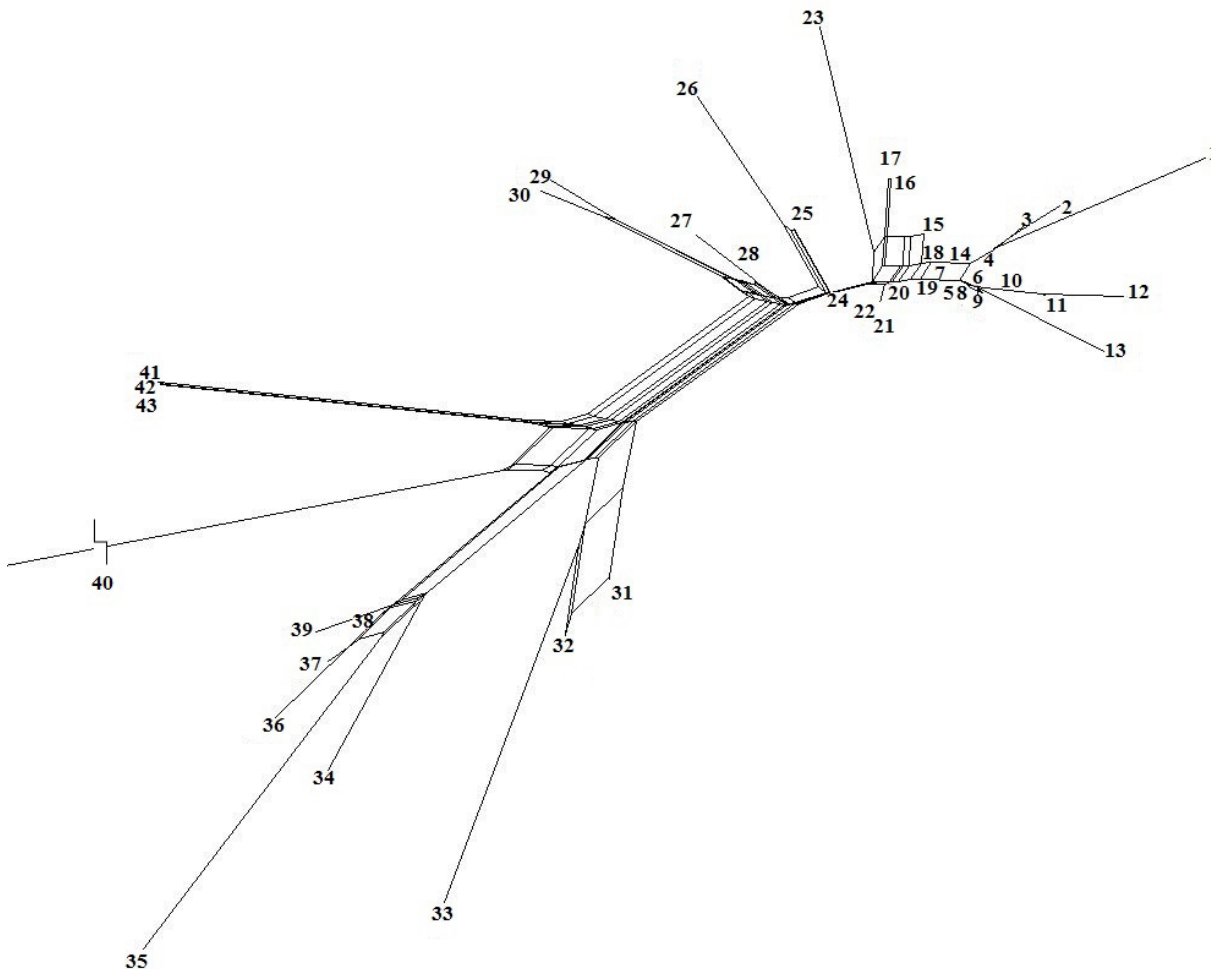


Рис. 1. Сеть NeighbourNet (SplitsTree4) последовательностей ITS видов *Elymus* и других видов трибы *Triticeae*. 1. *E. confusus* FJ040160, 2. *E. hyperarcticus* KM871831, 3. *E. sajanensis* KM871825, 4. *E. gmelinii* KM363384, 5. *E. caninus* KJ561233, 6. *E. sibiricus* KJ540220, 7. *E. macrourus* KM502299, 8. *E. sajanensis* KM502300, 9. *E. transbaicalensis* KM575845, 10. *E. mutabilis* KM871827, 11. *E. fibrosus* KM363383, 12. *E. fibrosus* KM871830, 13. *E. peschkovae* KM871824, 14. *E. gmelinii* KJ540225, 15. *E. caninus*, 16. *E. caninus*, 17. *E. subfibrosus* KM975705, 18. *E. turuchanensis* KM379150, 19. *E. sp.*× KJ561239, 20. *E. vernicosus* KJ540221, 21. *E. transbaicalensis* KM363385, 22. *E. jacutensis* KM363381, 23. *E. gmelinii* KM363382, 24. *E. jacutensis* KM575844, 25. *Elytrigia geniculata* KJ561242, 26. *E. kronokensis* KJ561237, 27. *E. schrenkianus* KM502297, 28. *E. schrenkianus* KM502301, 29. *E. dahuricus* var. *cylindricus* KF905146, 30. *E. pendulinus* KM871821, 31. *E. repens* KF713228, 32. *E. repens* GQ373268, 33. *E. caucasicus* AY740808, 34. *E. amurensis* KM871828, 35. ×*Elyhordeum schmidii* KJ755830, 36. *E. dahuricus* KJ540223, 37. *E. dahuricus* KJ540222, 38. *E. karakabinicus* KM871826, 39. *E. himalayanus* AY740883, 40. *Psathyrostachys desertorum* KJ561243, 41. *Agropyron cristatum* GQ373309, 42. *A. krylovianum* KJ561240, 43. *A. cristatum* KJ561241.

icalensis, *E. turuchanensis*, *E. sp.*×, *E. vernicosus*; *E. sajanensis* (Республика Тыва); *E. caninus* (Северный Кавказ); Якутия: *E. macrourus*, *E. peschkovae*, *E. subfibrosus*, *E. jacutensis*; *E. fibrosus* (Финляндия), а также *Elytrigia geniculata* (Республика Хакасия). Все представленные виды являются европейскими или азиатскими.

Особенно близкое родство продемонстрировали ITS-последовательности видов первой группы родства: *E. caninus*, *E. confusus*, *E. fibrosus*, *E. gmelinii*, *E. hyperarcticus*, *E. macrourus*, *E. mutabilis*, *E. peschkovae*, *E. sajanensis*, *E. sibiricus*, *E. transbaicalensis* (образцы № 1–13), а также ITS-последовательности (образцы № 24–30) следующих видов: *E. dahuricus* var. *cylindricus*, *E. jacutensis*, *E. kronokensis*, *E. pendulinus*, *E. schrenkianus*.

Ниже приведены последовательности видов *Elymus*, которые на рисунке 19 расположены между данными двумя группами (образцы № 14–23): *E. caninus*, *E. gmelinii*, *E. subfibrosus*, *E. transbaicalensis*, *E. turuchanensis*, *E. sp.*×, *E. vernicosus*, *E. jacutensis*. ITS-последовательности видов *E. subfibrosus*, *E. turuchanensis*, *E. sp.*×, *E. vernicosus* могут являть индикаторами событий гибридизации между некоторыми видами из групп: образцы № 1–13 и № 24–30. Различия в положении ITS-последовательностей видов *E. caninus*,

E. gmelinii, *E. transbaicalensis* и *E. jacutensis* на данной схеме (рис. 1) могут быть объяснены географической изоляцией популяций данных видов, приводящей к накоплению мутаций. Во второй группе родства находятся ITS-последовательности видов: *E. repens* (Северная Корея, Турция) и *E. caucasicus* (Армения), данная группа состоит из азиатских видов. В состав третьей группы входят ITS-последовательности *E. amurensis* (РФ), РА: *E. dahuricus*, *E. karakabinicus*, ×*Elyhordeum schmidii*, *E. dahuricus* (Республика Хакасия) и *E. himalayanus* (Пакистан). На филогенетической сети NeighbourNet мы можем наблюдать две группы родства ITS последовательностей видов *Elymus*. Картина распределения последовательностей образцов в сети NeighbourNet зависит от географии объектов.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность чл.-корр. РАН, д. б. н., проф. Н. Н. Цвелёву, за неоценимые консультации и помощь в определении образцов, коллективу Лаборатории Биосистематики и цитологии: д. б. н. Родионову А. В., д. б. н. В. С. Чупову, д. б. н. В. С. Шнеер, к. б. н. Э. М. Мачсу, к. б. н. Н. Н. Носову, инж. Е. Е. Крапивской, а также К. Г. Петровой за помощь в работе. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 12-04-31524 мол_а, 14-04-01416, 15-04-06438, на базе ЦКП ОБН БИН РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Добрякова К. С., Носов Н. Н.** Изменчивость последовательностей ITS1-генов 5.8S рРНК – ITS2 и *trnL-trnF* в ходе дивергенции видов рода *Elymus* L. флоры Сибири и Дальнего Востока // Вестник СПбГУ, 2015. – Сер. 3, вып. 4. – С. 4–17.
- Dizkirici A., Kaya Z., Cabi E., Dogan M.** Phylogenetic relationships of *Elymus* L. and related genera (Poaceae: Triticeae Dumort.) based on the nuclear ribosomal internal transcribed spacer sequences // Turkish Journal of Botany, 2010. – Vol. 3, No. 6. – P. 467–478.
- Doyle J. J., Doyle J. L.** A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochemical Bulletin, 1987. – Vol. 19. – P. 11–15.
- Huson D. H., Bryant D.** Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // Mol. Biol. Evol., 2006. – Vol. 23. – P. 254–267.
- Liu Q., Ge S., Tang H., Zhang X., Zhu G., Lu B. R.** Phylogenetic relationships in *Elymus* (Poaceae: Triticeae) based on the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL-F* sequences // New Phytol., 2006. – Vol. 170. – P. 411–420.
- Ridgway K. P., Duck J. M., Young J. P. W.** Identification of roots from grass swards using PCR-RFLP and FFLP of the plastid *trnL* (UAA) intron // BMC Ecology, 2003. – Vol. 3(8e).
- Song H., Nan Z. B., Tian P.** Phylogenetic analysis of *Elymus* (Poaceae) in western China // Genet. Mol. Res., 2015. – Vol. 14, No. 4. – P. 12228–12239.
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J.** Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA // Plant Molecular Biology. – 1991. – Vol. 17. – P. 1105–1109.
- White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. W.** Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // PCR protocols: a guide to methods and application / Eds Innis M. A., Gelfand D. H., Sninsky J. J., White T. J. – New York, Academic Press, Inc., 1990. – P. 315–322.

УДК 582.736:581.4/15

**Уточнение таксономического статуса криптического вида
Hedysarum setigerum по данным морфологического и карпологического
анализов и ISSR-маркирования**

**A re-assessment of taxonomic status of the cryptic species *Hedysarum setigerum*
using morphological and carpological analyses and ISSR markers**

Н. С. Звягина¹, О. В. Дорогина²

N. S. Zvyagina, O. V. Dorogina

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск, 630090
E-mail: ¹nsvyagina@mail.ru, ²olga-dorogina@yandex.ru

Реферат. Мультидисциплинарный подход с использованием морфологических, карпологических и молекулярных данных был применен для уточнения таксономического статуса криптического вида *Hedysarum setigerum* (Fabaceae) и выявления его взаимоотношений с близкородственными видами: широко распространенным *H. gmelinii* и узколокальным эндемиком *H. chaiyrakanicum*. Выявленные фенотипические и молекулярные (ISSR) данные четко обособляют *H. chaiyrakanicum* ($p < 0,05$), но не позволяют разделить между собой виды *H. gmelinii* и *H. setigerum*. Методом карпологического анализа видоспецифичных маркеров обнаружено не было. Низкий коэффициент генетических дистанций М. Nei, рассчитанный на базе ISSR-данных ($D = 0,046$), свидетельствует о тесных эволюционных взаимоотношениях между *H. gmelinii* и *H. setigerum*; результаты анализа методом Neighbor-joining и молекулярной изменчивости (АМО-VA) объединяют эти виды в одну монофилетическую группу. Полученные в ходе исследования результаты не предоставили существенных доказательств для того, чтобы рассматривать *H. setigerum* в ранге самостоятельного вида, что подкрепляет, таким образом, предположение выделять его в качестве подвида *H. gmelinii*.

Summary. A multidisciplinary study, including morphological, carpological and molecular data, has been performed to investigate taxonomic status of cryptic *Hedysarum setigerum* (Fabaceae) and its relatedness with close congeners *H. gmelinii* and *H. chaiyrakanicum*. The diagnostic features of these legume species are analyzed and discussed, including their macro- and micromorphological features, seed coat ornamentation and inter-simple sequence repeat (ISSR) profiles. Morphological and molecular ISSR patterns significantly discriminate *H. chaiyrakanicum* from the other species ($p < 0.05$), whereas none of the markers obtained is reliable in delimitation *H. setigerum* from *H. gmelinii*. Ornamentation of seed coat and ISSR patterns did not differ significantly between the species. Nei' genetic distances between species pairs indicated that *H. gmelinii* and *H. setigerum* had the lowest genetic distance ($D = 0.046$). Similarly, the Neighbor-joining tree and molecular variance (AMOVA) analyses identified individuals of *H. gmelinii* and *H. setigerum* admixed in the same monophyletic group. Comparative analysis of data obtained in our study indicates that *H. setigerum* did not form a separate entity in neither of the analyses, and therefore, supports the subordination of the cryptic species *H. setigerum* within *H. gmelinii*.

Введение

Среди приблизительно двадцати представителей рода *Hedysarum* L. (Копеечник), распространенных на территории Сибири (Курбатский, 1994), самым широко распространенным видом является *H. gmelinii* Ledeb. (К. Гмелина), принадлежащий секции *Multicaulia* Boiss. Данный вид высоко ценится в качестве кормового и пастбищного растения благодаря выраженным питательным свойствам надземной части, широкой экологической пластичности и устойчивостью к вытаптыванию (Федченко, 1948). Обширный ареал вида охватывает территорию юго-восточной Европы, северную и центральную Азию и Китай, где вид успешно приспособлен к разнообразным местообитаниям: луга, степи, сосновые леса, нижний и средний пояс гор, речные долины, берега рек, пески, каменистые выходы, известняки, засоленные почвы (Курбатский, 1994; Yakovlev и др., 1996). Представители *H. gmelinii* демонстрируют высокую фенотипическую вариабельность, формируя побеги от почти розеточных до длинностебельных; у *H. gmelinii* варьирует число пар (4–11) и характер опушения листочков (от голых до густоопушенных), окраска венчика меняется от белой до розовой и лиловой; набор хромосом с базовым числом $x = 7$ и $x = 8$ варьирует в широких пределах: $2n = 14, 16, 28, 32, 48, 56$; Черкасова, 2009; Курбатский, Малахова, 2003; Курбатский, 1994; Yan и др., 1989).

Следует отметить, что высокая вариабельность фенотипических признаков затрудняет идентификацию таксонов и разграничение близкородственных видов комплекса *H. gmelinii*. Так, *H. setigerum* Turcz. (К. щетинистый), несмотря на принадлежность к другой секции, *Subacaulia* Boiss. (Федченко, 1948), близкий к *H. gmelinii* по совокупности фено-морфологических характеристик, также отличается полиморфизмом хромосомного числа: $2n = 14, 28, 32, 48$ (Курбатский, Малахова, 2003; Курбатский, 1994). Этот вид имеет ареал, перекрывающийся с *H. gmelinii*, и занимает сходные местообитания в степном, горно-степном и лесостепной поясах растительности гор Южной Сибири. В таксономических сводках *H. setigerum* рассматривается либо как отдельный вид (Федченко, 1948; Yakovlev и др., 1996), либо как подвид *H. gmelinii* (Федченко, 1902; Курбатский, 1994; Sa и др., 2010). Еще один представитель комплекса *H. gmelinii* – тувинский эндемик *H. chaiyrakanicum* Kurbatsky (К. хайыраканский), уязвимый вид (2U), известный лишь по двум местонахождениям из Центральной Тувы (Курбатский, 1994; Шауло, 1999), фенотипически наиболее близок к *H. setigerum* и отличается от последнего более светлым окрасом венчика, меньшим числом пар листочков и меньшим числом сегментов плода. Удивительно, что для такого узколокального эндемика также зарегистрировано явление полиморфизма хромосомного числа, обнаруженное для одной популяции, расположенной на г. Хайыракан: $2n = 14$ (Черкасова, 2009) и $2n = 16$ (Звягина и др., неопубл. данные).

Значительные результаты по уточнению таксономического статуса многих криптических таксонов и ревизии взаимоотношений близкородственных видов были достигнуты при использовании комплексного подхода, т.е. при применении в качестве диагностических критериев как фенотипической, так и генетической природы, что позволяет обнаружить и оценить масштабы эволюционных явлений и этапов видообразования, таких, как сетчатая эволюция, интрогрессия и естественный отбор (Duminil и Di Michelle, 2009). Использование фенотипических и молекулярных данных было успешно применено для выявления генетической вариабельности у хозяйственно ценных сортов и экотипов кормового вида *H. coronarium* (Flores et al., 1997) и установления пространственно-генетической структуры и взаимоотношений между его природными популяциями (Ruisi и др., 2011), а полиморфизм фенотипических и генетических (ITS, ISSR и AFLP) маркеров, выявленный для средиземноморских представителей pp. *Hedysarum* и *Sulla*, позволил предположить существование единого предка для этих родов. Несмотря на все возрастающее число молекулярных исследований, посвященных изучению генетической вариабельности и филогении представителей р. *Hedysarum* (Супрун и Шанцер, 2012; Baatout и др., 1985; Trifi-Farah, Marrakchi, 2001; Ahangarian и др., 2007; Chenpaoui-Kourda и др., 2007; Amirahmadi и др., 2010; Marghali и др., 2014 и т. д.), исследований, направленных на установление таксономических взаимоотношений между представителями комплекса *H. gmelinii*, до сих пор проведено не было.

Целью нашего исследования было уточнить статус криптического вида *H. setigerum*, для чего был проведен компаративный анализ морфологических, карпологических и молекулярных данных у *H. setigerum* и близкородственных видов *H. gmelinii* и *H. chaiyrakanicum*.

Материалы и методы

Для выполнения исследования было изучено сто девять образцов *H. gmelinii*, *H. setigerum* и *H. chaiyrakanicum*, собранных из 30-ти популяций, расположенных на территории Южной Сибири (Тува, Хакасия, Красноярский край, Иркутская область).

Большинство изученных морфологических признаков были отобраны среди ключевых диагностических характеристик рода согласно Федченко (1948) и Курбатскому (1994). В общей сложности 21 признак вегетативной и генеративной сферы растений был изучен у *H. gmelinii*, *H. setigerum* и *H. chaiyrakanicum*, из них большинство – это макроморфологические характеристики растения: высота побега (см), длина стебля (см), длина листа (см), число пар листочков, длина листочков (мм), ширина листочков (мм), высота цветоноса (см), длина соцветия (см), длина трубки чашечки (мм), длина зубцов чашечки (мм), длина флага (см), длина лодочки (см), длина крыльев (см), соотношение длины трубки и зубцов чашечки, соотношение длины лодочки и флага, и соотношение длины крыльев и лодочки. Признак наличия остей прошлогодних побегов и цветоносов был нами предложен впервые для систематики копеечников и оценивался он по бальной шкале: 0 (отсутствуют), 1 (мало), 2 (обильно). Среди микроморфологических признаков растений были изучены: длина (мкм) и густота (кол-во волосков на мм²) опушения листочков на адаксиальной и абаксиальной сторонах листовой пластинки. Анализ был выполнен с помощью СЭМ Hitachi T-1000.

Общий вид и размер боба и семян были изучены с помощью светового микроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V12, оснащенного объективом AxioCam MRC-5 и программным обеспечением AxioVision 4.8 Software. Характер микроскульптурных образований был исследован с помощью СЭМ Hitachi T-1000.

Экстракция геномной ДНК была осуществлена с помощью наборов Nucleospin Plant II kit (Macherey and Nagel, USA). Концентрация и чистота ДНК были исследованы спектрофотометрически при длине волн 260 нм и по соотношению интенсивности поглощения при длине волн 260 и 280 нм, соответственно (Bio-Photometer, Eppendorf, Germany). Амплификация, разделение ISSR-фрагментов и составление бинарных матриц выполнялось, как описано ранее (Звягина, Дорогина, 2013). Визуализация и регистрация амплифицированных фрагментов были выполнены с помощью документирующей системы Gel-Doc XR+, оснащенной программным обеспечением Image Lab Software (Bio-Rad Laboratories, USA).

Для анализа морфометрических и карпологических данных были рассчитаны базовые статистические параметры: среднее значение, стандартное отклонение, пределы варьирования, коэффициент вариативности (coefficient of variability, CV) и р-значение (тест one-way ANOVA при попарном сравнении) с помощью программы PAST.

Для амплифицированных ISSR-фрагментов, являющихся доминантными маркерами, отмечалось их наличие (1) или отсутствие (0); полученная бинарная матрица была проанализирована в программе PAST. Генетические расстояния Nei рассчитывались попарно для изучаемых видов на базе программы TFGA 1.3. Генетическая вариативность (H_o) подсчитывалась согласно информационному индексу Shannon'a. Разрешающая сила (R_p) каждого праймера оценивалась по формуле: $R_p = \sum I_b$, где I_b – информативность праймера: $I_b = 1 - (2 \times |0.5 - p|)$, p – доля всех образцов, содержащих данный ISSR-фрагмент. Анализ главных компонент (PCA) и построение дендрограммы методом Neighbor-joining было осуществлено с помощью программы PAST.

Выявление генетической структуры видов комплекса *H. gmelinii* было проведено методом анализа молекулярной изменчивости AMOVA на базе программы Arlequin 3.5 и Structure 2.3.4. Анализ AMOVA был выполнен в виде стандартного и иерархического тестов для двух (*H. gmelinii* + *H. setigerum* vs *H. chaiyrakanicum*) и трех (*H. gmelinii* vs *H. chaiyrakanicum* vs *H. setigerum*) таксономических групп. Мы протестировали полученные ISSR-данные при количестве групп $K = 1-17$, используя симуляцию Markov chain Monte Carlo, для чего были выполнены 100000 итераций и 500000 генераций. Выбор оптимального количества таксономических групп было выполнено методом расчета ΔK на базе on-line приложения Structure Harvester.

Результаты и обсуждение

В ходе проведенных исследований было установлено, что виды *H. gmelinii*, *H. setigerum* и *H. chaiyrakanicum* отличаются высоким полиморфизмом как фенотипических, так и генетических признаков. Обнаружено, что длина стебля, один из ключевых диагностических морфологических маркеров, позволяет достоверно различить *H. gmelinii* от *H. setigerum* и *H. chaiyrakanicum* ($p < 0,05$). Однако широкий диапазон варьирования этого признака (0,5–24,8 см) у *H. gmelinii*, почти целиком включающий амплитудой его изменчивости у двух других видов (0,2–3,5 см у *H. setigerum* и 0,45–1,9 см у *H. chaiyrakanicum*), не позволяет рекомендовать этот признак для разграничения видов группы *H. gmelinii*. Аналогичным образом можно охарактеризовать и остальные морфологические признаки, статистически значимо различающиеся для пары *H. gmelinii* и *H. setigerum* (высота побега, длина листа, длина и ширина листочков). Что касается тувинского эндемика *H. chaiyrakanicum*, то данный вид достоверно отличается от двух других по ряду макро- и микроморфологических характеристик, типичных для представителей этого вида: более мелкие размеры венчика и чашечки, меньшее число пар листочков, наличие базальных остей, более длинные цветоносы, умеренное опушение листочков с обеих сторон. Данные признаки характеризуют *H. chaiyrakanicum* не только статистически достоверно ($p < 0,05$); они имеют значительно отличающиеся пределы варьирования, что делает данные признаки удобными маркерами при идентификации видовой принадлежности гербарных образцов или диагностике *H. chaiyrakanicum* в полевых условиях.

Карпологический анализ существенных различий между видами не обнаружил. Все изучаемые таксоны имели боб сходного строения: 2–6-членный, с заостренным коротким носиком на вершине. Сегменты отчетливо выражены, имеют небольшую окраину. Каждый сегмент имеет размер 2,6–4,7 × 2,7–4,1 мм и несет несколько поперечных выемчатых ребер, снабженных более или менее развитыми загнутыми на конце шипами 0,4–0,9 мм длиной, имеющими пещеристое строение поверхности, пурпурными при созревании плода. Опушение плода сложено одноклеточными уплощенными булавовидными волосками 150–270 мкм длиной и 55–60 мкм шириной, воронковидно загнутыми у основания и закругленными, реже заостренными на вершине. Данные СЭМ выявили незначительную изменчивость (CV = 18,4) размера семени у изучаемых видов копечника ($p > 0,05$): размер семени составил в среднем 2,47 × 1,96 мм у *H. gmelinii*, 2,3 × 1,9 мм у

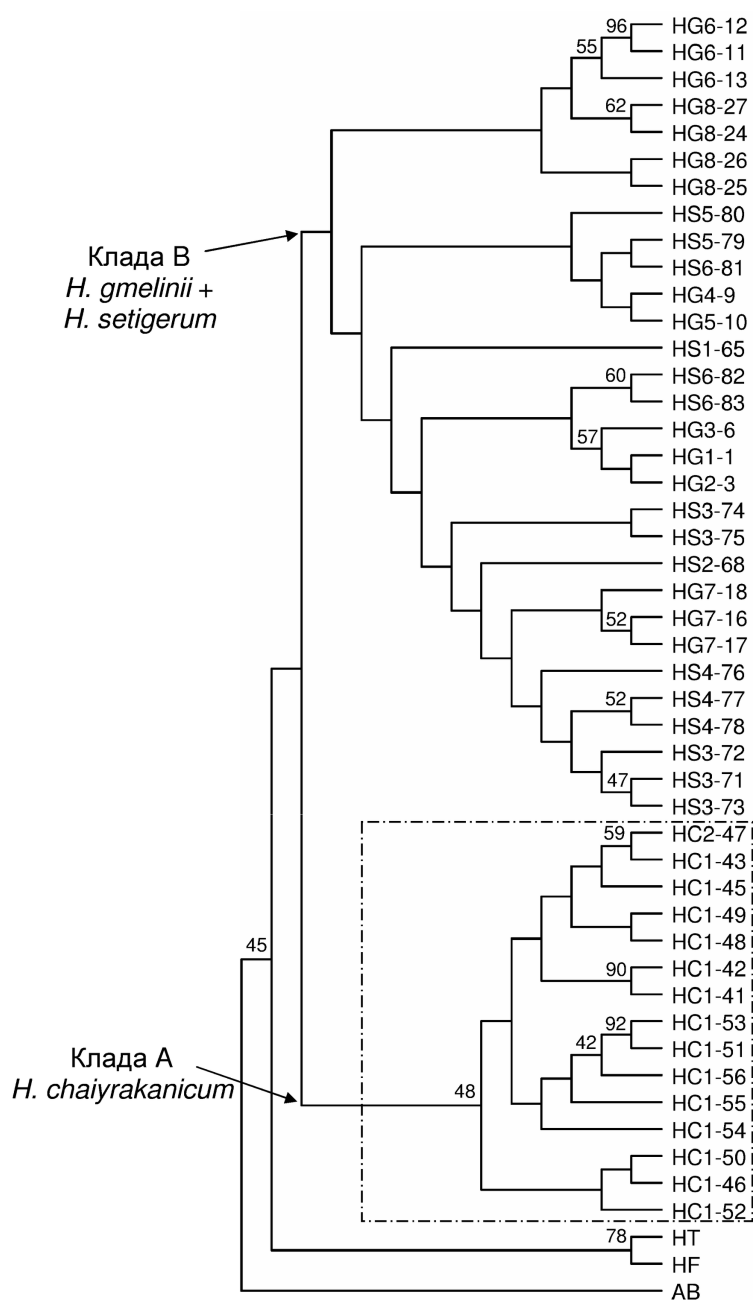


Рис. Дендрограмма, отражающая взаимоотношения *Hedysarum setigerum* (HS) с близкородственными видами *H. gmelinii* (HG) и *H. chaiyrakanicum* (HC), построенная на базе коэффициентов генетических дистанций L_i и N_{ei} методом Neighbor-joining, вычисленных для ISSR-данных. В качестве внешних групп использованы *H. theinum* (HT), *H. fruticosum* (HF) и *Astragalus bifidus* (AB). Над узлами дендрограммы приведены значения бутстреп-поддержки, превышающие 40 %.

молекулярной дивергенции между *H. setigerum* и *H. gmelinii* хорошо согласуется с данными морфометрического и карпологического анализов.

Таким образом, совокупный анализ выявленных статистически значимых ($p < 0.05$) морфологических и генетических (ISSR) маркеров не обнаружил достаточно оснований для подтверждения статуса *H. setigerum* как самостоятельного вида. Результаты наших исследований подкрепляют предложение (Курбатский, 1994) выделять *H. setigerum* в качестве подвида: *H. gmelinii* subsp. *setigerum* (Turcz. ex Fischer et Meyer) Kurbatsky. Высокая разрешающая сила метода ISSR позволяет рекомендовать данный анализ для

H. setigerum и $2.5 \times 2,05$ мм у *H. chaiyrakanicum*. Характер микроскульптурных образований на поверхности семенной кожуры выявил большую вариабельность видов. Так, на основании анализа микрофотографий семян, выполненных при различном увеличении ($\times 1000$, $\times 2000$, $\times 4000$) методом СЭМ, было выделено три типа поверхности семян. Первые два типа поверхности являются характерными для всех трех видов; третий тип обнаружен у некоторых образцов *H. setigerum*. Таким образом, карпологический анализ не выявил дифференциацию изучаемых видов, что характеризует данный метод как малоэффективный при разделении близкородственных видов группы *H. gmelinii*.

Метод амплификации межмикросателлитных повторов (ISSR) геномной ДНК позволил выявить семь наиболее информативных и вариабельных праймеров, обладающих хорошо воспроизводимыми и высокополиморфными (99,4 %) паттернами, способными охарактеризовать молекулярный профиль и уровень дивергенции изучаемых видов: $(CTC)_3GC$, $(CT)_8TG$, $(CA)_6GT$, $(CA)_6GG$, $(CA)_6AG$, $(CT)_8AC$, $(AC)_8C/TG$. Для каждого из изученных растительных образцов был получен уникальный ISSR профиль, однако характерных или видоспецифичных маркеров нами обнаружено не было.

Выявлено, что наименьшее генетическое расстояние D , равное 0.046, характеризует пару *H. setigerum* + *H. gmelinii*, в то время, как эндемик *H. chaiyrakanicum* более дифференцирован от них (рисунок, кллада А): $D = 0,109$ (*H. chaiyrakanicum* vs *H. setigerum*) и $D = 0,115$ (*H. chaiyrakanicum* vs *H. gmelinii*). Результаты анализа ISSR-данных не позволяют разделить виды *H. setigerum* и *H. gmelinii* (рисунок, кллада В), что согласуется с результатами, полученным в программе Structure при количестве групп $K = 2$ и при анализе молекулярной изменчивости AMOVA. Отсутствие

изучения генетической вариабельности видов, уровня дивергенции близкородственных видов и уточнения таксономических взаимоотношений между представителями р. *Hedysarum*.

Благодарности

Авторы благодарят сотрудников ЦСБС СО РАН: И. А. Артемова, за помощь при сборе растительного материала, А.А. Красникова, за помощь при проведении микрофотосъемки на базе Центра коллективного пользования ЦСБС СО РАН, а также И. Ю. Селютину и Н. А. Карнаухову, за предоставление гербарного материала. Авторы признательны Pilar Catalan (University of Zaragoza, Huesca, Spain) за помощь в проведении статистической обработки данных. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ мол_а (№ 14-04-31249).

ЛИТЕРАТУРА

- Звягина Н. С., Дорогина О. В.** Генетическая дифференциация Алтае-Саянского эндемика *Hedysarum theinum* Krasnob. (Fabaceae) по данным межмикросателлитного анализа геномной ДНК // Генетика, 2013. – Т. 49, № 10. – С. 1183–1189.
- Курбатский В. И.** Род *Hedysarum* L. // Флора Сибири / Под ред. А. В. Положий и др. – Новосибирск: Наука, 1994. – Т. 9. – С. 153–166.
- Курбатский В. И., Малахова Л. А.** Числа хромосом для некоторых видов *Hedysarum* L. на юге Красноярского края (Минусинская степь) // Сист. зам. матер. Герб. ТГУ, 2003. – Т. 93. – С. 12–13.
- Супрун Н. А., Шанцер И. А.** Генетическая изменчивость видов родства *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) по данным ISSR маркирования // Бюлл. ГБС, 2012. – Т. 4. – С. 41–48.
- Федченко Б. А.** Обзор видов рода *Hedysarum* // Тр. Петерб. бот. сада, 1902. – 349 с.
- Федченко Б. А.** *Hedysarum* L. Флора СССР. – М. – Л.: Изд-во Акад. Наук СССР, 1948. – Т. 13. – С. 284–297.
- Черкасова Е. С.** Числа хромосом редких видов *Hedysarum* (Fabaceae) // Бот. журн., 2009. – Т. 94, № 1. – С. 135–138.
- Шауло Д. Н.** *Hedysarum chajyrakanicum* Kurbatsky // Красная книга республики Тыва: растения / Под ред. И. М. Красноборов, Д. Н. Шауло, В. М. Ханминчун и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1999. – С. 16.
- Ahangarian S., Kazempour Osaloo S., Maassoumi A. A.** Molecular phylogeny of the tribe Hedysareae with special reference to *Onobrychis* (Fabaceae) as inferred from *nrDNA* ITS sequences // Iranian Journal of Botany, 2007. – Vol. 13. – P. 64–74.
- Amirahmadi S., Kazempour Osaloo S., Maassoumi A. A.** Loss of chloroplast *trnL*_{UAA} intron in two species of *Hedysarum* (Fabaceae): evolutionary implications // Iranian Journal of Biotechnology, 2010. – Vol. 8. – P. 150–155.
- Baatout H., Marrakchi M., Mathieu C., Vedel F.** Variation of plastid and mitochondrial DNAs in the genus *Hedysarum* // Theor. Appl. Genet., 1985. – Vol. 70. – P. 577–584.
- Chennaoui-Kourda H., Marghali S., Marrakchi M., Trifi-Farah N.** Genetic diversity of *Sulla* genus (Hedysarea) and related species using Inter-simple Sequence Repeat (ISSR) markers // Biochem. Syst. Ecol., 2007. – Vol. 35. – P. 682–688.
- Duminil J., Di Michelle M.** Plant species delimitation: a comparison of morphological and molecular markers // Plant Biosyst., 2009. – Vol. 143. – P.528–542.
- Flores F., Gutierrez J. C., Lopez J., Moreno M. T., Cubero J. I.** Multivariate analysis approach to evaluate a germplasm collection of *Hedysarum coronarium* L. // Genet. Resour. Crop. Evol., 1997. – Vol. 44. – P. 545–555.
- Marghali S., Zitouna N., Gharbi M., Chennaoui-Kourda H., Trifi-Farah N.** Morphological and molecular markers: Congruence or conflict in the phylogeny of *Sulla* species? // Aust. J. Crop Sci., 2014. – Vol. 8. – P. 148–158.
- Ruisi P., Siragusa M., Giorgio Di G., Graziano D., Amato G., Carimi F., Giambalvo D.** Pheno-morphological, agronomic and genetic diversity among natural populations of *Sulla* (*Hedysarum coronarium* L.) collected in Sicily, Italy // Genet. Resour. Crop Evol., 2011. – Vol. 58. – P. 245–257.
- Sa R., Su D., Debreczy Z.** Taxonomic notes on the *Hedysarum gmelinii* complex (Fabaceae) // Ann. Bot. Fennici, 2010. – Vol. 47. – P. 51–58.
- Trifi-Farah N., Marrakchi M.** *Hedysarum* phylogeny mediated by RFLP analysis of nuclear ribosomal DNA // Genet. Resour. Crop Evol., 2001. – Vol. 48. – P. 339–345.
- Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Y. R.** Legumes of Northern Eurasia: a check-list. – Kew: Royal Botanical Gardens, 1996. – P. 379–407.
- Yan G. X., Zhang S. Z., Yan J. F., Fu X. Q., Wang L. Y.** Chromosome numbers and geographical distribution of 68 species of forage plants // Grassland of China [Zhongguo Caoyuan], 1989. – Vol. 4. – P. 53–60.

УДК 582.669.2:577.21

Исследование ДНК для решения вопросов систематики *Sileneae* DC. (Caryophyllaceae Juss.)

DNA study for *Sileneae* DC. (Caryophyllaceae Juss.) systematics

Ю. В. Михайлова

Yu. V. Mikhaylova

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН. E-mail: YMikhaylova@binran.ru

Реферат. В систематике трибы *Sileneae* много сложных и дискуссионных вопросов. Существующие системы очень разнятся по числу и объёмам принимаемых родов и внутривидовой классификации самого большого рода *Silene* (Цвелёв, 2001; Лазьков, 2003; Greuter, 1995 и др.). Был проведён мета-анализ последовательностей ITS *Sileneae* из 30 публикаций. Реконструированы филогенетические деревья и оценено содержание нуклеотидов GC. Рассмотрено, какое положение на филогенетическом дереве занимают роды из наиболее «робной» системы Н.Н. Цвелёва. Показано, что содержание GC может служить дополнительным признаком для оценки таксономических решений.

Summary. The *Sileneae* tribe systematics is difficult and full of vexed questions. Current taxonomy systems are extremely different in the number and boundaries of accepted genera and *Silene* classification (Greuter, 1995; Tzvelev, 2001; Lazkov, 2003 etc.). A meta-analysis of *Sileneae* DNA sequences from 30 researches has been performed. Phylogenetic trees were constructed and GC content was calculated. Genera according to the most “splited” Tzvelev’s classification were placed on the phylogenetic tree. GC content could be a useful additional feature for the evaluation of taxonomy decisions.

Триба *Sileneae* DC. содержит более 700 видов мировой флоры (Greuter, 1995). Вопросы о границах и объёме трибы решены, но классификация трибы и число принимаемых родов остаются дискуссионными темами. В настоящее время используют несколько таксономических систем. Например, во «Флоре Восточной Европы» (2004) данные изложены согласно обработке Н. Н. Цвелёва (2001), которая представляет собой наиболее «дробную» классификацию. Цвелёв принимает не менее 26 родов в составе трибы *Sileneae*. В «Конспекте панарктической флоры» (<http://nhm2.uio.no/paf/>) используют систему В. Oxelman’a et al. (2001), созданную с учётом данных молекулярной систематики. При составлении «Флоры Северной Америки» (Flora of North America, 2005) опирались на систему W. Greuter’a (1995), согласно которой в трибе *Sileneae* только два рода: монотипная *Agrostemma* L. и гигантский род *Silene* L., включающий в себя все остальные виды. Промежуточной по числу принимаемых родов в трибе является система Г. А. Лазькова (2003, 2006). Этой классификации придерживается Д. Л. Белкин (2009) в обзоре смолёвок Алтайской горной страны. Таким образом, и на территории РФ нет единого понимания таксонов трибы.

Сложности систематики связаны с различиями во взглядах на вес тех или иных морфологических признаков, гетеробатмией и гибридизацией. В таких сложных группах именно исследования ДНК могут помочь ответить на вопросы систематики. Первые же исследования показали серьёзные расхождения между существовавшими на тот момент классификациями трибы (среди них Chowdhuri, 1957 и Greuter, 1995) и молекулярной филогенией (Oxelman, Liden, 1995; Oxelman et al., 1997). С помощью молекулярных методов было показано, что в эволюции трибы неоднократно происходила гибридизация, в том числе интрогрессивная, без изменения ploidy. Так, исследование рода *Heliosperma* (Rchb.) Rchb. nom. cons. (= *Ixoca* Raf.) с привлечением ядерных низкокопийных генов показало гибридное происхождение этого рода, один из предков которого был из линии *Viscaria* Bernh. / *Atocion* Adans, другой – из *Eudianthe* Rchb. / *Petrocoptis* A. Braun ex Endl. (Frajman et al., 2009). Среди прочего, было показано, что *Xamilenis* Raf. из системы Н. Н. Цвелёва (2001) является полифилетичным таксоном и не может быть принят в качестве самостоятельного рода (Михайлова и др., 2014).

Хотя ДНК-систематика значительно продвинула ботаников в исследовании эволюции трибы *Sileneae*, она породила и новые сложности, которые обусловлены политомией ветвей на филогенетических деревьях. Политомия может быть связана с недостаточным количеством исходных данных. Было показано, что для построения полностью разрешенного филогенетического дерева 24 видов необходимо секвенировать не

менее 16000 п.о. хпДНК (Erixon, Oxelman, 2008). Кроме того, политомия может быть обусловлена тем, что между событиями дивергенции предковых линий проходило мало времени, и нуклеотидных различий между ними накопилось недостаточно.

К настоящему времени накопилось много исследований по молекулярной филогении представителей *Sileneae*. Объектами большинства молекулярно-филогенетических исследований трибы *Sileneae* являются отдельные, небольшие роды, секции рода *Silene* s. l. и представители трибы с определённой территории. В тоже время молекулярно-филогенетическому изучению системы и границ всей трибы посвящено всего три статьи. В. Oxelman и M. Liden (1995) в своей пионерной работе реконструировали филогению трибы по последовательностям ITS для 65 представителей трибы. Позже В. Oxelman et al. (1997) исследовали хлоропластный интрон *trnL* у 44 представителей трибы. В 2001 г. группа авторов объединила результаты по предыдущим деревьям, добавив в выборку ещё три вида, и представила свою родовую классификацию трибы (Oxelman et al., 2001). Однако из-за большого числа видов в трибе (около 700) и широкого географического распространения задача по реконструкции молекулярной филогении всей трибы очень сложна и трудоёмка.

Мы решили сделать мета-анализ данных по ДНК-систематике *Sileneae* чтобы реконструировать наиболее полную филогению трибы.

Для этого был составлен список видов трибы на основе монографических обработок (Цвелёв, 2001; Лазьков, 2003, 2006; Белкин, 2009) и крупнейших флористических сводок: «Флора Восточной Европы» (2004), «Арктическая Флора СССР» (1971), «Флора Сибири» (1993), «Сосудистые растения Советского Дальнего Востока» (1996), "Flora of North America" (2005). На основе этого списка с учётом синонимии производился поиск в базе данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) нуклеотидных последовательностей ядерного происхождения — района внутренних транскрибируемых сейсеров (ITS1-5.8S-ITS2) кластера рибосомальных генов. Первичный набор данных составил 448 нуклеотидных последовательностей. После выбраковки идентичных последовательностей одного вида, последовательностей с большими нерасшифрованными участками и предположительно ошибочно определённых видов итоговый набор составил 288 последовательностей ITS, полученных от 171 вида из 26 родов согласно системе Н. Н. Цвелёва (2001). Все взятые последовательности из базы данных были опубликованы в 30 статьях, вышедших в свет с 1995 по 2015 годы. Большая часть этих работ (18) посвящена систематике семейства *Caryophyllaceae*, трибы *Sileneae*, отдельных родов и секций *Silene*, остальные — ДНК-штрихкодированию (6), коэволюции смолёвок и паразитических грибов (3) и особенностям молекулярной эволюции (3).

Выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили с помощью алгоритма MAFFT (Katoh, Toh, 2008) на сайте Европейского Института Биоинформатики (www.ebi.ac.uk/Tools/msa/mafft). Расчёт p-расстояний, содержание нуклеотидов гуанина (G) и цитозина (C), подбор эволюционных моделей и построение филогенетических деревьев некоторыми методами осуществляли в программе MEGA 5 (Tamura et al., 2011). Содержание нуклеотидов GC визуализировали с помощью диаграмм размаха в среде R (R Core Team, 2013). Построение филогенетических деревьев в MEGA осуществляли методами объединения соседей (NJ) и максимального правдоподобия (ML) с использованием всех сайтов выравнивания. Статистическую достоверность филогенетических деревьев оценивали с помощью бутстреп-анализа («bootstrap») с использованием 500 случайных выборок. Реконструкцию филогении с помощью байесовского подхода осуществляли в программе MrBayes 3.2.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001), использовали 1000000 генераций.

Оптимальной эволюционной моделью по информационным критериям Байеса и Акаике для ITS 1 и ITS 2 были модели General Time Reversible (GTR) с Гамма-распределением или двухпараметрическая модель Кимуры (K2) с Гамма-распределением. Для последовательности гена 5,8S рРНК оптимальной эволюционной моделью была GTR с Гамма-распределением и долей инвариантных сайтов. Таким образом, при анализе эволюции последовательностей ITS важно учитывать неравномерность частот замен в разных сайтах. Это может быть связано с ролью ITS в процессинге рРНК: для корректного вырезания генов рРНК спейсеры должны принять определённую пространственную форму, поэтому части ITS могут эволюционировать с разной скоростью, в зависимости от того, какой элемент вторичной структуры они образуют.

На филогенетических деревьях трибы *Sileneae* выделяются пять крупных клад: *Heliosperma* (Rchb.) Rchb. nom. cons. (= *Ixoca* Raf.), *Eudianthe*, смолковую (*Viscaria* и *Atocion* s. l.), лихнисовую (*Lychnis* s. l.) и смолёвковую (*Silene* s. l.). При этом каждая из этих крупных клад имеет высокую статистическую поддержку, но отношения между ними не полностью разрешены. Крупные клады филогенетического дерева перекликаются с группами родства, которые выделяют при обработке морфолого-географическими метода-

ми. Так, Н. Н. Цвелёв (2001) писал о трёх группах родства: лихнисовой, меландриевой и силеноидной. На филогенетическом дереве лихнисовой группе в обработке Цвелёва соответствуют базальные клады (эудиантовая и смолковая) вместе с собственно лихнисовой. Смолёвковая клада включает в себя меландриевую и силеноидную группы в обработке Цвелёва, которым соответствуют субклада спорных родов и субклада *Silene s. str.*, соответственно. Г. А. Лазьков (2003) писал о двух группах, на которые можно разделить трибу *Sileneae*: *Lychnidinae* и *Sileninae*. Группа *Lychnidinae* соответствует лихнисовой и меландриевой группам Н. Н. Цвелёва.

Смолёвковая клада филогенетического дерева района ITS распадается на две субклады: коровые смолёвки и вторую сборную субкладу, включающую в себя ряд спорных родов, принимаемых не всеми систематиками (*Melandrium* Röhl., *Gastrolychnis* Fenzl ex Rchb., *Oberna* Adans., *Elisanthe* Rchb. и др.). На основе дихотомии смолёвковой клады ранее предложено было разделить род *Silene* на два подрода: *Silene* и *Behenantha* (Otth) Endl. (Popp, Oxelman, 2004). Много политомичных узлов на дереве расположено ближе к листьям.

Мы рассмотрели положение дискуссионных родов на филогенетическом дереве последовательностей ITS. Роды *Coronaria* Guett., *Oberna*, *Pleconax* и *Melandrium* занимают монофилетичное положение. В смолёвковой кладе полифилетичны оказываются таксоны *Xamilenis*, *Ebraxis* Raf., *Charesia* E.A.Busch, *Silenanthe* Griseb. & Schenk. С нашей точки зрения, эти роды не следует выделять в качестве самостоятельных. Парафилетичными таксонами оказались *Gastrolychnis*, *Sophianthe* Tzvelev, *Ussuria* Tzvelev и *Elisanthe*. Признать или нет парафилетичные таксоны – дискуссионный вопрос. Возникновение парафилетичных групп – один из этапов эволюционного процесса (Hörandl, Stuessy, 2010), поэтому каждый случай следует рассматривать индивидуально с учётом комплекса признаков.

Кроме реконструкции филогенетического дерева, мы провели сравнительный анализ GC-богатства в таксонах трибы *Sileneae*. Содержание GC в ITS 1 (рис. 1) варьирует от 53,9 % до 65,2 % с медианным значением 59,2 %. Самое низкое содержание нуклеотидов GC отмечено у *Eudianthe* (53,9 % и 54,3 %). Также невысокое содержание GC наблюдается у многих североамериканских *Silene*. Максимальное содержание GC отмечено у *S. cariensis* (65,2 %). Содержание GC в гене 5,8S рПНК варьирует незначительно, от 52,3 % до 55,5 % с медианным значением 54,2%. Содержание нуклеотидов GC в ITS 2 варьирует от 56,2 % до 65,2 % с медианным значением 61,7 % (рис. 2). Самое низкое содержание GC отмечено у *Eudianthe* (56,2 %, 56,4 %), также невысокое содержание GC наблюдается у представителей лихнисовой клады (*Lychnis* (57,4 %, 58,2 %), *Coccyganthe* (58 %), *Coronaria* (58,5 %)) и многих североамериканских *Silene*. У большинства последовательностей (более трёх четвертей) содержание GC находится в районе 60–64 %. Более высокие значения были характерны для представителей *Melandrium*, *Sophianthe*, *Pleconax*, а также нескольких видов *Silene* (*S. pygmaea*, *S. brevistaminea* и *S. amoena*). Информацию о GC-богатстве можно использовать в как дополнительный признак в систематике, так и как и источник новых таксономических гипотез. Напри-

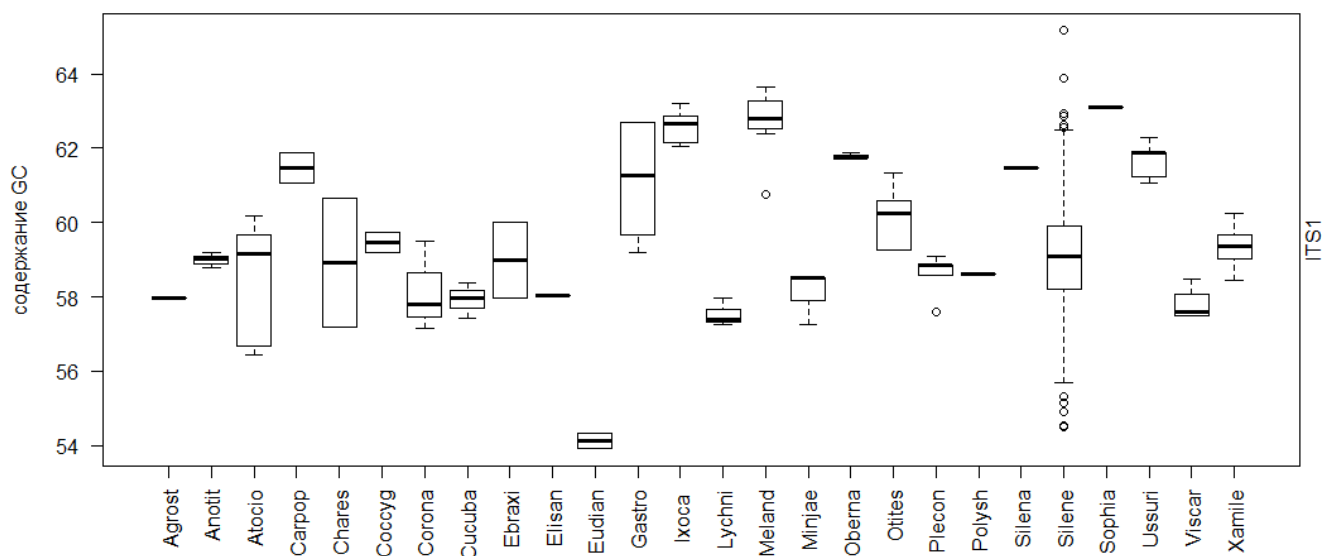


Рис. 1. Процентное содержание нуклеотидов GC в последовательности ITS 1 у представителей родов трибы *Sileneae*. Названия родов указаны согласно системе Н. Н. Цвелёва (2001), обозначены по первым шести буквам.

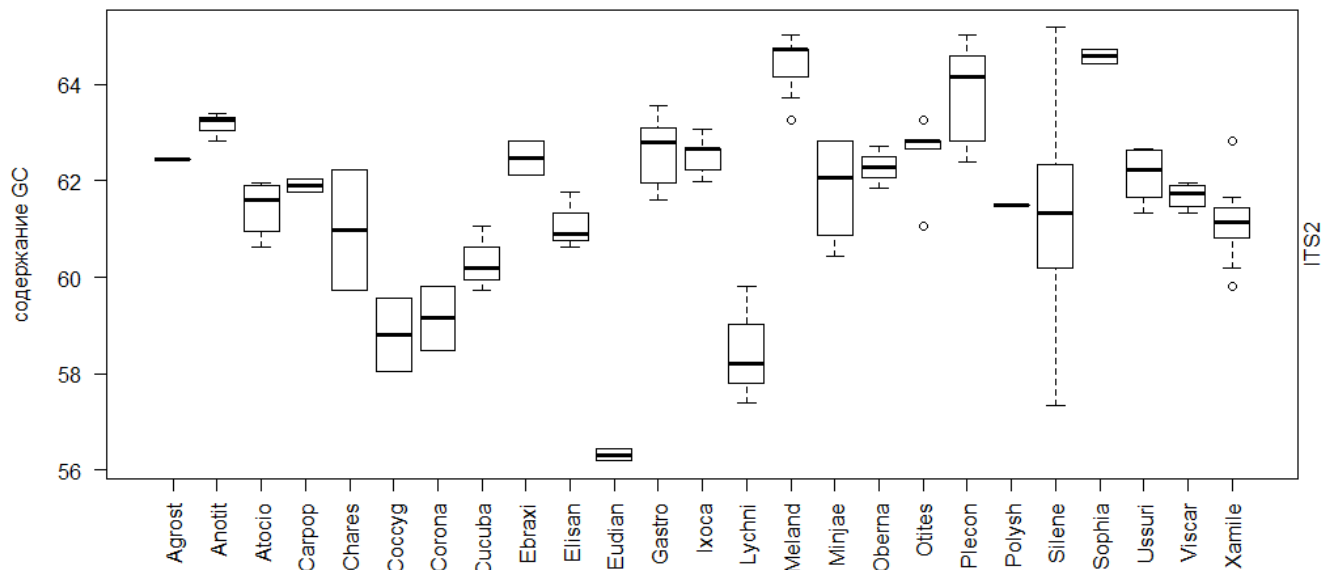


Рис. 2. Процентное содержание нуклеотидов GC в последовательности ITS 2 у представителей родов трибы *Sileneae*. Названия родов указаны согласно системе Н. Н. Цвелёва (2001), обозначены по первым шести буквам.

мер, *Eudianthe* характеризуется очень низким содержанием GC и в ITS 1, и в ITS 2. На филогенетическом дереве этот род занимает базальное положение (Oxelman et al., 2001). Кроме того, у его представителей обнаружен особый тип ультраструктуры перикарпия (Кравцова, Романова, 2015). Значительные различия в содержании CG у видов одного рода маркируют таксоны, на которые следует обратить внимание и, возможно, подвергнуть ревизии. Например, два вида *Charesia* сильно друг от друга по содержанию GC в обоих спейсерах, и на филогенетическом дереве они не образуют монофилетичную группу. Ряд североамериканских смолёвок характеризуется низким содержанием GC, а на дереве они были близки к сибирским *Gastrolychnis* и *Ussuria*. Высокое содержание GC отмечается у *Sophianthe*, на дереве положение этого рода в подкладе спорных родов смолёвковой клады неопределённо.

Изучение ДНК приближает систематиков к построению естественной системы трибы *Sileneae*, но не может ответить на все ряд вопросы систематики и таксономии трибы. На деревьях можно выделить монофилетичные группы, соответствующие секциям или родам, но отношения внутри секций зачастую остаётся неясными из-за политомии. Поэтому важно привлекать новые признаки. Это могут быть и дополнительные признаки на основе изучения ДНК, например, GC-богатство маркерных последовательностей или особенности вторичной структуры в случае РНК-кодирующих участков. Не так давно стали появляться геномные исследования. Например, у представителей родов *Pleconax* и *Elisanthe* обнаружены митохондриальные геномы огромного для эукариот размера (Sloan et al., 2012; Wu et al., 2015). Это можно считать аргументом в пользу их выделения из рода *Silene*. Также важную информацию об эволюции трибы можно почерпнуть из работ по микроанатомическим исследованиям, таких как, например, работа Т. И. Кравцовой и, В. О. Романовой (2015).

Благодарности

Данное исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 16-34-01024 (мол-а) и подпрограммы РАН «Динамика генофондов».

ЛИТЕРАТУРА

- Арктическая флора СССР. Выпуск VI: семейства Caryophyllaceae – Ranunculaceae – Л.: Наука, 1971. – 247 с.
Белкин Д. Л. Род *Silene* L. (смолёвка) в Алтайской горной стране // *Turczaninowia*, 2009. – Т. 12, вып. 3–4. – С. 5–16.
Кравцова Т. И., Романова В. О. Ультраскульптура поверхности перикарпия у видов трибы *Sileneae* (Caryophyllaceae) в связи с её систематикой // *Бот. журн.*, 2015. – Т. 100, № 3. – С. 209–225.
Лазьков Г. А. Род *Silene* L. (Caryophyllaceae) во флоре Евразии // флора Евразии: систематика, распространение, история: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. – СПб., 2003. – 38 с.

Лазьков Г. А. Семейство Гвоздичные (Caryophyllaceae) во флоре Кыргызстана. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 272 с.

Михайлова Ю. В., Крапивская Е. Е., Родионов А. В. Молекулярно-филогенетическое исследование самостоятельности рода *Xamilenis* Raf. в составе трибы *Sileneae* // Экол. генет., 2014. – Т. 12, № 4. – С. 52–60.

Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1996. – Т. 8. – 370 с.

Флора Восточной Европы. Т. XI. Покрытосеменные. Двудольные. – М.–СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 536 с.

Флора Сибири. Том 6: Portulacaceae – Ranunculaceae. – Новосибирск: Наука, 1993. – 310 с.

Цвелёв Н. Н. О родах трибы смолёвковых (*Sileneae* DC., Caryophyllaceae) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. – 2001. – Т. 33. – С. 90–113.

Burleigh J. G., Holtsford T. P. Molecular Systematics of the Eastern North American *Silene* (Caryophyllaceae): evidence from nuclear ITS and chloroplast *trnL* intron sequences // Rhodora, 2003. – Vol. 105. – P. 76–90.

Erixon P., Oxelman B. Reticulate or tree-like chloroplast DNA evolution in *Sileneae* (Caryophyllaceae)? // Mol. Phylogenet. Evol., 2008. – Vol. 48. – P. 313–325.

Flora of North America. North of Mexico. Volume 5. Magnoliophyta: Caryophyllidae, part 2. – New York, Oxford: Oxford University Press, 2005. – 690 p.

Frajman B., Eggens F., Oxelman B. Hybrid origin and homoploid reticulate evolution within *Heliosperma* (*Sileneae*, Caryophyllaceae) – a multigene phylogenetic approach with relative dating // Syst. Biol., 2009. – Vol. 58. – P. 328–345.

Hörandl E., Stuessy T. F. Paraphyletic groups as natural units of biological classification // Taxon, 2010. – Vol. 59, No. 6. – P. 1641–1653.

Oxelman B., Liden M. Generic boundaries in the tribe *Sileneae* (Caryophyllaceae) as inferred from nuclear rDNA sequences // Taxon, 1995. – Vol. 44. – P. 525–542.

Oxelman B., Liden M., Berglund D. Chloroplast *rps16* intron phylogeny of the tribe *Sileneae* (Caryophyllaceae) // Plant Syst. Evol., 1997. – Vol. 206. – P. 393–410.

Oxelman B., Liden M., Rabeler R.K., Popp M. A revised generic classification of the tribe *Sileneae* (Caryophyllaceae) // Nord. J. Bot., 2001. – Vol. 20, No. 6. – P. 743–748.

Wu Z., Cuthbert J. M., Taylor D. R., Sloan D. B. The massive mitochondrial genome of the angiosperm *Silene noctiflora* is evolving by gain or loss of entire chromosomes // PNAS, 2015. – Vol. 112. – P. 10185–10191.

МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

УДК 58.03:582.734.4

Влияние светового режима на рост и сезонное развитие растений лабазника вязолистного (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.)

Influence of light regime on the growth and seasonal development of meadowsweet plants (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.)

Е. С. Васфилова, О. Е. Сушенцов

E. S. Vasfilova, O. E. Sushentsov

Ботанический сад Уральского отделения РАН, Россия, г. Екатеринбург, 620144, ул. 8 Марта, 202а
Email: euvvas@mail.ru, oleg.sushentsov@yandex.ru

Реферат. Изучено влияние светового режима на сезонное развитие и морфологические признаки растений лабазника вязолистного (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) в условиях культуры в Ботаническом саду УрО РАН. Установлено, что повышенная освещенность растений приводит к достоверному ускорению их сезонного развития, более раннему наступлению ряда фенофаз; освещенность наиболее сильно влияла на начальные этапы развития генеративных побегов. На теневых участках наблюдался значительный выпад пересаженных растений, тогда как на световых участках он отсутствовал. Изучение влияния светового режима на морфологические признаки показало достоверное уменьшение высоты растений и длины их вегетативной части при повышенной освещенности. Различия в степени опушения листьев (являющиеся ключевыми для разграничения л. обнаженного и л. вязолистного) между растениями светового и теневого участков оказались недостоверными во все годы исследования.

Summary. The effect of light conditions on the seasonal development and morphological characteristics of the meadowsweet plants (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) in a culture in the botanical garden of Ural Branch of RAS was investigated. It was found that the increased illuminance of plants leads to a significant acceleration of their seasonal development, earlier onset of a number of phenophases; illuminance most strongly influenced the initial stages of development of the generative shoots. On the shady plot there was a significant dying off of transplanted plants, while on the lightened plot he was absent. The study of the influence of light regime on the morphological characteristics showed a significant decrease in plant height and the length of their vegetative parts at high illuminance. Differences in the degree of pubescence of leaves (which are crucial for distinguishing *Filipendula denudata* and *F. ulmaria*) between plants on the lightened and shady plots were nonsignificant during all years of the study.

Лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) – крупное многолетнее травянистое растение, широко используемое в научной и народной медицине России и европейских стран. Это полиморфный вид со сложной популяционной структурой и наличием внутривидовых подразделений неясного таксономического ранга. Большинство авторов (Камелин, 2001; Куликов, 2010 и др.) выделяют в пределах данного вида две формы (или два подвида), которые различаются по особенностям опушения листьев: у *F. denudata* (J. et C. Presl) Hayek (лабазника обнаженного) листья сверху и снизу одного цвета, голые, либо снизу только по жилкам слабо прижато-волосистые; у *F. ulmaria* s. str. листья опушены с нижней стороны белым или сероватым войлочком. Некоторые исследователи рассматривают этот таксон в качестве самостоятельного вида (Юзепчук, 1941; Сергиевская, 1965). Часть авторов (Шанцер, 1989) не признает существования внутривидовых различий, считая, что вышеуказанные особенности листьев обусловлены только экологическими причинами. Известно, что *F. denudata* произрастает в условиях затенения и повышенной влажности воздуха и почвы, а *F. ulmaria* s. str. встречается в более освещенных и сухих местообитаниях, что может способствовать развитого интенсивного опушения листьев у растений второго таксона.

В связи с этим представляет интерес выяснение того, насколько сильно экологические факторы, в частности особенности светового режима, могут влиять на сезонное развитие и морфологические признаки растений л. вязолистного.

Материалы и методы

Отрезки корневищ растений л. вязолистного переносили в Ботанический сад УрО РАН из природных популяций на территории Свердловской области. В первом варианте опыта материал был взят из «чистой» популяции, т.е. содержащей растения только *F. ulmaria* s. str.; корневища растений лабазника, культивируемых в течение девяти лет после переноса из природных условий (с 2001 по 2009 г.), делили пополам; одну часть каждого корневища высаживали на освещенное место (световой участок № 1), другую – в условия затенения (теневого участок № 1).

Во втором варианте опыта материал брали в 2012 г., как из «чистых» популяций *F. ulmaria* s. str., так и из «смешанных» популяций, т.е. содержащих растения *F. ulmaria* s. str. и *F. denudata*. Каждое взятое из природы корневище сразу же после переноса делили на две части, одну из которых высаживали на хорошо освещенную территорию (световой участок № 2), а другую – в условия сильного затенения (теневого участка № 2). Таким образом, в каждом из вариантов опыта на световом и теневом участках растения были генетически идентичны.

В 2011–2015 гг. в течение каждого вегетационного периода у каждой особи отмечали сроки наступления следующих фенофаз: отрастание розеточных листьев, отрастание удлиненных (генеративных) побегов, бутонизация. Фенофазы начала цветения, начала созревания семян сравнивали на световом и теневом участках только в 2011–2013 гг., поскольку в 2014–2015 гг. в связи с неблагоприятными условиями соответствующих вегетационных периодов на теневом участке цветение было очень слабым, а плодоношение практически отсутствовало. Обработку данных фенологических наблюдений проводили по методике Г.Н. Зайцева (1978), предусматривающей перевод календарных дат в числовой ряд, что дает возможность проводить статистическую обработку данных фенологических наблюдений. Для наглядного представления данных в таблице 1 результаты статистической обработки (средние арифметические и их ошибки) снова переводили в календарные даты.

Морфологические показатели определяли в период цветения растений (июль). Сравнение растений на световом и теневом участках проводили с использованием непараметрического критерия Вилкоксона (парных сравнений) для зависимых (коррелированных) выборок небольшого объема.

Результаты и обсуждение

Установлено, что повышенная освещенность растений приводит к достоверному ускорению их сезонного развития, более раннему наступлению ряда фенофаз. Во всех случаях, когда были отмечены статистически значимые различия по срокам наступления фенофаз между растениями на световом и теневом участках (в первом варианте опыта), растения на световом участке вступали в данное фенологическое состояние раньше, чем на теневом (табл. 1).

Наиболее устойчиво проявлялось различие в сроках наступления бутонизации; оно отмечено во все годы наблюдений. При этом в первом варианте опыта растения на световом участке № 1 опережали растения на теневом участке № 1 по началу бутонизации на 5–9 дней. В трех вегетационных сезонах из четырех (кроме 2014 г.) отмечено достоверно более раннее отрастание удлиненных генеративных побегов у растений на световом участке по сравнению с теневым – на 4–9 дней. Таким образом, освещенность наиболее сильно влияла на начальные этапы развития генеративных побегов. В 2014 и 2015 гг., вегетационные сезоны отличались очень большим количеством осадков и, очевидно, пониженной освещенностью опытных участков, что привело к сильному угнетению цветения и плодоношения растений на теневом участке в первом варианте опыта. Во втором варианте опыта в неблагоприятные сезоны 2014–2015 гг. у растений обоих таксонов генеративные побеги вообще не развивались, а отрастание розеточных листьев на теневом участке проходило с запаздыванием на 12–15 дней.

Аналогичные данные приводит О.А. Рожанская (1984) для природных популяций лабазника, отмечая, что на сильно увлажненных почвах и в условиях затенения все фенофазы наступают на несколько дней позже, чем на открытых и более сухих местах. Она связывает это явление с пониженной температурой воздуха и почвы в затененных и повышено увлажненных местообитаниях по сравнению с открытыми и более сухими местами. Более низкие температуры приводят к замедлению темпов развития.

В нашем опыте на теневых участках в первом и втором вариантах наблюдался значительный выпад пересаженных растений. Так, в первом варианте опыта он составил 25 % за все годы наблюдений (2010–2015 гг.), а во втором варианте опыта через три года на теневом участке выпало 60 % растений л. вязолистного и 30 % особей л. обнаженного. На световых участках в обоих вариантах выпад отсутствовал.

Таблица 1

Сроки наступления фенофаз у растений лабазника вязолистного на световом и теневом участках (первый вариант опыта)

Участок	Год	Отрастание розеточных листьев	Отрастание удлиненных побегов	Бутонизация	Начало цветения	Начало созревания семян
Световой	2011	25 апреля	Нет данных	9 июня ± 1 день	6 июля ± 1 день	6 сентября ± 1 день
Теневой		29 апреля ± 2 дня		15 июня ± 2 дня	9 июля ± 2 дня	21 сентября ± 3 дня
Световой	2012	20 апреля	15 мая ± 1 день	2 июня ± 1 день	22 июня ± 1 день	24 августа ± 3 дня
Теневой		20 апреля	19 мая ± 1 день	10 июня ± 2 дня	1 июля ± 2 дня	20 августа ± 2 дня
Световой	2013	22 апреля ± 1 день	23 мая ± 1 день	15 июня ± 1 день	7 июля ± 1 день	16 сентября ± 3 дня
Теневой		24 апреля ± 1 день	27 мая ± 1 день	20 июня ± 2 дня	11 июля ± 3 дня	15 сентября ± 9 дней
Световой	2014	23 апреля ± 1 день	22 мая ± 1 день	10 июня ± 1 день	6 июля ± 1 день	10 сентября ± 3 дня
Теневой		3 мая ± 1 день	27 мая ± 2 дня	19 июня ± 3 дня	Цвели только 2 особи	Плодоносила только 1 особь
Световой	2015	21 апреля ± 2 дня	19 мая ± 1 день	11 июня ± 2 дня	30 июня ± 3 дня	9 сентября ± 3 дня
Теневой		23 апреля ± 1 день	28 мая ± 3 дня	18 июня ± 1 день	Цвели только 2 особи	Плодоносила только 1 особь

Примечание. Жирным шрифтом выделены даты наступления фенофаз, достоверно различающиеся у растений на световом и теневом участках.

Таким образом, полученные данные позволяют говорить о стимулирующем влиянии освещенности на скорость сезонного развития и устойчивость растений *F. ulmaria* s. l.

Изучение влияния светового режима на морфологические признаки в первом варианте опыта показало достоверное уменьшение высоты растений, и длины их вегетативной части (от основания стебля до первого генеративного побега 2-го порядка) при повышенной освещенности (табл. 2); эта закономерность отмечалась в течение нескольких вегетационных сезонов. Как известно, данные морфологические показатели в большой степени определяются внешними (экологическими) факторами, что объясняет значительное влияние светового режима на их значения у растений л. вязолистного.

На световом участке отмечалось также в 2010 г. значимое уменьшение диаметра цветка, а в 2013 г. – снижение количества стеблевых листьев.

Таблица 2

Значения некоторых морфологических признаков растений лабазника вязолистного на световом и теневом участках (первый вариант опыта)

Участок	Год	Высота растений, см	Длина вегетативной части, см
Световой	2010	143,3 ± 5,2	92,5 ± 6,5
Теневой		186,5 ± 6,6	120,7 ± 4,7
Световой	2012	147,0 ± 2,1	108,5 ± 3,6
Теневой		187,7 ± 7,7	148,5 ± 8,0
Световой	2013	146,6 ± 7,6	123,0 ± 5,3
Теневой		172,4 ± 5,6	152,8 ± 3,6

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения морфологических признаков, достоверно различающиеся у растений на световом и теневом участках.

Отмечены единичные случаи исчезновения опушения нижней стороны листьев у растений л. вязолистного на теневом участке (первый вариант опыта). Оценить достоверность различий в степени опушения листьев (являющихся ключевыми для разграничения л. обнаженного и л. вязолистного) между растениями светового и теневого участков на имеющемся объеме материала не представляется возможным, поскольку наличие или отсутствие значимых различий в данном случае зависит от способа кодировки признака и выбранного статистического метода. Этот вопрос требует дальнейшего изучения на большем объеме материала.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке Комплексной программы Уральского отделения РАН, проект № 15–12–4–35 «Анатомо-морфологическая и биохимическая изменчивость лекарственных растений Урала на организменном и популяционно-видовом уровнях как основа их эффективного использования».

ЛИТЕРАТУРА

- Зайцев Г. Н.** Фенология травянистых многолетников. – М.: Наука, 1978. – 149 с.
- Камелин Р. В.** Лабазник, Таволга – *Filipendula* Mill. // Флора Восточной Европы. Т. 10. Покрытосеменные, Двудольные. – СПб.: «Мир и семья», 2001. – С. 314–317.
- Куликов П. В.** Определитель сосудистых растений Челябинской области. – Екатеринбург: УрО РАН, 2010. – 968 с.
- Рожанская О. А.** Экологические и биологические свойства лабазника вязолистного *Filipendula ulmaria*: дис. ... канд. биол. наук. – М., 1984. – 215 с.
- Сергиевская Е. В.** Подрод *Ulmaria* Moench рода *Filipendula* Adans. на территории СССР и распространение его видов // Ареалы растений флоры СССР. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. – С. 179–190.
- Шанцер И. А.** О географической изменчивости и эволюции *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. и близких видов // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 1989. – Т. 94, вып. 6. – С. 59–69.
- Юзепчук С. В.** Род Лабазник – *Filipendula* Adans. // Флора СССР. – М. – Л., 1941. – Т. 10. – С. 279–289.

УДК 581.4:582.542.1

Обзор фитолитов некоторых видов диких и культурных злаков Phytoliths overview of some species of wild and cultivated grasses

Н. Ю. Сперанская, М. Ю. Соломонова

N. Yu. Speranskaya, M. Yu. Solomonova

Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, г. Барнаул, 656049, e-mail: speranskaj@mail.ru; solomonova@edu.asu.ru

Реферат. В статье представлены результаты изучения фитолитов в злаках, произрастающих на территории Евразии, в основном постсоветского пространства. Приведен обзор специфических морфотипов фитолитов у различных видов злаков. Статья содержит фотографии в световой микроскоп наиболее распространенных форм фитолитов среди изученных видов. Основными морфотипами у исследованных злаков являются: конусовидные частицы, трапециевидные короткие частицы, трихомы, трапециевидные полилопастные частицы, волнистые пластинки и трапеции, а также двулопастные короткие частицы.

Summary. The article presents research results of grasses phytoliths, which grow on the territory of Eurasia, generally in the post-Soviet space. Specific morphotypes of phytoliths for various species were brought. The article has photos in the light microscope of most common forms of phytoliths, which were explored. The main morphotypes of researched grasses are trapeziform short cells, trapeziform polylobates, trapeziform sinuates, rondels, trichomes and bilobate short cells.

Введение

Фитолиты – это специфические кремневые частицы, образующиеся в растениях в результате биоминерализации. Биоминерализация – это общий процесс, свойственный всему живому. Выделяют четыре основных минерала, продуцируемых живыми организмами: кальцит, арагонит, апатит и опал. Практически все организмы способны накапливать кремнезем. Кремний входит в состав панцирей диатомовых водорослей и играет важную роль на ранних этапах их онтогенеза. Также описана роль соединений кремния для других групп водорослей (Айлер, 1982).

Большую роль кремний играет в организме растений. Оптимизация кремневого питания способствует повышению устойчивости растений к биогенным и абиогенным стрессам. Содержание кремния в растениях различно. В луговых и степных фитоценозах максимальное содержание кремния наблюдается в злаках, осоках и представителях семейства ситниковых. В лесных сообществах много кремния содержат листья папоротников, а самыми крупными его накопителями на лугах являются представители семейства хвощей (Колесников, 2001).

Практически все исследователи выделяют злаки, как рекордсмены в продуцировании и индикационной значимости фитолитов. Наибольшее количество специфических форм фитолитов образуется у злаков в эпидермисе. В первую очередь окремневают основные клетки эпидермиса: длинные и короткие; встречаются также окремнения устьичных клеток, волосков опушения (трихом), а также крупных пузыревидных клеток, отвечающих за сворачивание листьев (Воронков и др., 1970; Гольева, 2001; Лотова, 2001). В результате образуются фитолиты разнообразной формы: трапециевидные короткие, конусовидные, полилопастные, двулопастные, крестообразные и седловидные.

Целью представленного исследования явился обзор форм фитолитов некоторых злаков на территории Евразии. В рамках данной работы были изучены фитолиты эпидермиса злаков специфической формы, исключая длинные частицы.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужил гербарий культурных растений и их сородичей предоставленный Всероссийским институтом растениеводства им. Вавилова Н.И. (г. Санкт-Петербург), а также растения собранные в коллекции Алтайского НИИ сельского хозяйства (г. Барнаул). Сбор растений для изучения фитолитов производится в конце лета или в начале осени, в момент наибольшей степени окремнения тканей.

Работа проводилась на базе лаборатории мониторинга геосферно-биосферных процессов АлтГУ. Фитолиты извлекались из растительных образцов по методом сухого озоления по А.А. Гольевой (2001) с небольшими изменениями.

Всего были исследованы фитолиты 64 видов злаков. Получено 126 проб, которые просматривались на световом микроскопе Olympus BX-51, фотографировались с помощью цифровой камеры Olympus XC-50 и ПО cellSens Standart. Название морфотипов фитолитов даны в соответствии с международной номенклатурой ICPN (2005).

Результаты и их обсуждение

Усеченные конусовидные частицы (рис. 1), которые, как правило, образуются у видов п.сем. *Pooideae* встречаются у большинства видов в различном количестве: *Agropyron cristatum*, *A. trichophorum*, *A. pectinatum*, *Agrostis gigantea*, *A. vinealis*, *Aegilops cylindrica*, *A. juvenalis*, *Alopecurus arundinaceus*, *Anthoxanthum odoratum*, *Avena strigosa*, *Beckmannia syzigachne*, *Botriochloe ischaemum*, *Bromopsis inermis*, *Bromus danthoniae*, *B. kopetdagensis*, *B. oxyodon*, *Calamagrostis epigeios*, *Critesion jubatum*, *Cutandia memphitica*, *Elymus exelsus*, *E. gmelinii*, *Elytrigia repens*, *Eragrostis pilosa*, *Festuca pratensis*, *F. pseudovina*, *Hordeum spontaneum*, *Koeleria cristata*, *Leymus angustus*, *L. dasystachys*, *Melica inaequiglumis*, *Panicum antidotale*, *P. miliaceum*, *Phleum paniculatum*, *Pennisetum orientale*, *Piptatherum holciforme*, *Poa bulbosa*, *P. macrocalyx*, *P. pratensis*, *Psathyrostachys juncea*, *Setaria viridis*, *Stipa capillata*, *S. hohenackeriana*, *S. korshinsky*, *S. lessingiana*, *S. lingua*, *S. turcomanica*, *S. pennata*, *Stipagrostis pennata*, *Triarrhena succhariflora*, *Triticum aestivum*. Важной эколого-ценотической особенностью фитолитов этой формы является их большое количество в почвах степных фитоценозов (Гольева, 2001, Соломонова и др., 2013). Также было отмечено их высокой обилие у видов рода *Stipa* (Сперанская и др., 2014).

Фитолиты в форме трихом (рис. 2), которые различными исследователями указаны как признаки луговых и лесных злаков (Гольева, 2001; Сперанская и др., 2013) отмечены у сравнительно небольшого числа видов: *Agropyron trichophorum*, *A. pectinatum*, *Agrostis gigantea*, *A. vinealis*, *Alopecurus arundinaceus*, *Alopecuropsis textilis*, *Beckmannia syzigachne*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Critesion jubatum*, *Elymus exelsus*, *E. gmelinii*, *Elytrigia repens*, *Eragrostis pilosa*, *Festuca pratensis*, *Koeleria cristata*, *Leymus angustus*, *L. dasystachys*, *Poa macrocalyx*, *Setaria viridis*, *Stipa capillata*, *Stipa korshinsky*, *Stipa pennata*. Следует отметить, что имеются статистические данные, указывающие на зависимость количества продуцируемых злаком трихом от увлажнения (Соломонова и др., 2014).

Также отмечена зависимость от индекса увлажнения продуцирования следующих форм – трапециевидных коротких частиц (Соломонова и др., 2015). Этот морфотип в большей степени присущ степным

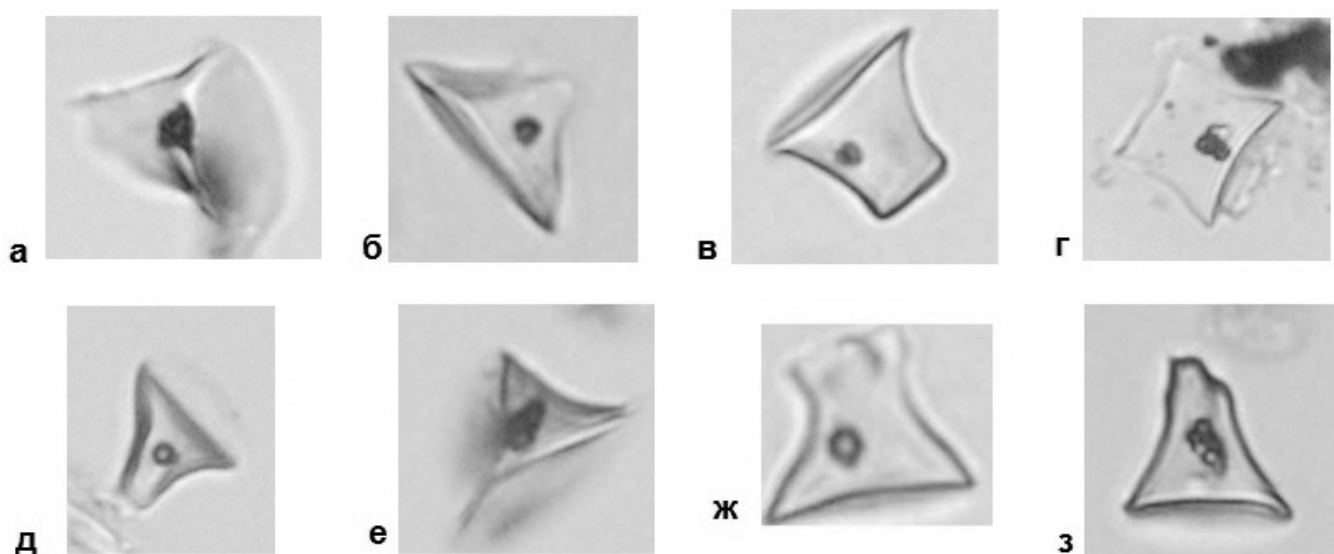


Рис. 1. Конусовидные частицы (фото в световой микроскоп): а) *Agropyron cristatum*, б) *Alopecurus arundinaceus*, в) *Anthoxanthum odoratum*, г) *Avena strigosa*, д) *Critesion jubatum*, е) *Hordeum spontaneum*, ж) *Stipa lessingiana*, з) *Stipagrostis pennata*.

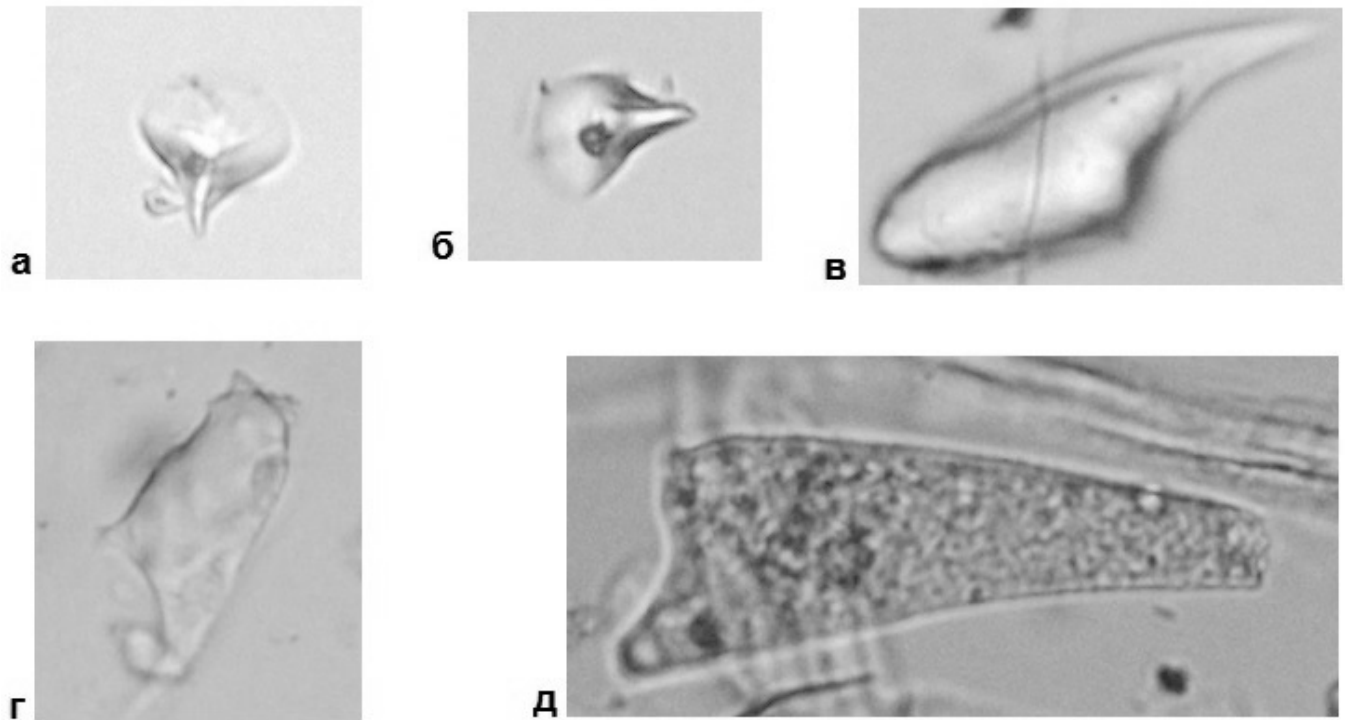


Рис. 2. Трихомы (фото в световой микроскоп): а) *Agropyron trichophorum*, б) *Critesion jubatum*, в) *Eragrostis pilosa*, г) *Leymus angustus*, д) *Poa macrocalyx*.

злакам, однако есть систематически обусловленные исключения (*Festuca*). Фитолиты этой формы (рис. 3, а–г) продуцируются у следующих видов: *Agropyron cristatum*, *A. pectinatum*, *Agrostis gigantean*, *A. vinealis*, *Aegilops juvenalis*, *A. cylindrica*, *Apera interrupta*, *Avena strigosa*, *Botriochloe ischaemum*, *Bromopsis inermis*, *Bromus commutatus*, *Calamagrostis epigeios*, *Critesion jubatum*, *Echinochloa oryzoides*, *Elymus exelsus*, *E. gmelinii*, *Elytrigia repens*, *Eragrostis pilosa*, *Festuca pratensis*, *F. pseudovina*, *Hordeum spontaneum*, *Koeleria cristata*, *Leymus angustus*, *L. dasystachys*, *L. racemosus*, *Piptatherum holciforme*, *Poa pratensis*, *Psathyrostachys juncea*, *Setaria viridis*, *Sorghum alnum*, *Stipa capillata*, *S. hohenackeriana*, *S. korshinsky*, *S. lessingiana*, *S. lingua*, *S. pennata*, *S. tortilis*, *S. turcomanica*, *Stipagrostis pennata*, *Triarrhena succhariflora*, *Trisetum flavescens*, *Triticum aestivum*. Фитолиты этой формы в большом количестве встречаются в степных фитоценозах (Гольева, 2001; Силантьева и др., 2014).

Считается, что трапециевидные волнистые частицы и волнистые пластинки (рис. 3, д–ж) в большом количестве производятся видами родов *Koeleria* и *Agropyron* (Киселева, 1989). Тем не менее, существуют и другие злаки, продуцирующие этот морфотип: *Agropyron cristatum*, *A. pectinatum*, *Agrostis vinealis*, *Alopecurus arundinaceus*, *A. textilis*, *Apera interrupta*, *Avena fatua*, *Bromopsis inermis*, *Bromus commutatus*, *Elymus exelsus*, *E. gmelinii*, *Festuca pseudovina*, *Koeleria cristata*, *Melica inaequiglumis*, *Poa bulbosa*, *P. macrocalyx*, *Sclerochloa dure*, *Stipa lingua*, *Setaria viridis*.

Двулопастные короткие частицы (рис. 4, а–д) образуются у злаков подсемейства *Panicoideae*, для которых являются систематически, экологически и климатически обусловленной формой (Twiss, 1992; Bremond et al., 2005; Bremond et al., 2008; Сперанская и др., 2013). Существуют также специфические варианты этого морфотипа, характерные для подсемейства *Pooideae* (Сперанская и др., 2014). Двулопастные формы фитолитов отмечены у следующих злаков: *Agrostis gigantean*, *Botriochloe ischaemum*, *Calamagrostis epigeios*, *Echinochloa oryzoides*, *Enneapogon persicus*, *Eragrostis pilosa*, *Eriochloa villosa*, *Pennisetum orientale*, *Setaria viridis*, *Stipa tortilis*, *S. pennata*, *Triarrhena succhariflora*, *Triticum aestivum* var *lutescens*.

Полилопастные трапециевидные частицы (рис. 4, е–и) чаще всего указываются как систематический признак подсемейства *Pooideae* (Lu, Liu, 2003). Отмечено их большое количество у луговых и лесных злаков юга Западной Сибири (Сперанская и др., 2013). Эти фитолиты образуются у следующих видов: *Agrostis gigantean*, *A. vinealis*, *Alopecurus arundinaceus*, *Beckmannia syzigachne*, *Bromopsis inermis*, *Bromus danthoniae*, *B. kopetdagensis*, *B. sterilis*, *B. tectorum*, *Calamagrostis epigeios*, *Critesion jubatum*, *Echinochloa oryzoides*,

Eriochloa villosa, *Festuca pratensis*, *Leymus angustus*, *Melica inaequiglumis*, *Poa bulbosa*, *P. macrocalyx*, *Setaria viridis*, *Sorghum almum*, *Stipa hohenackeriana*, *S. tortilis*, *Triarrhena succhariflora*, *Trisetum flavescens*.

У незначительного количества видов встречаются крестообразные короткие частицы: *Eriochloa villosa*, *Echinochloa oryzoides*. У некоторых видов встречаются седловидные частицы *Agrostis vinealis*, *Bromopsis inermis*, *Stipa korshinsky*, *Festuca pseudovina*.

Заключение

Таким образом, наиболее распространенным морфотипом фитолитов среди изученных видов являются усеченные конусовидные частицы, они отмечены у 50-ти видов из 64-х. Также очень часто встречаются

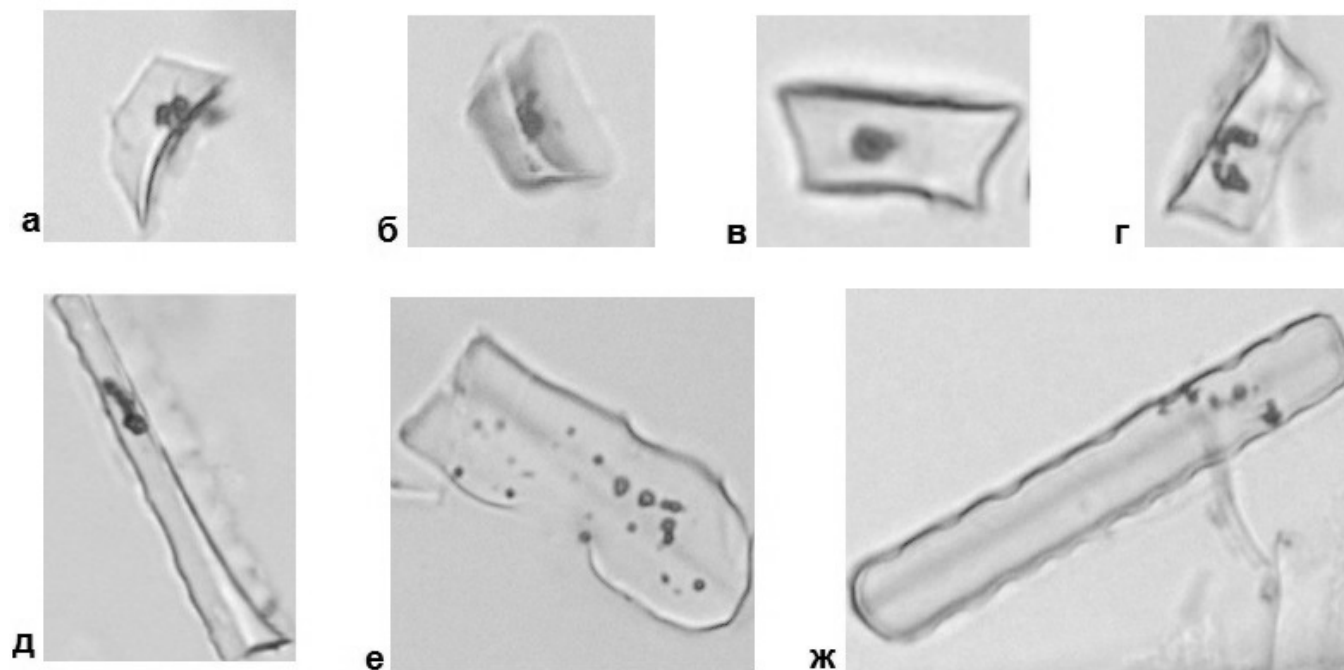


Рис. 3. Трапециевидные частицы и волнистые пластинки (фото в световой микроскоп): трапециевидные короткие частицы: а) *Agropyron cristatum*, б) *Leymus racemosus*, в) *Stipagrostis pennata*, г) *Trisetum flavescens*; трапециевидная волнистая частица: д) *Agropyron cristatum*; волнистые пластинки: е) *Alopecurus arundinaceus*, ж) *Alopecurus textilis*.

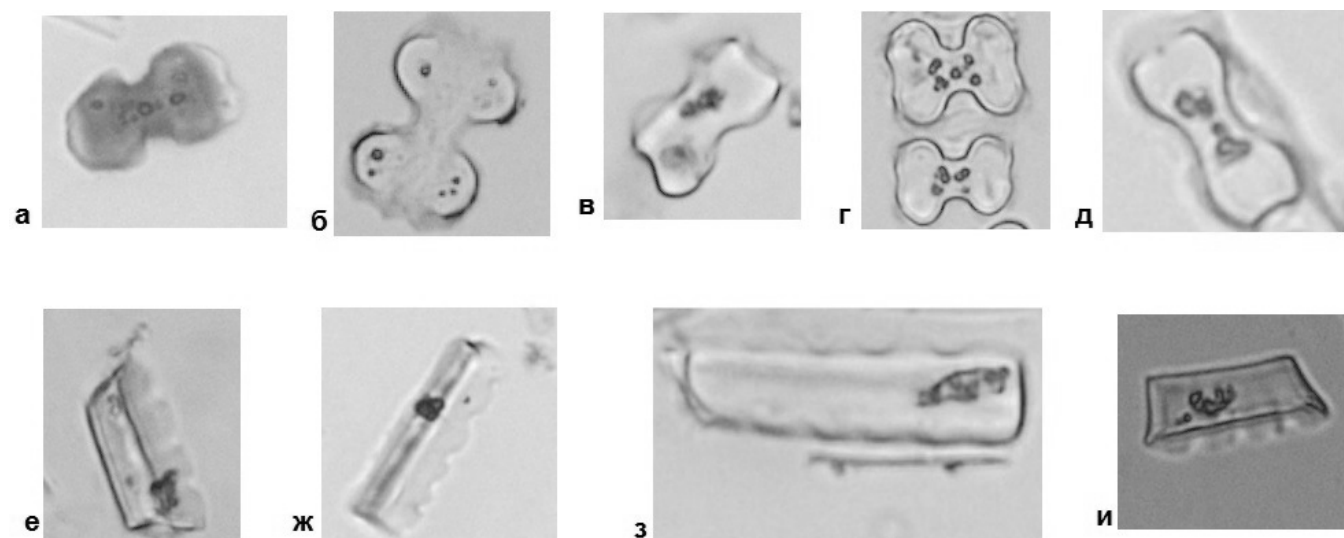


Рис. 4. Двулопастные короткие частицы (а–д) и полилопастные трапециевидные частицы (е–и), (фото в световой микроскоп): а) *Botriochloe ischaemum*, б) *Echinochloa oryzoides*, в) *Eragrostis pilosa*, г) *Eriochloa villosa*, д) *Triticum aestivum* var *lutescens*, е) *Beckmannia syzigachne*, ж) *Bromus tectorum*, з) *Poa macrocalyx*, и) *Trisetum flavescens*.

ся трапециевидные короткие частицы. Трихомы и полилопастные трапециевидные частицы образуют 16 видов. У некоторых злаков отмечены двуллопастные короткие частицы. Наиболее редкими формами фитолитов у исследованных видов являются крестообразные и седловидные короткие частицы.

ЛИТЕРАТУРА

- Айлер Р.* Химия кремнезема: Пер с англ. – М.: Мир, 1982. – Ч. 2. – 712 с.
- Воронков М. Г., Зелчан Г. И., Лукевич Э. Я.* Кремний в жизни. – Рига: Зинатне, 1978. – 350 с.
- Гольева А. А.* Микробиоморфные комплексы природных и антропогенных ландшафтов. – М: URSS, 2008. – 240 с.
- Киселева Н. К.* Фитолитный анализ зоогенных отложений и погребенных почв // История степных экосистем Монгольской Народной Республики. – М: Наука, 1989. – С. 15–36.
- Колесников М. П.* Формы кремния в растениях // Успехи биологической химии / РАН, Институт биохимии им. А.Н. Баха. – М., 2001. – Т. 41. – 331 с.
- Лотова Л. И.* Морфология и анатомия высших растений. – М.: Едиториал УРСС, 2001. – С. 528 с.
- Силантьева М. М., Митус А. А., Соломонова М. Ю., Сперанская Н. Ю.* Диагностическая роль морфометрических параметров трапециевидных коротких частиц в фитолитном анализе степных сообществ Кулунды // Известия АлтГУ, 2014. – № 3/2 (83). – С. 75–79.
- Соломонова М. Ю., Силантьева М. М., Сперанская Н. Ю.* Реконструкция растительного покрова мест археологических работ: Новоильинка–3 и Нижняя Каянча (Алтайский край), Тыткескень–2 (Республика Алтай) // Приволжский научный вестник, 2013. – № 10 (26). – С. 10–16.
- Соломонова М. Ю., Сперанская Н. Ю., Силантьева М. М.* Значение морфометрических и качественных характеристик фитолитов (на примере трихом) для реконструкции трансформации пастбищных экосистем // Вестник алтайской науки, 2014. – № 4 (22). – С. 186–191.
- Соломонова М. Ю., Сперанская Н. Ю., Силантьева М. М., Митус А. А.* Встречаемость фитолитов в форме трапециевидных коротких частиц у злаков различных эколого-ценотических групп юга Западной Сибири // 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 АлтГУ, 2015. – С. 295–300.
- Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Силантьева М. М.* Разнообразие фитолитов ковылей (*Stipa*) юга Западной Сибири // Известия АлтГУ, 2014. – № 3/1 (83). – С. 89–94.
- 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.
- International Code for Phytolith Nomenclature. ICPN Working Group: Madella M., Alexandre A., Ball T. // *Annals of Botany*, 2005. – Vol. 96. – P. 253–260.
- Lu H., Liu K-b.* Phytoliths of common grasses in the coastal environments of southeastern USA // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2003. – Vol. 58. – P. 587–600.
- Bremond L., Alexandre A., Peyron O., Guiot J.* Grass water stress estimated from phytoliths in West Africa // *Journal of Biogeography (J. Biogeogr.)*, 2005. – Vol. 32. – P. 311–327.
- Bremond L., Alexandre A., Ve'lab E., Guiota J.* Advantages and disadvantages of phytolith analysis for the reconstruction of Mediterranean vegetation: an assessment based on modern phytolith, pollen and botanical data (Luberon, France) // *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2004. – Vol. 129. – P. 213–228.
- Twiss P. C.* Predicted world distribution of C3 and C4 grass phytoliths // *Phytoliths systematics: emerging issues. Advance Archaeological Museum Science / Rapp G.R., Mulholland S.C. (Eds.)*. – Plenum Press, New York, 1992. – Vol. 1. – P. 113–128.

УДК 581.162.1:581.331.2:582.973+634.1.054

**Биология опыления и проявление партенокарпии
у *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae)**
**Pollination biology and manifestation of parthenocarpy
in *Lonicera caerulea* (Caprifoliaceae)**

И. Г. Боярских

I. G. Boyarskikh

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: irina_2302@mail.ru

Реферат. Проведена оценка фертильности пыльцы, самоплодности и взаимоопыляемости у образцов жимолости синей разного эколого-географического и генетического происхождения при интродукции в лесостепи Приобья. На северо-востоке Китая изучены характеристики плодов гибридного сорта ‘Берель’ при разных условиях опыления. Результаты исследований показали значительное варьирование фертильности пыльцевых зерен, завязываемости плодов, их массы и количества семян при автогамии и в различных вариантах перекрестного опыления сортов жимолости синей. Впервые для *Lonicera caerulea* L. s. l. отмечено проявление партенокарпии на фоне массового хлороза листьев.

Summary. The fertility of pollen, self-fertilization and interpollination of blue honeysuckle cultivars of various origins in the Ob steppe were assessed. The characteristics of fruits of the cultivar ‘Berel’ in the northeast of China in different conditions of pollination were studied. The results obtained showed significant variations in pollen fertility, fruit set, their weight and seed quantity after autogamy and different variants of cross-pollinating cultivars of blue honeysuckle. The first time for the *Lonicera caerulea* L. s. l. we observed the appearance of parthenocarpy in conjunction with mass leaf chlorosis.

В настоящее время в мире растительное сырье служит источником получения более трети всех лекарственных веществ и практически всех биологически активных добавок (БАД) к пище. Большое количество работ, как в России, так и за рубежом посвящено поиску и использованию новых нетрадиционных растений в качестве источников биологически активных веществ для фармации или как компонентов БАД. Одним из таких видов является жимолость синяя (*Lonicera caerulea* L. s. l.) – высокоценная ягодная культура, её плоды и листья могут быть использованы как источник природных антиоксидантов, природных красителей и как функциональный компонент продуктов питания (Стрельцина и др., 2006; Боярских и др., 2011, 2014), а также представляют собой полезное дополнение для профилактики ряда хронических заболеваний, например, рака, сахарного диабета, сердечно-сосудистых и нейродегенеративных заболеваний (Jurikova et al., 2012). В связи с этим последние десятилетия во многих странах с умеренным климатом значительно активизировалось введение жимолости синей в культуру. Несмотря на большой интерес исследователей в разных странах к *L. caerulea*, практически не ведутся работы по репродуктивной биологии этого вида. Отсутствие знаний особенностей биологии опыления и оплодотворения приводит к серьезным ошибкам при реализации программ по широкому введению новой культуры в производство. Для промышленного выращивания или включения в селекцию чаще всего используют сорта, созданные в России. Обследование питомников провинции Хейлунцзян (Китай), проведенное нами в 2014 г. показало, что в промышленных масштабах размножается только один сорт российской селекции – ‘Берель’, выделенный по комплексу хозяйственно-ценных признаков в коллекционных насаждениях отдельных хозяйств на северо-востоке Китая. Этот сорт, получен в результате опыления отборной формы № 12–19 (‘Сириус’) из Рудного Алтая смесью пыльцы сортов камчатского происхождения – ‘Голубое веретено’, ‘Синяя птица’, ‘Лазурная’. Гибрид характеризуется комплексом выдающихся хозяйственно ценных признаков – высокой урожайностью (до 6,0 кг/куст), прочным прикреплением достаточно крупных (до 1,6 г) плодов хорошего вкуса (4,3 балла), ранним вступлением в плодоношение (на 3-й год после посадки), а также очень высоким содержанием биологически активных полифенолов. (Жолобова, Прищепина, 2003; Боярских и др., 2011). Известно, что *L. caerulea* относится к самобесплодным видам растений, при опылении пыльцой одного сорта плоды не завязываются совсем или завязываются в малом количестве мелкие бессемянные плоды (Плеханова, 1982). Односортные насаждения вели к практически полной бесплодности растений *L. caerulea*. Между тем, в отчетах одного из хозяйств уезда Му-

лин провинции Хейлунцзянь в поселке Гунхе, показывалось наличие урожая плодов на односортовой (сорт 'Берель') плантации жимолости синей. Это вызывало противоречие с полученными ранее данными по самоплодности *L. caerulea*. В данной работе представлены результаты изучения особенностей репродуктивной биологии *L. caerulea* – фертильность пыльцы, взаимоопыляемость, семенная продуктивность и масса плодов в различных вариантах опыления сортов. С целью изучения особенностей плодоношения сорта 'Берель' в условиях отсутствия перекрестного опыления, а также выявления возможных причин проявления самоплодности было организовано обследование плантаций жимолости синей в провинции Хейлунцзянь.

Исследования особенностей репродуктивной биологии проводились в г. Новосибирске в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (ЦСБС) в лесостепной зоне юга Западной Сибири. Материалом для исследований были производные отборной формы (о.ф.) 'Старт' из камчатской популяции (*L. caerulea* subsp. *kamtschatica* (Sevast.) Gladkova) – 'Голубое веретено', 'Синяя птица', 'Лазурная' и 'Герда'; сеянцы о.ф. 'Дельфин' из Приморского края (*L. caerulea* subsp. *venulosa* (Maxim.) Worosh.) – 'Томичка', 'Парабельская', 'Памяти Гидзюка', 'Васюганская' и 'Нарымская'; сеянцы дикорастущей жимолости из Рудного Алтая (*L. caerulea* subsp. *altaica* (Pall.) Gladkova) – 'Бархат', 'Салют', 'Галочка', 'Сириус', 'Селена', 'Огненный опал', а также гибрид между образцами алтайского и камчатского происхождения – 'Берель'. Завязываемость плодов, их массу и семенную продуктивность изучали при само- и перекрестном опылении 8 отдельно взятых сортов. Контролем служили варианты при естественном свободном опылении. Полевые опыты проводились в течение четырех лет. Все варианты опыления размещали на разных кустах сорта, в трехкратной повторности. Число двцветников – не менее 100 в каждой повторности. Для изоляции цветков использовали марлевые мешки. Цветки изолировали за 3–5 дней до начала цветения. Пыльцу заготавливали из окрашенных желтых бутонов, подсушивали на рассеянном свете и хранили в эксикаторе в стеклянных пузырьках (Программа и методика..., 1999). Оценка фертильности пыльцы проводилась в течение 1999–2014 гг. ацетокарминовым методом (Singh, 2003) с использованием светового микроскопа "Carl Zeiss" Primo Star в Центре коллективного пользования ЦСБС. Опыление выполняли в фазу массового цветения 2–3 раза под каждым изолятором, с интервалом 1–2 дня. В период полного созревания учитывали число завязавшихся плодов, среднюю массу 1 плода в каждом варианте опыления и число выполненных семян и неразвившихся семязачатков. Полученные данные обрабатывались методами математической статистики (Glantz, 2012) с применением пакета прикладных программ «Excel». Лучшими опылителями считались те сорта, которые обеспечили процент завязавшихся плодов выше контроля, равный или близкий к нему. Сорта, обеспечивающие завязывание плодов на уровне 50–70 % к контролю, выделялись в группу допустимых опылителей. Сорта, давшие процент завязывания плодов ниже 50 % к контролю, рассматривались как плохие опылители.

Изучение характеристик плодов сорта жимолости синей 'Берель' проводились в 2014 г. в Китае на юго-востоке провинции Хейлунцзянь в пос. Гунхе уезда Мулин – в предгорье Манчжуро-Корейских гор, в поселке Вуцзими уезда Шанчжи и на экспериментальном участке Северо-восточного агроуниверситета (г. Харбин) – в лесостепной зоне. Для сравнения использовались данные по описанию плодов, выполненные в 2000 и 2014 годах на интродукционном участке ЦСБС. В пос. Гунхе плантация была заложена только одним сортом 'Берель', в поселке Вуцзими совместно выращивали два близкородственных сорта 'Берель' и 'Синяя птица', на экспериментальном участке Северо-Восточного агроуниверситета, также как и в ЦСБС, в коллекции кроме сорта 'Берель' насчитывалось более 100 сортов различного эколого-географического и генетического происхождения. Оценивали среднюю массу, длину и ширину плодов, их семенную продуктивность, а также диапазон варьирования этих показателей.

Успех оплодотворения в большой степени зависит от жизнеспособности пыльцевых зерен. Анализ пыльцы показал ее высокую морфологическую полноценность у образцов камчатского и приморского происхождения. При окрашивании ацетокармином фертильность пыльцы образцов *L. caerulea* subsp. *kamtschatica* в среднем составила $96,2 \pm 1,5$ % с коэффициентом вариации (C_v) 4,1 %. Для образцов *L. caerulea* subsp. *venulosa* фертильность пыльцевых зерен была $91,2 \pm 3,4$ %, но отмечались более значительные колебания по годам ($C_v = 9,2$ %). Большим диапазоном изменчивости фертильности пыльцы от 0,8 до 98,6 %, $C_v = 67,2$ % характеризовались сорта алтайского происхождения и гибриды, полученные с их участием. Большое количество дефектных пыльцевых зерен было обнаружено при исследовании пыльцы сортов 'Галочка', 'Сириус', 'Бархат', 'Салют' и 'Берель'. Высоким качеством пыльцы, не зависящим от условий выращивания, характеризуются сорта 'Огненный Опал' (91,6–97,5 %) и 'Селена' (87,3–96,6 %).

Самонесовместимость в прямой степени влияет на продуктивность, поскольку является основой генетического контроля полового размножения растений. Односортовые насаждения, как и неблагоприятные по-

годные условия в период цветения и созревания плодов, затрудняющие перекрестное опыление с помощью насекомых, обуславливают практически полную бесплодность. Полученные нами результаты изучения завязываемости плодов при само- и перекрестном опылении показали, что исследованные нами сортообразцы *L. caerulea* практически самобесплодны. После принудительного самоопыления цветков в среднем по годам наблюдалось образование 0,9–10,5 % плодов (табл. 1), в частности при опылении сорта ‘Берель’ собственной пыльцой в течение 4 лет завязываемость плодов составляла в среднем 0,9 % и изменялась в зависимости от погодных условий года пределах 0–4,7 % (Боярских, 2004). У отдельных сортов после самоопыления отмечалось формирование небольшого количества плодов. За период от цветения до созревания они немного увеличивались в размерах, достигая 1/3–1/2 массы плодов, полученных от перекрестного опыления. При наступлении фазы «массового созревания» плоды приобретали типичную сине-голубую окраску и были в большей степени бессемянными. Единичные завязавшиеся семена при посеве всходов не давали.

Таблица 1

Завязываемость плодов жимолости синей в зависимости от сорта-опылителя

Опыляемый сорт	Сорт-опылитель								Свободное опыление (контроль)
	Берель	Голубое веретено	Золушка	Камчадалка	Памяти Гидзюка	Парабельская	Томичка	Салют	
Берель	<u>0,9</u> 1,5	<u>39,6</u> 67,1	<u>24,5</u> 41,5	<u>29,6</u> 50,2	<u>36,2</u> 61,7	<u>29,6</u> 50,5	44,6 75,7	<u>26,7</u> 45,6	59,0
Голубое веретено	<u>23,3</u> 43,9	<u>9,3</u> 17,5	<u>28,9</u> 48,6	<u>39,0</u> 65,7	<u>41,0</u> 69,0	<u>39,5</u> 66,5	41,6 70,0	<u>11,4</u> 19,2	52,9
Золушка	<u>27,3</u> 49,9	<u>14,0</u> 25,6	<u>3,2</u> 5,8	42,6 77,9	40,2 73,5	<u>32,2</u> 58,8	42,6 77,8	<u>24,4</u> 44,6	54,7
Камчадалка	<u>13,4</u> 35,6	<u>22,6</u> 62,7	<u>20,6</u> 54,6	<u>8,1</u> 21,5	29,9 79,4	28,0 74,4	<u>20,2</u> 53,5	<u>18,6</u> 49,5	37,7
Памяти Гидзюка	<u>24,5</u> 47,3	38,0 73,5	<u>27,8</u> 53,7	<u>26,4</u> 51,1	<u>10,5</u> 20,2	<u>20,0</u> 38,6	<u>15,8</u> 30,5	<u>12,0</u> <u>23,2</u>	51,8
Парабельская	<u>25,4</u> 46,3	42,1 76,7	45,2 82,4	40,4 73,6	<u>21,6</u> 39,3	<u>8,2</u> 14,9	<u>34,0</u> 61,9	<u>13,3</u> 24,2	54,9
Томичка	<u>35,1</u> 54,9	53,4 83,4	<u>38,0</u> 59,3	<u>41,1</u> 64,2	<u>38,1</u> 59,5	<u>25,5</u> 39,9	<u>6,0</u> 9,4	<u>18,3</u> 28,5	64,0
Салют	<u>16,0</u> 29,7	<u>27,2</u> 50,4	<u>30,2</u> 56,0	<u>31,7</u> 58,7	38,4 71,1	<u>27,1</u> 50,2	<u>31,1</u> 57,6	<u>3,4</u> 6,3	53,9

Примечание. В числителе – средняя завязываемость плодов, %; в знаменателе – процент к контролю. Жирным шрифтом выделены лучшие по совместимости варианты опыления.

Изучение взаимоопыляемости форм и сортов *L. caerulea*, проведенное в прежние годы в различных НИИ России и за рубежом, в большинстве случаев показало хорошее переопыление форм, относящихся к подсекции *Caeruleae* и имеющих одинаковый набор хромосом (Жолобова, Прищепина, 2003; Плеханова, 1994; Vožek, 2012). Скрещиваемость между ди- и тетраплоидными видами жимолости из подсекции *Caeruleae* возможно, однако завязываемость плодов и выход полноценных семян очень низкие, а жизнеспособность триплоидных ($2n = 27$) гибридов снижена (Плеханова, 1994; Miyashita, Hoshino, 2015). В наших исследованиях при искусственном перекрестном опылении изучаемых сортов *L. caerulea* процент завязавшихся плодов, их масса и количество семян сильно варьировали в зависимости от сорта-опылителя (табл. 1, 2). Низким процентом завязываемости плодов характеризовались варианты опыления, где в качестве опылителей использовали сорта ‘Берель’ и ‘Салют’. Отрицательное воздействие на оплодотворение оказало низкое качество пыльцы, наблюдаемое нами у этих сортов, о чем уже упоминалось выше. Относительно низкую завязываемость в сочетании с небольшой массой плодов и количеством семян в них имели комбинации опыления, где в качестве родительских форм использовались близкородственные сорта – Голубое веретено×Золушка, Золушка×Голубое веретено, Памяти Гидзюка×Парабельская, Памяти Гидзюка×Томичка, Парабельская×Памяти Гидзюка, Томичка×Парабельская и Берель×Золушка. Процент полезной завязи от-

Таблица 2

Изменчивость массы плодов жимолости синей и числа семян в зависимости от сорта-опылителя

Опыляемый сорт	Сорт – опылитель										Свободное опыление (контроль)
	Берель	Голубое веретено	Золушка	Камчадалка	Памяти Гидзюка	Парабельская	Томичка	Салют			
Берель	$0,35 \pm 0,01$ 0	$0,61 \pm 0,01$ 12±1,1	$0,56 \pm 0,06$ 7,1±2,4	$0,6 \pm 0,1$ 6,7±3,04	$0,64 \pm 0,03$ 8,0±0,2	$0,57 \pm 0,04$ 7,7±3,3	$0,62 \pm 0,03$ 8,9±1,2	$0,45 \pm 0,06$ 4,8±0,9	$0,63 \pm 0,02$ 10,2±1,6		
Голубое веретено	$0,44 \pm 0,07$ 4,1±0,9	$0,37 \pm 0,02$ 1,1±0,2	$0,6 \pm 0,1$ 4,1±3,2	$0,67 \pm 0,06$ 8,7±6,2	$0,73 \pm 0,09$ 14,8±0,1	$0,67 \pm 0,03$ 6,4±2,2	$0,73 \pm 0,1$ 17,4±4,3	$0,40 \pm 0,03$ 1,4±0,07	$0,92 \pm 0,03$ 15,8±1,5		
Золушка	$0,50 \pm 0,06$ 1,9±0,5	$0,50 \pm 0,01$ 1,8±0,5	$0,47 \pm 0,08$ 0,9±0,05	$0,7 \pm 0,1$ 5,8±2,1	$0,76 \pm 0,19$ 5,9±1,5	$0,60 \pm 0,1$ 5,9±1,6	$0,80 \pm 0,03$ 9,9±3,5	$0,43 \pm 0,3$ 1,8±0,5	$0,84 \pm 0,05$ 9,8±3,1		
Камчадалка	$0,44 \pm 0,01$ 5,2±3,7	$0,7 \pm 0,1$ 9,5±1,8	$0,6 \pm 0,1$ 4,6±1,2	$0,24 \pm 0,06$ 0,3±0,3	$0,68 \pm 0,14$ 11,9±0,3	$0,52 \pm 0,08$ 7,6±1,5	$0,60 \pm 0,03$ 3,3±1,8	$0,43 \pm 0,01$ 4,8±2,4	$0,74 \pm 0,06$ 9,7±1,6		
Памяти Гидзюка	$0,5 \pm 0,1$ 4,7±2,4	$0,72 \pm 0,09$ 13,2±3,7	$0,58 \pm 0,09$ 8,2±3,0	$0,46 \pm 0,03$ 7,3±2,7	$0,25 \pm 0,07$ 1,2±1,1	$0,37 \pm 0,06$ 4,6±2,7	$0,43 \pm 0,1$ 3,7±1,2	$0,32 \pm 0,07$ 2,4±0,9	$0,81 \pm 0,05$ 15,1±0,8		
Парабельская	$0,54 \pm 0,06$ 6,9±2,3	$0,64 \pm 0,08$ 18,3±1,6	$0,78 \pm 0,08$ 15,2±3,7	$0,63 \pm 0,05$ 10,4±2,7	$0,41 \pm 0,04$ 5,4±2,3	$0,31 \pm 0,02$ 1,5±0,6	$0,65 \pm 0,08$ 9,4±2,1	$0,30 \pm 0,02$ 3,2±1,6	$0,67 \pm 0,03$ 13,3±1,6		
Томичка	$0,42 \pm 0,01$ 8,5±0,6	$0,53 \pm 0,04$ 13,0±2,1	$0,57 \pm 0,09$ 12,3±0,1	$0,54 \pm 0,09$ 7,5±3,6	$0,46 \pm 0,09$ 10,2±4,6	$0,36 \pm 0,09$ 3,7±1,7	$0,21 \pm 0,04$ 0,8±0,8	$0,31 \pm 0,07$ 6,6±5,0	$0,59 \pm 0,01$ 12,9±2,8		
Салют	$0,36 \pm 0,08$ 4,0±2,8	$0,51 \pm 0,07$ 6±1	$0,49 \pm 0,05$ 5,2±0,3	$0,55 \pm 0,09$ 6,9±2,0	$0,51 \pm 0,09$ 5,1±1,4	$0,42 \pm 0,04$ 3,2±1,4	$0,56 \pm 0,1$ 7,6±0,6	$0,30 \pm 0,04$ 0,8±0,5	$0,57 \pm 0,03$ 6,6±1,1		

Примечание. $X \pm S_x$ – среднее с ошибкой; в числителе – масса 1 плода (г); в знаменателе – число семян в плоде (шт.).

носителем контроля (свободное опыление) в этих вариантах опыления колеблется в пределах от 25,6 до 48,6 % (табл. 1). Такая частичная совместимость или полусовместимость может быть обусловлена генетическим контролем реакции несовместимости пыльцы и тканей пестика. В соответствии с гипотезой Иста и Мангельсдорфа (East, Mangelsdorf, 1925) подтвержденной молекулярными исследованиями последних лет (Williams et al., 2013), растения генотипа S_1S_2 содержат в диплоидных клетках столбика оба аллеля несовместимости, а в гаплоидных пыльцевых зернах при самоопылении либо аллель S_1 , либо S_2 . Как пыльца S_1 , так и пыльца S_2 , подавляются в тканях столбика, несущего те же факторы. При переопылении растений с гаметофитным контролем несовместимости в пределах семьи, что мы имели в вышеперечисленных случаях, вероятно скрещивание гетерозиготы $S_1S_2 \times S_2S_3$. В результате происходит частичное ослабление барьера несовместимости в связи с присутствием среди пыльцевых зерен как несовместимых с тканями пестика S_2 , так и не вызывающих эту реакцию S_3 . В зависимости от того, как произошло распределение S-аллелей S-локуса (локуса несовместимости) в потомстве, мы могли наблюдать межсортовую стерильность, частичную или полную совместимость мужского гаметофита и тканей пестика при переопылении близкородственных сортов. Лучшими опылителями могут быть те сорта, которые обеспечили процент завязавшихся плодов выше контроля, равный или близкий к нему. В группу плохих опылителей попали в первую очередь сорта, характеризующиеся низкой фертильностью пыльцы, и близкородственные сорта.

Обследование 1 га насаждений сорта 'Берель' в поселке Гунхе показало, что 4-летние растения этой плантации имеют достаточно высокую – 0,5–0,7 кг/куст продуктивность. Другие сорта *L. caerulea* на этой плантации отсутствовали. Локально было отмечено несколько растений местного вида *L. boczkarnikowae* Plekh. (syn. *L. regelyana* Wozkarn.), имеющего диплоидный ($2n = 18$) набор хромосом (Плеханова, 1994). Представители *L. boczkarnikowae* не могли быть результативным опылителем для сорта 'Берель' с тетраплоидным набором хромосом ($2n = 36$). Как уже отмечалось выше, завязываемость плодов при переопылении ди- и тетраплоидных образцов жимолости очень низкая. Плоды, собранные с растений на плантации в поселке Гунхе, не имели семян и были более чем в 3 раза меньше по массе, по сравнению с плодами этого сорта на других участках в этой провинции, при различных условиях опыления и в Новосибирске в разные годы исследований (табл. 3). Проведенное ранее в условиях Новосибирска изучение взаимосвязи массы плодов *L. caerulea* s. l. с числом полноценных и суммарным числом завязавшихся семян показало наличие тесной положительной корреляционной связи (0,73–0,98 %, при $P < 0,001$) между массой плодов и числом выполненных семян у большинства изученных образцов жимолости синей. Несформировавшиеся семена в слабой степени влияли на изменение массы плодов (Боярских, 2004). Массовое завязывание бессемянных плодов (партенокарпия) у *L. caerulea* наблюдалось нами впервые, в литературе это явление для исследуемого вида ранее не отмечалось. На единичных в пределах этой плантации растениях аборигенного вида *L. boczkarnikowae* хлороз отсутствовал.

Таблица 3

Характеристика плодов жимолости синей 'Берель' в зависимости от условий опыления

Место выращивания	Длина плодов, см			Ширина плодов, см			Масса плодов, г			Число семян, шт		
	средняя	лимиты	Cv, %	средняя	лимиты	Cv, %	средняя	лимиты	Cv, %	средняя	лимиты	Cv, %
Новосибирск, 2014	1,5 ± 0,05	1,0–1,9	14	0,8 ± 0,03	0,6–1,0	15	0,6 ± 0,03	0,3–0,8	23	14,5 ± 1,6	3–23	124
Новосибирск, 2000	1,6 ± 0,68	1,1–2,1	21	1,0 ± 0,47	0,6–1,4	24	0,6 ± 0,05	0,2–1,1	43	4,5 ± 0,8	1–14	89
Харбин, 2014	1,8 ± 0,04	1,4–2,4	15	1,3 ± 0,05	0,8–1,8	22	1,3 ± 0,06	0,8–1,7	21	14,3 ± 1,0	4–25	75
Вуцзими, 2014	1,9 ± 0,06	1,5–2,5	13	1,2 ± 0,07	0,8–1,7	21	1,2 ± 0,06	0,8–1,6	20	2,5 ± 0,3	1–4	46
Гунхе, 2014	1,5 ± 0,02	1,2–1,7	8	0,8 ± 0,02	0,6–1,1	14	0,4 ± 0,02	0,2–0,5	20	0	0	

Пытаясь найти причину партенокарпии, мы обратили внимание на массовый межжилковый хлороз молодых листьев растений, который свидетельствует о нарушении минерального питания растений на этом участке. Вследствие этих нарушений может происходить и усиление синтеза фитогормонов, наблюдаемое по литературным данным (Веселов и др., 2007), на засоленных участках, под воздействием засухи и т. п. По всей видимости, существует взаимосвязь между физиологическими изменениями, вызывающими хлороз, и массовым проявлением партенокарпии у растений *L. caerulea*.

Явление партенокарпии (развитие плодов без оплодотворения) отмечается при воздействии на растение фитогормонов или различных химических реагентов, как правило, вызывающих биосинтез этих гормонов. Известно, что процессы развития семян и околоплодника тесно связаны, синхронизированы и находятся под контролем фитогормонов. Наиболее заметную роль в регуляции развития плодов играет ауксин. Экзогенная обработка натуральными и искусственными ауксинами не опыленных цветов вызывает рост плодов различных культурных растений, предполагается, что эти гормоны могут заменить сигналы, вызываемые опылением и оплодотворением. Эта гипотеза, подтверждается фактом, повышения уровня ауксина в органах цветка после оплодотворения семяпочек. Молекулярные анализы подтвердили важную роль, которую играет сигнализация ауксина в запуске и координации перехода от цветка к плоду. Предполагается, что рост завязи блокируется до опыления другими гормонами, и что ауксин участвует в дерепрессии роста завязи после оплодотворения (Pandolfini, 2009).

Результаты проведенных исследований позволяют предположить более полноценное перекрестное опыление сортов и реализацию их потенциальной продуктивности в насаждениях *L. caerulea* при использовании в совместных посадках сортов отдаленного генетического происхождения. При закладке плантаций с участием высокопродуктивных сортов 'Салют', 'Бархат', 'Берель' и гибридов с их участием, характеризующихся плохим качеством пыльцы, необходимо включение дополнительных сортов-опылителей. В условиях северо-востока Китая (провинции Хейлуцзян, уезд Мулин) в односортовых насаждениях жимолости синей происходит массовое завязывание и формирование бессемянных плодов (партенокарпия), вероятной причиной которого может быть нарушение минерального питания растений и изменение синтеза фитогормонов.

ЛИТЕРАТУРА

- Боярских И. Г.** Биологические особенности представителей *Lonicera caerulea* L. s. l.: автореф. дис.... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2004. – 16 с.
- Боярских И. Г., Юшкова Ю. В., Черняк Е. И., Морозов С. В.** Содержание биологически активных фенольных соединений в плодах *Lonicera caerulea* L. различного происхождения в условиях лесостепи Приобья // Вестн. Алтайского гос. аграрного ун-та, 2011. – № 3. – С. 39–46.
- Боярских И. Г., Васильев В. Г., Кукушкина Т. А.** Содержание флавоноидов и гидроксикоричных кислот в *Lonicera caerulea* (Caryophyllaceae) в популяциях Горного Алтая // Раст. ресурсы, 2014. – № 1. – С. 105–121.
- Веселов Д. С., Веселов С. Ю., Высоцкая Л. Б., Кубярова Г. Р., Фархутдинов Р. Г.** Гормоны растений: регуляция концентрации, связь с ростом и водным обменом. – М.: Наука, 2007. – 158 с.
- Жолобова З. П., Прищепина Г. А.** Жимолость: История, состояние и перспективы культуры в Сибири. – Барнаул: АГАУ, 2003. – 108 с.
- Плеханова М. Н.** Изучение само и перекрестного опыления жимолости с помощью люминесцентной микроскопии // Бюл. ВИР, 1982. – № 126. – С. 53–58.
- Плеханова М. Н.** Жимолость (*Lonicera* subsect. *Caeruleae*): систематика, биология, селекция: автореф. дис. д-ра биол. наук. – СПб.: ВНИИР, 1994. – 39 с.
- Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур // Под ред. Е. Н. Седова, Т. П. Огольцовой. – Орел: ВНИИСПК, 1999. – 607 с.
- Стрельцина С. А., Сорокин А. А., Плеханова М. Н., Лобанова Е. В.** Состав биологически активных фенольных соединений сортов жимолости в условиях северо-западной зоны плодоводства РФ // Аграрная Россия, 2006. – № 6. – С. 67–72.
- Božek M.** The effect of pollinating insects of two cultivars of *Lonicera caerulea* L. // Journal of Apicultural Science, 2012. – No. 56(2). – С. 5–11.
- East E. M., Mangelsdorf A. J.** A new interpretation of hereditary behavior of self-sterile plants // Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1925. – No. 11. – С. 166–171.
- Glantz S. A.** Primer of Biostatistics, 7th ed. – New York: McGraw-Hill, 2012. – 320 p.
- Jurikova T., Rop O., Mlcek J., Sochor J., Balla S., Szekeres L., Hegedusova A., Hubalek J., Adam V., Kizek R.** Phenolic Profile of Edible Honeysuckle Berries (Genus *Lonicera*) and Their Biological Effects // Molecules, 2012. – No. 17. – P. 61–79.
- Miyashita T., Hoshino Y.** Interploid and intraploid hybridizations to produce polyploid Haskap (*Lonicera caerulea* var. *emphyllocalyx*) plants // Euphytica, 2015. – No. 201(1). – P. 15–27.
- Pandolfini T.** Seedless Fruit Production by Hormonal Regulation of Fruit Set // Nutrients, 2009. – No. 1. – P. 168–177.
- Singh R. J.** Plant Cytogenetics, 2nd ed. – Boca Raton: CRC Press, 2003. – 488 p.
- Williams E. G., Clarke A. E., Knox R. B.** (Ed.). Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. – Springer Science & Business Media, 2013. – 540 p.

УДК 582.579.2+635.92631.527

Виды подрода *Limniris* рода *Iris* в селекции на повышение генеративной продуктивности сортов
Species of subgenus *Limniris* of genus *Iris* in breeding on increasing of generative productivity of cultivars

З. В. Долганова

Z. V. Dolganova

Научно-исследовательский институт садоводства Сибири им. М. А. Лисавенко, Барнаул, Россия, e-mail: niilisavenko@hotmail.ru

Реферат. В результате исследования 33 сортов ириса класса SIB, двух форм и 10 сортов *I. pseudacorus* и 16 межвидовых гибридов подрода *Limniris* выделены культивары с высокой генеративной продуктивностью и оригинальной окраской цветков (перламутровая, бело-сиренево-коричневая, бело-розовая, винно-красная, красно-фиолетовая, пурпурно-фиолетовая и т. д.). Среди сортов *I. sibirica* 6–8 цветков на цветоносе было у сортов: ‘Banish Misfortune’, ‘Drei Quellen’, ‘Hohe Warte’, ‘Sarah Tiffney’, ‘Salamander Crossing’, ‘Pennywhistle’; *I. pseudacorus* – 10–12 цветков на цветоносе у ‘Beuron’, ‘Donau’, ‘Foxcroft Full Moon’ и ‘English White’, среди межвидовых гибридов – 6–9 цветков на цветоносе у ‘Ally Oops’ (*I. sibirica* × *I. pseudacorus*), ‘Woolly Bully’ (*I. versicolor* × *I. virginica*), ‘For Jay’ (*I. versicolor* × *I. virginica*), ‘Beetroot’ (*I. versicolor* × *I. virginica*), ‘Shiryukyo’ (*I. pseudacorus* ‘Gubijin’ × *I. ensata*). Скрещивания сибирских видов с продуктивными *I. pseudacorus* и видами Северной Америки позволяет получать сорта с более высокой продуктивностью. Перспективны для использования в селекции сорта раннего цветения: ‘Banish Misfortune’, ‘Salamander Crossing’, ‘Graceful Ghost’.

Summary. As a result of investigations of 33 cultivars of iris class SIB, two forms and 10 cultivars of *I. pseudacorus* as well as 16 inter-specific hybrids *Limniris*, cultivars with high generative productivity and original colour of flowers were selected (pearl, white and lilac-brown, white-rosy, wine-red, red-violet, purple-violet etc.). Among cultivars of *I. sibirica* 6–8 flowers were on a receptacle of the following cultivars: ‘Banish Misfortune’, ‘Drei Quellen’, ‘Hohe Warte’, ‘Sarah Tiffney’, ‘Salamander Crossing’, ‘Pennywhistle’; as for *I. pseudacorus*, – 10–12 flowers on a receptacle of the cultivars: ‘Beuron’, ‘Donau’, ‘Foxcroft Full Moon’ and ‘English White’, among inter-specific hybrids – the following cultivars have 6–9 flowers on a receptacle: ‘Ally Oops’ (*I. sibirica* × *I. pseudacorus*), ‘Woolly Bully’ (*I. versicolor* × *I. virginica*), ‘For Jay’ (*I. versicolor* × *I. virginica*), ‘Beetroot’ (*I. versicolor* × *I. virginica*), ‘Shiryukyo’ (*I. pseudacorus* ‘Gubijin’ × *I. ensata*). Crossings of Siberian species with productive species of *I. pseudacorus* and species of the North America give a possibility to develop the cultivars with higher productivity. The following cultivars of early blossoming are promising for the use in breeding: ‘Banish Misfortune’, ‘Salamander Crossing’, ‘Graceful Ghost’. For private gardens all the cultivars with new colour of flowers are promising: ‘Bundle of Joy’, ‘Blackberry Jubilee’, ‘Fond Kiss’, ‘Isabelle’, ‘Coolobah’, ‘Lemon Veil’, ‘Rikugi Sakura’, ‘Roaring Jelly’ and ‘Seneca Feather Dance’.

В роде *Iris* L. около 200 видов, произрастающих в Европе, Азии, Северной Америке, Северной Африке (Тихонова, 2011). Систематик рода *Iris* Г. И. Родионенко (2013) предложить 8 подродов рода *Iris* перевести в самостоятельные роды: *Alatavia*, *Ophioiris*, *Sclerosiphon*, *Criptobasis*, *Xyridion*, *Eremiris*, *Limniris* и *Iris*, где только бородатые виды относятся к роду *Iris*. В мире насчитывается более 40 тысяч сортов ирисов. Селекцией видов подрода *Iris* занимаются 4–5 веков. Из подрода *Limniris*, только *I. ensata* Thunb. используется в селекции в Японии 5 веков, а *I. sibirica* L. и *I. sanguinea* Donn – чуть более одного века, *I. tiphifolia* Kitag, *I. setosa* Pall., *I. laevigata* Fisch., *I. pseudacorus* L., *I. versicolor* L. и *I. virginica* L. – лишь с конца XX – начала XXI века.

Подрод *Limniris* состоит из 45 видов и их биологические особенности обусловлены географическим положением. Например, *I. setosa* произрастает в Якутии и на Аляске, *I. versicolor* и *I. virginica* – в Северной Америке; *I. laevigata* – от окрест. Иркутска до берегов Тихого океана, от берегов Амура до окрест. Якутска, так же в Японии и Китае; *I. ensata* – Приморье, о. Сахалин, северо-восточные области Китая и Японии; *I. sibirica* – в Центральной и Восточной Европе, на Северном Кавказе, юге Западной Сибири; *I. sanguinea* – от берегов Байкала до берегов Охотского и Японского морей, в Японии, Корее, северо-восточном Китае; *I. tiphifolia* – на северо-востоке Китая и центральной Монголии (вид с необычайно ранними сроками цвете-

ния). Колонии *I. pseudacorus* можно встретить, практически, по всему земному шару, в том числе – и в столь территориально далёкой от нас Новой Зеландии. Г. И. Родионенко (2013) эти виды относит к самостоятельному роду *Limniris*, в статье мы будем называть его подродом *Limniris*.

Сорта *I. sibirica*, *I. sanguinea* *I. tiphifolia* в садовой классификации отнесены к классу SIB (сибирские). В XX в. они были с белой, голубой, синей и фиолетовой окраской цветков, в XXI в. – с розовой, винной, черно-фиолетовой, желтой и другой. Особенно эффектная и разнообразная окраска у сортов, созданных в 2000-х гг. селекционерами М. Schafer и J. Sacks. Большинство сортов 28-хромосомные (95 %), начиная с 1964 г., появились тетраплоидные, особенно преуспели в их создании в США С. McEwen и В. Warburton, в Германии Т. Tamberg. Первые тетраплоидные сорта *I. sibirica* получены воздействием колхицина на прорастающие семена. В дальнейшем их получали, скрещивая тетраплоидные сорта между собой. Японским селекционером Н. Shidara в 1988 г. была создана первая 6-лоновая форма цветка при отсутствии стандартов (double), а в 2000 г. – махровая (multipetal). Такие же формы цветка были созданы американскими селекционерами R. Hollinworth, В. Bauer и D. Coble (Tamberg, 1980; Warburton, 1995; McEwen, 1996; Shidara, 2005).

Недостаток видов *I. ensata*, *I. sanguinea* и *I. sibirica* – малое число цветков на не ветвящемся цветоносе и поэтому небольшая продолжительность цветения. К концу XX в. селекционеры обратили внимание на многоцветковые виды. В Канаде и США *I. versicolor*, *I. virginica* скрещивали между собой и с *I. ensata*, в США – *I. sibirica* × *I. pseudacorus*, в Германии – *I. setosa* × *I. laevigata* и т.д. В Японии удалось выявить из множества сеянцев *I. pseudacorus* культивар, названный ‘Губиджин’, со стерильной пыльцой, но способный воспринимать пыльцу *I. ensata*. *I. laevigata*, *I. ensata*, *I. pseudacorus*, *I. setosa*, *I. versicolor*, *I. virginica* отнесены к группе водолюбивых ирисов (Родионенко, 2002). Использование водолюбивых видов в создании межвидовых гибридов увеличивает их продуктивность, но снижает засухоустойчивость.

Создание алтайских сортов класса SIB начато в 1989 г. с выращивания сеянцев от свободного опыления сортов ‘Фиалковый’, ‘Cambridge’, ‘Blue Cap’, ‘Sparkling Rouse’. Среди них были выделены 9 элитных гибридов с белыми, кремовыми, голубыми и синими цветками и оформлены в сорта. В 2010 г. от направленных скрещиваний получены еще 6 сортов, среди них сорт Берегиня с новой сиреневой окраской, а сорт Лидер Алтая с 6 синими цветками на цветоносе (Долганова, 2010). Разнообразие морфологических признаков ассортимента подрода *Limniris* рекомендованного для использования в озеленении в лесостепи Алтайского края еще небольшое в окраске, форме цветка, в высоте цветоносов, и особенно в сроках и длительности цветения. Актуально для условий лесостепи Алтайского края дальнейшие интродукционные исследования видов, сортов и межвидовых гибридов подрода *Limniris* для выявления устойчивых с оригинальной окраской цветков, с обильным и продолжительным цветением для использования в озеленении, а менее устойчивых декоративных – для использования в селекции.

Характерными чертами климата лесостепи юга Западной Сибири является продолжительная зима, короткое и жаркое лето, резкие колебания температуры и изменчивость погоды по отдельным годам; неустойчивая погода весной и осенью, когда подъем температуры часто сменяется резкими похолоданиями, небольшим количеством осадков, сухостью воздуха и обилием солнечного света. Продолжительность вегетационного периода 154–165 дней, безморозного – 116–119. Прогревание почвы до 15 °С отмечается 13 мая, но может отклоняться от 30 апреля до 28 мая.

Исследования проводились в 2012–2015 гг. Жарким и засушливым был 2012 г., теплым и наиболее увлажненным – 2013 г., более тёплым, достаточно увлажненным – 2014 г. и теплым, слабо увлажненным – 2015 г. Устойчивый снежный покров устанавливался в разные годы от 26 октября в 2012 г. до 9–20 ноября в остальные годы. Осадков за вегетационные периоды выпало от 154 мм в 2012 г. до 411 мм в 2013 г. (среднемноголетние 242 мм). Сумма температур выше 10 °С – от 2106 °С в 2013 г. до 2685 °С в 2012 г. (среднемноголетняя 2150 °С).

Характеристика погодных условий дана по данным метеостанции НИИСС. Фенологические наблюдения проведены по методике И. Н. Бейдеман (1974). Состояние растений после перезимовки оценивали от 0 баллов (все растения вымерзают в первую зиму) – до 5 баллов (ежегодно успешно переносят зиму, цветут и плодоносят, отмечается интенсивное побегообразование). Статистическая обработка проводилась согласно Г. Н. Зайцева (1990).

Объектами исследования были 33 сорта класса SIB, две формы и 10 сортов. *I. pseudacorus*, *I. mzechetica*, 16 межвидовых гибридов подрода *Limniris*. Характеристика объектов исследования дана согласно энциклопедии AIS. Все таксоны получены из г. Москвы: из ГБС и от любителей-ирисоводов: С. Н. Локтева, Ю. К. Пирогова, А. Ю. Шикуча, А. И. Трещенкова.

I. sibirica. Из 33 изучаемых сортов класса SIB, 8 сортов созданы М. Schafer и J. Sacke (США), по 5 – R. Hollingworth (США) и Т. Tamberg (Германия), по 3 – В. Bauer и J. Coble и С. McEwen (США), по одному – В. Bluth (Австралия), С. Helsley, А. Warburton, Т. Aitken, D. Niswonger, D. Bordlum (США), Н. Shidara (Япония). Ретро сорта созданы: австралийский махровый 'Coolobah' в 1967 г. и американский 'Big Ben' в 1968 г., остальные новейшие сорта – созданы в конце XX – начале XXI веков (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика сортов ириса класса Sib, данная селекционерами

№	Сорт, год регистрации	Окраска цветка, высота растения, см
Селекции Bauer/ Coble, США		
1	'Lee's Blue', 1994	синяя с темными жилками, белый сигнал, 76
2	'Bundle of Joy', 2000	фиолетово-розовая, полумахровый, 60
3	'Lemon Veil', 2000	сиреневро-розово-лавандовая, 75
Селекции Schafer/Sacks, США		
4	'Banish Misfortune', 1999	S и стайлы лавандово-синие, F с темно-пурпуровым жилкованием, 114
5	'Blackberry Jubilee', 1997	красно-фиолетовая с белыми мазками, 80
6	'Fond Kiss', 1999	белая с розовой растушевкой на фолах, 70
7	'Harmony Hill', 2004	лавандово-синяя с белыми стежками, 91
8	'Pennywhistle', 2000	фиолетово-голубая, кремовый сигнал, 86
9	'Roaring Jelly', 1992	F ярко-малиновые, S бледно-лавандовые, 90
10	'Sarah Tiffney', 1999	S бледно-лавандовые; F желто-лавандовые, 91
11	'Salamander Crossing', 1999	F телесно-желтые, S светло-сиреневро-синие, 120
Селекции Т. Tamberg, Германия		
12	'Berlin Ruffles', 1993	темно-сине-фиолетовая с белым сигналом, 100
13	'Drei Quellen', 2005	Фиолетово-синий, 100
14	'Hohe Warte', 2002	белая с лавандовым оттенком, 150
15	'Hoehenflug', 2001	S светло-синие, F синие, белый сигнал, 160
16	'Prussian Blue', 1993	синяя бархатная, сильно гофрированный, 86
Селекции R.Hollingworth, США		
17	Blueberry Fair 1997	синяя, стайлы голубые, кружевной, 80
18	Coronation Anthem, 1990	синяя; желтая зона; светло-синие стайлы с красными тонами, 80
19	'Graceful Ghost', 2006	голубой с сине-фиолетовым оттенком, 86
20	'Who's On First', 2008. 1/4 <i>I. tiphifolia</i>	фиолетово-пурпурная с более красноватыми стайлами, в бутонах почти черный, 94
21	'Notning But The Blues', 2008	темно-синяя с маленьким белым сигналом, 86
Селекции С. McEwen, США		
22	'Big Ben', 1968	ярко-фиолетовая, 80
23	'Silver Edge', 1974	синяя с каймой по краю F, желтый сигнал, 80
24	'Roger Luce', 2000	синяя, красивый, ранний, 76
Селекции других авторов		
25	'Coolobah', Bluth, 1967, Австралия	вино-розовая, белый сигнал, 60
26	'Out in Missouri', Niswonger, 2001, США	синяя, стайлы с бирюзовым оттенком, 76
27	'Isabelle', Warburton, 1989	кремово-белые S и светло-желтые F, 75
28	'Reddy or Not', Т. Aitken 2001, США	сочный винно-красный с белым сигналом, 80
29	'Rikugi Sakura', Shidara, 1988, Япония	розово-сиреневая, 60
30	'Seneca Feather Dancer', D. Bordlum, США 1995	небесно-голубая с синей лучевой областью на F, 70
31	'Where Eagles Dare', С. Helsley, 1995, США	сине-фиолетовая с более темным жилкованием на фолах и белым сигналом, 104

Примечание: здесь и далее: F – Folls – фолсы – водопады, нижние или наружные доли околоцветника, S – Standarts – штандарты – флаги, верхние или внутренние доли околоцветника. Стайлы – лопасти и гребни пестика

Сорт ‘Topsy Turvey’ (McEwen, США) оценен 1 баллом – подмерз до уровня почвы в 2014/2015 г., к августу отросли единичные побеги. У сорта ‘Kamayama’ (*I. sanguinea*), отобранного в природе Японии Н. Shidara, отмечено интенсивное побегообразование (35 вегетативных побегов в кусте). Листья достигли в высоту 70 см, цветоносов не было (3 балла). Остальные сорта, несмотря на австралийское, японское и американское происхождение ежегодно цвели, плодоносили (кроме тетраплоидных и махровых сортов), образовывали новые побеги, оценены 4–5 баллами.

Отрастание видов класса SIB и его сортов проходило 22 – 30.04 в 2012–2013 г., 01–18.04 в 2015 г. В раннюю теплую весну 2015 г. цветоносы *I. sibirica* начали расти 18.05 и выросли до 60–70 см, образовав лишь один цветок, а *I. sanguinea* образовал высокие (80 см) и низкие (20 см) цветоносы, лишь на низких было по 2 цветка, не было цветков на высоких цветоносах. В предыдущие годы цветение было обильным и на высоких цветоносах, плодоношение регулярное.

Из трех образцов *I. sibirica* первым в третьей декаде мая зацвел образец из Читинской области, остальные в первой декаде июня. В первой и второй декадах июня цвел *I. sanguinea*, образующий яркие красные листья в период отрастания – бутонизации. Остальные сорта зацвели в 2014 г. с 15.06 по 7.07, в 2015 г. с 6 по 18.07 (табл. 2). Раньше всех зацвел (6–10.06) и дольше всех цвел (22 дня) алтайский сорт ‘Лидер Алтай’.

Из интродуцентов класса SIB первыми (5–16.06) зацвели сорта ‘Big Ben’ и ‘Salamander Crossing’, оба цвели обильно, но ‘Big Ben’ 6–10 дней, а ‘Salamander Crossing’ 20–23 дня. У сортов ‘Лидер Алтай’ и ‘Salamander Crossing’ было 5–7 цветков на цветоносе, у ‘Big Ben’ – 2–3, что и обуславливает разную длительность их цветения. Тетраплоидные сорта ‘Blackberry Jubilee’, ‘Blueberry Fair’, ‘Berlin Ruffles’ и ‘Silver Edge’ зацвели во второй – третьей декадах июня – первой декаде июля и цвели 10–17 дней. В сорте ‘Who’s On First’ 1/4 *I. tiphifolia*, этот вид считается сверхранним, сорт созданный с его участием зацвел в средние сроки – 16.06.

Высота цветоносов большинства сортов изменялась от 65 (‘Coolobah’) до 80 см (‘Fond Kiss’, ‘Blackberry Jubilee’). К группе высоких (90–100 см и более) отнесены сорта ‘Drei Quellen’, ‘Harmony Hill’, ‘Hohe Warte’, ‘Roaring Jelly’, ‘Salamander Crossing’, ‘Sarah Tiffney’, ‘Who’s On First’, ‘Where Eagles Dare’. Только сорта ‘Where Eagles Dare’, ‘Hohe Warte’, ‘Hoehenflug’ не достигли потенциальной высоты 104, 150, 160 см на 14, 25 и 70 см, соответственно. Возможно, они достигнут потенциала в старшем возрасте. Нами отмечено, что самые красивые кусты, образуются из высоких, прямостоячих и узких листьев у сортов: ‘Who’s on First’, ‘Hohe Warte’, ‘Kamayama’, ‘Drei Quellen’.

В отличие от видов сорта оказались более засухоустойчивы – в 2015 г. цвели обильно. Четырехлетние кусты образовали 64 ± 5 вегетативных и 23 ± 16 генеративных побегов, а трехлетние – 13 ± 9 и 5 ± 4 , соответственно. Интенсивное побегообразование среди сортов отмечено у ‘Lemon Veil’ (70 вегетативных побегов), ‘Reddy or Not’ (58), ‘Who’s On First’ (40), ‘Drei Quellen’ и ‘Salamander Crossing’ (30). Одновозрастные сорта ‘Reddy or Not’ и ‘Lemon Veil’ в 2014 г. образовали одинаковое число генеративных побегов, а в 2015 г. ‘Reddy or Not’ образовал 29 цветоносов, Lemon Veil – 2. Алтайские сорта в 2015 г. образовали 12–20 цветоносов. К более жаро- и засухоустойчивым отнесен сорт ‘Reddy or Not’, превзошедшей по продуктивности алтайские сорта. Сорта ‘Berlin Ruffles’, ‘Banish Misfortune’, ‘Graceful Ghost’, ‘Drei Quellen’, ‘Salamander Crossing’, ‘Who’s On First’ образовали по 8–12 цветоносов, остальные 1–5.

Многоцветковые соцветия (5–8 цветков) были у сортов ‘Banish Misfortune’, ‘Drei Quellen’, ‘Hohe Warte’, ‘Pennywhistle’, ‘Salamander Crossing’, ‘Sarah Tiffney’. Сочетание большой высоты и многоцветковости ветвистых цветоносов позволяли более длительно цвести (17–25 дней) сортам: ‘Banish Misfortune’, ‘Drei Quellen’, ‘Hohe Warte’, ‘Sarah Tiffney’, ‘Salamander Crossing’. Сорта ‘Reddy or Not’ и ‘Who’s On First’ образуют много цветоносов с 3 цветками и цветут 12–13 дней.

Большинство сортов, созданных Т. Tamberg, тетраплоидные, с крупными, бархатистыми, гофрированными цветками. Плотная текстура цветка позволяет цветку цвести до 3–4 дней, что увеличивает продолжительность цветения. Оригинальная белая с лавандовым оттенком окраска мелких цветков и обильное продолжительное цветение сорта ‘Hohe Warte’ высотой 125 см. Синяя и фиолетовая окраска цветков у сортов R. Hollingworth – великолепная кружевная форма цветка у тетраплоидного сорта ‘Blueberry Fair’, обильное продолжительное цветение у сорта ‘Coronation Anthem’, а у сорта ‘Who’s On First’ интенсивное побегообразование и обильное цветение. Адаптирован к изменчивым погодным условиям лесостепи сорт с винно-красными цветками и белым сигналом на нижних долях околоцветника ‘Reddy or Not’ (создан Т. Aitken).

Таблица 2

Фено-морфологические особенности сортов ириса класса Sib в условиях лесостепи Алтайского края

Сорт	Дата зацветания		Период-цветения, дней	Число органов			Высота цветоносов, см
	2014 г.	2015 г.		цветков на побеге	побегов		
					вегетативных	генеративных	
'Лидер Алтая'*	12.06	6.06	22	6	33	20	110
'Banish Misfortune'	–	06.06	17	6	17	10	100
'Berlin Ruffles'	25.06	10.06	16	4	23	14	80
'Big Ben'*	15.06	06.06	6	3	70	39	70
'Blackberry Jubilee'	6.07	15.06	18	4	10	4	70
'Blueberry Fair'	27.06	15.06	14	4	7	3	70
'Bundle of Joy'	25.06	20.06	10	3	9	2	50
'Coronation Anthem'	23.06	10.06	18	3	13	5	75
'Coolobah'	02.07	14.06	7	2	7	2	60
'Drei Quellen'	–	16.06	12	5	31	13	100
'Fond Kiss'	28.06	14.06	13	3	8	2	70
'Graceful Ghost'	21.06	18.06	10	3	18	7	80
'Harmony Hills'	16.06	16.06	7	2	6	3	80
'Hoehenflug'	–	15.06	8	3	5	1	85
'Hohe Warte'	–	13.06	14	8	15	2	125
'Isabelle'	01.07	14.06	13	4	8	2	70
'Lee's Blue'	25.06	15.06	12	3	5	5	60
'Lemon Veil' *	27.06	17.06	5 (18)**	4	66	2	70
'Notning But The Blues'	25.06	14.06	11	3	7	3	70
'Out in Missouri'	15.06	16.06	8	2	8	4	70
'Pennywhistle'	16.06	17.06	7	6	9	3	110
'Reddy or Not'*	20.06	15.06	12	3	58	29	80
'Rikugi Sakura'	16.06	21.06	18	4	16	4	70
'Roaring Jelly'	–	16.06	5	3	6	2	65
'Roger Luce'	–	18.06	12	4	8	2	85
'Salamander Crossing'	17.06	06.06	25	6	30	12	110
'Sarah Tiffney'	18.06	17.06	13	7	18	3	100
'Seneca Feather Dancer'	25.06	15.06	8	3	13	3	60
'Who's On First'	16.06	16.06	13	3	40	12	90
'Where Eagles Dare'	–	14.06	9	3	8	1	80
Средние ± σ	21.06 ± 4	15.06 ± 3	11 ± 4	4 ± 1	19 ± 13	7 ± 6	80 ± 18

Примечание: *Посажены в 2011 г., остальные в 2012 г.; прочерк – отсутствие цветения.

** сорт Lemon Veil в 2014 г. цвел 18 дней, в 2015 г. – 5 дней.

Полужирным шрифтом обозначены максимальные показатели признака.

Из сортов В. Вауер и J. Сoble оригинальная окраска была у 'Bundle of Joy' и 'Lemon Veil', но первый образует цветоносы с 2–3 цветками ниже листьев, второй не цветет в жарких засушливых условиях лесостепи юга Западной Сибири. Один сорт С. McEwen (США) подмерзает, остальные устойчивы, но мало декоративны, цветут непродолжительно. Куст сорта 'Big Ben' красив – только сочетанием фиолетовых бутонов с красно-бурой оберткой. Все сорта, созданные М. Schafer и J. Sacke (США) перспективны для использования в озеленении и/или селекции, так как у них оригинальная окраска цветков и низкая продуктивность.

I. pseudacorus. Одними из самых весомых достоинств *I. pseudacorus* являются очень высокая декоративность его листового аппарата и удивительное разнообразие габаритов куртин – от очень низких и компактных до очень высоких и огромных. Его сорта ценятся еще и за высокую генеративную продуктивность, на цветоносах может образовываться 25–40 цветков на 4–8 ответвлениях (Iris encyclopedia, AIS). Объектами

исследования являлись *I. pseudacorus* L., *I. mzechetica* Rod., 2 формы, 10 сортов, один гибрид. Сорты создавались с 1920 по 2005 гг. (табл. 3).

Таблица 3

Характеристика сортов *Iris pseudacorus*

Вид, форма, сорт	Автор сорта, год	Окраска цветка	Высота цветоноса, см
'Escrú', без регистрации	1920	бледно-желто-кремовая	–
'Beuron', тетраплоид	Е. Berlin, 1980, Германия	*S светло-желтая; F зеленовато-желтая	120
'Gubijin'	Н. Shimizu, 2005	желтая, неизвестного происхождения	110
'Donau', тетраплоид	Е. Berlin, Германия	желтая, оранжево-желтый сигнал с бургундскими пятнышками	105
'English White'	D. Niswonger, 1996, США	белая, сигнал каштановый	102
'Foxcroft Full Moon'	К. Steele, 2002, США	кремово-белая, сигнал с каштановым испещрением	107
'King Clovis'	В. Tankesley, 1994, США	бриллиантово-желтая, сигнал коричневый	91
'Linda West'	P. Hutchinson-Clarke, 1991, США	кремово-белая с желтым сигналом и несколькими серыми линиями	107
'Primrose'	Reid, 1992, США	бледно-лимонно-желтая	112
'Sunprint'	С. Helsley, 1995, США	темно-желтая с коричневым жилкованием	91
Гибрид белый, без регистрации	А.И. Трещенков, Россия	белая с зеленоватым сигналом очерченным пурпурными штрихами	–

В зиму 2013/2014 г. вымерз сорт 'Roy Davidson', остальные сорта перезимовали благополучно. Отрастание болотных ирисов начиналось сразу после схода снега – во второй – третьей декадах апреля. Уже к первой декаде мая листва достигает высоты 10–20 см.

I. pseudacorus v. *bastarda* с кремовыми цветками и *I. pseudacorus* v. *variegatus* с хромово-желтыми без жилкования. У *I. pseudacorus* var. *variegata* листва пестрая с момента отрастания до цветения. У *I. mzechetica* бледно-желтые цветки со слабо окрашенным сигналом. Цветоносы у них высотой до 70–80 см. Среди сортов по два с белыми и кремово-белыми цветками, украшенные разнообразно окрашенными сигналами каштанового, коричневого или зеленоватого цвета и различной штриховкой вокруг них. Остальные сорта окрашены в желтые цвета с бриллиантовым, или лимонным оттенками, с различной штриховкой и окраской сигнала.

Из 14 объектов исследования только два тетраплоидных созданы в Германии, остальные в США. За три года наблюдений цветения не было у сорта 'Sun Print' (табл. 4). Шесть сортов цвели только в 2015 г. У остальных культиваров цветение варьировало по годам от 2–8 дней до 10–21 дня. Большие различия в сроках цветения у сортов: 'Beuron', 'Gubijin', ибрид белый. Зацветают в первой декаде июня только *I. ps.* v. *bastarda* и Гибрид Белый. Остальные формы и сорта в 2013 г. начали цветение в третьей декаде июня, в 2014 и 2015 гг. – во второй. Отцветают сорта ириса болотного в третьей декаде июня или первой декаде июля.

У форм и сортов *I. pseudacorus* высота листьев изменяются от 40–45 см у 'Linda West' до 100 см у 'Beuron' (средняя высота 73 ± 11 см). Часто высота цветоносов соответствует высоте листвы. У *I. mzechetica*, Гибрида Белого и сорта 'Foxcroft Full Moon' она выше листвы, у остальных равна или ниже. Средняя высота цветоносов 74 ± 8 см, по сортам она изменялась от 55 см у сорта 'Linda West' до 85–95 см у сортов 'Beuron' и 'Foxcroft Full Moon'. Все годы наблюдений были засушливыми, поэтому сорта ириса болотного не реализовали свой потенциал. Цветоносы всех сортов были ниже на 20–40 см по сравнению с указанной селекционерами высотой в энциклопедии The American Iris Society (табл. 2), и соответственно, и цветков на цветоносе было меньше.

Отобранный в природе Китая сорт 'Primrose' – пожалуй, самый высокорослый из известных на сегодня – цветоносы достигают высоты двух метров и даже более, в наших условиях цветоносы достигли 75 см, листва – 80 см.

Таблица 4

Фено- и морфологические особенности форм и сортов *Iris pseudacorus*, 2013–2015 гг.

Вид, форма, сорт,	Начало цветения	Число побегов			Высота, см	
		цветков на побеге	генеративных	вегетативных	цветоносов	листьев
<i>I. pseudacorus</i>	10–17.06	10	3	7	70	90
<i>I. ps. v. variegata</i>	10–23.06	6	4	7	60	60
<i>I. ps. v. bastarda</i>	8–10.06	8	2	5	70	70
<i>I. mzchetica</i>	15.06	6	1	10	70	60
'Ecrú'	10–18.06	9	4	12	70	70
'Beuron'	9–20.06	11	3	7	85	100
'Gubijin'	14.06–4.07	7	7	12	70	70
'Donau'	11–14.06	11	3	7	80	80
'Primrose'	15.06	5	2	10	75	80
'Foxcroft Full Moon'	12.06	12	3	5	95	80
'English White'	12.06	9	3	10	75	80
'Linda West'	12.06	8	1	5	55	60
'King Clovis'	12.06	11	2	6	70	70
Гибрид Белый	8–25.06	11	8	11	75	65
Средние ± σ		9 ± 2	3 ± 2	8 ± 2	73 ± 10	74 ± 12

Среднее число генеративных побегов 4 ± 2 , а вегетативных – 8 ± 3 . Лидировали по числу генеративных побегов (7–8) сорта 'Gubijin' и Гибрид белый, а по числу вегетативных (10–12) – 'Ecrú', 'Gubijin', Гибрид белый. Сорт 'English White' при достаточном увлажнении образует 4 ветви на цветоносе и 20 цветков, в наших опытах образуется лишь 9 цветков. В условиях засушливого лета 2015 г. в среднем в популяции образуется 7 ± 3 цветков на цветоносе. Виды и формы образовали 4–10 цветков на цветоносе, а сорта – от 5 у сорта 'Primrose' до 10–12 у сортов 'Beuron', 'Donau', 'Foxcroft Full Moon', 'King Clovis', из них сорта 'Beuron', 'Donau' тетраплоидные из Германии.

Лидируют по числу цветков в кусте культивары, образовавшие 49–88 цветков – гибрид белый и сорт 'Gubijin'. Сорта 'Ecrú', 'Beuron', 'Donau', 'Foxcroft Full Moon' образуют более 30 цветков в кусте, остальные сорта от 12 до 27. Слабое цветение (2–8 цветков в кусте) было у кавказского *I. mzchetica* и сорта 'Linda West'. Гибрид белый создан А. И. Трещенковым в Московской области, поэтому более адаптирован, чем иностранные сорта.

У вида, форм и сорта 'Gubijin' цветки были диаметром 10 см, у сортов 'Ecrú', Гибрид Белый, 'Foxcroft Full Moon', 'Beuron' и 'Donau', – 11–13 см, у сорта 'King Clovis' – 6 см, у остальных сортов – 8 см. Плодообразование у таксонов изменяется от 4 до 100%. Не образовал семян от свободного опыления только сорт Gubijin.

К группе перспективных отнесены *I. pseudacorus v. variegata*, *v. Bastarda* и сорта с интенсивным побегообразованием с многоцветковыми соцветиями с крупными цветками 'Beuron', 'Donau', 'Foxcroft Full Moon' и 'English White'. У них снижается высота цветоносов и продуктивность без снижения декоративности. Белый гибрид превосходит все сорта по обилию цветения.

Межвидовые гибриды

В лесостепи юга Западной Сибири прошли испытание американские виды *I. versicolor*, *I. virginica*. Три формы *I. versicolor* высотой 40–60 см с белыми, желтыми и сиреневыми цветками регулярно цвели, образуя по 6–8 цветков на ветвистых цветоносах. У синей формы *I. virginica* высотой 90 см также образовывалось 8 цветков на цветоносе. Столько же цветков на цветоносе образовывалось у *I. setosa*. Поэтому мы привлекли в исследования в 2012 г. межвидовые гибриды, созданные от скрещивания сибирских видов с американскими продуктивными (табл. 5).

Первые межвидовые гибриды рода *Iris* L. получены с участием шмелей – это сорта 'Alley Oops' и 'Holden Clough'. В питомнике Holden Clough в Ланкашире в результате самосева появилось необычное растение. По облику предположили, что его родители *I. pseudacorus* и *I. foetidissima* (сухотлюбивый Спурия ирис) и его назвали 'Holden Clough'.

Характеристика межвидовых гибридов подрода *Limniris*

Сорт	Происхождение	Окраска цветка
Созданы в Англии		
'Chance Beauty', J. Ellis 1994	Pseudata (<i>I. pseudacorus</i> Gubijin × <i>I. ensata</i>)	F желтая с шоколадными жилками, сигнал более темный желтый
'Seuver Thrumenty', Ellis, Blanco, 1995	Spec × (<i>I. pseudacorus</i> × <i>I. versicolor</i>)	S бледно-серо-синие. F. белые с жилкованием цвета S
Созданы в Германии		
'Appointer', T. Tamberg 1995	F. Berlin Tiger × <i>I. versicolor</i> Mysterious Monique	Сине-фиолетовая с желтым жилкованием на F
'Berlin Tiger' T. Tamberg 1990	Holden Clough ((<i>I. pseudacorus</i> и <i>I. foetidissima</i>) × <i>I. pseudacorus</i>)	Желтая с коричневыми линиями, коричневый сигнал
'Berlin Sevigata', T. Tamberg, R 1988	Sevigata (<i>I. setosa</i> × <i>I. laevigata</i>)	Сине-белая с желтым сигналом
'Berlin Network', T. Tamberg 2000	I. × sibcolor (<i>I. sibirica</i> × <i>I. versicolor</i>)	Сине-фиолетовая сетка на светлом фоне, желтый сигнал
Созданы в США		
'Alley Oops', D. Borglum 2002	Spec x (<i>I. sibirica</i> × <i>I. pseudacorus</i>)	S и стайлы голубые; F желтые с синим жилкованием
'Beetroot', S. Tiffney, R. Davidson, 1989	I. × robusta (<i>I. versicolor</i> × <i>I. virginica</i>)	Белая с сильным пурпурным жилкованием
'Gobble Gobble' J. Worel, 1999	Spec × (<i>I. virginica</i> × <i>I. sibirica</i>)	Розовато-аметистово-фиолетовая
'For Jay', J. Copeland, 2003	I. × robusta (<i>I. versicolor</i> × <i>I. virginica</i>)	Двухтоновая фиолетовая, белый ореол. жилки фиолетовые
'Roy's Lines', T. Aitken 2002	Spec x (<i>I. pseudacorus</i> × <i>I. versicolor</i>)	F белая, синие жилки, S синяя
'Wooly Bully', J. Copeland, 2006	I. × robusta (<i>I. versicolor</i> × <i>I. virginica</i>):	Сине-фиолетовая, сигнал с желто-белыми лучами
Созданы в Канаде		
'Quebelle', T. Huber, 2003	I. × biversata ((<i>I. versicolor</i> × <i>I. ensata</i>) × <i>I. versicolor</i>)	S фиолетово-синяя, жилки более темные, F фиолетовые
'White Bleach', T. Huber 2003	I. × versata (<i>I. versicolor</i> × <i>I. ensata</i>)	Белая с сиреневыми тенями. Стайлы белые
Созданы в Японии		
'Kinshikou', Shimizu, 2004	Pseudata (<i>I. pseudacorus</i> Gubijin × <i>I. ensata</i>)	Розово-желто-персиковая, сигнал с винными «ресничками»
'Shiryukyo', Shimizu, 2008	Pseudata (<i>I. pseudacorus</i> Gubijin × <i>I. ensata</i>)	Красно-фиолетовая, сигнал с винными «ресничками»

В настоящее время межвидовые скрещивания проводятся во многих странах. В Американском обществе ирисоводов (*Iris encyclopedia*, AIS) зарегистрированы 72 межвидовых гибрида Т. Huber из Канады, 42 – Т. Tamberg из Германии, 22 – Н. Shimizu из Японии, 10 и менее – у других селекционеров. В нашей коллекции 16 межвидовых гибридов (табл. 5), из них два созданы в Англии, 4 – в Германии, 6 – в США, по 2 – в Канаде и Японии.

Окраска межвидовых гибридов двух-, трехтоновая или двух-, трехцветная с оригинальными крупными сигналами с каймой или лучами более темной окраски, чем основной фон цветка, или контрастного цвета (табл. 4). По декоративности они превосходят родительские виды.

Цветения не было у гибридов, созданных в США С. Hensler и J. Griner: *Ice Carving* и *Common Denominato* (F1 Ensib (F1 Ensib × *I. sibirica*) и *Jenny Joy* (*I. × robusta* (*I. versicolor* × *I. virginica*)). В 2014 г. цвели 9 межвидовых гибридов (табл. 6), в 2015 г. цвели все. Цветение межвидовых гибридов в 2014 г. начиналось

с 16–25.06, только Pseudata ‘Kinshikou’ – с 4.07, закончилось цветение, соответственно, 25–30.06 и 10.07. В 2015 г. цветение начиналось 3–27.06, заканчивалось – 30.06–15.07. Самое большое различие в сроках зацветания под влиянием погодных условий у *I. × robusta* сорт ‘Woolly Bully’ (20 дней), у остальных – 4–10 дней (табл. 6). Все годы позже всех зацветали Pseudata ‘Kinshikou’ и ‘Shiryukyo’ – 27.06 – 04.07 – сказывается влияние отцовской формы *I. ensata*, цветущей в июле.

Таблица 6

Фено- и морфологическая характеристика межвидовых гибридов Небородатых ирисов

Сорт	Начало цветения		Число цветков		Высота генеративных побегов	Число вегетативных побегов
	2014 г.	2015 г.	на побеге	в кусте		
'Ally Oops'	20.06	16.06	4	24	90 (46)	12
'Appointer'	–	14.06	9	18	70 (70)	10
'Beetroot'	16.06	6.06	6	48	60 (91)	6
'Berlin Network'	17.06	10.06	4	16	60 (97)	8
'Berlin Sevigata'	16.06	12.06	7	14	90	8
'Berlin Tiger'	25.06	14.06	7	15	75,0 (61)	11
'Chance Beauty'	–	22.06	3	3	60,0 (70)	8
'For Jay'	18.06	8.06	7	28	70 (90)	7
'Gobble Gobble'	–	22.06	6	18	50 (51)	6
'Kinshikou'	4.07	–	4	8	60 (94)	6
'Quebelle'	–	15.06	4	8	60,0 (110)	7
'Roy's Lines'	–	14.06	4	12	50,0 (91)	14
'Shiryukyo'	–	27.06	7	32	70,0 (120)	8
'Seuver Thrumenty'	17.06	10.06	6	12	70 (120)	6
'Woolly Bully'	25.06	5.06	8	40	80,0(102)	14
'White Bleach'	20.06	3.06	2	2	50 (70)	1
X ± σ	22.06 ± 6	14.06 ± 7	5,4 ± 2,1	19 ± 13	67 ± 13	8 ± 3

Примечание: В скобках высота генеративных побегов, указанная селекционером.

У растений *I. laevigata*, не удалось добиться цветения, растения погибали на 2–3 год. В 1988 г. в Германии Т. Tamberg, скрестив *I. setosa × I. laevigata*, выделил из потомства гибрид ‘Berlin Sevigata’ с окраской цветка как у *I. laevigata*, и цветоносом с 7 цветками как у *I. setosa*. В условиях лесостепи Алтайского края он регулярно цвел и образовывал новые побеги.

В условиях засушливого лета 2015 г. образовалось $5,4 \pm 2,1$ цветков на цветоносе, от 2 у сорта ‘White Bleach’ до 6–9 ‘Appointer’, ‘Berlin Sevigata’, ‘Beetroot’, ‘For Jay’, ‘Gobble Gobble’, ‘Roy’s Lines’, ‘Shiryukyo’, ‘Seuver Thrumenty’, ‘Woolly Bully’. Цветки у межвидовых гибридов крупные – диаметр в пределах 9,0–15,0 см. Средняя ширина наружных долей околоцветника 4 ± 1 , внутренних – $1,9 \pm 0,6$, максимальная у сортов ‘Ally Oops’, ‘Berlin Tiger’, ‘Beetroot’, ‘Woolly Bully’, ‘White Bleach’ (4,0–4,5 см) и *I. × pseudata* ‘Kinshikou’ и ‘Shiryukyo’ (6,0–7,0 см).

Количество генеративных побегов в кусте в трехлетнем возрасте изменялось от одного цветоноса у сорта ‘White Bleach’ до 5–6 у сортов ‘Ally Oops’, ‘Beetroot’, ‘Woolly Bully’ (табл. 3). Обилие цветения зависит от числа цветоносов в кусте и числа цветков на цветоносе. В среднем в кусте образовалось 19 ± 13 цветков. Лидеры по обилию цветения сорта ‘Ally Oops’, ‘Berlin Tiger’, ‘For Jay’, ‘Beetroot’, ‘Shiryukyo’, ‘Woolly Bully’ (см. табл. 6). У канадских сортов Т. Huber в скрещиваниях с канадским *I. versicolor* использована не адаптированная к нашим условиям форма *I. ensata* – у сорта ‘Quebelle’ $\frac{1}{4}$ *I. ensata*, у ‘White Bleach’ $\frac{1}{2}$ *I. ensata*, они образовали по 2–4 цветка на цветоносе и по 4–8 цветков в кусте. Сорт ‘Quebelle’ с меньшей долей *I. ensata* и поэтому с большей генеративной и вегетативной продуктивностью, но он образовал цветоносы почти в два раза ниже потенциала.

Интенсивность побегообразования по сортам существенно изменяется от одного от 6–8 до 10–15 у сортов ‘Ally Oops’, ‘Appointer’, ‘Roy’s Lines’, ‘Berlin Network’ и ‘Woolly Bully’, оценены 4–5 баллами. Не образуются новые побеги и не цветут или слабее цветут межвидовые гибриды ‘Jenny Joy’, ‘Ice Carving’, ‘Common Denominato’ и ‘White Bleach’ (1–2 побега за 3 года) – только эти сорта оценены 2 баллами.

Средняя высота листьев 59 ± 14 , от 40 см у 'White Bleach' до 80–85 см у 'Ally Oops', 'Shiryukyo', 'Berlin Tiger'. По сведениям энциклопедии AIS высота цветоносов межвидовых гибридов 46–120 см. В наших опытах высота цветоносов $67,5 \pm 13$ см, 11 гибридов не достигали потенциальной высоты на 10–50 см. Самые высокие цветоносы (80–90 см) у сортов 'Ally Oops', 'Woolly Bully' (табл. 3). Снижение высоты генеративных побегов из-за жарких, засушливых погодных условий приводит к уменьшению числа цветков на побеге и продолжительности цветения. Например, у гибрида 'Roy's Lines' высота листьев и цветоносов должны быть около 91 см, при этой высоте на цветоносе обычно образуется 4 ветви 16 цветков, с 5–6 одновременно открытыми цветками. В наших условиях у гибрида 'Roy's Lines' при высоте цветоноса 50 см, образовалось лишь 4 цветка; у сорта 'Shiryukyo' должно быть 24 цветка на цветоносе, образовалось 7. Необходима корректировка технологии выращивания, отличная от выращивания сортов ириса сибирского.

Из трех сортов группы Pseudata, только сорт 'Shiryukyo', превзошел сорта Японского ириса по числу цветков на цветоносе и образовал 4 цветоноса, остальные образовали по одному цветоносу.

Таким образом, по продуктивности среди сортов ириса класса Sib выделены сорта, образующие 6–8 цветков на цветоносе, *I. pseudacorus* – 10–12, межвидовых гибридов – 6–9 цветков.

К группе перспективных сортов ириса класса Sib для использования в озеленении в условиях лесостепи юга Западной Сибири отнесены следующие: 'Berlin Ruffles', 'Banish Misfortune', 'Drei Quellen', 'Hohe Warte', 'Sarah Tiffney', 'Salamander Crossing', 'Reddy or Not' и 'Who's On First'. К источникам новых ценных признаков отнесены сорта сочетающие два ценных признака: 5–8 цветков на цветоносе с новой оригинальной окраской цветков: 'Banish Misfortune', 'Drei Quellen', 'Hohe Warte', 'Salamander Crossing', 'Sarah Tiffney' и раннего цветения: 'Banish Misfortune', 'Salamander Crossing', 'Graceful Ghost'. Для частных садов перспективны все сорта с новой окраской цветка (перламутровая, бело-сиренево-коричневая, бело-розовая, винно-красная, красно-фиолетовая, пурпурно-фиолетовая и т. д.): 'Bundle of Joy', 'Blackberry Jubilee', 'Fond Kiss', 'Isabelle', 'Coolobah', 'Lemon Veil', 'Pennywhistle', 'Rikugi Sakura', 'Roaring Jelly' и 'Seneca Feather Dance'.

Из коллекции *I. pseudacorus* к наиболее адаптированным к засушливым условиям лесостепи юга Западной Сибири отнесены: *I. pseudacorus* v. *variegata*, v. *bastarda*. Белый гибрид превосходит все сорта по обилию цветения. Быстро разрастаются и образуют обильно цветущие куртины сорта 'Beuron', 'Donau', 'Foxcroft Full Moon' и 'English White'. У них снижается высота цветоносов и продуктивность без снижения декоративности. Сорт 'Gubijin' ценен как родитель для создания межвидовых гибридов. Недостаточно перспективны сорта 'King Clovis', 'Linda West', 'Primrose'. Лимитирующим фактором для них является влажность, они образовали мало вегетативных и генеративных побегов, но лишь сорт 'Primrose' образует еще и мало цветков на цветоносе. Их лучше выращивать только вблизи водоемов.

Все межвидовые гибриды не реализуют свой потенциал генеративной продуктивности в условиях лесостепи юга Западной Сибири, так как созданы с использованием влаголюбивых видов ириса, но они превосходят многие сорта *I. sibirica* и *I. ensata* по генеративной продуктивности даже при недостатке влаги. К группе перспективных отнесены межвидовые гибриды с новой оригинальной окраской цветков – 'Ally Oops', 'Woolly Bully', 'For Jay', 'Beetroot', 'Shiryukyo', образовавшие 6–8 цветков на цветоносе и 24–48 цветков в трехлетнем кусте. Интенсивное побегообразование (10–15) у межвидовых гибридов 'Appointer', 'Roy's Lines', 'Berlin Network' и 'Woolly Bully'.

ЛИТЕРАТУРА

- Бейдеман И. Н.** Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974. – 154 с.
- Долганова З. В.** Совершенствование ассортимента ириса сибирского (*Iris sibirica* L.) для условий лесостепи Алтайского края // Труды Томского государственного университета. Т. 274. Сер. Биологическая: Ботанические сады. Проблемы интродукции. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2010. – С. 147–152.
- Зайцев Г. Н.** Математика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1990. – 226 с.
- Родионенко Г. И.** Ирисы. – СПб.: ООО «Диамант», «Агропромиздат», 2002, – 192 с.
- Родионенко Г. И.** О самостоятельности рода *Limniris* (Iridaceae) // Бот. журн., 2007. – Т. 92, № 4. – С. 547–554.
- Тихонова Н. Б.** Распространение редких и эндемичных видов рода *Iris* L. флоры России и перспективы их использования // Материалы II Московского международного симпозиума по роду Ирис «Iris – 2011». – М., 2011. – С. 15–18.
- McEwen С.** The Siberian Iris. – Portland, Oregon, 1996. – 206 p.
- Shidara H.** *Iris* species and cultivars in the World. 2005, The Japan Iris Society. – P. 247.

Tamberg T. Apogon notes from the Tamberg Garden (1980) // The 1980 *Iris* Year Book. Kent (British), 1980. – P. 75–78.

Warburton B. The world of Irises. – Wichita, Kansas, 1995. – 494 p.

Iris encyclopedia. The American Iris Society. URL: <http://wiki.irises.org/bin/view/Main/Spx/WebHome> <http://wiki.irises.org/bin/view/Main/> (Accessed 04 March 2016).

УДК 582.4/9-18

Распределение надземной фитомассы и структурные особенности хлоренхимы у луговых злаков

The distribution of overground phytomass and structural features of chlorenchyma of meadow grasses

Г. К. Зверева

G. K. Zvereva

Новосибирский государственный педагогический университет, e-mail: labsp@ngs.ru

Реферат. На примере 31 вида дикорастущих луговых злаков с фестукоидным типом листа, произрастающих в разных районах Сибири, проанализировано распределение надземной массы у генеративных побегов, рассмотрены особенности содержания хлорофилла в разных органах. Сопоставлены особенности конфигураций клеток и клеточной организации хлоренхимы в листовых пластинках, листовых влагалищах, стебле и чешуях цветка. Показано разнообразие структурных адаптаций ассимиляционной ткани и определены основные типы строения мезофилла листовых пластинок луговых злаков.

Summary. On an example of 31 species of wild-growing meadow grasses with festucoid type of the leaves growing in different regions of Siberia, distribution of overground phytomass of generative shoots was analyzed; the features of chlorophyll content in different organs were considered. Features of configurations of cells and cell organization of the chlorenchyma in leaf blades, leaf sheaths, stems and spikelet were compared. The variety of structural adaptations of assimilative tissue is shown and the main types of mesophyll structure of the leaf blades of meadow grasses are defined.

Луговые злаки произрастают преимущественно в лесной и лесостепной зонах, отчасти на пойменных землях, горных лугах и степных залежах, и отличаются достаточно широкими листовыми пластинками. Как растения умеренно влажных местообитаний они относятся к мезофитам и к переходным группам – гигромезофитам и ксеромезофитам.

Считается, что листья злаков-мезофитов отличаются в основном гомогенным типом мезофилла (Гамалей, 1984; Шийрэвдамба, 1990), для некоторых видов, в частности у *Festuca pratensis* Hudson, выделяют переходные черты строения между дифференцированной и недифференцированной хлоренхимой (Венжик, Николаевская, 2001). Относительно недавно в листьях культурных злаков были обнаружены крупные разветвленные клетки мезофилла (Tuan, 1962; Chonan, 1965; Tuan et al., 1965 и др.). Нами было выявлено широкое распространение клеток сложной формы в мезофилле листьев дикорастущих злаков, предложена схема их расположения в листовом пространстве, упорядочена классификация клеток хлоренхимы и выделены основные типы мезофилла (Зверева, 2009, 2011).

В данной работе проанализировано распределение надземной массы и строение ассимиляционной ткани в разных органах у генеративных побегов дикорастущих луговых злаков для выявления их адаптивных возможностей.

Структура надземной фитомассы генеративных побегов и клеточная организация мезофилла листовых пластинок рассмотрена у 31 вида дикорастущих луговых злаков с фестукоидным типом листа, представителей 18 родов, находящихся в состоянии колошения – начала цветения и произрастающих в разных районах Сибири (табл. 1). Дополнительно на примере 14 видов изучена структура ассимиляционной ткани в листовых влагалищах, стебле, колосковых и цветковых чешуях.

На примере 10–15 генеративных побегов каждого вида определяли абсолютно сухую массу отдельных надземных органов и их частей. Оводненность тканей определяли гравиметрическим методом, содержание хлорофилла – спектрофотометрическим методом (Šestak, 1971), предварительно растительный материал консервировали горячим ацетоном в присутствии $MgCO_3$ (Сапожников и др., 1978). Анатомическое строение ассимиляционной ткани надземных органов изучалось с помощью мацерированных препаратов (Possingham, Sauger, 1969), а также на поперечных и продольных срезах фиксированных в смеси Гаммалун-

Таблица 1

Изученные виды растений

Экологическая группа	Виды
Гигромезофиты	<i>Agrostis tenuis</i> Sibth. (I)*, <i>A. stolonifera</i> L. (I), <i>Alopecurus pratensis</i> L. (II), <i>Calamagrostis langsdorfii</i> (Link) Trin. (III), <i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn. (I), <i>Dactylis altaica</i> Besser (II), <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv. (II), <i>Festuca gigantea</i> (L.) Villar (III), <i>Hierochloa odorata</i> (L.) Beauv. (I), <i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link (II), <i>Melica nutans</i> L. (III), <i>Poa sibirica</i> Roshev. (II), <i>Trisetum sibiricum</i> Rupr. (I)
Мезофиты	<i>Agrostis gigantea</i> Roth (I), <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv. (II), <i>Bromopsis inermis</i> (Leysser) Holub (I), <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth (I), <i>C. pseudophagmites</i> (Hall. fil.) Koel. (IV), <i>Dactylis glomerata</i> L. (I), <i>Elymus mutabilis</i> (Drob.) Tzvel. (II), <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski (I), <i>Festuca pratensis</i> Hudson (I), <i>Helictotrichon pubescens</i> (Hudson) Pilg. (I), <i>Hordeum jubatum</i> L. (II)
Ксеромезофиты	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth (I), <i>Elymus exselsus</i> Turcz. ex Griseb. (II), <i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel. (II), <i>E. sibiricus</i> L. (IV), <i>Lolium perenne</i> L. (V), <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten (I), <i>Poa angustifolia</i> L. (I)

Примечание: *Место сбора: I – Приобская лесостепь, Новосибирская область; II – Центральный Алтай, Республика Алтай; III – Берег Телецкого озера, Северо-Восточный Алтай, Республика Алтай; IV – Загустайская низменность Гусиноозерской котловины, Западное Забайкалье, Бурятия; V – Кулундинская равнина, Алтайский край.

да листьев. При выделении типов мезофилла листьев злаков использовались методические подходы, предложенные для характеристики анатомического строения листьев двудольных растений (Василевская, Бутник, 1981 и др.).

Сухая надземная масса генеративного побега у луговых злаков изменяется в широких пределах – от 142 до 3620 мг. При значительной вариабельности показателя более крупные побеги отмечаются у мезофитов и ксеромезофитов, а чуть более мелкие побеги характерны для гигромезофитов (табл. 2). Вместе с тем, они оказались достаточно близки по относительному распределению фитомассы по отдельным органам. Так, средняя доля листьев составила 27–29 %, стебля – 44–50 %, генеративных органов – 16–20 %, 3–8 % приходилось на сухие части побега. Масса листовых влагалищ превышала массу листовых пластинок в 1,5–1,8 раза.

В фазах колошения и начала цветения в стеблях часто содержится больше воды по сравнению с листьями, при этом оводненность листовых пластинок в основном выше, чем листовых влагалищ.

Листовые пластинки луговых злаков более богаты зелёными пигментами, в листовых влагалищах их в 1,6–2,1 раза меньше, а наиболее низкий уровень хлорофилла наблюдается в стеблях. Листовые пластинки также более густо заполнены хлоропластами, их содержание колеблется достаточно широко – от 6,7 до 33,5 млн/см², что обусловлено в основном различиями в слоистости и плотности упаковки хлоренхимы, при этом средняя концентрация пластид несколько возрастает с усилением ксероморфных черт в организации листьев. Менее плотно хлоропласты расположены в колосковых и цветковых чешуях и особенно в стебле.

Мезофилл листовых пластинок у 19 % рассмотренных видов луговых злаков состоит преимущественно из клеток простой формы (вытянутой или округлой, иногда со слабой волнистостью стенок), клетки сложной формы (с хорошо выраженными выростами и складками) единичны (табл. 3). У остальных видов растений в мезофилле имеются сложные ячеистые клетки (удлиненные и состоящие из соединенных узкими мостиками секций или клеточных ячеек), они различаются по частоте встречаемости и степени выраженности.

Лопастные клетки (имеющие многочисленные округлые или овальные выросты на поперечных срезах) встречаются в листьях *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub и *Dactylis glomerata* L., многообразные дольчато-лопастные и губчато-лопастные клеточные проекции отмечаются у *Lolium perenne* L., *Elymus sibiricus* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill. и *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link.

По аналогии с листьями двудольных растений у злаков проявление палисадности можно рассматривать как расположение клеток простой или ячеистой формы (ячеистые клетки первой группы) перпендикулярно поверхности листа, а губчатости – как обращение клетками к эпидерме своей наибольшей поверхностью (клетки простой формы и ячеистые клетки второй группы). Предложенная нами классификация типов

Таблица 2

Структурные показатели генеративных побегов дикорастущих луговых злаков

Экологическая группа	Органы и части побега				
	листья		стебель	генеративные органы	сухие части
	листовые пластинки	листовые влагалища			
Абсолютно сухая масса отдельных органов побега, мг					
Гигромезофиты	125,6 ± 41,44	140,0 ± 29,69	485,8 ± 153,9	125,0 ± 26,80	49,7 ± 17,73
Мезофиты	148,1 ± 42,28	212,4 ± 56,75	606,6 ± 170,1	216,8 ± 53,00	93,0 ± 32,90
Ксеромезофиты	197,3 ± 94,77	313,0 ± 155,8	652,0 ± 175,3	272,8 ± 81,45	41,0 ± 8,88
Масса отдельных органов побега, % к абс. сух. массе					
Гигромезофиты	11,4 ± 1,96	17,0 ± 1,82	49,7 ± 3,45	16,3 ± 2,71	5,6 ± 1,26
Мезофиты	11,2 ± 1,25	16,7 ± 1,50	44,6 ± 3,34	19,5 ± 2,30	8,0 ± 2,14
Ксеромезофиты	10,5 ± 1,72	18,6 ± 2,38	47,8 ± 2,68	19,7 ± 1,08	3,4 ± 0,46
Содержание воды, % к сыр. массе					
Гигромезофиты	75,5 ± 1,18	67,2 ± 3,00	72,2 ± 2,08	64,4 ± 1,66	–
Мезофиты	69,9 ± 1,52	64,6 ± 1,71	71,9 ± 3,20	62,1 ± 2,41	–
Ксеромезофиты	65,3 ± 3,62	58,7 ± 5,15	70,9 ± 0,45	70,1 ± 4,18	–
Содержание хлорофилла, мг/г сыр. массы					
Гигромезофиты	2,27 ± 0,10	1,37 ± 0,08	0,42 ± 0,08	0,69 ± 0,04	–
Мезофиты	2,13 ± 0,15	1,31 ± 0,16	0,30 ± 0,07	0,58 ± 0,04	–
Ксеромезофиты	2,48 ± 0,06	1,17 ± 0,26	0,21 ± 0,07	0,65 ± 0,03	–
Число хлоропластов в 1 см ² , млн					
Гигромезофиты	6,75–24,86	3,01–6,98	0,26–5,93	4,99–9,75	–
Мезофиты	12,47–25,76	5,26–11,26	4,87–10,05	3,89–13,75	–
Ксеромезофиты	19,72–33,51	7,28–25,27	2,70–18,76	2,92–17,56	–

Таблица 3

Основные типы строения мезофилла листьев луговых злаков

Мезофилл с клетками простой формы	Мезофилл с клетками сложной ячеистой формы
Изолатерально-палисадный (рыхлый – <i>Helictotrichon pubescens</i> , <i>Poa sibirica</i>)	Ячеисто-изолатерально-палисадный <i>Lolium perenne</i>
Сочетание изолатерально-палисадного (в обл. проводящих пучков) и вентродорсального (в области моторных клеток) (<i>Phleum phleoides</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Festuca pratensis</i>)	Сочетание ячеисто-изолатерально-палисадного (в обл. проводящих пучков) и ячеисто-вентродорсального (в области моторных клеток) (<i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Dactylis altaica</i> , <i>D. glomerata</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Hordeum brevisubulatum</i> , <i>H. jubatum</i>)
Вентродорсальный	Ячеисто-вентродорсальный (<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Agrostis gigantea</i>)
Сочетание вентродорсального с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы)	Сочетание ячеисто-вентродорсального с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы) (<i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Calamagrostis langsдорфи</i> , <i>Elymus sibiricus</i>)
Изолатерально-губчатый	Ячеисто-изолатерально-губчатый (<i>Agrostis tenuis</i> , <i>A. stolonifera</i> , <i>Hierochloe odorata</i> , <i>Festuca gigantea</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Trisetum sibiricum</i>)

мезофилла базируется на основе расположения клеток у абаксиальной эпидермы, а также в области собственно адаксиальной эпидермы и моторных или двигательных клеток.

У луговых злаков чаще всего наблюдается чередование в разных частях листа элементов изолатерально-палисадного и вентродорсального типов строения. У растений более увлажненных и затененных

местообитаний усиливаются черты губчатости мезофилла, преимущественно за счет возрастающей роли ячеистых клеток второй группы, располагающихся своими секциями параллельно абаксиальной эпидерме.

У злаков, листовые пластинки которых сложены из клеток простой формы, в листовых влагалищах и стебле также в основном превалируют клетки простых очертаний. В хлоренхиме генеративных органов прослеживается тенденция к усложнению клеточных проекций, вплоть до преобладания у некоторых видов ячеистых и ячеисто-губчатых форм.

У растений с организацией мезофилла листовых пластинок из клеток сложных очертаний уменьшение концентрации хлоропластов в стебле и чешуях цветка часто сочетается с более усложненными формами ассимиляционных клеток, что способствует увеличению их поверхности и может являться структурной основой усиленного метаболизма.

Таким образом, луговые злаки, отличаясь достаточно крупными размерами и близким относительным распределением фитомассы отдельных органов, отличаются по строению ассимиляционной ткани, как листовых пластинок, так и других фотосинтезирующих органов, что в целом свидетельствует о разных путях их адаптации к условиям среды.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К., Бутник А. А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Бот. журн., 1981. – Т. 66, №7. – С. 992–1001.

Венжик Ю. В., Николаевская Т. С. Структурные особенности мезофилла листа *Festuca pratensis* (Poaceae) // Бот. журн., 2001. – Т. 86, №10. – С. 52–55.

Гамалей Ю. В. Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Бот. журн., 1984. – Т. 69, № 5. – С. 569–584.

Зверева Г. К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (Poaceae) и её экологическое значение // Бот. журн., 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1204–1215.

Зверева Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae). – Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. – 201 с.

Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Бот. журн., 1978. – Т. 63, № 11. – С. 1586–1592.

Шийрэвдамба Ц. Анатомическая характеристика растений основных природных зон и поясов Монгольской Народной Республики: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л., 1990. – 19 с.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku J. Agric. Res., 1965. – Vol. 16, No. 1. – P. 1–12.

Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta., 1969. – Vol. 86, No. 2. – P. 186–194.

Šestak Z. Determination of chlorophylls a and b // Plant photosynthetic production. – The Hague, 1971. – P. 672–701.

Tuan H. C. Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells // Acta Bot. Sin., 1962. – Vol. 10, No. 4. – P. 291–297.

Tuan H. C., Hsu L. C., Hung W. L., Tso P. Y. Studies on the leaf cells of wheat: cell types and their organelles // Acta Bot. Sin., 1965. – Vol. 13. – P. 101–113.

УДК 582.542.1:581.4

К изучению жизненной формы *Poa palustris* (Poaceae) в таежной зоне Западной Сибири

Studying the living form of *Poa palustris* (Poaceae) in taiga zone of Western Siberia

Н. С. Мезина, М. В. Олонова

N. S. Mezina, M. V. Olonova

Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университета,
пр-т Ленина, 36, 634050, г. Томск, Россия. E-mail: n.s.mezina@gmail.com

Реферат. Проведено предварительное исследование разнообразия жизненной формы *Poa palustris* L. в природных популяциях северных районов Томской области и Ханты-Мансийского АО. Этот вид отличается высоким разнообразием жизненных форм, которое обусловлено разнообразными условиями увлажнения. Обнаружены своеобразные, ранее не приводимые для *P. palustris* жизненные формы.

Summary. A preliminary study of living form diversity was undertaken within natural populations of *Poa palustris* L. in the northern regions of the Tomsk oblast and Khanty-Mansi Autonomous Area. This species has a high diversity of living forms, caused by high variability of moisture conditions. New living forms of *P. palustris* were found.

Poa palustris L. – многолетний поликарпик рыхлокустового типа (Серебрякова, 1965; Мирошниченко, 1968; Егорова, 2000). Этот мезоморфный бореальный вид наряду с неморальным *P. nemoralis* L. лежит в основе системы секции *Stenopoa* Dum. По отношению к *P. nemoralis* мятлик болотный является «не только экологической расой более открытых и более влажных местообитаний, но и географической расой, приуроченной в основном к полосе тайги» (Цвелев, 1964). По данным Е.П. Прокопьева (2012), полученным для поймы Иртыша, *P. palustris* обитает в диапазоне от 64 до 96 степеней увлажнения Л.Г. Раменского, достигая массового обилия от 74 до 90 степеней, таким образом, оптимум смещен в сторону большего увлажнения.

Ответом растения на воздействие, как увлажнения, так и всего комплекса экологических факторов, совокупностью приспособительных признаков, по определению Е. Варминга (1902), является жизненная форма. Известно, что изучение жизненной формы имеет значение не только для выявления адаптаций растений к тем или иным природным условиям, но и, в конечном итоге, для познания эволюции и филогенеза отдельных систематических групп. Т.И. Серебряковой (1965, 1969, 1971, 1974, 1987 и др.) были тщательно изучены особенности ветвления и кущения злаков, и мятликов в частности, построена стройная система эволюции жизненных форм. К настоящему времени существует немало работ, посвященных изучению жизненной формы мятликов (Margon, 1950, Денисова, 1960, Артамонова, 1963, Серая, 1965; Серебрякова, 1969, 1974, 1987; Кравцов, 1975; Заугольнова, Михайлова, 1986; Олонова, 1998, 1999; и др.) и *P. palustris* в частности (Серебрякова, 1965; Егорова, 1997, 2000).

Т. И. Серебрякова (1965) различала две жизненные формы *P. palustris*: луговую рыхлокустовую, характерную для относительно сухих местообитаний (суходолов и опушек) и полуползучую, встречающуюся в избыточно увлажненных местах – на заболоченных лугах и полянах, в поймах рек. Особенности жизненной формы *P. palustris* нашли свое отражение и в его систематике: при описании разновидностей и форм нередко учитывались признаки жизненной формы. Так, для *P. pinetorum* Клоков, выделенного из *P. palustris*, указываются стебли, укореняющиеся в нижних узлах (Клоков, 1950). В.В. Ревердатто (1964) во Флоре Красноярского края отмечает для *P. palustris* var. *effuse* (Kit.) Asch. et Gr. более слабый и восходящий стебель. Как известно, и разновидности, и формы – таксоны, не имеющие ареала и могут встречаться на протяжении всей области распространения вида, в том числе и в Западной Сибири. Однако специального исследования жизненных форм *P. palustris* на территории Сибири до сих пор не проводилось.

Целью настоящей работы является исследование разнообразия жизненных форм *P. palustris* в таежной зоне Западной Сибири.

Поскольку считается, что *P. palustris* сформировался в результате гидрофилизации основного лесного типа (Смирнов, 1958; Цвелев, 1964), для выявления разнообразия жизненных форм была выбрана терри-



Рис. Система побегов ветвящейся формы *Poa palustris*: 1 – не изображенная на рисунке часть цветоноса, 2 – узловые корни.

разнотипные побеги третьего порядка, благодаря чему образуется структура, названная Т.С. Серебряковой (1965) «дочерний кустик». Такая форма неоднократно встречалась в окрестностях Сургута, Нижневартовска и Лангепаса (ХМАО). Рыхлокустовая форма предсказуемо преобладала на суходольных лугах, опушках смешанных лесов и высокотравных лугах.

Помимо рыхлокустовой и полуползучей форм, отмечавшихся Т.С. Серебряковой (1965) и В.Н. Егоровой (1997, 2000) для *P. palustris* было обнаружено еще две своеобразных формы этого вида.

I форма: на ортотропном не полегающем генеративном побеге наблюдается обильное ветвление не только основного побега, но и побегов второго и даже третьего порядка. На одном таком побеге может развиваться от 1 до 5, как вегетативных, так и генеративных побегов. В нижних узлах у них наблюдалось достаточно обильное образование корней (рис.). Поскольку такие особи были обнаружены на затопленных лугах и полянах, это может быть реакцией растения на периодическое затопление. Эта форма отмечалась в окрест. Сургута и Нефтеюганска (ХМАО). Такое сложное ветвление нередко наблюдалось и на высоких, хотя и до-

тория севера Томской области (ТО) и Ханты-Мансийского автономного округа (ХМАО), которые богаты в разной степени увлажненными местообитаниями с различным водным режимом: суходольными и заливными лугами, болотами, поймами и водоемами.

Для исследования использовались гербарные материалы, хранящиеся в гербарии им. П.Н. Крылова (ТК) и сборы автора, специально собранные во время экспедиции летом 2015 г. в северных районах: Колпашевский и Каргасокский р-ны (ТО) и Нефтеюганский, Нижневартровский и Сургутский р-ны (ХМАО). Материал был собран в конце августа, на одной стадии онтогенеза, по методу таксономического трансекта (Русанович, Скворцов, 1981), большими сериями, с охватом по возможности всех местообитаний популяции. Для выявления особенностей жизненной формы в местообитаниях с разным типом увлажнения в анализ включили выборки из различных ценопопуляций. В каждой популяции было исследовано от 10 до 25 особей. Особое внимание уделялось признакам, которые могли бы иметь значение для систематики: тип куста (растения рыхлокустовые или полуползучие), тип побегов возобновления (экстравагинальные или интравагинальные), направление их роста (ортотропные или плагиотропные), характер ветвления.

Исследования показали, что на территории Ханты-Мансийского АО и северных районах Томской области массово встречается полуползучая форма *P. palustris*, причем наблюдаются самые разнообразные ее вариации. На наиболее открытых участках с более или менее постоянным увлажнением, главный побег полегает и укореняется в узлах, а узловые почки трогаются в рост и образуют ортотропные генеративные побеги обогащения. Такое полегание побега отмечалось на пойменных лугах (Колпашевский р-н Томской области). На заболоченных участках и прибрежной зоне в тени смешанного леса наблюдалось полегание не только самого крупного побега, но и побегов возобновления с меньшим количеством узлов, на которых в свою очередь из почек развиваются

статочно увлажненных, но явно не затопляемых участках (окр. Каргаска и Тогура, ТО). В этих условиях корни в узлах не развивались, но побеги оставались строго ортотропными и не полегали.

II форма: во всех узлах, достаточно высоких 50–90 см, ортотропных побегов развивались короткие, длиной 0,5–2 см, экстравагинальные побеги возобновления. Эта форма была обнаружена в окрестностях г. Радужный (ХМАО), по окраине темнохвойного леса на песчаной почве в пойме реки Аган.

Исследование побегов возобновления, как в полевых условиях, так и на гербарных образцах показали, что у большинства исследованных образцов, независимо от условий увлажнения, имело место экстравагинальное возобновление. Значительно реже встречались особи со смешанным возобновлением.

Изучение особенностей жизненной формы *P. palustris* в природных популяциях и по гербарным коллекциям показало, что в условиях повышенного увлажнения почвы, наряду с полуползучей формой, встречаются ортотропные формы как с ветвлением во всех узлах, так и с образованием многократно ветвящейся системы генеративных и вегетативных побегов. В местах с периодическим затоплением в нижних узлах, погруженных в воду, образуются обильные придаточные корни.

Таким образом, обнаруженное нами разнообразие признаков жизненной формы на территории северных районов Томской области и Ханты-Мансийский АО, говорит о высоких адаптивных возможностях *P. palustris*. Проведенное исследование *P. palustris* таежной зоны Западной Сибири показало, что этот вид отличается высоким разнообразием жизненных форм, которое обусловлено разнообразными условиями увлажнения. Оценка этого признака для целей систематики и его эволюционная роль – задача следующего исследования.

Благодарности

Авторы выражают благодарность заведующей Гербарием им. Крылова И.И. Гуреевой за предоставленную возможность работы с коллекциями, А.А. Кузнецову за организацию полевых исследований в северные районы Томской области и Ханты-Мансийский АО, В.Д. Шипоша за помощь в полевых исследованиях.

Исследования были проведены при финансовой поддержке грантов РФФИ (16-34-00537 мол_а и № 16-04-01605 А).

ЛИТЕРАТУРА

- Артамонова И. К.** Некоторые особенности вегетативного возобновления *Poa longifolia* Trin. // Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 1963. – Т. 3. – С. 119–124.
- Варминг Е.** Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений). – СПб., 1902. – 474 с.
- Егорова В. Н.** Мятлик болотный (*Poa palustris* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. – М., 1997. – С. 54–57.
- Егорова В. Н.** Мятлик болотный (номенклатура, систематическое положение, внутривидовая систематика) // Биологическая флора Московской области. Вып. 14 / Под ред. В. Н. Павлова. – М., Изд-во «Гриф и К°», 2000. – С. 16–27.
- Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф.** Исследование структуры особей и ценопопуляций *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* (Poaceae) // Бот. журн., 1986. – Т. 71, № 3. – С. 292–299.
- Клоков М. В.** Новые украинские злаки // Бот. Материалы герб. Бот. Ин-та АН СССР, 1950. – Т. 12. – С. 35–60.
- Кравцов В. В.** Морфологическое изучение мятлика лугового (*Poa pratensis* L.), произрастающего в разных зонах Ставропольского края // Тр. Ставропольс. НИИ с.-х., 1975. – Вып. 7. – С. 222–235.
- Мирошниченко Е. Я.** Мятлики (виды *Poa* L.) Сибири перспективные для введения в культуру. – Новосибирск, 1968. – С. 3–69.
- Олонова М. В.** К изучению жизненной формы *Poa attenuata* Trin. и *Poa glauca* Vahl в Южной Сибири // Сист. зам. мат. Герб. им. П. Н. Крылова, 1998. – № 90. – С. 9–13.
- Олонова М. В.** Род Мятлик (*Poa* L.) во Флоре Сибири (таксономический состав, анатомия, география, родственные связи): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Новосибирск, 1999. – 32 с.
- Прокопьев Е. П.** Растительный покров поймы Иртыша. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 2012. – 560 с.
- Раменский Л. Г.** и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 455 с.
- Ревертато В. В.** Флора Красноярского края. – Томск, 1964. – Вып. 2. – 140 с.
- Серая Г. П.** Особенности побегообразования *Poa pratensis* L. в зависимости от влажности почвы // Бот. журн., 1965. – Т. 50, №3. – С. 425–429.
- Серебрякова Т. И.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 359 с.

- Серебрякова Т. И.** Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. // Проблемы филогении высших растений. – М., 1974. – С. 116–152.
- Серебрякова Т. И.** О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений / Т. И. Серебрякова (ред.). – М.: МГПИ им В.И. Ленина, 1987. – С. 3–19.
- Серебрякова Т. И.** Побегообразование и жизненные формы некоторых мятликов (*Poa* L.) в связи с их эволюцией // Бот. журн., 1965. – Т. 50, №11. – С. 1536–1555.
- Серебрякова Т. И.** Ветвление и кушение в семействе Poaceae // Бот. журн., 1969. – Т. 54, № 6. – С. 858–871.
- Смирнов П. А.** Флора Приокско-Террасного государственного заповедника // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника, 1958. – Вып. 2. – С. 3–246.
- Русанович И. И., Скворцов А. К.** Использование дискриминантного анализа для нахождения разграничительных видовых характеристик формы листа берез // Журн. общ. биол., 1981. – Т. 42, № 5. – С. 762–769.
- Целев Н. Н.** Gramineae // Арктическая флора СССР. – М.-Л., 1964. – Вып. 2. – 272 с.
- Margon J.** Transformation du *Poa annua* L. on plante vivace a rhizomes // Bull. Soc. Bot. France, 1950. – Vol. 97, No. 1–3.
- Soreng R. J., Davidse G., Peterson P. M., Zuloaga F. O., Judziewicz, Filgueiras T.S., Morrone O.** TROPICOS 2004. URL: <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/nwgc.html> (Дата обращения 10.03.2016).
- Chase A., Nils C. D.** Index to Grass species. Vol. 3. – Boston: G.K. Hall and Co., 1962. – 537 с.

УДК 581.84:582.998.2

Анатомо-морфологическое исследование *Artemisia armeniaca* Lam. и *Artemisia latifolia* Ledeb.

Anatomical-morphological study of *Artemisia armeniaca* Lam. and *Artemisia latifolia* Ledeb.

С. Г. Ржевский

S. G. Rzhovski

НИИ Лесной генетики, селекции и биотехнологии, e-mail: slavaosin@yandex.ru

Реферат. В работе приведено сравнительное анатомо-морфологическое описание двух близкородственных видов полыней *Artemisia armeniaca* и *Artemisia latifolia*, даны их отличительные черты, указываются критерии диагностики видов.

Summary. In this study, we present a comparative anatomical and morphological description of two closely related species of wormwood *Artemisia armeniaca* and *Artemisia latifolia*, identify their distinctive features and criteria for the diagnosis of species.

Представители рода *Artemisia* известны как перспективные в хозяйственном и медицинском использовании растения (Mojarrab et al. 2013). Точное определение видовой принадлежности затрудняет морфологическое сходство отдельных видов – в частности *Artemisia armeniaca* и *A. latifolia* (Бойко, 2007), произрастающих на территории Алтайского края (Красная книга Алтайского края, 2006). Для установления их различий необходимо провести сравнительное анатомо-морфологическое исследование.

Наиболее важной задачей является выявление характерных признаков, не подверженных модификационной изменчивости. Такими особенностями для полыни могут служить структуры стебля и секреторных органов. Некоторый интерес представляет описание топографии проводящих пучков в стебле. Надежными диагностическими признаками видов также являются особенности строения листьев (Сеняк и др., 2010). Немаловажное значение могут иметь и черты строения органов генеративной сферы, например, форма цветков, их размеры и характер опушения поверхности. Отдельного внимания заслуживает определение жизненной формы растения.

В исследовании использовался материал, собранный на территории заповедника Воронежского государственного университета «Галичья Гора», расположенного в Липецкой области. Морфологическое описание производилось с опорой на информацию из «Флора европейской части СССР» (Цвелев, Леонова, 1994). Жизненная форма уточнялась по классификации, предложенной Раункиером (Серебряков, 1962).

Образцы сырья размачивались горячей водой, после чего для подготовки к анатомическому исследованию заливались смесью 96 % этилового спирта, воды и глицерина в соотношении 1:1:1. После размягчения сырья изготавливали поверхностные препараты листьев исследуемых видов и поперечные срезы стеблей и листьев. Использовалось также окрашивание смесью флороглюцина и соляной кислоты, позволяющее дифференциально окрасить содержащие лигнин ткани. Срезы делались вручную при помощи бритвы. Препараты рассматривали под микроскопом «Микмед-2», фотографирование осуществлялось при помощи камеры ЛОМО DCM800. Анатомическое исследование проведено по трем направлениям: 1) изучение эпидермы листьев; 2) изучение поперечных срезов листьев; 3) изучение поперечных срезов стеблей.

1. Морфологическое строение. Рассматриваемые виды имеют значительное морфологическое сходство, по-видимому, обусловленное филогенетической близостью. В таблице 1 приведено сравнительное описание. Основным признаком, позволяющим различить их на практике, является густое опушение нижней поверхности листьев у *A. armeniaca*, из-за чего она выглядит серо-зеленой и является шелковистой на ощупь, в то время как соответствующая поверхность листьев *A. latifolia* имеет насыщенный зеленый цвет, опушение практически отсутствует. Кроме того, стоит обратить внимание на различие в строении около-

Таблица 1

Морфологические признаки *Artemisia armeniaca* и *A. latifolia*

Признак \ вид	<i>Artemisia armeniaca</i>	<i>Artemisia latifolia</i>
Стебель	Побеги – прямостоячие; стебель одиночный, 40–100 см высотой, сероватый от тонких волосков.	Побеги – прямостоячие; стебель одиночный, 15–80 см высотой.
Корневище	Корневище длинное, тонкое.	(Аналогично)
Листорасположение	Листорасположение очередное; листья растут по всей длине стебля.	(Аналогично)
Листовая пластинка	Нижние стеблевые листья продолговато-овальные или продолговатые. Средние стеблевые листья продолговато-овальные, голые или почти голые, либо молодые верхушкислабоволосистые, снизу густоволосистые, с возрастом оголяющиеся.	Нижние стеблевые листья продолговато-овальные, продолговато-яйцевидные. Средние стеблевые листья удлинненно-яйцевидные, продолговатые, опушены с двух сторон, негусто и рассеянно опушены снизу, голые сверху.
Околоцветник	Околоцветник актиноморфный, сростнолепестный, содержит 5 лепестков.	(Аналогично)
Соцветие	Соцветие узкометельчатое; содержит корзинки на ножках, шаровидные, 3–4 мм в диаметре.	Соцветие узкометельчатое; содержит корзинки на ножках, почти шаровидные, 3–5 мм в диаметре, поникающие.
Обертка	Листочки обертки волосистые; наружные почти яйцевидные, травянистые, по краю узко-пленчатые, внутренние – округло-эллиптические и тупые с пленчатыми, слегка разорванными буроватыми краями.	Листочки обертки голые, наружные – овальные с пленчатым краем, внутренние – немного шире, пленчатые.
Плоды	Тип плодов – семянки, длиной до 3 мм.	Тип плодов – семянки, около 1.4 мм длиной.

цветников: *A. armeniaca* имеет голые или редко волосистые краевые цветки, *A. latifolia* – волосистые (Леонова, 1994; Амельченко, 2006).

2. Жизненная форма. Для определения жизненной формы растения использовались следующие признаки: положение почек возобновления относительно поверхности земли и одревеснение стебля. В литературе имеются сведения относительно жизненной формы *A. armeniaca*, относимой к хамефитам и полукустарничкам (Скользнева, 2004); аналогичное исследование было проведено с видом *A. latifolia*.

Наблюдение показало, что почки возобновления побегов у *A. latifolia* расположены весьма близко к поверхности земли (у *A. armeniaca* они находятся на высоте 7–10 см над землей). Следовательно, по классификации Раункиера, оба растения могут быть отнесены к разряду хамефитов. Для таких жизненных форм характерно наличие почек возобновления на небольшой высоте над землей, зимой, как правило, укрываемых снежным покровом.

Микроскопическое исследование окрашенных флороглюцином препаратов показало, что стебли обоих видов в поверхностных слоях содержат лигнин, распределенный тонкими, неравномерными полосами. Отсюда можно заключить, что для видов *A. armeniaca* и *A. latifolia* характерно одревеснение стеблей. Значительной лигнификации подвергается нижняя часть побегов, несущая почки возобновления, она сохраняется в зимний период, в то время травянистая часть стебля по осени отмирает.

Исходя из вышесказанного, рассматриваемые виды можно отнести к разряду полукустарничковых растений. Подобные формы широко встречаются среди представителей рода *Artemisia*. Полученные данные касательно вида *A. armeniaca* согласуются с приводимыми в литературе (Скользнева, 2004).

3. Особенности анатомического строения. Препараты листовой пластины позволяют рассмотреть форму клеток эпидермы и железистые волоски. При наблюдении отмечено наличие эпидермальных клеток извилистой формы (рис. 1), среди которых разбросаны устьица с замыкающим аппаратом аномоцитного типа. Форма клеток эпидермы указывает на экологическую принадлежность растения. Так, клетки с более извилистой формой стенок обнаруживаются у видов, относящихся к мезофитным формам, а клетки прозенхимной формы (вытянутые и заостренные на концах) – у ксерофитных видов (Сеняк и др., 2010).

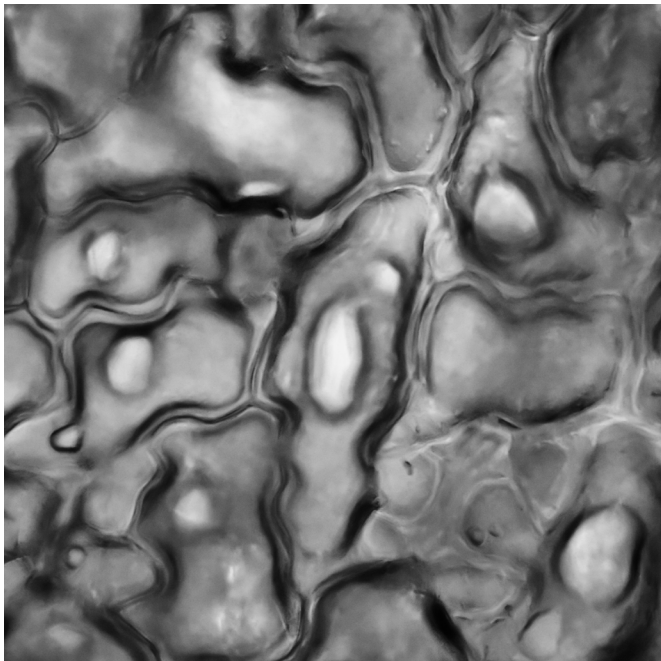


Рис. 1. Клетки эпидермы *Artemisia latifolia*.

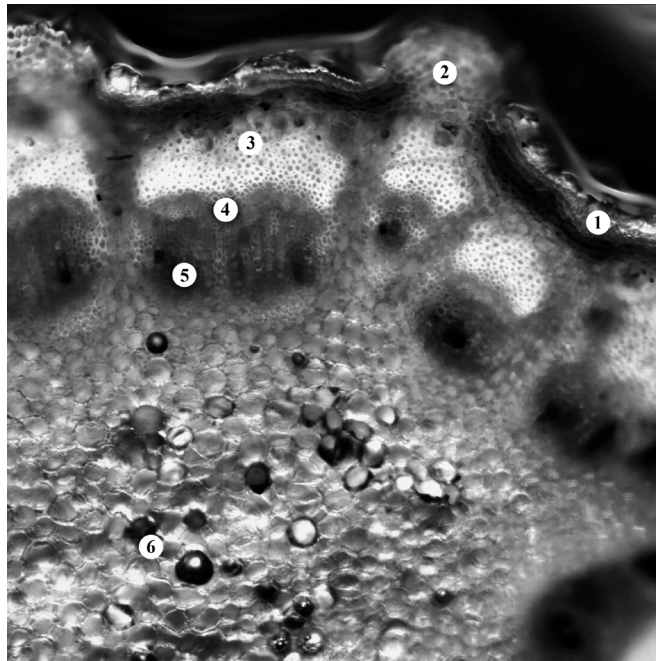


Рис. 2. Срез стебля *Artemisia armeniaca*. 1 – эпидерма, 2 – колленхима, 3 – склеренхима, 4 – флоэма, 5 – ксилема, 6 – паренхима.

Волоски на нижней части листовой пластины у полыни армянской составляют густой покров, что придает поверхности сероватую окраску. В плане анатомо-морфологического строения это отличие является главным для рассматриваемых видов. С экологической точки зрения густое опушение нижней части листовой пластины может свидетельствовать об адаптации к более сухому и холодному климату (т. к. волоски задерживают теплый и влажный воздух, выходящий из устьиц, а также могут способствовать уменьшению транспирации). Волоски имеют одноклеточное строение.

Внутри листьев обоих видов обнаруживаются схизогенные вместилища, содержащие продукты метаболизма, что характерно для эфиромасличных растений. На внутренней поверхности листьев обнаруживаются эфиромасличные железки грушевидной формы.

На срезе листового черешка отчетливо просматривается проводящая система с одним большим, плоским пучком в центре и двумя малыми округлыми по краям. Флоэма находится снаружи от ксилемы, представлена мелкими клетками с ситовидными полями, ксилема – более крупными сосудами со спиральными утолщениями в оболочке.

На срезе стебель генеративных побегов (рис. 2) имеет граненую форму. Склеренхимные тяжи, составляющие жесткий каркас растения, разрозненны и находятся напротив проводящих пучков. Под покровными тканями стебля также обнаруживаются небольшие участки колленхимы. Некоторые тяжи имеют тенденцию к слиянию, однако при этом сплошного кольца не образуется.

Расположение проводящих тканей стеблей относится к типу зуствелы. Пучки – коллатерального типа, расположены радиально, ближе к наружной поверхности стебля. Флоэма залегает ближе к краю стебля, ксилема – ближе к центру. По направлению к центру от проводящих пучков находится слабо развитая зона хлоренхимы, которая постепенно переходит в бесцветную паренхиму с крупными клетками – запасную ткань сердцевины. В центре стебля зрелого растения (как правило, генеративных побегов) может иметься полость схизогенного происхождения. Сравнение выявленных анатомических признаков приведено в таблице 2.

Сравнительный анализ позволяет заключить, что анатомические и морфологические различия между видами имеют незначительный характер, основное различие – в интенсивности опушения листьев и цветков, что может быть обусловлено адаптацией видов к различным климатическим условиям. В заключении приводим выявленные анатомо-морфологические особенности рассматриваемых видов.

Таблица 2

Анатомические признаки *Artemisia armeniaca* и *A. latifolia*

Признак \ вид	<i>Artemisia armeniaca</i>	<i>Artemisia latifolia</i>
Эпидермис листьев	Клетки волнистой формы	Клетки волнистой формы
Опушение листьев	Сильное	Незначительное
Проводящие пучки	Коллатеральные	Коллатеральные
Вместилища в листьях	Присутствуют	Присутствуют
Залегание склеренхимы	Разрозненные тяжи	Разрозненные тяжи

1. В соответствии с данными определителей, основным отличием *A. armeniaca* является развитое войлочное опушение нижней поверхности листьев и частей околоцветника.

2. Листья обоих видов содержат эфирно-масличные железки и вместилища для продуктов метаболизма, что свидетельствует о принадлежности видов к эфирно-масличным культурам.

3. Стебли растений обоих видов имеют сходное анатомическое строение, для которого характерно расположение склеренхимы отдельными тяжами и наличие проводящих пучков коллатерального типа.

4. Согласно классификации Раункиера, оба вида относятся к хамефитам.

Благодарности

Выражаем благодарность сотрудникам заповедника «Галичья Гора», за поддержку и помощь в исследовании.

ЛИТЕРАТУРА

Амельченко В. П. Биосистематика полыней Сибири. Кемерово, 2006. – 237 с.

Бойко А. В. О диагностике и распространении на территории юго-востока Украины *Artemisia armeniaca* Lam. (Asteraceae) // Промышленная ботаника, 2007. – №7. – С. 132–135.

Красная книга Алтайского края. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений / Под ред. Р.В. Камелина, А.И. Шмакова. – Барнаул: „Алтай“, 2006. – 262 с.

Сеняк Е. Н., Яговдик М. А., Ахметжанова А. И. Изучение анатомических структур некоторых видов полыней Казахстана // Вестник КарГУ, 2010. – № 2(58), 2 – С. 16–21.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. – М., 1962. – С. 3–12.

Скользнев Л. И. Онтогенез полыни армянской (*Artemisia armeniaca*, *Compositae*) II. Тр. VII Междунар. конф., посвящ. памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – М.: изд-во МПГУ, 2004. – 226–227.

Целев Н. Н., Леонова Т. Г. Полынь – *Artemisia* L. // Флора европейской части СССР. – СПб.: Наука, 1994. –Т. 7. – С. 150–174.

Mojarrab M., Delazar A., Esnaashari F. Chemical composition and general toxicity of essential oils extracted from the aerial parts of *Artemisia armeniaca* Lam. and *A. incana* (L.) Druce growing in Iran // Res. Pharm. Sci., 2013. – P. 126–128.

УДК 582.89:581.4(571.150)

Особенности анатомического строения плода и черешка листа у видов *Seseli* (Apiaceae) Алтайского края и их таксономическое значение

Features of anatomical structure of the fruits and the petioles of *Seseli* species (Apiaceae) in Altai krai and their taxonomic significance

В. Н. Новикова, П. А. Косачев

V. N. Novikova, P. A. Kosachev

Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61, Барнаул, 656049, Россия. E-mail: pakosachev@yandex.ru

Реферат. Описано анатомическое строение черешка и плода пяти видов рода *Seseli* L., встречающихся в Алтайском крае. Исследованные виды различаются по форме и анатомическому строению поперечного сечения черешка и плода. По изученным признакам составлен ключ для определения видов рода *Seseli* Алтайского края.

Summary. The anatomical structure of petioles and fruits of five species of the genus *Seseli* L. in the Altai krai is described in the article. The studied species differ in shape and cross-sectional anatomy of the petiole and fruit. For the study we made the key of features to determine the species of the genus *Seseli* in Altai krai.

Анатомическое строение черешка имеет важное значение для выяснения вопросов таксономии при исследовании родов, видовых комплексов, а также для диагностики видов и филогении различных семейств, в том числе и зонтичных (Анели, 1962; Кикнадзе, 1962; Лунина, 1984; Матюшенко, 1949; Пименов, Сдобнина, 1975а, б; Пименов и др., 1982; Прокопова и др., 1981; Раменская, 1950; Сацыперова, Филенкова, 1978; Тамамшян, 1952; Тихомиров и др., 1996; Тюрина, 1973; Güner, Duman, 2013). Кроме того, важнейшее таксономическое значение имеют особенности строения плодов зонтичных (Пименов и др., 1982; Пименов, Остроумова, 2012).

В Алтайском крае произрастает 5 видов рода *Seseli*: *S. buchtormense* (Fisch. ex Hornem.) Koch, *S. ledebouri* G. Don, *S. libanotis* (L.) Koch, *S. strictum* Ledeb., *S. condensatum* (L.) Reichenb. fil. (Чубаров, 2003).

Очень привлекательным представляется использование в диагностических целях признаков строения черешка. Они действительно достаточно многообразны и дают существенную морфологическую информацию. Понятно поэтому, что черешкам зонтичных посвящена обширная литература, и петиолярные признаки пытаются широко применить в систематике. Следует, однако, иметь в виду очень высокую степень ярусной, онтогенетической, индивидуальной, экологической изменчивости структуры черешков. Поэтому при определении следует проявлять большую осторожность, и в нашем ключе мы старались избегать использования тех признаков черешка, которые недостаточно устойчивы.

Материал и методы. Срезы для рассмотрения анатомических особенностей черешка следует делать в средней части черешка прикорневого или нижнего стеблевого листа. Основные используемые в ключе признаки можно рассмотреть и на необработанных, но по возможности тонких срезах даже в полевых условиях. Учитывая изменчивость петиолярных признаков, желательно делать срезы черешков с нескольких растений.

Образцы собраны на территории Алтайского края. Проведение количественных измерений осуществлено при помощи программы Zen 2011 на световом микроскопе Olympus BX 51.

В ходе исследования были сделаны промеры *S. ledebouri*: плодов – 16, черешков – 20; *S. libanotis*: плодов – 10, черешков – 20; *S. condensatum*: плодов – 8, черешков – 16; *S. buchtormense*: плодов – 5, черешков – 10; *S. strictum*: плодов – 10, черешков – 20.

Схемы поперечных срезов с обозначениями представлены на рис. 1 и 2.

Результаты

Изучение анатомии поперечных срезов черешков листьев и плодов представителей рода *Seseli* позволило установить отличительные признаки у их образцов. Черешки изученных растений опушены щетинками или без опушения. Черешки на поперечном срезе в адаксиальной части выемчатые. Под эпидермой с

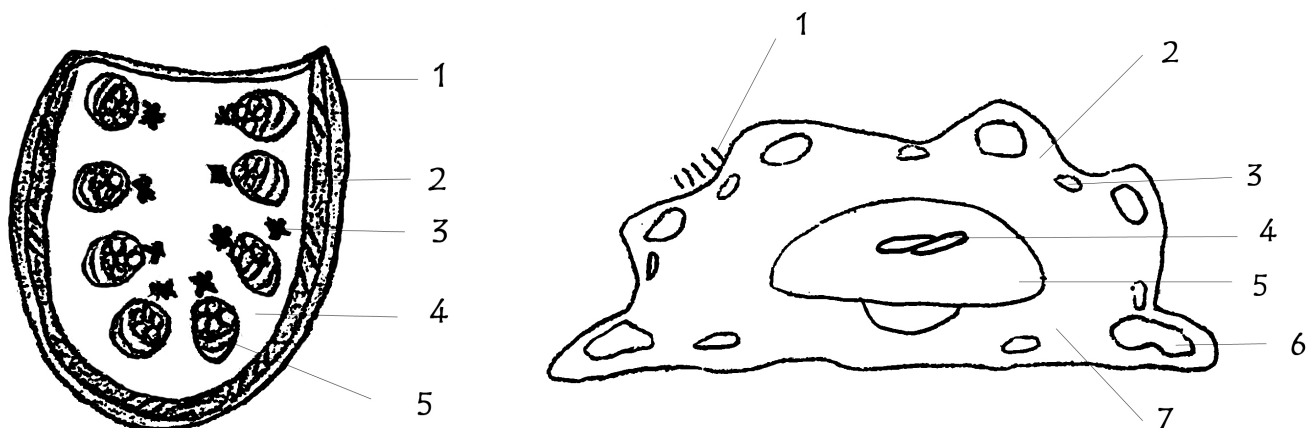


Рис. 1. Поперечный срез черешка листа зонтичных. Условные обозначения: 1 – эпидермис, 2 – колленхима и хлоренхима, 3 – секреторные каналцы, 4 – паренхима, 5 – проводящий пучок (флоэма, ксилема, проводящий пучок).

Рис. 2. Поперечный срез плода зонтичных. Условные обозначения: 1 – волоски (для распространения ветром), 2 – экзокарпий, 3 – эфирномасляные каналы, 4 – семядоли, 5 – эндосперм, 6 – проводящие пучки, 7 – мезокарпий.

утолщенными стенками располагается колленхима, которая окружает черешок по всей его поверхности. У всех изученных таксонов в медианных проводящих пучках ксилема обращена к адаксиальной стороне черешка. С внешней стороны флоэма окружена несколькими рядами склеренхимных клеток. По фотографиям поперечных срезов черешков листьев и плодов были нарисованы схемы, которые представлены на рис. 3, 4.

Проведенные исследования показали, что анатомическое строение черешков и плодов видов рода *Seseli* может быть использовано для идентификации алтайских видов. Основными диагностическими признаками являются форма поперечного сечения плода, наличие выступов на поверхности эпидермы, глубина и ширина выемки с адаксиальной стороны черешка, длина опушения или его отсутствие, количество секреторных каналцев. Ниже приводится ключ для определения видов жабриц Алтайского края с использованием особенностей строения черешков листьев и плодов.

Ключ для определения видов рода *Seseli* Алтайского края

1. Опушение черешков листьев отсутствует 2
- + Черешки листьев опушены щетинками 3
2. Ширина выемки с адаксиальной стороны черешка равна от 0,3 до 0,5 мм, глубина – 0,12 мм. Мерикарпии несжатые, округло-овальные или яйцевидные, густо покрытые, особенно по ребрам, пучковидными оттопыренными волосками. Черешки прикорневых листьев короткие. Стеблевые листья перистые или дважды рассеченные, без черешков, стеблеобъемлющие *S. buchtormense*

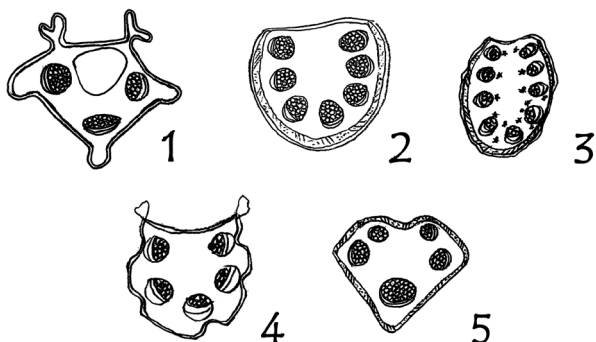


Рис. 3. Поперечные срезы черешков стеблевых листьев видов *Seseli* Алтайского края: 1 – *S. condensatum*; 2 – *S. ledebouri*; 3 – *S. libanotis*; 4 – *S. buchtormense*; 5 – *S. strictum*.

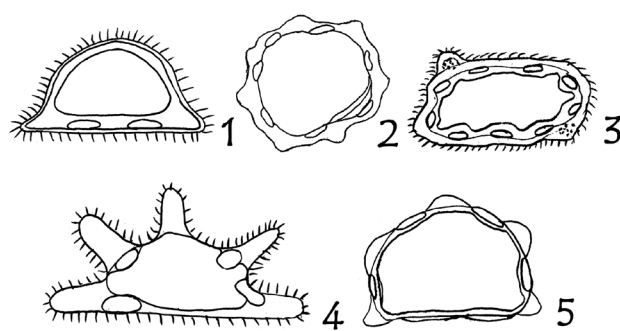


Рис. 4. Поперечные срезы плодов видов *Seseli* Алтайского края: 1 – *S. condensatum*; 2 – *S. ledebouri*; 3 – *S. libanotis*; 4 – *S. buchtormense*; 5 – *S. strictum*.

- + Выемка с адаксиальной стороны черешка равна от 0,2 до 0,31 мм шир., глубина – 0,15 мм. Мерикарпии несжатые, овальные, или яйцевидные, голые. Черешки прикорневых листьев длинные. Стеблевые листья дважды-трижды рассеченные, почти прижатые к стеблю, черешковые или самые верхние без черешков, нестеблеобъемлющие *S. strictum*
3. Черешок полый. Волоски на черешке не более 0,01 мм дл. Ложбиночных секреторных канальцев в мерикарпиях по 2–4, реберные в зрелых плодах мелкие, одиночные *S. condensatum*
- + Черешок выполненный. Волоски на черешке от 0,01 до 0,05 мм. Ложбиночные канальцы мерикарпиев одиночные. Реберных канальцев 7 4
4. Щетинки на черешках листьев очень короткие, 0,01 мм. Выемка с адаксиальной стороны равна 0,31 мм шир. Лепестки белые, голые, на верхушке цельные *S. ledebouri*
- + Щетинки на черешках листьев более длинные, 0,05 мм. Выемка с адаксиальной стороны равна 0,22 мм шир. Лепестки белые, опушенные со спинки, на верхушке выемчатые *S. libanotis*

ЛИТЕРАТУРА

- Анели Н. А.* Анатомия проводящей системы побега и систематика растений: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Тбилиси, 1962. – 48 с.
- Кикнадзе Г. С.* Таблицы для определения родов зонтичных (Umbelliferae Moris) СССР по листьям и черешкам. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1962. – 64 с.
- Лунина Г. А.* Новые данные об изменчивости некоторых признаков анатомического строения черешка у представителей семейства Umbelliferae // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1984. – Т. 89, вып. 1. – С. 82–88.
- Матюшенко А. Н.* Значение строения черешков для систематики растений (на примере семейства зонтичных) // Работы науч. студ. о-ва Воронеж. гос. ун-та. – Воронеж, 1949. – С. 35–45.
- Пименов М. Г., Остроумова Т. А.* Зонтичные (Umbelliferae) России. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 477 с.
- Пименов М. Г., Сдобнина Л. И.* К систематике рода *Seseli* L. I. Ревизия рода *Libanotis* Hill (Umbelliferae) // Бот. журн., 1975а. – Т. 60, № 8. – С. 1108–1121.
- Пименов М. Г., Сдобнина Л. И.* Особенности анатомического строения черешка листа у видов *Seseli* L. и их таксономическое значение // Бот. журн., 1975б. – Т. 60, № 10. – С. 1479–1490.
- Проконова Л. И., Остроумова Т. А., Тихомиров В. Н.* Об изменчивости строения черешка у некоторых представителей семейства Umbelliferae // Биол. Науки, 1981. – №11. – С. 61–66.
- Раменская В. М.* К диагностике видов семейства зонтичных // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1950. – Т. 55, вып. 3. – С. 90–96
- Сацыперова И. Ф., Филенкова Г. Р.* Анатомическое строение черешка и его диагностическое значение у видов рода *Heracleum* L. флоры СССР // Растительные ресурсы, 1978. – Т. 14, вып. 2. – С. 169–184.
- Тамашиян С. Г.* К вопросу о таксономической ценности черешка в семействе зонтичных // Бот. журн., 1952. – Т. 37, № 1. – С. 77–80.
- Тихомиров В. Н., Яницкая Т. О., Пронькина Г. А.* Зонтичные Средней России. Определитель по вегетативным признакам / под ред. В.Н. Тихомирова, Т.О. Яницкой, Г.А. Пронькиной. – М.: Аргус, 1996. – 88 с.
- Тюрина Е. В.* Анатомическое строение черешка у некоторых видов *Peucedanum* // Бюлл. Гл. бот. сада, 1973. – Вып. 89. – С. 55–60.
- Чубаров И. Н.* Сем. 83. Зонтичные (Сельдерейные) – Apiaceae (Umbelliferae) / Определитель растений Алтайского края // Под ред. И. М. Красноборова. – Новосибирск, 2003. – С. 291–311.
- Güner E. D., Duman H.* The revision of genus *Seseli* (Umbelliferae) in Turkey // Turkish Journal of Botany, 2013. – № 37. – С. 1018–1037.

УДК 581.81:582.475(571.1)

Некоторые аспекты изучения «ведьминых метел» мутационного типа в Сибири

Some aspects of the study of “witches’ broom” of mutation type in Siberia

С. В. Понкратьева

S. V. Ponkratjeva

Алтайский филиал Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН «Горно-Алтайский ботанический сад»; 649218, Республика Алтай, Шебалинский район, с. Камлак, урочище Чистый Луг. E-mail: ponkratjeva@mail.ru

Реферат. Данная статья отражает актуальность изучения «ведьминых метел» (ВМ) мутационного происхождения и внедрения сибирских форм в культуру. Приведены анатомо-морфологические особенности хвои «ведьминых метел» мутационного типа *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*. Исследованные варианты «ведьминых метел» взяты по степени отличия интенсивности ветвления, на основании чего охарактеризованы как – «плотная», «умеренная» и «рыхлая». Все варианты сравнивались с материалом с нормальной части кроны «НК».

Summary. This article reflects the relevance of studying “witch’s brooms” (WB) of mutational origin and introduction of the Siberian forms in culture. We give some anatomical and morphological features of “witch’s brooms” of mutation type on the example of *Picea obovata* and *Pinus sylvestris*. Investigated varieties of “witch’s brooms” are taken according to the degree differences in the intensity of branching on the basis of what is characterized as “dense”, “moderate” and “loose”. All versions were compared with the normal material of the tree crown “NC”.

Хвойные породы широко применяются при озеленении городов Сибири. Вечнозелёные хвойные сохраняют декоративность в течение всего года, что является важным преимуществом перед лиственными породами. Континентальный климат Сибири делает весьма ограниченной возможность использования в озеленении многих древесных интродуцентов, особенно культиваров европейской селекции, предназначенных для регионов с более мягким климатом. Сибирские виды хвойных практически не вовлечены в селекционный процесс, что значительно обедняет ассортимент декоративных форм, пригодных для озеленения городов Сибири. В связи с этим актуально получение новых декоративных культиваров на основе местных видов хвойных. Исходным материалом для их получения могут служить «ведьмины метлы» мутационного типа.

Термин «ведьмина метла» возник в средневековье (англ.: *Witch’s broom*, немец. *Hexenbesen*). В то время так называли любое новообразование в кроне дерева, имеющее обильное ветвление. Обильное ветвление могло быть вызвано разными причинами: 1) развитием паразитарного растения омелы (род *Viscum*); 2) соматической мутацией; 3) инвазией растения паразитарными агентами (грибы, фитоплазмы, вирусы) (Bos, 1960; Kaminska et al., 2001; Kuz'michev et al., 2001). В настоящее время термин также используют в фитопатологии и выделяют два типа «ведьминых метел»: паразитарные и мутационные, различающиеся по причинам возникновения и характеру ветвления (Brown et al., 1994; Ямбуров, 2009).

Паразитарные «ведьмины метлы» являются заболеванием и никакой селекционной ценности не имеют, они формируются под влиянием метаболитов паразитарных агентов. Классическими примерами «ведьминых метел» данного типа является заражение пихт (род *Abies*) ржавчинным грибом *Melampsorella caryophyllacerum* G. Schrot. и берёз (род *Betula*) грибом *Taphrina betulina* Rostr.

В отличие от паразитарных, мутационные «ведьмины метлы» формируются при возникновении мутации в клетках меристем почек. Данный тип мутаций встречается редко в природных популяциях и является разновидностью почковых вариаций (Хиров, 1973; Шульга, 1979). Благодаря способности передавать свои признаки при вегетативном и частично при семенном размножении, почковые вариации имеют высокую селекционную ценность и могут использоваться для выведения новых форм растений (Waxman, 1975, 1987; Yamburov, Goroshkevich, 2006; Ямбуров и др., 2011, 2013). На их основе селекционерами уже получены сотни сортов, отличающиеся интенсивным ветвлением и рядом других специфических признаков.

Целью данных работ является сравнительное исследование морфологии и анатомии «ведьминых метел» мутационного типа на предмет перспективных для селекции признаков.

Исследования проводились на материале, собранном во время экспедиционных поездок по Алтаю и Томской области. Исследованные варианты «ведьминых метел» (ВМ) отличаются интенсивностью ветвления, на основании чего их можно охарактеризовать как – «плотную», «умеренную» и «рыхлую». Ветвление рыхлой ВМ3 в 1,5–2 раза больше, чем у нормальных побегов из той же части кроны. Ветвление умеренной ВМ2 больше нормы в 3–4 раза, а плотной ВМ1 – в 6–7 раз.

Исследовали однолетнюю хвою «ведьминых метел», для сравнения использовалась нормальная хвоя из той же части кроны, с побегов той же экспозиции, где располагались «ведьмины метлы». Хвою собирали в сентябре. Свежесобранную хвою в количестве 30 шт. фиксировали и хранили в 70%-ом этаноле.

Измерение длины хвои проводили на микроскопе МСП-1 при 1-х увеличении. Радиальные срезы хвои толщиной 30 мкм получали на роторном замораживающем микротоме МЗ-2. Анатомическое исследование срезов проводилось на микроскопе Carl Zeiss, с использованием программы AxioVision для получения, обработки и анализа изображений. Исследование морфологии и мезоструктуры хвои проводилось при 50^х увеличении. Измерялись следующие признаки: ширина, толщина, площадь поперечного сечения хвои, толщина эпидермы с кутикулой, площади мезофилла, смоляных каналов и жилки. Статистический анализ данных проводился с использованием программы Statistica 6.0. Рассчитывались среднее значение признака (\bar{x}) и ошибка среднего значения (S_x). Статистическую значимость различий определяли по t-тесту Стьюдента.

Больше всего различия выражены у плотной «ведьминой метлы» ВМ1 – хвоя данного варианта больше нормы по ширине на 65 % и толщине на 50 %, что приводит к значительному (в 2,5 раза) увеличению площади поперечного сечения хвои. Вследствие значительного увеличения площади сечения хвои, у данного варианта также существенно увеличивается (на 27 %) площадь поверхности хвои, несмотря на меньшую длину хвои. Ассимилирующая и проводящая ткани хвои ВМ1 более развиты, имеют площадь в 2,5 и 2,7 раз больше нормы. Покровная ткань толще на 23 %. Признаки хвои умеренной по плотности «ведьминой метлы» ВМ2 также больше нормы, но уровень различий с нормой несколько меньше, чем в паре ВМ1 -Н1. Хвоя ВМ2 шире и толще нормы на 18 % и 29 %, что обуславливает увеличение площади поперечного сечения хвои на 46 %, и площади поверхности хвои на 17 %; площадь ассимилирующей и проводящей тканей больше на 50 % и 56 %, соответственно, а толщина покровной ткани на 11 %. Следует отметить, что хвоя ВМ2 отличается от нормы выраженной серповидной изогнутостью хвоинок. Только некоторые показатели рыхлой ВМ3 имеют значимые отличия от нормы: ширина хвои, площадь поперечного сечения и площадь мезофилла больше нормы на 20 %, площадь жилки – на 36 % (табл. 1).

Таблица 1

Морфо-анатомические признаки хвои «ведьминых метел» (ВМ) и нормальной части кроны (Н) ели сибирской

Признак	ВМ1	Н1	ВМ2	Н2	ВМ3	Н3
Длина хвои, мм	14,7 ± 0,2*	17,6 ± 0,2	17,4 ± 0,2*	18,0 ± 0,2	11,7 ± 0,1*	12,6 ± 0,2
Ширина хвои, мкм	1623,6 ± 63,0*	989,6 ± 13,4	1348,2 ± 20,3*	1145,7 ± 14,0	1556,3 ± 9,1*	1282,8 ± 25,6
Толщина хвои, мкм	1256,9 ± 47,6*	845,1 ± 16,2	1169,2 ± 17,2*	909,3 ± 22,0	1151,9 ± 7,8	1127,9 ± 14,8
Площадь сечения хвои Ч 10i, мкм ²	1258,6 ± 60,4*	525,7 ± 14,1	969,3 ± 20,3*	661,9 ± 20,6	1150,0 ± 8,9*	956,7 ± 22,6
Площадь поверхности хвои, мм ²	57,3 ± 2,2*	45,2 ± 1,0	60,5 ± 0,9*	51,8 ± 0,9	44,3 ± 0,6	43,7 ± 1,0
Толщина эпидермы с кутикулой, мкм	20,3 ± 1,1*	16,5 ± 0,6	19,5 ± 0,7*	17,6 ± 0,5	21,5 ± 0,6	22,1 ± 0,5
Площадь мезофилла Ч 10i, мкм ²	908,0 ± 44,2*	360,4 ± 12,4	715,9 ± 15,8*	477,4 ± 15,5	753,3 ± 9,2*	626,1 ± 19,0
Площадь жилки Ч 10i, мкм ²	150,8 ± 7,8*	56,9 ± 1,7	101,1 ± 2,1*	64,9 ± 2,3	177,7 ± 2,3*	130,3 ± 4,8
Диаметр смоляных каналов, мкм	112,8 ± 6,2	103,4 ± 10,8	73,0 ± 2,5*	50,1 ± 1,2	136,0 ± 8,1	135,5 ± 7,4

Примечание: * – различия статистически значимы при p ≤ 0,05.

По большинству морфологических и анатомических признаков хвоя «ведьминых мётел» статистически значимо отличается от хвои нормальной кроны. Различия с нормой более выражены у плотной *ВМ*, и менее выражены у рыхлой *ВМЗ*, т.е. наблюдается тенденция – чем интенсивнее ветвление «ведьминой метлы», тем большим числом признаков её хвоя отличается от нормы, и сильнее выражены изменения этих признаков.

Несмотря на то, что интенсивность ветвления «ведьминых мётел» в ряду рыхлая – умеренная – плотная повышалась в 1,5–2 раза, изменения анатомических и морфологических признаков хвои происходило не так дискретно. Также следует отметить, что не все анатомические признаки изменяются соразмерно с изменением морфологических признаков. Примером тому является отношение площади мезофилла к площади жилки – во всех вариантах у «ведьминых мётел» данный показатель меньше на 4–12 %, т. е. при увеличении площади ассимилирующей ткани хвои, площадь проводящих тканей увеличивается не соразмерно, а несколько больше.

Сравнительный анализ хвои «ведьминых мётел» и хвои нормальной части кроны у *P. sylvestris* показал, что имеется следующая закономерность – чем интенсивнее ветвление «ведьминой метлы», тем анатомо-морфологические признаки хвои меньше и различия с хвоей нормальной части кроны выражены сильнее (табл. 2).

Таблица 2

Анатомо-морфологические признаки хвои «ведьминых мётел» (ВМ) и нормальной части кроны (НК) сосны обыкновенной

Признак	ВМ-1 «рыхлая»	НК-1	ВМ-2 «средне-плотная»	НК-2	ВМ-3 «плотная»	НК-3
Длина хвои, мм	52,6 ± 0,5	50,2 ± 0,7	55,8 ± 0,9*	62,7 ± 1,4	67,1 ± 1,6*	91,2 ± 2,1
Ширина хвои, мкм	1356,3 ± 9,4	1374,9 ± 14,2	1410,5 ± 26,3*	1478,6 ± 33,4	1173,2 ± 11,2*	1586,0 ± 19,4
Толщина хвои, мкм	708,3 ± 6,9	716,1 ± 7,3	642,0 ± 11,7*	697,3 ± 11,3	618,2 ± 11,4*	764,3 ± 9,8
Площадь поперечного сечения хвои × 10 ³ , мкм ²	772,7 ± 11,0	776,5 ± 15,4	749,1 ± 23,2*	883,6 ± 29,8	584,7 ± 12,3*	974,9 ± 16,2
Площадь поверхности хвои, мм ²	163,9 ± 2,2	156,8 ± 3,2	161,3 ± 6,7*	199,8 ± 12,1	180,2 ± 4,2*	318,4 ± 5,4
Площадь жилки × 10 ³ , мкм ²	272,7 ± 4,3	259,5 ± 6,5	226,3 ± 6,6*	263,7 ± 10,3	207,6 ± 4,8*	357,4 ± 8,1
Суммарная площадь смоляных каналов × 10 ³ , мкм ²	79,6 ± 2,3*	102,6 ± 3,4	89,5 ± 10,4*	95,3 ± 11,5	45,1 ± 2,2*	78,6 ± 3,7
Площадь мезофилла × 10 ³ , мкм ²	420,4 ± 5,4	414,5 ± 8,6	436,0 ± 8,2*	540,9 ± 9,1	329,8 ± 6,3*	538,8 ± 9,7

Примечание: * – различия статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Наши исследования подтверждают, что ВМ по многим признакам отличается от нормы, а также значительно отличается у разных вариантов, что даёт возможность отбирать не только декоративные формы с разной интенсивностью ветвления, но и формы с разнообразной хвоей (толстая, изогнутая, голубая и т. д.). Все ВМ описываются нами и заносятся в базу данных для практического применения.

ЛИТЕРАТУРА

- Хиров А. А.** О ведьминой метле на сосне // Бот. журн., 1973. – Т. 58, вып. 3. – С. 433–436.
Шульга В. В. О карликовой форме сосны и ведьминой метле // Лесоведение, 1979. – № 3. – С. 82–86.
Ямбуров М. С. Морфологические особенности мутационной и паразитарной «ведьминых мётел» пихты сибирской // Вестник Томского гос. ун-та, 2009. – № 329. – С. 246–250.
Ямбуров М. С., Горошкевич С. Н., Третьякова И. Н., Хихлова О. В., Лукина А. В. «Ведьмины мётелы» мутационного типа как перспективный источник для получения новых декоративных форм хвойных растений // Научно-практический журнал «Вестник ИрГСХА», 2011. – Вып. 44, ч. IV. – С. 153–160.

Bos L. A witches' broom virus disease of *Vaccinium myrtillus* in the Netherlands // T. Pl. Ziekten, 1960. – Vol. 66. – P. 259–263.

Brown C. L., Sommer H. E., Wetzstein H. Morphological and histological differences in development of dwarf mutants of sexual and somatic origin in diverse woody taxa // Trees: structure and function, 1994. – No. 9. – P. 61–66.

Kaminska M., Sliwa H., Rudzinska-Langwald A. Association of Phytoplasma with Stunting, Leaf Necrosis and Witches' Broom Symptoms in Magnolia Plants // J. Phytopathology, 2001. – No. 149. – P. 719–724.

Waxman S. Dwarf conifers from witches' brooms // Comb. Proc. Intern. Plant Propagators Soc., 1987. – Vol. 36. – P. 131–136.

Waxman S. Witches' brooms sources of new and dwarf forms of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species // Acta Hort. Symposium on propagation in Arboriculture, 1975. – No. 54. – P. 25–32.

Yamburov M. S., Goroshkevich S. N. Witches' -brooms in Siberian stone pine as somatic mutations and initial genetic material for breeding of nut-bearing and ornamental cultivars // The breeding and genetic resources of five-needle pines // Conference in Southern Carpathians. – Romania. Valiug, 2006. – P. 26–27.

Yamburov M. S., Titova K. G. Needle Anatomy of Mutational Witches' Brooms of Siberian Fir // World Applied Sciences Journal, 2013. – Vol. 28, No. 7. – P. 909–913.

УДК 582.998

Биологическая характеристика избранных видов семейства Compositae Giseke

Biological characteristic of selected species of the family Compositae Giseke

О. Н. Щепилова, А. Ю. Щепилов, Т. В. Попова

O. N. Shchepilova, A. Y. Shchepilov, T. V. Popova

Воронежский госуниверситет, 394000, г. Воронеж, Университетская площадь, 1. E-mail: Poljakova71@mail.ru

Реферат. В статье приводятся результаты исследования биологических особенностей трех видов семейства Compositae. Изучались особенности морфологического и анатомического строения вегетативных органов *Tagetes patula* L., *Calendula officinalis* L., *Zinnia elegans* Jacq.

Summary. The article presents the results of a research of some biological features of three species of Compositae Giseke. We studied the peculiarities of morphological and anatomical structure of vegetative organs in *Tagetes patula* L., *Calendula officinalis* L., *Zinnia elegans* Jacq.

Compositae Giseke (Сложноцветные) – самое крупное семейство среди двудольных, насчитывающее более 20 тысяч видов, распространенных по всему земному шару. Количество родов колеблется от 1150 до 1300. В зависимости от природных условий отличаются разнообразием внешнего облика и размерами (Поляков, 1967). Семейство Compositae привлекает к себе внимание большим количеством дикорастущих и декоративных растений, имеющих широкое применение в фармакогнозии и в народной медицине, в косметологии и в ландшафтном дизайне. Для получения наибольшего эффекта в период цветения, для более продуктивного сбора сырья необходимо иметь достаточно полное представление об их эколого-географических особенностях, морфологии, анатомии, реакции на изменения окружающей среды и других характеристиках.

Изучая литературные источники, в которых встречаются сведения по исследуемым объектам, мы выяснили, что они далеко не полные и требуют больших доработок. Материалы об анатомическом строении вегетативных органов практически не встречаются. Все вышесказанное говорит об актуальности темы исследования. Для анализа нами были выбраны три вида семейства Compositae: *Tagetes patula* L., *Calendula officinalis* L., *Zinnia elegans* Jacq.

Род *Tagetes* имеет множество названий. Имеретинским шафраном его нарекли в Грузии, в Украине он зовется чернобрицем, в России – бархатцем. Англичане называют его маригольдом, то есть золотом Девы Марии. В Германии бархатцы называют студенческим цветком, поскольку их якобы в эту страну привезли итальянские студенты. В литературе приправа, получаемая из цветков бархатца, называется карбобенедиктом. Латинское название рода предложил еще в XVIII в. Карл Линней – Тагетес, в честь мифологического бога, внука Юпитера Тагеса (Лучник, 1997).

Tagetes patula L. теневыносливое, неприхотливое растение. Считается засухоустойчивым, но в начале роста ему необходимы частые поливы. К избытку влаги в почве относится отрицательно. В дождливую погоду его крупные соцветия начинают гнить. Весеннее внесение удобрений влечет за собой сильный рост и задержку цветения. Плохо переносит весенние и осенние заморозки. Семена сохраняют всхожесть 3–4 года.

Корневая система стержневая. Стебли прямостоячие, обильно ветвящиеся от основания, боковые побеги отклоненные. Угол отклонения прямой снизу и острый наверху, ветви первого порядка выше главного стебля. Длина стебля составляет 15–50 см. Листья небольшие, темно-зеленого цвета, перисто-раздельные или перисто-рассеченные, редко цельные, зубчатые, расположены очередно или супротивно. Соцветия – гетерогамные корзинки 4–6 см в диаметре, чашеобразные, одиночные или в щитковидных соцветиях на длинных цветоносах. Обертка однорядная, из 5–7 сросшихся линейных листочков, заостренных на верхушке. Цветоложе плоское, голое. Краевые цветки язычковые, с широкими, горизонтально отходящими венчиками, срединные – трубчатые, обоеполые. Язычковые цветки желтые, оранжевые, лимонные, буровато-коричневые или темно-красные, бархатистые, обычно двуцветные. Пыльники линейные. Семянки плоские, линейные, нитевидно-бороздчатые или гладкие.

Нами изучены анатомические особенности *Tagetes patula*. Основные эпидермальные клетки листа с сильно извилистыми стенками. Устьичные аппараты аномоцитного типа. Замыкающие клетки удлиненные, без побочных. Кроющие и железистые трихомы в клетках эпидермы отсутствуют. Мезофилл дорзивентрального типа. Столбчатая хлоренхима одно-двухслойная, губчатая из 4–5 рядов клеток. Центральная жилка мощно выступающая снизу, в верхней части вогнутая. Под эпидермой колленхима не выражена. Центральный проводящий пучок крупный, синтетический, со склеренхимной обкладкой.

Форма поперечного среза черешка сильно выпукло-округлая снизу, уплощенная с двумя небольшими выступами по бокам – в верхней части. Центральный проводящий пучок располагается в нижней части черешка. В крыльях по одному латеральному пучку. Кроме того, слева и справа от центра находятся по три мелких проводящих пучка. Мезофилл многослойный из округлых, плотно сомкнутых клеток.

Анатомическое строение стебля типично для представителей семейства сложноцветные. Форма поперечного среза круглая, наружная часть извилистая. Эпидерма мелкоклетчатая, тангентальные оболочки клеток не утолщенные. Кроющие и железистые трихомы отсутствуют. Под эпидермой располагается первичная кора. Ее особенностью является однородность: колленхима и эндодерма отсутствуют. Основная паренхима первичной коры 3–4-слойная. Внутри от первичной коры расположен центральный цилиндр. Он начинается периферической зоной, состоящей из узких участков склеренхимы, приуроченных к проводящим пучкам. Крупные открытые коллатеральные проводящие пучки расположены в выпуклых частях стебля. Общее их количество 14–26. На долю сердцевинной приходится 2/3 объема поперечного среза стебля, клетки ее в центре крупные, тесно прилегающие друг к другу, а к периферии более мелкие. Следовательно, сердцевина с выраженной перимедулярной зоной. Следует отметить, что в верхней части побега на месте сердцевинной формируется полость.

Форма поперечного среза главного корня округлая. Четко заметно место формирования бокового корня. Перидерма состоит из 4–5 слоев клеток и имеет темно-коричневую окраску. Первичная кора 6–7-слойная, из прямоугольных клеток паренхимы, плотно прилегающих друг к другу. Центральный цилиндр доминирует по объему. Элементы ксилемы и флоэмы образуют сплошные кольца. В центре располагаются крупные круглые клетки основной паренхимы.

Многочисленные сорта этого вида подразделяют на группы: высокие – до 60 см высотой, соцветия простые; средние – до 50 см высотой, соцветия махровые; низкие – 25–40 см высотой с простыми или махровыми соцветиями; очень низкие («лилипут») – 15–20 см высотой, с простыми или махровыми соцветиями. Наиболее распространенные сорта: 'Гольд Бол', 'Гольд Копхен', 'Лемон Джем', 'Оранжевый пламя'.

Помимо бархатца отклоненного известны еще два широко распространенных представителя рода *Tagetes*: бархатец прямостоящий (*T. erecta* L.) и бархатец тонколистный или мексиканский (*T. tenuifolia* Sm.). Это однолетнее растение, собранное в компактный или раскидистый куст с ясно выраженным главным побегом. Стебли сильноветвистые, голые, прямостоящие, мелкоребристые, достигающие 80–120 см высотой. Боковые побеги направлены вверх, образуя куст обратнопирамидальной формы. Листья перисто-раздельные, с острыми долями, по краю пильчатые, от светло- до темно-зеленых, расположены в очередном порядке. Соцветия – крупные корзинки 6–13 см в диаметре, простые, одиночные, полумахровые или махровые, на длинных цветоносах. Цветет с конца июня – начала июля. Окраска соцветий однотонная, светло-желтая, желтая, ярко-желтая, оранжевая или двуцветная. В культуре с XVI в. Сорта различают по высоте: гигантские – выше 90 см; высокие – 60–90 см; средние – 45–60 см; низкие – до 45 см высотой.

T. tenuifolia считается выходцем из горных районов Мексики. Растение однолетнее, 20–40 см высотой, с густоветвистыми, с прямыми, голыми, светло-зелеными побегами. Листья мелкие, дважды перисто-рассеченные, с узкими, редкозубчатыми долями, светло-зеленые, с точечными железками, расположены в очередном порядке. Соцветия – мелкие корзинки, 1,5–3 см в диаметре, простые, на коротких цветоносах, собраны в свою очередь в щитковидные соцветия. Окраска соцветий желтая, желто-оранжевая. Обертка однорядная, из пяти сросшихся листочков, острых на вершине. Цветет очень обильно. В культуре с 1795 г. Известно более 70 сложных гибридных сортов.

Calendula в переводе с латинского означает «первый день месяца». Ноготки – русское название дано по форме семян. Произрастает в Европе, Передней Азии и Северной Африке. Родина – Южная Европа. На территории нашей страны растение распространено повсеместно, но лучше растет и цветет в зоне умеренного климата. В культуре с XVI в. В странах бывшего СССР встречается только в культуре, реже как одичавшее растение, особенно в южных районах Европейской части.

Calendula officinalis – растение светолюбивое, холодостойкое, неприхотливое в культуре. Выносит заморозки до -5°C . В условиях жаркой погоды теряет махровость и прекращает цветение. Наибольшей декоративности достигает на плодородных, достаточно увлажненных, хорошо дренированных почвах. Плодоносит обильно, семена сохраняют всхожесть 4–5 лет.

Корневая система стержневая, сильно ветвящаяся. Однолетнее растение, до 60 см высотой с толстыми, ребристыми стеблями, покрытыми липкими железистыми волосками. Расположение листьев очередное. Нижние листья яйцевидные, удлинённые с черешками. Верхние – продолговатые или ланцетные, сидячие. Листья опушены жесткими волосками. Соцветия – одиночные корзинки, в диаметре достигают 8 см. Расположены на концах стеблей и боковых побегов. Обертка чашевидная, 1–3-рядная. Листочки обертки травянистые, ланцетные, жестко-волосистые по краю, окаймленные. Цветоложе плоское, слабовыпуклое, без волосков. Краевые цветки оранжевые или желтые, язычковые, пестичные, 1–3-рядные. Венчик язычковый, ярко-оранжевой окраски, 3-зубчатый. Представляет собой трубку с торчащими головчатыми волосками. Семянки без хохолка. Семянки кольцевидно-изогнутые, буровато-серые, покрытые жесткими волосками. Пыльники линейные.

Известен еще один представитель рода *Calendula arvensis*. Этот вид не относится к числу популярных, так как имеет невзрачные мелкие цветки, окрашенные в охристо-желтый цвет. Высота растения примерно 30 см. В естественном состоянии может встречаться на возделываемых полях, пустырях и заброшенных землях юга Европы (Маевский, 2006).

Лист календулы скорее изолатерального типа. Основные эпидермальные клетки мелкие, 5-6-гранные. Оболочки неизвилистые. Устьичный аппарат аномоцитного типа, побочные клетки отсутствуют. Кроющие трихомы многоклеточные, их клетки расположены двумя параллельными рядами. Встречаются и железистые волоски с многоклеточной ножкой и головкой, заполненной содержимым темного цвета. Мезофилл практически не дифференцирован на столбчатый и губчатый. По локализации устьиц лист амфистоматический. Центральная жилка листа мощно выступает снизу, в верхней части вогнутая. В эпидерме редко встречаются многоклеточные трихомы. Три проводящих пучка разного размера погружены в клетки паренхимы (Никитин, 1982).

Форма поперечного разреза стебля неправильная. Наружная часть извилистая. В эпидерме хорошо заметны многоклеточные кроющие и железистые трихомы. Первичная кора узкая, практически однородная. В ребрах присутствует 3–4-слойная колленхима. Проводящие пучки разного размера (20–22). Основной объем поперечного разреза приходится на крупные клетки сердцевины. В нижней части стебля увеличивается комплекс первичной коры. Проводящие пучки стремятся к слиянию (переход от пучкового типа к непучковому). В центре формируются полости.

На поперечном разрезе корня четко видна перидерма. Зона коры составляет 10–12 слоев клеток. Ксилема с неопределенным числом лучей.

Род *Zinnia* назван в честь профессора медицины из Геттингена Иоганна Готтлиба Цинна, который привез это растение в Европу в 1796 г. из Центральной Америки (Аксенов, 2000). *Zinnia elegans* – очень теплолюбивое растение. Повреждается даже незначительными заморозками. Лучше всего растет на теплых, солнечных участках. Обильно цветет только при посадке на защищенном от ветра месте. При продолжительной засухе требует полива. В местности с прохладным и дождливым летом растет и цветет хуже. При посадке предпочитает легкую садовую почву с нейтральной реакцией.

Растение однолетнее, быстрорастущее, с прямостоячими, устойчивыми стеблями, 30–90 см высотой. Листья яйцевидно-заостренные, цельнокрайние, сидячие, расположены супротивно, темно-зеленые. Стебли и листья имеют жесткое опушение. Соцветия – корзинки 3–14 см в диаметре, верхушечные или сидячие, на длинных, кверху утолщенных цветоносах. Обертка колокольчатая, несколько рядная, состоящая из травянистых, расположенных черепитчато листочков. Цветоложе конусовидное, при плодах цилиндрическое, прицветники пленчатые с надрезанным краем на верхушке. Краевые цветки пестичные, однорядные. Язычковые цветки яркие, белые, кремовые, желтые, оранжевые, красные, сиреневые, лиловые, фиолетовые; по форме – удлинённо-овальные, линейно-вытянутые или свернутые вдоль в трубочку, с тремя зубцами на конце; трубчатые – мелкие, желтые. Лопасты столбика длинные, нитевидно-линейные, без придатков. Дисковые цветки двуполые. Венчик трубчатый. Пыльники линейные. Цветет очень обильно и продолжительно с середины июня до заморозков. Плоды трехгранные семянки, сплюснутые, яйцевидные или клиновидные.

По строению соцветий, форме язычковых цветков и высоте растений их разделяют на несколько групп: георгиноцветные, хризантемоцветные, скабиозоцветные, гайярдиоцветные, помпонные (лилипотовые).

Лист дорзивентрального типа, эпистоматический по расположению устьичных аппаратов. Клетки верхней и нижней эпидермы с извилистыми краями. Устьичный аппарат аномоцитного типа. Замыкающие клетки без побочных. Трихомы отсутствуют. Столбчатый мезофилл из 1–2 рядов клеток, губчатый из 4–6.

Нижняя часть стебля овальной формы. Эпидерма извилистая, без волосков. Кора однородная (5–6 рядов клеток). Элементы флоэмы четко видны в крупных проводящих пучках. Камбиальное кольцо широкое. Со стороны ксилемы присутствует механическая обкладка. 2/3 объема поперечного разреза приходится на крупные клетки сердцевины.

Центральная жилка листа цинии округлой формы, снизу сильно выпуклая, сверху незначительно. В эпидерме хорошо заметны удлинено-овальные, многочисленные трихомы с заостренным выростом. Колленхима 1–2-слойная. В центре. В паренхиме расположен крупный открытый коллатеральный проводящий пучок.

Корень покрыт 6–7-слойной перидермой. Кора состоит из 7–8 рядов клеток. Центральный цилиндр со слабо заметной флоэмой и сливающейся в единое кольцо ксилемой.

Изучение биоморфологических особенностей актуально в связи с использованием некоторых из них в диагностике сырья, для уточнения таксономии.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. Декоративные растения // Энциклопедия природы России. Т. 2. Травянистые растения. – М.: АБФ/АБФ, 2000. – 383 с.

Лучник А. Н. Энциклопедия декоративных растений умеренной зоны. – М.: Ин-т техн. исслед., 1997. – 464 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 600 с.

Никитин А. А., Панкова И. А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. – Л., Наука, 1982. – 768 с.

Поляков П. П. Систематика и происхождение сложноцветных / АН КазССР, Ин-т ботаники. – Алма-Ата: Наука, 1967. – 335 с.

УДК 581.41:581.5

Особенности биологии редкого вида *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье

Features of biology of rare species *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae) in the Sochi Black Sea region

Е. А. Аверьянова

E. A. Averyanova

Сочинское отделение Русского географического общества, Сочи, 354389, Адлерский район, п/о Калиновое Озеро,
с. Воронцовка, ул. Пещеры, д. 3. E-mail: drjoma2zimovnikova@gmail.com

Реферат. Ятрышник раскрашенный *Orchis picta* Loisel. – один из редких представителей семейства Orchidaceae Juss. в Сочинском Причерноморье. Приведены данные по экологии, морфологии, биологии размножения, возрастной структуре популяций и перспективах охраны вида.

Summary. The results of investigation of *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae Juss.) in the Russian Black Sea region (West Caucasus) in 2013–2015 are presented in the article. Information on the structure, ecology, reproduction biology, seed morphology, age structure of population and the current state of protection is given.

Сочинское Причерноморье уникально для России по своим климатическим характеристикам. Соответственно растительность и флора региона имеет ряд особенностей даже по сравнению с ближайшими территориями. Участок низкогогорья на побережье Черного моря от пос. Магри до устья р. Псоу (административно Большой Сочи) относят к Колхидской ботанической провинции. Семейство орхидных представлено здесь более чем 40 видами, многие из них являются редкими и охраняемыми. *Orchis picta* внесён в списки Красной книги Российской Федерации, Красных книг Краснодарского и Ставропольского краёв, республик Адыгея, Дагестан, Сев. Осетия-Алания, Чеченской республики, Ростовской области и г. Сочи. Как и другие виды орхидных, в Западном Закавказье *O. picta* изучен слабо, данных по его распространению, численности, биологии и экологии явно недостаточно для обоснования эффективных мер по охране. Целью нашей работы стало заполнение этих пробелов.

Исследования проводили в 2012–2015 гг. в бассейнах рек Мзымта, Кудепста, Большая и Малая Хоста и Агура. При изучении популяций использовали общепринятые методики (Ценопопуляции..., 1976; Левина, 1981; Денисова и др., 1986; Злобин, 1989), проводили выявление местообитаний, ритма сезонного развития, определяли морфологические характеристики особей разных возрастных состояний, возрастную структуру популяций, семенную продуктивность и морфологию семян. Подсчёт семян проводили в программе Paint по цифровой макрофотографии на миллиметровой бумаге; изучение семян проводили с помощью микроскопа АХЮ Lab 1 с камерой Ахю Conn Erc 5s. Вычисляли индекс семени (ИС) и индекс зародыша (ИЗ) как отношение длины к ширине, объём семени (ОС) вычисляли по формуле $ОС = 2(1/2 ШС)^2 \times (1/2 ДС) \times 1,047$, где ШС – ширина семенной кожуры; ДС – длина семенной кожуры; 1,047 – $\pi/3$; объём зародыша (ОЗ) – по формуле $ОЗ = 4/3 \times \pi \times (1/2 ДЗ) \times (1/2 ШЗ)^2$, где ДЗ – длина зародыша, ШЗ – ширина зародыша; объём свободного воздушного пространства внутри семени (ОВ) – по формуле $ОВ = (ОС - ОЗ) / ОС \times 100\%$ (по: Arditti et al., 1979). Статистическую обработку данных проводили в программе Libre-Office-Calc.

Собранные 5 гербарных листов хранятся в секции Биогеографии Сочинского отделения Русского географического общества.

Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Ятрышник раскрашенный *Orchis picta* Loisel. (*O. morio* L. subsp. *picta* (Loisel.) Arcang. comb. superfl., *O. morio* subsp. *picta* (Loisel.) Aschers. & Graebn. comb. superfl., *O. morio* subsp. *picta* (Loisel.) K. Richt.) – средиземноморско-малоазиатский вегетативный однолетник со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне (Вахрамеева и др., 2014; Татаренко, 2015). Распространён в Средней Европе, Средиземно-

морье, Малой Азии, в Крыму и на Кавказе (Delforge, 2006). В России встречается в Краснодарском и Ставропольском краях, Адыгее, Дагестане, Кабардино-Балкарии, Карачаево-Черкессии, Сев. Осетии-Алании, Ингушетии и Чеченской республике (Вахрамеева и др., 2014). В Сочинском Причерноморье отмечался только в урочище Монастырь (Солодько, 1996; Тимухин, 2002). В наших исследованиях выявлены пять местонахождений вида в бассейнах рек Кудепста и Большая Хоста. Четыре из них малочисленные, насчитывают по 5–20 особей. Одна популяция многочисленная, расположена в окрестностях пос. Рассвет Адлерского района. Численность её в разные годы колебалась от 800 до 1100 экземпляров, плотность до 107 особей на кв. м. Местообитания – опушки леса, заросли кустарников, обочины дорог, вырубki под высоковольтной ЛЭП, в основном вторичные биотопы. По экологическим требованиям *O. picta* проявляет себя как гелиофит (изредка некоторые особи встречаются под пологом леса), мезофит и мезотроф, мезотерм.

Морфометрические обследования позволили выявить характеристики основных возрастных состояний (табл. 1).

Таблица 1

Основные морфометрические характеристики особей *Orchis picta* разных возрастных состояний

№	Показатель	j	im	v	g
1	Число листьев	2	3	4–6	10,43 ± 0,43 (6; 15) / 19,35
2	Длина 2–3-го листа, см	42,20 ± 4,60 (17,0; 75,0) / 40,74	52,68 ± 3,93 (33,0; 106,0) / 34,18	59,31 ± 2,98 (36,0; 94,0) / 24,65	68,37 ± 3,36 (31,0; 110,0) / 23,04
3	Ширина 2–3-го листа, см	4,07 ± 0,39 (2,0; 6,2) / 36,0	6,82 ± 0,50 (1,8; 10,8) / 33,69	9,01 ± 0,30 (5,6; 12,0) / 16,12	11,19 ± 0,60 (8,2; 21,2) / 25,05
4	Число жилок 2–3-го листа	4,01 ± 0,58 (3; 9) / 40,09	9,23 ± 0,71 (3; 15) / 35,07	11,72 ± 0,67 (7; 19) / 27,92	16,13 ± 0,76 (11; 25) / 22,22
5	Число цветков	—	—	—	10,0 ± 0,58 (5; 15) / 27,30
6	Высота растений, см	—	—	—	198,35 ± 10,64 (106,0; 309,0) / 25,17
7	Длина цветоноса, см	—	—	—	47,86 ± 3,51 (24,0; 82,0) / 34,37
8	Толщина стебля, мм	—	—	—	4,44 ± 0,16 (3,0; 6,5) / 17,34
9	Толщина цветоноса, мм	—	—	—	2,64 ± 0,13 (1,4; 3,8) / 22,72

Примечание: в числителе – среднее ± ошибка среднего, минимум и максимум (мм), в знаменателе – коэффициент вариации (%); j – ювенильные особи, im – имматурные, v – вегетативные (виргинильные), g – генеративные.

Orchis picta имеет побеги зимнезелёные с осенним периодом покоя по И. В. Борисовой (1972). По нашим наблюдениям, выход из периода покоя – появление розетки листьев – происходит во влажные годы в конце августа, при недостаточном увлажнении эта дата отодвигается до начала октября. В марте появляется цветоносная стрелка, уже 27 марта отмечены первые цветки. Начало цветения в разные годы приходится на конец марта – первую декаду апреля. Последние цветки можно встретить в середине мая. Уже к началу июня из коробочек высыпаются почти все семена. Одновременно надземная часть растения отмирает. Период покоя захватывает большую часть лета и начало осени.

Ятрышник раскрашенный – облигатно аллогамный вид, в Крыму опыляется медоносной пчелой *Apis mellifera* L., несколькими видами шмелей и другими *Hymenoptera* (Иванов и др., 2009). Мы наблюдали *Apis mellifera* L., *Bombus pascuorum* (Scop.), *Bombus* sp., активно фуражирующих на цветках *O. picta*. Недостатка в опылителях явно не ощущается, судя по тому, что процент плодообразования вида на исследованной территории приближается к 100 %. Очень редко встречаются цветоносы, у которых самые верхние цветки не образовали полноценные плоды с семенами. Число семян в одной коробочке в среднем 7127,5. Непополненных семян 42,7 %.

Морфометрические характеристики семян показаны в таблице 2.

Таблица 2

Морфометрические характеристики семян *Orchis picta* из разных популяций Сочинского Причерноморья (мм)

№	Показатель	n	min	max	M	σ	m	V (%)
1	Длина семени	80	0,333	0,727	0,582	0,081	0,009	13,92
2	Ширина семени	80	0,082	0,190	0,144	0,023	0,003	16,29
3	Длина зародыша	80	0,103	0,208	0,158	0,019	0,002	11,89
4	Ширина зародыша	80	0,069	0,147	0,102	0,015	0,002	14,82

Примечание: n – число изученных семян; M – среднее арифметическое; σ – среднее квадратичное отклонение; m – ошибка среднего; V – коэффициент вариации.



Рис. 1. Местообитание *Orchis picta* в окрестностях пос. Рассвет.



Рис. 2. Зимняя розетка листьев *Orchis picta*.



Рис. 3. Общий вид цветущей особи *Orchis picta*.

Индекс семени *O. picta* в среднем $4,19 \pm 0,12$, индекс зародыша – $1,57 \pm 0,03$. Объем семени в среднем составил $3,19 \pm 0,1 \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$, объем зародыша – $0,90 \pm 0,005 \text{ мм}^3 \times 10^{-3}$, объем свободного воздушного пространства внутри семени – $70,70 \pm 1,15 \%$. Семена можно отнести к *Orchis*-типу по классификации Дресслера (Dressler, 1993).

Вегетативное размножение присутствует, хотя имеет несравнимо меньшее значение в поддержании численности популяций, чем семенное. Так, в двух малочисленных популяциях отмечено появление дочерних розеток около маркированных генеративных особей. Дочерние розетки располагаются вплотную к материнским и почти не отличаются от последних по размерам и числу жилок листа, но не цветут в год появления.

Изучение возрастного состава популяций дало следующие результаты.

В многочисленной популяции выявлены следующие возрастные спектры (%): 2012г. – 16j : 21im : 25v : 38g; 2013 г. – 22j : 29,5im : 25v : 23,5g; 2014 г. – 9j : 27im : 45v : 19g. Популяция полночленная, спектры одновершинные, максимум в разные годы приходится на разные возрастные группы. Возможно, это связано с изменениями внешних условий (2012 год был засушливым сверх нор-



Рис. 4. Соцветие *Orchis picta*.



Рис. 5. Цветок *Orchis picta*. Строение колонки.



Рис. 6. Цветок *Orchis picta*. Вариации окраски. Форма с ярко окрашенной губой.



Рис. 7. Цветок *Orchis picta*. Вариации окраски. Форма со светлой губой.

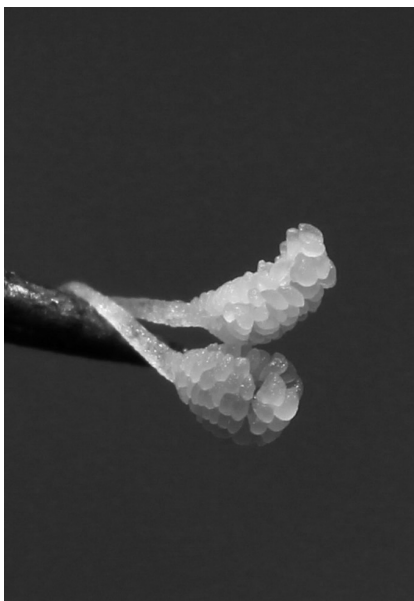


Рис. 8. Поллинии *Orchis picta*.



Рис. 9. Плоды *Orchis picta*.

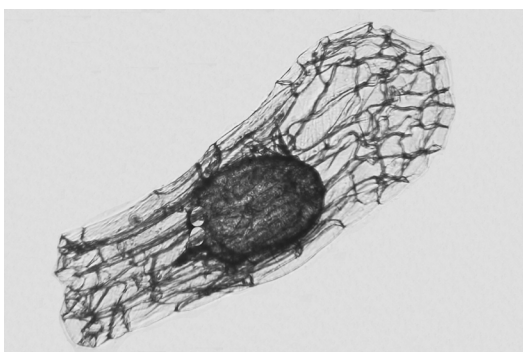


Рис. 10. Семя *Orchis picta*.

мы), а также с внутренними популяционными ритмами и волнами возобновления. Требуется дальнейшее изучение вопроса для определения закономерностей подобных изменений.

Малочисленные популяции неполночленные, их возрастной состав выглядел в 2014 г. следующим образом (число особей): 2v : 18g; 2im : 3g; 2im : 4v : 9g; 1im : 1v : 6g.

Orchis picta внесён в приложение II Конвенции о международной торговле CITES (Convention ..., 2006). Охраняется в Тебердинском и Северо-Осетинском заповеднике, в Сочинском национальном парке и в ГФЗ Цимлянский. На территории Сочинского Причерноморья местонахождения

вида располагаются на границах охраняемых и муниципальных земель. В связи с этим нет гарантии их сохранности. Часть местонахождения у пос. Рассвет была уничтожена при замене высоковольтной опоры ЛЭП. С другой стороны часть этой же популяции исчезла при разработке участков дачного посёлка. Три малочисленные популяции произрастают в непосредственной близости от дорог и могут быть разрушены при дорожных работах, как это произошло с несколькими местонахождениями *Ophrys oestriifera* Vieb. Лишь одно местонахождение располагается на заброшенной плантации пробкового дуба, включённой в участок с режимом заказника Сочинского нацпарка. Но и там популяция подвержена прессу рекреации и выпаса скота. Таким образом, вид на территории Сочинского Причерноморья находится под прямой угрозой уничтожения. Единственным гарантом сохранности генетического материала этих популяций может стать размножение и культивирование с помощью методов биотехнологии.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Макаровой Елене Леонидовне, бессменной спутнице в путешествиях по Сочинскому Причерноморью, а также активистам Сочинского отделения Русского географического общества за многолетнюю поддержку.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова И. В.** Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. – М. – Л., 1972. – Т. 4. – С. 5–95.
- 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.
- Иванов С. П., Холодов В. В., Фатерыга А. В.** Орхидеи Крыма: состав опылителей, разнообразие систем и способов опыления и их эффективность // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – Симферополь, 2009. – Т. 22 (61), № 1. – С. 24–34.
- Левина Р. Е.** Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). – М.: Наука, 1981. – 96 с.
- Солодько А. С.** О распространении редких и исчезающих видов растений в Сочинском Причерноморье. Рукопись в фондах Сочинского отдела Русского географического общества РАН. – Сочи, 1996. – № 522. – 18 с.
- Татаренко И. В.** Атлас побегово–корневых модулей орхидных России и Японии. – М.: Модерат, 2015. – 238 с.
- Тимухин И. Н.** Орхидеи предгорной зоны Черноморского побережья Краснодарского края (Архипо–Осиповка – Псоу) // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации: Материалы конф. (г. Сочи, 15 сентября 2001 г.). – Сочи, 2002. – С. 100–103.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, И. П. Ермакова и др. – М.: Наука, 1976. – 217 с.
- 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, No. 10. – P. 1128–1137.
- Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES, Appendix II) 2006. URL: <https://cites.org/eng/app/appendices.php> (Дата обращения: 04.05.2016).
- Delforge P.** Orchids of Europe, North Africa and the Middle East (3rd ed.). – London: A and C Black Publishers Ltd., 2006. – 640 p.
- Dressler R. L.** Phylogeny and classification of the orchid family. – Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. – 278 p.

УДК:582.949.26:581.14/.1+58.084(470.32)

Онтогенез и семенная продуктивность *Lavandula angustifolia* Mill. при интродукции в ЦЧР

Ontogenesis and seed productivity of *Lavandula angustifolia* Mill. at introduction in the Central Chernozem Region

О. В. Гладышева

O. V. Gladysheva

Воронежский государственный аграрный университет имени императора Петра I, e-mail: russia_1980@inbox.ru

Реферат. Изучен онтогенез и описаны возрастные состояния поликарпического вида *Lavandula angustifolia* Mill. при его интродукции в ботаническом саду Воронежского государственного аграрного университета. Описаны 7 возрастных состояний, вычислены показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности, а также процентное соотношение коэффициента плодообразования и семенификации. Показана возможность успешной интродукции вида в условиях Центрально-Черноземного региона, в том числе в локальном благоустройстве и озеленении различных городских территорий и объектов.

Summary. The ontogenesis of polycarpic species *Lavandula angustifolia* Mill. has been studied and the age-related states have been described during its introduction in the botanical garden of Voronezh State Agrarian University. By now, 7 ontogenetic states: s, p, j, im, v, g₁, g₂ have been described. The values of potential and real seed productivity, percentage ratio of fruit and semnificatii of species have been calculated. The possibility of successful introduction of the species (including local landscaping, beautification and general improvement of different urban territories and objects) in the Central Chernozem Region has been shown.

Лаванда узколистная (*L. angustifolia* Mill.) – поликарпический вечнозеленый полукустарник семейства Lamiaceae высотой до 40 см, с корневой системой вторично-гоморизного типа, хамефит.

Свежие соцветия *L. angustifolia* содержат 0,8–1,6 % эфирного масла (Блинова, Яковлева, 1990), преобладающим компонентом масла является линалилацетат с бергамотным запахом, цветочный запах лаванды обусловлен содержанием таких веществ, как линалоол, гераниол, нерол. Родина лаванды – страны Средиземноморья. В природе растет в горах и предгорьях на сухих каменистых почвах (Воронина и др., 2001; Гиренко, Зверева, 2007).

Лавандовое масло включено в фармакопее 16 стран мира (Воронина и др., 2001). В научной медицине эфирное масло *L. angustifolia* применяется при ревматических болях и невралгиях, а также является хорошим антисептиком. Также экспериментально была показана эндо- и экзогенная антибактериальная активность даже каллуса *L. angustifolia*, а биохимический анализ показал присутствие в нем всего набора биохимически активных веществ интактного растения (Бостанова и др., 2006). В народной медицине настой из цветков лаванды обладает успокаивающим, тонизирующим, противовоспалительным, болеутоляющим и разжижающим желчь средством, также применяется при желудочно-кишечных болезнях, неврастении и сердцебиении (Воронина и др., 2001).

Сочетание ярко выраженных декоративных свойств (Гладышева, 2015) и высокой фитонцидной активности позволяет использовать *L. angustifolia* в городском озеленении для создания фитокомпозиций, обладающих оздоровительным эффектом. Кроме того, расширение ресурсной базы ЦЧР за счет такого ценного лекарственного растения является на сегодня достаточно актуальной задачей. Целью настоящей работы было изучение онтоморфогенеза *L. angustifolia* при интродукции в условиях Центрально-Черноземного региона (далее ЦЧР).

Работы по изучению онтоморфогенеза, семенной продуктивности, ритмики сезонного развития *L. angustifolia* с целью ее последующего внедрения в культуру проводились в ботаническом саду Воронежского государственного аграрного университета им. императора Петра I с 2011 г. по общепринятым методам популяционной биологии и фенологии (Работнов, 1950; Серебряков, 1962; Вайнагий, 1973; Бейдеман, 1974). Статистическую обработку данных осуществляли при помощи программы "Excel".

По результатам четырехлетней интродукционной работы нами выделены и описаны 3 периода и 7 возрастных состояний вида.

I. Латентный период. Орешки темно-бурого цвета, гладкие, блестящие, продолговатые, 0,3–0,4 см длиной и 0,1 см шириной. Для прорастания орешков требуется предварительная стратификация с температурным режимом от – 3 °С до +5 °С в течение от 3 недель до 2 месяцев. Орешки в лабораторных условиях прорастают в течение 15 дней, всхожесть без стратификации составила 20 %, после стратификации она значительно повышается – до 86 %. Первые проростки появляются на 5-й день опыта, наибольшее число проростков – на 7–8-й день (55 %), энергия прорастания составила 25 %.

Изучение посевных качеств семян имеет большое значение для селекционной работы. Так, Т. Г. Мухортовой с соавторами (1988) было проведено сравнительное изучение особенностей строения семян интродуцируемых видов и сортов *Lavandula L.*, в том числе и *L. angustifolia*, образцы которых были собраны из разных стран, а также их посевные качества с целью использования для селекционных целей наиболее перспективных из них.

II. Прегенеративный период. Проростки (р) однопобеговые, гипокотиль длиной 1,5–2 см, эпикотиль 0,1–0,2 см, выносит на поверхность две округло-яйцевидные семядоли, цельнокрайние, гладкие, на верхушке с небольшой выемкой, в основании усеченные, 0,3–0,4 см длиной и 0,4–0,5 см шириной, светло-зеленого цвета, срединная жилка не выражена; черешки отстоящие, длиной 0,2–0,4 см. Первые два настоящих листа сидячие, супротивные, обратноланцетные или узкообратнояйцевидные, 0,5–1 см длиной и 0,2–0,3 см шириной, цельнокрайние, покрыты очень короткими белыми волосками, срединная жилка наиболее выражена с внутренней стороны листа. Граница главного корня и стебля не выражена. Главный корень нарастает моноподиально, 2,5–3 см длиной, тонкий, от него отходят короткие боковые корешки I порядка. В основании семядолей закладываются вегетативные почки. Продолжительность жизни проростка в лабораторных условиях – 10–15 дней.

Ювенильные особи (j) нарастают моноподиально и имеют 2–3 пары настоящих листьев и достигают длины 3–3,5 см. На данном этапе в узлах семядольных листьев наблюдается активный рост вегетативных побегов, длиной 0,5–1 см, рост растения в высоту менее активный. В узлах настоящих листьев закладываются и формируются вегетативные почки. Листовая пластинка увеличивается почти в два раза, до 1–1,8 см длиной и 0,3–0,5 см шириной. Стебель диаметром 0,1 см покрыт короткими мягкими волосками. Семядольные листья сохраняются и к концу данного возрастного периода достигают максимальной величины – 0,6–0,7 см длины и 0,5–0,6 см ширины. Гипокотиль диаметром 0,1 см приобретает бурую окраску и начинает одревесневать. В основании гипокотили развиваются несколько придаточных корней. Главный корень удлиняется до 3,5–4,5 см, боковые корни ветвятся до II порядка. Таким образом, ювенильные растения имеют аллоризную корневую систему, где главный корень нарастает симподиально. Продолжительность жизни ювенилов в лабораторных условиях составляет в среднем 22–28 дней.

Имматурные растения (im) вытягиваются до 8–10 см, несут 3–5 пар листьев, которые увеличиваются до 2–3 см длиной и 0,5–0,7 см шириной, обратноланцетные или продолговато-ланцетные, с завернутыми внутрь краями и четко выраженной срединной жилкой с внутренней стороны листа. В узлах семядолей развиваются вегетативные побеги длиной до 4 см. В узлах настоящих листьев только начинают формироваться и развиваться побеги обогащения. Усыхают и опадают семядоли и нижние стеблевые листья в условиях открытого грунта, в лабораторных же условиях на данном этапе они сохраняются еще зелеными. Гипокотиль одревесневает, приобретает шероховатую поверхность, утолщается до 0,2 см в диаметре. Главный корень 0,5 см, ветвится до III порядка, боковые корни сильно удлиняются до 12–15 см. Тип корневой системы не меняется. Дальнейший рост и развитие проростков осуществлялось в открытом грунте. Имматурные особи живут в среднем 60–65 дней (рис. 1; табл. 1).

Виргинильные особи (v) представлены первичным кустом, состоящим из 8–12 надземных удлиненных побегов, достигающих высоты 15–20 см и характеризующихся симподиальным нарастанием. Длина и ширина листьев остается неизменной. Листовая пластинка приобретает сизо-зеленую окраску за счет коротких, редко разбросанных, белых волосков. Гипокотиль утолщается до 0,4–0,5 см в диаметре, укорачивается за счет контрактильной деятельности придаточных корней. Вегетативные побеги второго порядка становятся приподнимающимися, дугообразно отходят от основания главной оси побега, одревесневают. Главный корень отмирает, от придаточных корней отходят многочисленные боковые корни, проникающие на глубину 23–25 см. Тип корневой системы заменяется на вторично-гоморизный. Закладка цветочных почек в конце августа текущего вегетационного периода свидетельствует о переходе растения в генеративное состояние. Срок жизни виргинильных особей составляет 55–60 дней.

Темп онтогенетического развития *L. angustifolia* на всех этапах прегенеративного периода сравнительно медленный.

III. Генеративный период. Молодые генеративные особи (g_1) высотой 30–35 см представлены 1–3 генеративными и 8–10 вегетативными приподнимающимися побегами. Генеративные побеги заканчиваются колосовидным соцветием 14–16 см длиной. Цветки в мутовке раскрываются по 1–2 акропетально. Колосовидные прерывистые соцветия несут мелкие цветки, собранные в мутовки в числе 4–6, состоящие из су-

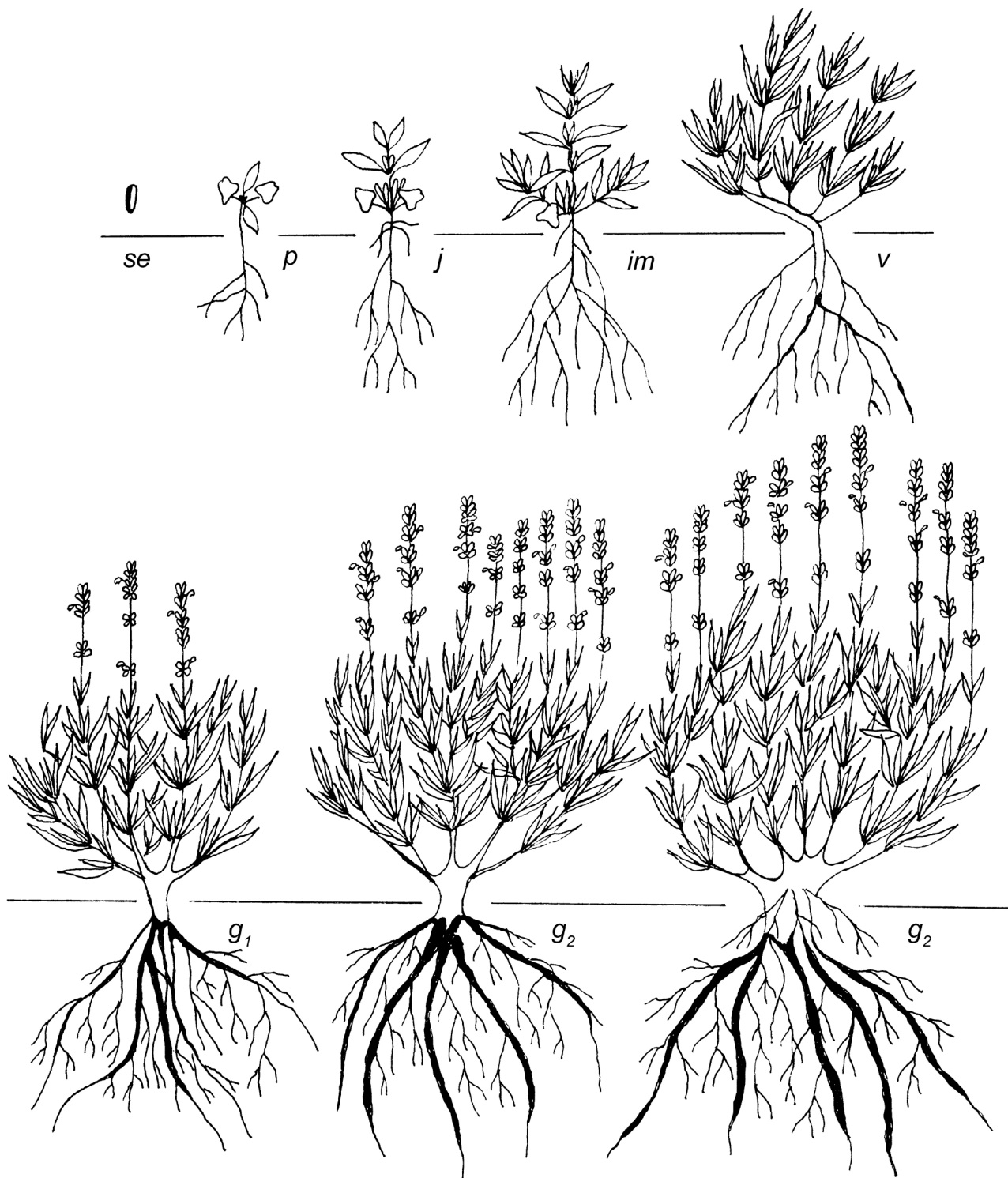


Рис. 1. Онтогенетические состояния *Lavandula angustifolia*.

Условные обозначения: se – семена; p – проростки; j – ювенильные особи; im – имматурные особи; v – виргенильные особи; g_1 – молодые генеративные особи; g_2 – средневозрастные генеративные особи.

Таблица 1

Биометрические показатели *Lavandula angustifolia* Mill.

Высота надземного побега, см	Число листьев на особи	Длина листьев, см	Ширина листьев, см	Длина черешка листа, см	Длина корня, см	Число осевых генеративных побегов	Длина соцветия, см	Число мутовок на соцветии	Количество соцветий	Число цветков на соцветии
Ювенильные особи										
2,95 ± 0,06	4,71 ± 0,27	1,23 ± 0,09	0,36 ± 0,02	–	3,1 ± 0,06	–	–	–	–	–
Имматурные особи										
8,29 ± 0,29	7,22 ± 0,46	2,29 ± 0,10	0,56 ± 0,02	–	14,04 ± 0,05	–	–	–	–	–
Виргинильные особи										
16,4 ± 0,55	316,4 ± 8,18	2,39 ± 0,10	0,50 ± 0,04	–	21,98 ± 9,51	–	–	–	–	–
Генеративные особи g ₁										
34,02 ± 0,72	378,56 ± 10,12	2,78 ± 0,11	0,33 ± 0,01	–	22,03 ± 1,39	2,16 ± 0,26	13,80 ± 0,27	4,81 ± 0,29	2,20 ± 0,28	18,28 ± 0,62
Генеративные особи g ₂										
35,55 ± 0,33	689,88 ± 36,24	2,80 ± 0,12	0,34 ± 0,02	–	26,38 ± 1,64	37,18 ± 1,60	20,12 ± 0,76	6,19 ± 0,36	37,22 ± 2,31	870,77 ± 24,12

противно расположенных полумутовок. Расстояния между мутовками может варьировать от 0,5 до 4 см длины. Число цветков в мутовке растения первого года жизни 2–3 (до 6), они сидят на укороченных цветоножках в пазухах прицветников. Прицветники ромбической формы с ярко выраженными прожилками. Чашечка 0,5 см длиной густо опушена короткими белыми волосками, фиолетового цвета, трубчатая, с очень короткими, почти незаметными 5 тупыми зубцами. Венчик фиолетового цвета 1,2 см длиной, двугубый. Средняя лопасть нижней губы немного уже и длиннее боковых, слегка выемчатая, боковые лопасти крыловидные. Верхняя губа сросшаяся, лопасти её более широкие, на верхушке слегка надрезана.

Гипокотиль достигает в диаметре 1 см, сильно одревесневший с продольными трещинами. Корневая система растений первого года жизни представлена 8–10 шнуровидными, одревесневшими, утолщенными от 0,2–0,4 см в диаметре придаточными корнями, от которых отходят многочисленные, более тонкие боковые корни I–II порядков. Основная масса корней сосредоточена в более плодородном почвенном слое на глубине 18–20 см, отдельные шнуровидные корни проникают на глубину 25–30 см.

При изучении корневой системы лаванды в связи с приемами обработки почвы (Мустьяце, 1970) было установлено, что глубокая плантажная вспашка способствует значительному углублению и увеличению основной массы корней, что дает возможность лучше противостоять неблагоприятным внешним условиям. Междурядная же глубокая обработка почвы, наоборот, нарушает деятельность основной массы рабочих корней, поэтому целесообразно проводить лишь поверхностное рыхление. Кроме того, размножая *L. angustifolia* путем деления куста, следует помнить, что растение имеет лишь придаточные корни, поэтому проводить посадку следует в более увлажненные периоды во II декаде октября, I декаде ноября (Затучный, Кигельман, 1972).

Средневозрастные генеративные особи (g₂) второго года жизни высотой 37–40 см развивают 20–26 генеративных побегов, идет разрастание куста. Длина соцветия удлиняется до 18–25 см, число мутовок также увеличивается до 5–8, количество цветков в полумутовках становится 3–4, общее число цветков на соцветии колеблется в пределах 15–22. Основная масса придаточных корней проникает в почву на глубину 20–25 см, отдельные корни – на 30–35 см. Особи третьего года жизни формируют куст из 35–40 генеративных побегов, достигающих высоты 47–50 см. Отдельные корни средневозрастных особей могут проникать на глубину 2 м и более (Воронина и др., 2001). Растение уходит в зиму, сохраняя зеленую вегетативную массу.

Некоторые особенности биологии генеративных особей лаванды и агротехника были изучены рядом специалистов в разных климатических зонах (Хотин, Шульгин, 1966; Затучный, Кигельман, 1972; Машанов, Покровский, 1991; Воронина и др., 2001 и др.).

У средневозрастных особей начало вегетации в условиях ЦЧР приходится на III декаду апреля, в среднем в фазу генерации растения вступают в I декаде мая, которая длится до середины июля. Период вегетации *L. angustifolia* может продолжаться в среднем от 180–220 дней.

Одновременно с изучением онтоморфогенеза была оценена семенная продуктивность, коэффициент плодообразования и коэффициент семенификации *L. angustifolia* второго – четвертого года генерации (табл. 2).

Таблица 2

Средние показатели семенной продуктивности и процентное соотношение коэффициента плодообразования и семенификации *Lavandula angustifolia*

Годы исследования	Потенциальная семенная продуктивность (ПСП)	Реальная семенная продуктивность (РСП)	Коэффициент плодообразования (%)	Коэффициент семенификации (%)
2011	–	–	–	–
2012	216,59 ± 10,29	113,28 ± 6,05	54,4	52,3
2013	3731,54 ± 320,56	1913,227 ± 184,33	66,1	62,0

Четырехлетние исследования онтогенетического развития *L. angustifolia* при ее культивировании в условиях Центрально-Черноземного региона позволили выявить потенциальную возможность интродукции данного вида на территории Воронежской области. Оценивая успешность интродукции *L. angustifolia* выявлено, что данный вид достаточно устойчив к повышенному температурному режиму, засухе, практически не требуя полива, регулярно массово цветет, плодоносит, но саморасселения семян не наблюдается. Зимует без укрытия.

Вид успешно был использован в локальном озеленении территорий и объектов различных категорий, таких как детские сады, храмы, учебные заведения г. Воронежа и области с учетом его фитосанитарных и эстетических свойств.

ЛИТЕРАТУРА

- Бейдеман Н. И.** Методика изучения фенологии растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974. – 138 с.
- Блинова К. Ф., Яковлева Г. П.** Ботанико-фармакогностический словарь. – М.: Высш. шк., 1990. – 272 с.
- Бостанова Л. У.** Эндо- и экзогенная антибактериальная активность каллуса лаванды (*Lavandula angustifolia* Mill.) // Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии: Тезисы докладов и стендовых сообщений XVIII зимней молодежной научной школы (Москва, 7–10 февраля 2006 г.). – М., 2006. – С. 89.
- Вайнагий И. Г.** Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Растительные ресурсы, 1973. – Т. IX, вып. 2. – С. 287–296.
- Воронина Е. П., Горбунов Ю. Н., Горбунова Е. О.** Новые ароматические растения для Нечерноземья. М.: Наука, 2001. – 173 с.
- Гиренко М. М., Зверева О. А.** Пряно-вкусовые овощи. – М.: Ниола-Пресс, 2007. – 256 с.
- Гладышева О. В.** Пряно-ароматические растения в городском ландшафтном озеленении как средство оптимизации окружающей среды // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тр. V Междунар. науч. конф. (Томск, 20–22 октября 2015). – Томск: Издательский дом Томского государственного университета, 2015. – С. 274–277.
- Затучный В. Л.** Биология и особенности агротехники лаванды в МССР // Тр. Молдавской опытной станции Эфиромасличные культуры Молдавии и эфирные масла. – Кишинев, 1972. – Вып. 2. – С. 24–39.
- Машанов В. И., Покровский А. А.** Пряноароматические растения. – М.: Агропромиздат, 1991. – 287 с.
- Мустяцэ Г. И.** Изучение корневой системы лаванды в связи с приемами обработки почвы и удобрением // Тр. Академии с.-х. наук им. В.И. Ленина. Итоги научно-исследовательских работ с масличными и эфиромасличными культурами на Молдавской опытной станции ВНИИМК. – Кишинев, 1970. – Вып. 1. – С. 61–73.
- Мухортова Т. Г., Сидорович А. С., Кузнецов В. Н., Красовская Н. А.** Посевные качества семян *Lavandula* L. различного происхождения // Растительные ресурсы, 1988. – Т. 24, вып. 2. – С. 218–225.
- Работнов Т. А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.
- Серебряков И. Г.** Экологическая морфология растений. – М.: Изд-во МГН, 1962. – 378 с.
- Хотин А. А., Шульгин Г. Т.** Эфиромасличные культуры. – М.: Изд-во с/х литературы, журналов и плакатов, 1963. – 358 с.

УДК 581.8:633.16

Метамерная изменчивость и сопряженность признаков стебля у ячменя двурядного (*Hordeum vulgare* L.)

Metameric variability and character conjugation of the stem from two-row barley (*Hordeum vulgare* L.)

Л. Н. Ковригина¹, Н. А. Камынина²

L. N. Kovrigina, N. A. Kamynina

Кемеровский государственный университет, E-mail: ¹lnkovrigina@mail.ru; ²ptichka072@bk.ru

Реферат. В статье анализируются метамерная изменчивость и сопряженность анатомических признаков стебля у растений ячменя двурядного (*Hordeum vulgare* L.) с различным числом метамеров. Для выделенных групп растений характерна высокая степень и близкий характер метамерной изменчивости признаков поперечного сечения междоузлия. Комплекс изученных признаков характеризуется средней сопряженностью.

Summary. The article analyzes the metamer variation and conjugation of stem anatomical characters in two-row barley (*Hordeum vulgare* L.) with different numbers of metamers. Selected groups of plants are characterized by a high degree and close to the metamer nature of the variability of signs of the cross-section of the internode. The studied complex of signs is characterized by the average conjugation.

Для побегов злаков характерна общая для всех цветковых растений закономерность: последовательно образующиеся метамеры не идентичны, они отличаются размерами, формой и строением (Заленский, 1904; Ковригина, Романова, 2006). Данное явление Е. А. Кондратьева-Мельвилля (1980) назвала ярусной, а Н. П. Кренке (1940) – метамерной изменчивостью.

Метамерная изменчивость большинства анатомических признаков стебля у ячменя отражает общие для злаков онтогенетические изменения конуса нарастания побега (Ковригина, 2010), и в то же время каждый метамер несет на себе печать тех условий, в которых он развивался. Изучение этого явления позволяет объяснить различия в прочности разных частей соломины.

Цель данной работы: изучить особенности сопряженности анатомических признаков стебля в метамерной изменчивости у ячменя (*Hordeum vulgare* L.).

Полевые исследования проводили на опытном поле Кемеровского государственного университета (п. Новостройка) в 2009 г. по принятой в области агротехнике. Объектом для исследований послужил двурядный ячмень ‘Сибиряк’ (западно-сибирская агроэкологическая группа). Сорт технологичный, устойчивый к головнёвым грибам, высокозасухоустойчивый, высокопродуктивный (5,3 т/га), пищевого и фуражно-го направления.

Объем выборки составляет 100 растений, собранных в фазу полной спелости. Изучали строение четвертого – девятого (считая от зерновки) междоузлий, которые расположены выше зоны кушения и составляют соломинку. При этом измеряли их длину (L), а затем из средней части изготавливали постоянные препараты поперечных срезов. С помощью микроскопа «Биолам» и цифровой камеры Myscope 300 M на срезах подсчитывали число проводящих пучков внешнего и внутренних кругов (Пс, Пп). С помощью программы ScorePhoto измеряли площадь (в мм²) междоузлия (Sm) и полости (Spл) в нем, площадь склеренхимы (Sc) и паренхимы (Sp), проводящих пучков внешнего (Spс) и внутреннего круга (Spп). Затем вычисляли суммарную площадь (SP) и общее число проводящих пучков (П), площадь стенки (Sct) и ряд расчетных индексов: степень выполненности междоузлия (Sct/Sm, %), долю склеренхимы (Sc/Sct, %), проводящих (SP/Sct, %) и прочных тканей ((Sc+SP)/Sct, %) в выполненной части стебля.

При статистической обработке данных использовали программы Microsoft Excel и STATISTICA 6.0, при этом вычисляли среднюю арифметическую (M) и ошибку средней (m), проводили корреляционный и однофакторный дисперсионный анализ. Степень варьирования признаков оценивали при помощи коэффициента вариации (Cv, %). Согласно рекомендациям Доспехова (1979), была принята следующая градация признаков: малоизменчивые (Cv < 10 %), со средней (Cv = 10–20 %) и высокой изменчивостью (Cv > 20 %).

Строение стебля растений двурядного ячменя ‘Сибиряк’ типично для фестукоидных злаков. В стебле различают медулярную полость и выполненную часть. Стенка соломины состоит из эпидермы, склеренхимы, основной паренхимы и сосудисто-волокнистых закрытых пучков. Мелкие пучки частично или полностью погружены в кольцо склеренхимы и образуют внешний круг. Второй круг образован более крупными пучками, расположенными среди клеток паренхимы.

Исследуемый образец был разделен на две части: растения с 8, и с 9 междоузлиями главного стебля.

Анализ данных показал, что для обеих групп растений характерна высокая метамерная изменчивость признаков поперечного сечения междоузлия ($C_v = 23,6–27,2\%$). Независимо от числа метамеров у данного сорта большинство признаков являются высокоизменчивыми. К относительно слабо варьирующим отнесен только один показатель – количество проводящих пучков в паренхиме. Ярусная изменчивость параметров, характеризующих развитие проводящей (Spс, Spп, Пс, SpП, П, SpП/Scт), а также степень выраженности прочных тканей ниже остальных (рис. 1).

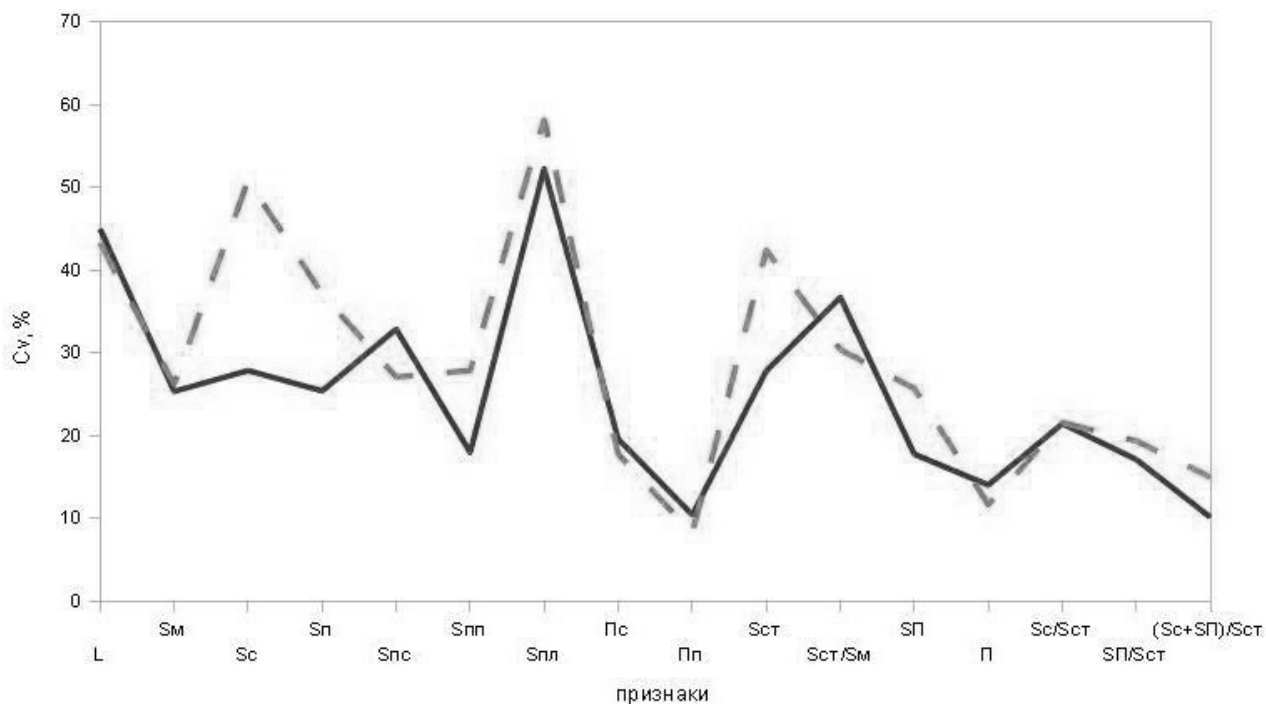


Рис. 1. Изменчивость признаков стебля у растений с различным числом метамеров. Условные обозначения: сплошная линия – группа с 8 метамерами; пунктирная линия – группа с 9 метамерами. Обозначения и размерность признаков представлены в тексте.

Оценка характера изменения признаков строения очередных метамеров показала, что их можно объединить в группы (рис. 2).

В первую группу отнесены параметры, значения которых монотонно убывают или возрастают. От основания стебля к колосу увеличивается длина междоузлий, уменьшается площадь выполненной части соломины, паренхимных, механических и проводящих тканей, число пучков в склеренхиме, доля склеренхимы.

Вторую группу составляют шесть признаков, изменяющихся по типу одновершинной кривой: вогнутой ((Sc+Sp)/Scт, SpП/Scт, Scт/Sm) или выпуклой (SpП, SpП/Scт, Spс). У средних междоузлий формируется максимальная площадь поперечного сечения и полости, при минимальной выполненности, доле прочных тканей, площади проводящих тканей.

Наиболее многочисленная группа включает признаки, характер изменения которых представлен двувершинной кривой (П, Пп, Пс, Spп, Spс, SpП, Sm).

Характер ярусной изменчивости подавляющего большинства показателей одинаков у растений с различным числом метамеров.

Однофакторный дисперсионный анализ обеих групп позволил определить особенности строения различных междоузлий главного стебля.

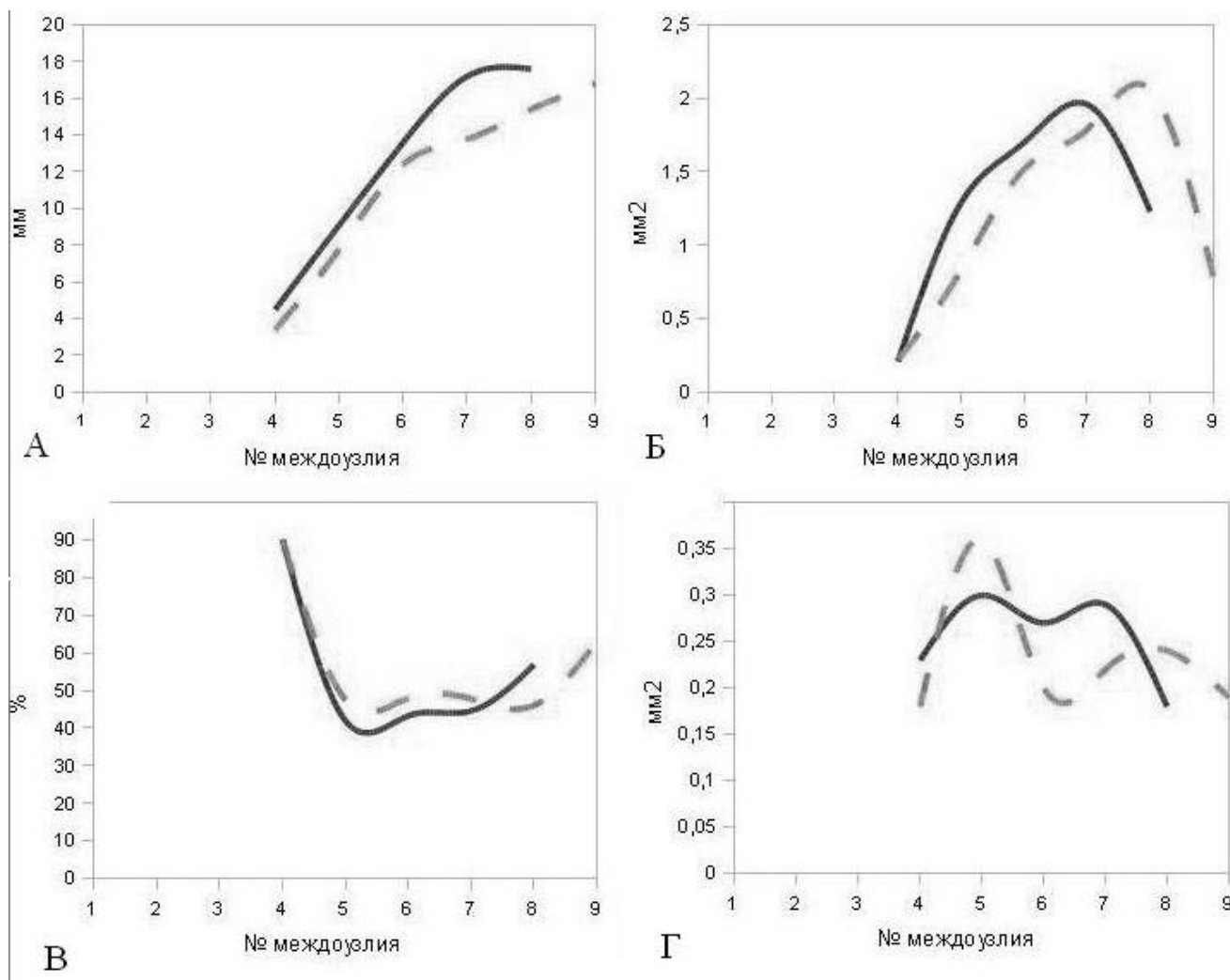


Рис. 2. Характер метамерной изменчивости признаков строения междоузлия. Условные обозначения: сплошная линия – группа с 8 метамерами; пунктирная линия – группа с 9 метамерами; А – монотонно изменяющийся признак (L); Б – изменяющийся по типу одновершинной выпуклой (Sпл); В – одновершинной вогнутой (Sct/Sm); Г – двувершинной кривой (Sпп).

Нижние междоузлия отличаются максимальной выполненностью (90,2–90,1 %) и мощностью стенки стебля (0,51–0,85 мм²), при низкой площади медулярной лакуны (0,2–0,22 мм²), что обеспечивает устойчивость к механическим нагрузкам.

Пятое междоузлие по значениям большинства признаков (Sпл, Sct, Sc, Sp, Spc, SII) занимает промежуточное положение между нижним и средними метамерами.

Для средних междоузлий, имеющих максимальную площадь поперечного сечения (4,11–4,31 мм²), характерна наиболее крупная полость (1,5–2,06 мм²) и низкая выполненность (43,3–48 %). Площадь стенки (0,29–0,57 мм²) у них последовательно уменьшается по направлению к верхушке стебля.

Для данных междоузлий характерна низкая устойчивость к изгибам.

Верхние междоузлия – самые длинные (16,8–17,6 см). Данная часть стебля отличается слабым развитием выполненной части (0,26–0,27 мм²), здесь формируется меньше всего проводящих пучков (24,8–25,1 шт.). Комплекс данных признаков может вызывать поникание колоса.

Комплекс изученных признаков структуры стебля характеризуется средней сопряженностью в метамерной изменчивости ($h^2 = 0,36$). Максимально коррелируют с другими показателями ($h^2 > 0,40$) параметры развития стенки соломины: Sc, Sp, П, Пс. Площадь медулярной полости и выполненность междоузлий изменяются на протяжении соломины относительно независимо от других признаков ($h^2 < 0,30$), в чем проявляются особенности формирования их в онтогенезе стебля.

При анализе корреляционных связей выявлен ряд закономерностей. Площадь поперечного сечения очередных междоузлий слабо зависит от их длины ($r_{0,05} = 0,48$). При увеличении радиальных размеров междоузлий медулярная полость и стенка соломины разрастаются непропорционально, что приводит к снижению выполненности ($r_{0,05} = -0,80$). Доля прочных тканей в междоузлии определяется, в большей степени, развитием проводящих тканей ($r_{0,05} = 0,79$), нежели склеренхимы ($r_{0,05} = -0,57$).

Закономерности метамерной изменчивости признаков строения стебля у двурядного ячменя ‘Сибиряк’, в основном, подтверждают данные, полученные ранее при изучении других сортов ячменя (Ковригина, 2010), и позволяют объяснить отличия различных частей соломины по устойчивости к механическим нагрузкам.

ЛИТЕРАТУРА

Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киев. политехнич. ин-та, 1904. – Т. 4, вып. 1. – 195 с.

Ковригина Л. Н., Романова Н. Г. Изменчивость комплекса признаков сформированных метамеров годичного побега *Sorbus sibirica* Hedl. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам V междунар. науч.-практ. конф. (21–23 ноября 2006 г., Барнаул). – Барнаул: АзБука, 2006. – С. 114–117.

Ковригина Л. Н. Изменчивость строения стебля у ячменя (*Hordeum vulgare* L.) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам IX междунар. науч.-практ. конф. (25–28 октября 2010 г., Барнаул). – Барнаул: Концепт, 2010. – С. 230–236.

Кондратьева-Мельвилъ Е. А. Ярусная изменчивость листьев в онтогенезе однолетнего двудольного растения // Бот. журн., 1980. – Т. 65, № 8. – С. 1113–1119.

Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений в онтогенезе и ее практическое применение. – М., 1940. – 136 с.

УДК 582.669.2:581.4/.8

**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**

**Features of morphological and anatomical structure of *Minuartia circassica* (Albov)
Woronow ex Grossh. and *Minuartia oreina* (Mattf.) Schischkin, emerged in different
communities of the alpine belt of northwest Caucasus**

Н. В. Любезнова

N. V. Lyubeznova

Московский госуниверситет им. М. В. Ломоносова, 119899, Москва, Ленинские горы, 1, корп. 12. E-mail: nvlubeznova@gmail.com

Реферат. Проведено сравнение морфологической и анатомической структур четырех видов р. *Minuartia* L., распространенных в различных сообществах альпийского пояса северо-западного Кавказа. Эти виды встречаются в разных сообществах вдоль градиента снегонакопления от альпийских пустошей, где снег сдувается, до альпийских ковров, где снег накапливается. Сообщества различаются по абиотическим условиям и фитоценотическому составу. Морфологическая структура видов *Minuartia* имеет свои особенности в каждом сообществе. Анатомические особенности растений являются более консервативными, и видовые различия наблюдаются только в структуре листа.

Summary. We have compared the morphological and anatomical structure of four species of the genus *Minuartia* L. found in the different plant communities of the alpine belt of North-Western Caucasus. These species occur in different plant communities along snowdepth gradient from snowfree to snowbeds. The communities are different for the abiotic conditions and the phytocenotic composition. The morphological structure of the species *Minuartia* has its own characteristics in each community. Anatomical features of plants are more conservative, and species differences are observed only in a leaf structure.

Адаптация вида к экстремальным экологическим условиям вызывает изменения в их морфологии, которые приводят в свою очередь к образованию новых видов. «Своеобразный общий ... габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям... однако существующие различия нельзя объяснить лишь влиянием внешних условий. Они связаны с наследственными признаками морфологической структуры» (Серебряков, 1962).

В альпийском поясе северо-западного Кавказа на относительно небольшой площади обитает 4 вида р. *Minuartia* L. Все они распространены в разных сообществах и каждый имеет ряд специфических приспособлений для обитания в них. Подробностей их морфологической и анатомической структуры известно очень мало, как для многих видов произрастающих в труднодоступных районах и имеющих ограниченный ареал. Не смотря на то, что эти виды относительно обычны на высокогорных лугах Кавказа (Зернов, 2006), они никогда не были объектами специального исследования. Согласно «Флоры СССР» (Шишкин, 1936) и «Флоры Северо-Западного Кавказа» (Зернов, 2006) все виды являются эндемиками Кавказа. Три из них: *M. aizoides* (Boiss.) Bornm. *M. imbricata* (M. Bieb.) Woronow и *M. circassica* (Albov) Woronow ex Grossh. относятся к одной секции *Spectabiles* (Fenzl) Hayek (Зернов, 2006). Согласно исследованиям ITS и ETS участков ядерной рибосомальной ДНК виды *M. aizoides* и *M. imbricata* оказались близки друг другу генетически (Moore, Kadereit, 2013), а *M. circassica* близка к *M. biflora* (L.) Schinz & Thell. *M. oreina* (Mattf.) Schischkin, к сожалению, не была включена в данную работу. В нашей работе подробно будут рассмотрены два вида – *M. circassica* и *M. oreina*.

Материал для анатомического анализа фиксировали в смеси этиловый спирт, глицерин и вода (1:1:1). Морфологическую и анатомическую структуру растений изучали с помощью бинокулярной лупы МБС-1 и микроскопов Биолам-70 и Axioption 2 imaging с программой Axiovision 15.0. Для выявления лигнина использовали реакцию флороглюцина с концентрированной соляной кислотой.

Наблюдения и сбор материала для морфолого-анатомического изучения *M. circassica* были проведены в 2006–2008 гг. на альпийских лишайниковых пустошах хр. Малая Хатипара, расположенного в Те-

бердинском 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 (Onipchenko, 1994). Длительность вегетационного сезона составляет 4,5–5,5 месяцев. Основными доминантами растительного покрова являются кустистые лишайники, самый массовый вид – *Cetraria islandica* (L.) Ach. Из-за бедности почв растительный покров не сомкнут, среди жизненных форм преобладают гемикриптофиты (Onipchenko, 1994). В связи с суровыми условиями большинство растений невысокие. *Minuartia circassica* также довольно мелкое растение. Высота над уровнем почвы вегетативных побегов не превышает 1,5 см, высота генеративных побегов в среднем составляет $5,4 \pm 0,5$ см. Вегетативные побеги моноподиально нарастают всю жизнь, пока не отомрут. В год формируется 12–14 пар живых листьев: 10 образуют розетку, 4 пары собраны в жесткий колпачок над апикальной меристемой. Ежегодно ветвиться примерно половина из всех вегетативных побегов растения, как правило, самые крупные. Почка формируется в пазухе 6 или 7 живого листа годовой серии, причем, только одного из пары. Побеги развиваются силлептически, трогаются в рост в середине лета в июле. На них разворачивается 2–3 редко 4 листа, на следующий год они видны отмершими в основании всех побегов. Генеративные побеги развиваются как озимые боковые. В первый год разворачиваются 2–3 листа, на следующий в основании побега формируется розетка из 5–6 иногда 7 пар листьев, удлиненная часть цветоноса состоит из 5, реже 6 пар листьев считая верхнюю прицветную пару. Соцветие дихазий, самый развитый цветок верхушечный. Из двух пазушных цветков один в развитии опережает другой. У более развитого цветка в пазухах его двух прицветных листьев может быть еще по цветку, часто один из них недоразвит. Заложение и формирование цветков идет в текущем году и соответственно цветение происходит поздно – в конце июля в августе. После цветения побег отмирает целиком вместе с розеткой и почки возобновления там никогда не формируются. В микроложбинках или условиях затенения междуузлия в средней части побега немного растягиваются, выдвигая растение к свету. Растягиваются также нижние междуузлия у разворачивающейся почки. У генеративных побегов в таких условиях растягиваются нижние междуузлия из озимой части. Изначально вертикально стоящий вегетативный побег на третий год роста полегает и придаточными корнями втягивается в почву. Придаточные корни формируются на верхней части корневища, чаще в том узле, где находится боковой побег, после чего сразу уходят вниз. Корни тонкие, обильно ветвятся, на 3–4 порядке становятся утолщенными и короткими, по-видимому, там располагается микориза. На лежащем корневище видно, что все боковые вегетативные побеги находятся на его верхней стороне, за исключением остатков соцветия, которые могут быть и снизу.

Листья до 11 мм длиной, 1 мм шириной, до 0,5 мм толщиной. Клетки нижнего эпидермиса прямоугольные почти правильные, устьиц немного около 53 на 1 мм^2 , над жилками устьица отсутствуют. Клетки верхнего эпидермиса также прямоугольные с более извилистыми стенками, устьиц около 100 на 1 мм^2 расположенных по всей поверхности эпидермиса. Треугольный в поперечном сечении лист по двум острым углам заканчивается жесткими двухклеточными ресничками с толстыми клеточными стенками. В этих острых углах листа наблюдается по тяжу склеренхимных волокон. Столбчатая паренхима изолатеральная, палисады овальной формы располагаются в два ряда. Губчатая хлоренхима лежит довольно плотно с минимальными межклетниками (рис. 1). В листе 3 жилки, их пучки с двумя тяжами склеренхимных волокон. Ксилема прилегает к верхнему округлому тяжу волокон, нижний полулунной формы охватывает под флоэмой пучок до половины (рис. 1). Корневище вторично утолщается, достигая 3 мм в диаметре. В середине располагается маленькая идеально круглая сердцевина клетки, которой округлые и некрупные (рис. 3). Вторичная ксилема откладывается единым кольцом, лучей в ней нет. Локуны листовых следов быстро исчезают, локуны боковых побегов заметны до отмирания побега. Флоэма относительно узкая расположена почти до периферы (рис. 3). Перифера кирпично-красная довольно толстая, состоит из 20 и более ровных рядов таблитчатых клеток, наружные слои лопаются и сходят крупными кусками. Корень диархный, при вторичном утолщении основной объем корня занимает ксилема и толстая перифера. Мелкие ответвления с окружающими их многочисленными нитчатыми волосками микоризы. У цветоноса наблюдается широкая рексилезигенная полость в сердцевине. Слой ксилемы со спирально утолщенными трахеидами неширок 5–8 слоев, флоэма также тонкая, хлоренхима однослойная под эпидермисом без опушения.

Наблюдение и сбор материала *M. oreina* были проведены в 2008 г. на пестроовсяницевых лугах, но этот вид также встречается и на гераниево-копеечниковых лугах. В альпийском поясе пестроовсяницевые луга занимают выпуклые склоны с незначительной мощностью снежного покрова (около 0,5–1 м). Снежный

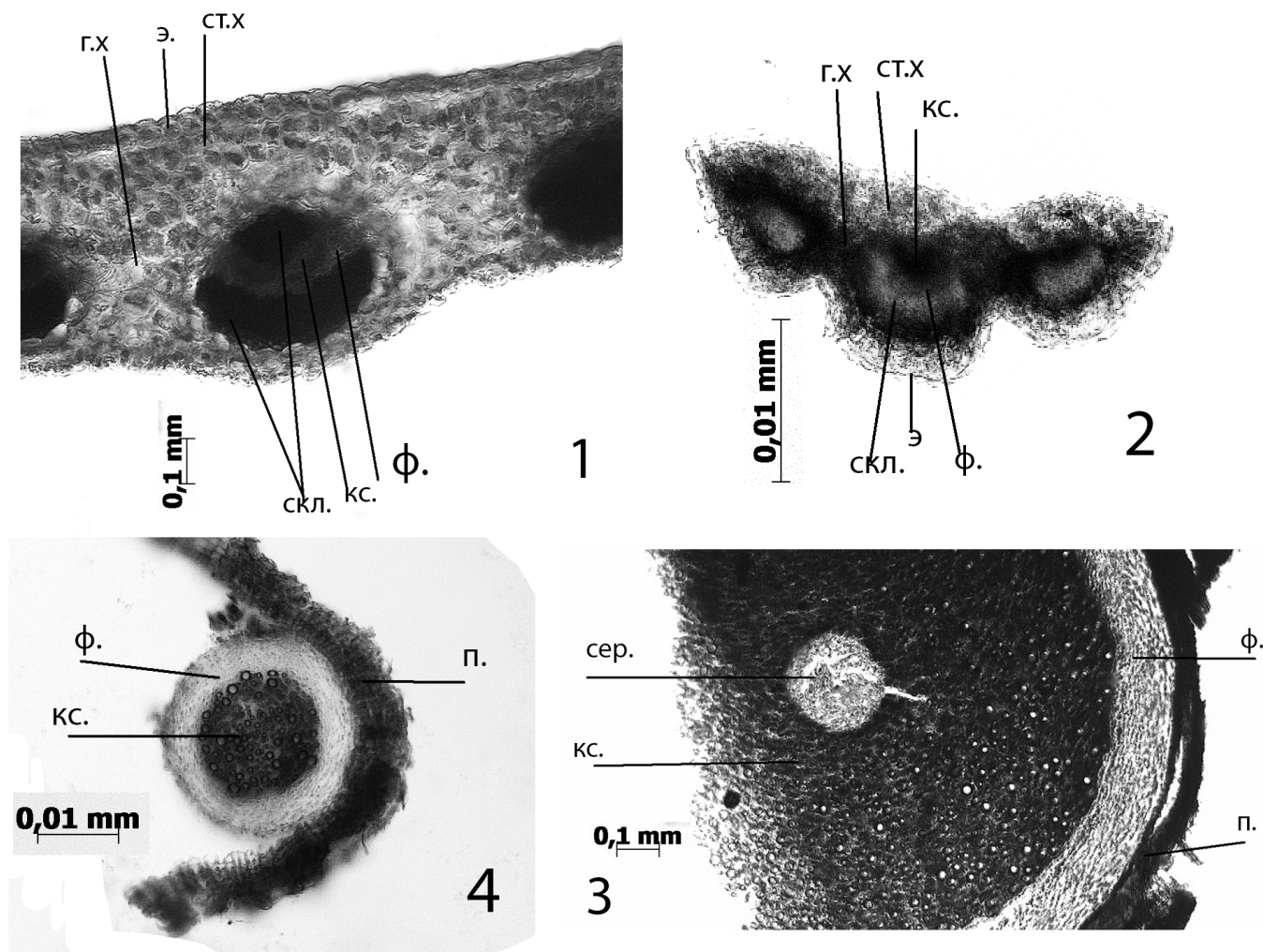


Рис. 1–4. 1. Поперечный срез листа *Minuartia circassica*. 2. Поперечный срез листа *Minuartia oreina*. 3. Поперечный срез корневища *Minuartia circassica*. 4. Поперечный срез корня *Minuartia oreina*.

Условные обозначения: кс. – ксилема, ф. – флоэма, э. – эпидермис, п. – перилема, ст. х – столбчатый мезофилл, г. х – губчатый мезофилл, скл. – склеренхимные тяжи, сер. – сердцевина.

покров сохраняется до первой половины июня, длительность вегетационного сезона здесь составляет 3,5–4,5 месяцев. В сообществе доминируют *Festuca varia* Haenke при значительном участии *Nardus stricta* L. Сообщества характеризуется высокой годичной продукцией, и имеют наибольшую надземную мортмассу среди исследуемых сообществ, примерно в три раза превышающую надземную биомассу (Onipchenko, 1994). Гераниево-копеечниковые луга характерны для склонов, ложбин и небольших западин со значительной аккумуляцией снега (2–4 м). Вегетационный период обычно начинается в начале июля и длится 2,5–3,5 месяца. Роль основных доминантов меняется в зависимости от степени увлажнения и мощности снегового покрова: на более сухих участках доминирует *Hedysarum caucasicum* Vieb., а на более влажных и в западинах – *Geranium gymnocaulon* DC. Среди других видов значительно участие злаков и других видов разнотравья. Гераниево-копеечниковые луга самые продуктивные из всех фитоценозов альпийского пояса, с наибольшей надземной и подземной биомассой (Onipchenko, 1994). Высокая численность кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thom.) на этих лугах обуславливает наличие многочисленных перманентных мелкомасштабных нарушений растительного покрова. *Minuartia oreina* в этих сообществах предпочитает участки с локальными нарушениями. При достаточно крупных нарушениях, например места пороев кабанов, активно ветвиться, образует много удлиненных побегов и соцветий. На открытых местах вегетативные побеги лежачие. Общая высота вегетативных побегов не более 3 см, длина соцветия в среднем составляет $6,2 \pm 0,3$ см. Основу скелетного тела растения составляют удлиненные вегетативные побеги, которые формируются из боковых почек, распускаются силлептически в августе и в первый год являются укороченными с 3–4 парами листьев.

На следующий год из них формируется удлиненный полегающий побег, включающий от 14 до 20 метамеров. Последние метамеры не раздвигаются, образуя на верхушке сближенную розетку, включающую иногда до 8 пар листьев. На следующий год апикальная меристема такого побега становится генеративной или отмирает, соответственно происходит перевершинивание побега. Образование боковых почек происходит обычно на верхней по положению стороне побега после полегания. На узле формируется только одна почка. В первый год образуются укороченные побеги с 3–4 парами листьев. В первый год распускаются не все почки на удлиненном побеге, некоторые трогаются в рост через год – два – три. Кроме того, у побегов часто формируются почки возобновления на первых трех укороченных метамерах. Если меристема такого побега погибает, такие почки дают побеги, или эти почки могут распускаться через 2–3 года, когда в этом месте корневища уже нет вегетирующих побегов. Генеративные побеги формируются на апикальной меристеме побега и на верхних боковых озимого типа. Генеративный побег из апикальной меристемы является трициклическим, из боковой – дициклическим. В основании генеративного побега находится розетка из 3–4 пар листьев. На удлиненной части цветоноса от 3 до 6 пар листьев в среднем $4,1 \pm 0,1$. На дициклических боковых побегах обычно меньше пар листьев на удлиненной части – 3–4, на трициклических – 4–5. Соцветие цимозное, среднее число цветков $3,0 \pm 0,1$. Цветение происходит в августе, цветки формируются в текущем году. Генеративные побеги не включаются в систему ветвления побегов, у них не образуется пазушных почек.

Листья мелкие до 5 мм длиной, 1 мм шириной, 0,3 мм толщиной; с тремя жилками, сильно выступающими на нижней стороне. У каждой жилки имеется широкий полулунный тяж склеренхимных волокон на нижней стороне пучка, занимающий более половины объема жилки (рис. 2). Ксилема в центральной жилке полулунной формы, трахеиды расположены рядами, самые крупные на границе с флоэмой. В двух крайних пучках ксилема содержит всего по 6–8 трахейд расположенных в линию вдоль границы флоэмы (рис. 2). Хлоренхима изолатеральная из 2 слоев коротких почти квадратных палисад. Губчатая хлоренхима плотная, без полостей, расположена между пучками и в углах листовой пластинки. На нижней стороне листа эпидермис состоит из прямоугольных клеток с извилистыми стенками, над жилками клеточные стенки прямые с толстой внешней стенкой. Устьица очень мелкие около 100 на 1 мм^2 . На верхней стороне устьиц мало около 40 на 1 мм^2 , клетки прямоугольные только над жилками, в других местах почти квадратные или даже вытянутые поперек. Корневище тонкое до 1 мм в диаметре с вторичным утолщением, в середине относительно маленькая сердцевина с более крупными клетками, сплошной цилиндр ксилемы из спиральных трахейд, немногочисленная паренхима не одревесневает. Флоэма неширокая. Периблема коричневая, сложена сначала округлыми клетками, но по мере нарастания снизу новых слоев клетки становятся более плоскими и их оболочки накапливают танины. Придаточные корни формируются в узлах, где образовались боковые побеги. Корни диархные, со вторичным утолщением (рис. 4). Периблема многослойная, клетки сначала округлые, по мере смещения становятся таблитчатыми, их стенки слегка одревесневают. Цветонос опушен железистыми волосками с шариком на довольно длинной ножке. Внутреннее строение такое же, как у предыдущего вида с широкой полостью и тонкими слоями ксилемы и флоэмы.

Обсуждение результатов

Для всех 4 видов обитающих в альпийском поясе характерно образование только одной боковой почки у пары листьев, что, по-видимому, связано с экономией ресурсов необходимых для обитания в альпийском поясе. Также у всех видов наблюдается ксероморфные черты в строении листа: изолатеральный столбчатый мезофилл, довольно низкое число устьиц, склеренхимные тяжи проводящих пучков. Такие признаки отмечены даже у видов из долгоснежных местообитаний, где вода в почве есть всегда. Одинаковый план анатомического строения корня, цветоноса и корневища следует отнести к родовым особенностям.

При этом у каждого вида наблюдались свои особенности. *M. circassica* по морфологическому строению и жизненному циклу схожа с *Arenaria lychnidea* M. Bieb., вместе с которой обитает в одном сообществе (Любезнова, 2016). Данное сообщество характеризуют бедные каменистые почвы, отсутствие снежного покрова зимой, но наиболее длинный вегетационный сезон. На корневище обоих видов не наблюдаются спящие почки возобновления. Для видов характерны: большая листовая серия в год на вегетативных побегах, относительно маленький годовой прирост корневища, низкое количество формирующихся почек. Довольно жесткие листья с ксероморфной структурой, медленный прирост и длительно сохраняющееся корневище с вторичным утолщением. Не смотря на то, что у видов имеется способность к передвижению, они предпочитают оставаться на одном месте, сохраняя занятую площадь. Разнятся у них лишь моноподиальное

нарастание главного побега и боковых генеративных у *M. circassica* и образование генеративных из апикальной меристемы и боковых у *Arenaria lychnidea*.

Такая же система формирования генеративных побегов как у *A. lychnidea* оказывается у *M. oreina*, которая распространена на лугах – самых продуктивных и благоприятных сообществах альпийского пояса. Мелкие размеры растения ставят его в неблагоприятные условия в этих относительно высокотравных сообществах. Поэтому *M. oreina* выбирает нарушенные участки с хорошим освещением и без конкуренции за питательные вещества. Образование удлиненных полегающих побегов позволяет ему быстро занимать пустующее пространство. Распускание почти всех почек на этом побеге – это образование нового числа удлиненных побегов и большого числа генеративных побегов на следующий год. У этого вида единственного обнаружены всхожие семена в почвенном банке семян, но в очень малом количестве (Семенова, Онипченко, 1990). У *M. oreina* остаются почки на корневище, которые могут распускаться через год и два, кроме того у него единственного формируются почки на нижних метамерах побега, которые могут еще год или два – три ждать. Корневище вторично утолщается, но остается довольно тонким, скорее играя роль связи между частями растения, полегающие побеги быстро укореняются на следующий год, так что при нарушении целостности растение страдает меньше других видов. У *M. oreina* наблюдается типично эксплерентная стратегия роста.

У видов из долгоснежных сообществ с коротким вегетационным сезоном нами наблюдалось специализация побегов на удлиненные для захвата пространства и укороченные фотосинтезирующие, уменьшение числа листьев в годовой листовой серии за исключением удлиненных побегов, редукция соцветий до одного цветка, исчезновение силлептического развития боковых побегов и замена на пролептическое. Устьица формируются только на верхнем эпидермисе листа и их значительно больше на единицу площади. У *M. aizoides* произошло увеличение срока развития генеративного побега (три года), удлиненный побег при наличии свободной площади может функционировать 2–4 года, каждый раз давая по 20 метамеров (4–5 см прироста). Для *M. aizoides* характерны толстые жесткие листья с пятью крупными жилками и несколькими мелкими между ними и корневища с широкой запасающей полостью и трахеидами в ней. *M. imbricata* распространена на скалах северной экспозиции, куда сдувается снег в зимний период. Ее удлиненные побеги часто располагаются поверх камней, занимая поверхности благоприятные с точки зрения освещенности при дефиците почвенных условий. Тонкие длинные побеги с тонкими листьями с тремя жилками, у средней из которых есть склеренхимный тяж, позволяют тратить меньше ресурсов и меньше страдать при нарушениях.

Таким образом, у *M. circassica* наблюдалось отсутствие удлиненных побегов, а у *M. oreina* отсутствие типичных укороченных побегов. Для *M. imbricata* характерно сохранение обоих типов побегов при равном их использовании. У *M. aizoides* наблюдалось четкое разграничение функций побегов: удлиненные – для захвата территории, укороченные – для ее последующего освоения и удержания (через плотные листья довольно часто расположенных розеток мало кто может прорасти).

Работа выполнена в рамках темы регистрационный номер АААА-А16-116021660105-3

ЛИТЕРАТУРА

- Зернов А. С.* Флора северо-западного Кавказа. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 664 с.
- Любезнова Н. В.* Особенности морфологического и анатомического строения *Arenaria lychnidea* M. Bieb. // Новая наука: теоретический и практический взгляд. – Уфа: Изд-во ООО «Агентство международных исследований», 2016. – Т. 63, № 2–3. – С. 9–12.
- Семенова Г. В., Онипченко В. Г.* Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии, 1990. – Т. 95, вып. 5. – С. 77–87.
- Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
- Шишкин Б. К.* *Minuartia L.* // Флора СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – Т. 6. – С. 482–516.
- Moore A. J., Kadereit J. W.* The evolution of substrate differentiation in *Minuartia* series *Laricifoliae* (Caryophyllaceae) in the European Alps: In situ origin or repeated colonization? // American Journal of Botany, 2013. – Vol. 100, No. 12. – P. 2412–2425. doi:10.3732/ajb.1300225
- Онипченко В. Г.* Study area and general description of the investigated communities // Experimental investigation of alpine plant communities in the North-western Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel. – Zurich, 1994. – H. 115. – S. 6–22.

УДК 582.893:581.412+581.52(571.150+571.151)

Спектр жизненных форм и эколого-географический анализ зонтичных (Umbelliferae) Алтайского края и Республики Алтай

The spectrum of life forms, ecological and geographical analysis of Umbelliferae of Altai Krai and Altai Republic

С. Е. Петрова

S. E. Petrova

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, 119992, Москва, Ленинские горы, 1-12
E-mail petrovavsveta@list.ru*

Реферат. Проведен эколого-географический и биоморфологический анализ зонтичных (Umbelliferae) Алтайского края и Республики Алтай. На основании признаков длительности жизни, кратности плодоношений и строения подземных органов выделено 12 типов жизненных форм; преобладающими являются (короткорневищные) стержнекорневые и короткорневищные стержне-придаточнокорневые биоморфы (в сумме 72 %). Монокарпиков и поликарпиков почти поровну. Характерно полное отсутствие константных однолетников, что в целом типично для горных районов с умеренным континентальным климатом. Зонтичные встречаются в разных типах биотопов во всех растительных поясах Алтайских гор, но чаще в открытых – на лугах, степях и каменистых склонах. Отмечено большое число видов с ареалами, связанными собственно с Сибирью и относительно небольшими прилежащими территориями (сибирский – один вид, среднесибирский – один вид, южносибирский – шесть видов, западносибирско-казахстанский – два вида, южносибирско-монгольский – четыре вида). В целом, спектр жизненных форм зонтичных отражает специфику рельефа и экологии Алтая, а соотношение географических элементов – тесную связь с центральной Азией, регионом максимального разнообразия семейства.

Summary. In this article the biomorphological and ecologo-geographical spectra of Altaic Umbelliferae have been analyzed. Based on such features as life span, number of fruiting and structure of underground organs 12 biomorphological types were distinguished. Short rhizomatous polycarpic or monocarpic plants with a tap root or also adventive roots and a sympodial semirosette shoot system are dominant. No constant annuals have been found, which is in whole typical for mountain regions in temperate continental climate. Umbelliferae species grow in different habitats in all natural zones of the Altai Mountains, but more often in the open biotopes – the meadows, plains and rocky slopes. Relatively large number of species with areas associated with Siberia and the relatively small adjacent regions are noticed (siberian, middlesiberian, southsiberian, westsiberian-kazakhstan, southsiberian-mongolian). In general the spectrum of life forms of Umbelliferae reflects the specific topography and ecology of the Altai, the ratio of geographic elements – close connection with central Asia, the region of maximum diversity of the family.

Зонтичные (Umbelliferae) – одно из крупных на территории России семейств цветковых растений, насчитывающее здесь около 108 родов и 288 видов (Пименов, Остроумова, 2012). Во флоре Алтайского края и Республики Алтай около 40 родов и 58 видов этого семейства (Пименов, 1996; Пименов, Остроумова, 2012). Интерес к зонтичным Алтая связан с тем, что данный регион с одной стороны является отчасти самобытным и в этом плане как бы модельным для анализа происхождения флоры Южной Сибири, с другой стороны он представляет собой один из ключевых горных районов Сибири, тесно связанных с более южными районами Азии – центром разнообразия семейства. На примере биоморфологического и систематического состава зонтичных Алтая можно проследить миграционные пути отдельных таксонов и направления структурной адаптации зонтичных в связи с конкретными условиями среды. С целью сопоставления биоморфологических и эколого-географических спектров зонтичных со специфическими природными условиям Алтая и использования этих спектров как индикаторных, нами проведен анализ жизненных форм, ареалов и местообитаний представителей этого семейства в указанных регионах, Алтайском крае и Республике Алтай.

Для выявления разнообразия жизненных форм и местообитаний были просмотрены гербарные сборы, хранящиеся в гербариях МГУ(МВ), ГБС РАН (МНА). Многие более или менее широко распространенные виды были изучены автором в природе в разных частях их ареалов и в питомнике ботанического сада МГУ. Для того чтобы охватить наиболее полно объем, встречающихся в Алтайском крае и Республи-

ке Алтай зонтичных, мы использовали данные из монографии «Зонтичные России» (Пименов, Остроумова, 2012). Ареалы, которыми мы оперировали, также приведены в соответствии с этой монографией. Для более полного выявления полиморфизма и лабильности жизненных форм была проанализирована многочисленная литература (Тюрина, 1978; Волкова, 2000; и др.) и использовался собственный опыт автора. Таким образом, данная работа носит обзорный характер.

Основные типы жизненных форм были выделены по наиболее информативным признакам (по аналогии с тем, как мы это делали при изучении зонтичных Средней России (Petrova, 2015)): длительности жизни, кратности плодоношений и строению подземных органов. Структура побегов у большинства видов одинакова – они полурозеточные, и лишь у единичных высокогорных видов ближе к розеточным. Побегов обычно (ди-) полициклические.

Соотношение биоморф зонтичных по длительности жизни. Многолетники – 57 видов, вегетативные малолетники – 5 видов (*Cicuta virosa*, *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolium*, *Sium sisaroides*, *Anthriscus sylvestris*), двулетники – 10 видов (*Sphallerocarpus gracilis*, *Seseli strictum* и др.), однолетники – 2–3 вида (*Oenanthe aquatica*, *Conium maculatum*, *Sphallerocarpus gracilis*). В условиях интродукции многие многолетние монокарпики становятся двулетниками. Все однолетние виды в зависимости от условий могут быть двулетниками, а также многолетниками.

Соотношение биоморф зонтичных по кратности плодоношений. Монокарпики – 26 видов (*Angelica decurrens*, *Chaerophyllum prescottii* и др.), поликарпики – 32 вида (*Aegopodium alpestre*, *Bupleurum aureum*, *Conioselinum tataricum* и др.).

Соотношение биоморф зонтичных по строению подземной сферы. Стержне-придаточнокорневые – один вид (*Oenanthe aquatica*), (короткокорневищные) стержнекорневые – 26 видов (*Angelica decurrens* и др.), короткокорневищные стержне-придаточнокорневые – 17 видов (*Cenolophium denudatum*, *Thysselinum palustre* и др.), короткокорневищные придаточнокорневые – семь видов (*Osmorhiza aristata*, *Sanicula giraldii* и др.), длиннокорневищные – два вида (*Aegopodium alpestre*, *A. podagraria*), гикокотильноклубневые – один вид (*Chaerophyllum prescottii*), придаточнокорнеклубневые – один вид (*Sium sisaroides*), стержнекорнеклубневые – один вид (*Trinia ramosissima*), почкокорневые – четыре вида (*Anthriscus sylvestris*, *Cicuta virosa*, *Sium latifolium*, *Sium sisaroides*), корнеотпрысковые – три вида (*Kadenia dubia*, *Peucedanum vaginatum*, *Sium latifolium*).

Всего на основании всех трех признаков выделено 12 типов жизненных форм, они представлены в таблице.

Таблица

Соотношение жизненных форм зонтичных, произрастающих на территории Алтайского края и Республики Алтай

Жизненная форма	Число видов	%
Короткокорневищные стержнекорневые поликарпики	4	5
Короткокорневищные стержне-придаточнокорневые поликарпики	20	27
Короткокорневищные придаточнокорневые поликарпики	8	11
Длиннокорневищные поликарпики	2	2
Почкокорневые замещающиеся вегетативные малолетники	5	6
Придаточнокорнеклубневые вегетативные малолетники	1	1
Корнеотпрысковые	3	4
(Короткокорневищные) Стержнекорневые дву-, многолетние монокарпики (могут быть олигокарпиками)	29	39
Стержнекорнеклубневые дву-, многолетние монокарпики	1	1
Гипокотильноклубневые дву-, многолетние монокарпики	1	1
Стержнекорневые одно-, двулетники	2	2
Стержне-придаточнокорневые одно-, двулетники	1	1
Итого	73	100

Изученные таксоны обладают разными ареалами и представляют разнородные элементы флоры. Всего выделено 26 типов ареалов (по: Пименов, Остроумова, 2012). Основные из них: североазиатский горный (четыре вида), евро-сибирский (шесть видов), сибирский (один вид), европейско-переднеазиатский (два

вида), евразийский (три вида), южносибирско-монгольский (четыре вида), Евросибирско-монгольский (два вида), сибирско-восточноазиатский (три вида), северо-западносибирский (три вида), голарктический (один вид), евразийско-африканский (один вид), европейско-западноазиатский (два вида), туранский (три вида), южносибирский (шесть видов), восточноазиатско-южносибирско-кавказский (дизъюнктивный) (один вид), евразийский (один вид), западносибирско-казахстанский (два вида), восточноевропейско-североазиатский (один вид), восточноевропейско-туранский (два вида), европейский (один вид), древнесредиземноморский (один вид), восточноазиатско-алтайско-приуральский (дизъюнктивный) (один вид), южносибирско-среднеазиатский (три вида), среднесибирский (один вид), южносибирско-восточноазиатский (два вида), восточноазиатско-алтайско-приуральский (дизъюнктивный) (один вид).

Наибольшее число зонтичных имеют следующие ареалы: евро-сибирский – шесть видов (*Aegopodium podagraria*, *Cenolophium denudatum*, *Kadenia dubia*, *Oenanthe aquatica*, *Pimpinella saxifraga*, *Thyselinum palustre*) и южносибирский – шесть видов (*Kitagawia baicalensis*, *Peucedanum vaginatum*, *Sajanella monstrosa*, *Hansenia mongolica*, *Schulzia crinita*, *Stenocoelium athamantoides*).

Особенно следует отметить большое число видов с ареалами, связанными собственно с Сибирью и относительно небольшими прилежащими территориями (сибирский – один вид, среднесибирский – один вид, южносибирский – шесть видов, западносибирско-казахстанский – два вида, южносибирско-монгольский – четыре вида), это говорит об определенной самостоятельности и уникальности флоры Сибири. Жизненные формы растений довольно разнообразны: (короткорневищные) стержнекорневые монокарпики и короткорневищные стержне-придаточнокорневые поликарпики, редковидно стержнекорнеклубневой монокарпик и корнеотпрысковый поликарпик.

В целом, наибольшие связи флоры зонтичных Алтая наблюдаются с районом максимального разнообразия семейства – центральной Азией: ареалы в той или иной степени захватывающие отдельные регионы Азии составляют 69 %, что в географическом отношении не удивительно. На высокий процент азиатских и центральноазиатских зонтичных во флоре Южной Сибири указывает также Е. В. Тюрина (1978).

Среди многообразия биотопов, в которых произрастают изученные виды зонтичных, мы выбрали семь вариантов: 1 – разные типы леса; 2 – разные типы лугов, опушки, поляны; 3 – степи, в том числе луговые степи; 4 – каменистые склоны гор; 5 – тундра; 6 – прибрежно-водные; 7 – сорные местообитания. Нередко растения, отнесенные нами к степным, встречаются и на каменистых склонах, а иногда также в борах, луговые виды обычно заходят во влажные леса, в этом смысле дискретное выделение местообитаний носит условный характер, и используется нами лишь для удобства составления и анализа экологических и биоморфологических спектров.

В разных типах леса встречается около 12 видов. Именно к этой группе относятся почти все короткорневищные придаточнокорневые (*Conioselinum tataricum* и др.) и столь редкие вегетативно подвижные биоморфы – длиннокорневищные (*Aegopodium alpestre*, *A. podagraria*) и корнеотпрысковые (*Kadenia dubia*). **На разного типа лугах, опушках и полянах** отмечено 25 видов. Многие из них – (короткорневищные) стержнекорневые монокарпики (*Angelica decurrens* и др.), достаточно часто встречается жизненная форма короткорневищного стержне-придаточнокорневого поликарпика (*Cenolophium denudatum* и др.). К группе луговых растений относятся и редкие гипокотильноклубневые (*Chaerophyllum prescottii*) и придаточнокорнеклубневые (*Sium sisaroides*) виды. **В степях**, в том числе луговых степях произрастает около 18 видов. Среди преобладающего большинства характерных для степи (короткорневищных) стержневых монокарпиков (*Seseli strictum* и др.) встречаются также короткорневищные стержне-придаточнокорневые поликарпики (*Peucedanum morisonii* и др.), а также редковидно стержнекорнеклубневой монокарпик с единственным представителем – *Trinia ramosissima*. **На каменистых склонах гор** отмечено около 19 видов. Спектр жизненных форм этой группы аналогичен предыдущей, да и большинство видов каменистых и щебнистых склонов нередко встречается также в типичной степи. **В тундре** отмечено четыре вида (*Sajanella monstrosa*, *Schulzia crinita* и др.). Это (короткорневищные) стержнекорневые монокарпики и короткорневищный стержне-придаточнокорневой поликарпик. **Прибрежно-водных** – три вида. Сюда относятся почкокорневые замещающиеся вегетативные малолетники; *Sium latifolium* способен также к корнеотпрысковости, *Oenanthe aquatica* может быть как стержне-придаточнокорневым однолетником, так и дву-многолетником. **На сорных местообитаниях** встречается два одно-двулетних (редко выступающих как многолетние монокарпики) вида (*Sphallerocarpus gracilis*, *Conium maculatum*).

В результате проведенного анализа можно сделать вывод, что среди изученных алтайских видов зонтичных преобладающими жизненными формами являются (короткорневищные) стержнекорневые и

короткокорневищные стержне-придаточнокорневые (в сумме 72 %), наиболее подходящие для открытых степных горных участков, да и в целом весьма характерные для представителей семейства, обитающих в умеренной зоне (Петрова, 2015). Побег у большинства видов – полурозеточные. Монокарпиков и поликарпиков почти поровну. Характерно полное отсутствие константных однолетников и небольшое число константных двулетников, что в целом также типично для горных районов с умеренным континентальным климатом (хотя озимые однолетники-двулетники из других семейств встречаются в высокогорьях (например, на Западном Кавказе (Любезнова, 2016)). Зонтичные произрастают в разных типах биотопов во всех растительных поясах Алтайских гор, но чаще в открытых – на лугах, степях и каменистых склонах. В целом, спектр жизненных форм зонтичных изученных регионов отражает орографическую и экологическую специфику Алтая, а соотношение географических элементов – тесную связь с центральной Азией, районом максимального разнообразия семейства.

ЛИТЕРАТУРА

- Волкова Л. В.** Особенности биологии зонтичных в субнеморальных лесах юга Западной Сибири // Бот. журн., 2000. – Т. 85, № 12. – С. 1–11.
- Любезнова Н. В.** Особенности морфологического и анатомического строения *Arenaria lychnidea* M. Bieb // Новая наука: теоретический и практический взгляд, 2016. – Т. 63, № 2–3. – С. 9–12.
- Петрова С. Е.** Зонтичные Средней России: биоморфологический анализ // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 2015. – Т. 120, № 5. – С. 46–57.
- Пименов М. Г.** Семейство Apiaceae, или Umbelliferae – Сельдерейные, или Зонтичные // Флора Сибири. Geraniaceae – Compositae. – Новосибирск: Наука, 1996. – Т. 10. – С. 123–194.
- Пименов М. Г., Остроумова Т. А.** Зонтичные (Umbelliferae) России. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. – 477 с.
- Тюрина Е. В.** Интродукция зонтичных в Сибири. – Новосибирск: Наука. Сибирское отд-е, 1978. – 240 с.
- Petrova S. E.** Life forms of Apiaceae in Central Russia // Nordic Journal of Botany, 2015. – Vol. 33. – P. 747–753.

ОХРАНА РАСТЕНИЙ

УДК 581.93:582.736(470.6)

Синэкологические особенности *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. на примере степных ландшафтов Ставрополя

The synecological features of *Calophaca wolgarica* (the Stavropol region's steppe landscapes as an example)

В. Н. Белоус

V. N. Belous

Северо-Кавказский федеральный университет, Институт живых систем, ул. Пушкина, 1, г. Ставрополь, 355009
E-mail: Viktor_belous@bk.ru

Реферат. В статье обсуждается флористическая и экологическая структура ценозов с участием *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. Представлены некоторые аспекты экосистемного разнообразия изученных растительных сообществ.

Summary. The floristic and ecological structure of the *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. cenoses is considered in the article. Some ecosystem diversity's aspects of plant communities are presented.

Раритетные эндемичные виды, как самая уязвимая часть фиторазнообразия, требует всестороннего исследования с целью углубленного анализа причин их редкости. Изучение географического распространения формаций по регионам и геологическим системам, флористических элементов и отдельных экологических групп, входящих в раритетные формации, является весьма актуальным. Выяснение синэкологических особенностей исчезающих видов позволяет, с одной стороны, выявить их адаптационный потенциал, с другой – определить природные и антропогенные лимитирующие факторы.

Принадлежность к объектам действия международных соглашений и конвенций, регламентирующих изъятие из естественной среды обитания (Приложения СИТЕС). Не принадлежит (Ильяшенко, Ильяшенко, 1998).

Фитосоциологическая значимость вида. *Calophaca wolgarica* (Fabaceae Juss.) – дизъюнктивный степной палеоэндемик с сокращающейся численностью (Федяева и др., 2012), восточнопричерноморско-прикаспийский редкий таксон флоры юго-восточной части Восточной Европы. В прошлом, по всей видимости, майкараган волжский имел здесь более сплошной ареал, от которого к настоящему времени сохранились лишь его небольшие изолированные фрагменты. В федеральной Красной книге майкараган волжский отнесен к категории 2а – вид, сокращающийся в численности, со статусом эндемичный вид Юго-Восточной Европы (Камелин, Федяева, 2008). Вид занесён в Красную книгу Украины (Ткаченко, Коломічук, 2009).

Статус таксона в регионах. На территории ряда российских субъектов *C. wolgarica* также подлежит охране. В Красной книге Волгоградской области майкараган волжский отнесен к категории 2а – сокращающийся в численности вид в результате изменения условий существования или разрушения местообитаний (Лазарев, Клинова, 2006), Краснодарского края – вид, находящийся в критическом состоянии (Литвинская, Постарнак, 2007); Республики Дагестан – вид, находящийся под угрозой исчезновения (Теймуров, Муртазаев, 2009); Ставропольского края – исчезающий вид, ксеротермический реликт (Белоус, 2013); Ростовской области – сокращающийся в численности в результате изменения условий существования или разрушения местообитаний; миоценовый реликт (Федяева и др., 2014); Астраханской области – уязвимый вид (Пилипенко, 2014); Республики Калмыкия – сокращающийся в численности, уязвимый вид (Джапова, 2014), Республики Крым – сокращающийся в численности вид (Ена, 2015).

Общее распространение. Общий ареал *C. wolgarica* с дизъюнкциями простирается от степей Приазовья и южных частей Донецкого края (Кондратюк и др., 1985; Бурда и др., 1995; Федяева и др., 2012) до Южного Приуралья. Единственный локалитет вида на территории Казахстана находится в низовье Волги,

на самой границе с левобережными районами Волгоградской обл. (Северо-Западный Казахстан, Уральская обл., окр. станции Джаныбек (Голоскоков, 1961)).

Распространение в пределах России. В европейской части России майкараган волжский отмечен на территории Нижне-Донского и Нижне-Волжского регионов (Васильева, 1987). Встречается в степных ландшафтах Волго-Донского водораздела, Ергенинской и Приволжской возвышенностей, низовий Дона и Волги: нижнедонские, нижневолжские степи и полупустыни (Зелёная книга ..., 1987).

Не выясненным до конца остался вопрос о произрастании вида в Высоком Заволжье. Считается, что майкараган волжский исчез в Самарской обл., и, по-видимому, полностью ныне отсутствует и в Оренбургской обл. (Связева, 1986; Камелин, Федяева, 2008). Однако, З. Н. Рябинина и М. С. Князев (2009) указывают на произрастание *C. wolgarica* (с обилием «очень редко») в каменистых степях Бугурусланского р-на Оренбургской обл. Ранее же вид приводился для Соль-Илецкого р-на названной области (Рябинина, 1998).

В Крыму известно единственное местонахождение вида на Тарханкутском полуострове (Шеляг-Сонко, 1987; Ена, 2015; карта).

На Северном Кавказе вид произрастает на Ставропольской возвышенности, Кубано-Приазовской и Терско-Кумской низменностях, в Приманычье.

В Ставропольском кр. майкараган волжский находится на южном пределе ареала, который здесь резко фрагментирован в силу естественных причин, а также вследствие освоения территории. На всём протяжении ареала некоторые соседние локалитеты иногда на десятки-сотни километров отстоят друг от друга.

Распространение в изучаемом регионе. На Ставрополье *C. wolgarica* встречается в пределах степных экосистем четырёх ландшафтных подзон (районирование по: Танфильев, 1983). Он отмечен в возвышенной части Центрального Предкавказья: Ставропольские высоты (водораздел Кравцова и Сенгилеевского озёр в окрест. г. Ставрополя, г. Стрижамент, хр. Недреманный) и Прикалаусские высоты (окрест. х. Октябрь, окрест. сёл Константиновское, Просянка, Донская балка). На равнинной части Ставрополя майкараган волжский тяготеет к балочным ландшафтам северо-восточных отрогов Ставропольской возвышенности (окрест. сёл Малые Ягуры, Мелиорация, Малый Барханчак) и Приманычья (окрест. сёл Дивное, Арзгир, Манычское), а также восточной части Приазовской равнины (долина р. Егорлык: окрест. сёл Медвеженское, Привольное).

Особенности экологии и фитоценологии. Нами наблюдались несколько ценопопуляций *C. wolgarica*, тяготеющим к тем или иным экотопам и синтаксонам.

1. Ценопопуляции, связанные с лугово-степными ландшафтами Ставропольских высот.

Экологические условия. Каменистые склоны юго-восточной экспозиции с обнажениями известняка ракушечника и продуктов его разрушения. Богато разнотравно-дерновиннозлаковая степь (близкая к луговой) на слабозрелых дерново-карбонатных, хорошо дренированных и прогреваемых почвах.

Строение и видовой состав сообществ. Синтаксон: формация майкарагана волжского – *Calophaeta wolgaricae*. Кустарниково-разнотравно-дерновиннозлаковые (типчачково-ковыльные) полидоминантные фитоценозы, сочетающиеся с лугово-степными. Они дифференцированы на 3–4 подъяруса с общим проективным покрытием 60–70 %. Первый ярус (70–80 см) сложен единичными экземплярами *Centaurea orientalis* L., *Rosa canina* L. Второй подъярус (40–50 см) слагают степные кустарники *Calophaeta wolgarica*, *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková, *Amygdalus nana* L., *Rosa pimpinellifolia* L., *Caragana mollis* (Bieb.) Bess. и многолетние травы *Onobrychis vassilczenkoi* Grossh., *Peucedanum ruthenicum* Bieb., *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski, *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, третий ярус (20–30 см) – *Medicago romanica* Prod., *Stipa pulcherrima* C. Koch, *Festuca valesiaca* Gaudin, *Centaurea trinervia* Steph., *Rhamnus pallasii* Fisch. et C.A. Mey., *Dianthus bicolor* Adams, *Inula aspera* Poir., четвёртый (10–15 см) – *Ephedra distachya* L., *Melampyrum arvense* L., *Asperula tenella* Heuff. ex Degen, *Thymus marschallianus* Willd.

Флористическое ядро. Преобладают широко распространённые причерномоско-казахстанские степные виды. Довольно многочисленны понтические виды (*Caragana mollis*, *Centaurea trinervia*, *Amygdalus nana*, *Centaurea orientalis*, *Aster bessarabicus* Bernh. ex Reichenb.), понтико-южносибирские (*Ephedra distachya*, *Elytrigia stipifolia*, *Stipa pulcherrima*, *Galatella villosa* (L.) Reichenb. fil., *Peucedanum ruthenicum*, *Chamaecytisus ruthenicus*), а также *Festuca valesiaca*, *Carex humilis* Leyss., *Medicago romanica*, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Brachypodium rupestre* (Host.) Roem. et Schult., *Onobrychis inermis* Stev.

Занесены в Красную книгу РФ (2008): *Elytrigia stipifolia*, *Stipa pulcherrima*.

Окружение. В границах описываемого элемента мезорельефа представлены несколько сериальных сообществ. *C. wolgaricae* генетически и динамически тесно связана с ценозами, в которых доминируют

Brachypodium rupestre или *Stipa pulcherrima*, сложно устроенными луговостепными сообществами, а также псаммофито-петрофитными растительными группировками. Все они составляют сопряжённый ряд, связанный с динамическими процессами перераспределения питательных веществ, тепла и влаги и определяемый особенностями фаций.

2. Популяции, связанные с травяными сообществами каменистой степи на западном макросклоне Прикалаусских высот.

Экологические условия. Изученные сообщества занимают платообразные элементы рельефа, краевые обнажения плиты известняка и безлесные привершинные части ступенчатых склонов с выходами материнской породы.

Строение и видовой состав сообществ. Открытые незамкнутые разнотравно-дерновиннозлаковые сообщества и растительные группировки с высокой долей участия степного разнотравья и дерновинных злаков на хрящеватых почвах и мелкоземистых склонах.

Эдификаторами выступают эуксерофиты и факультативные и облигатные кальцепетрофиты, прозрастающие как самостоятельно, так и совместно с другими видами, выступая компонентами микроассоциаций, образуемых совместно с *C. wolgarica*.

Помимо доминантов-ценозообразователей (*Stipa pulcherrima*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*) асектаторами тех или иных вариантов петрофитной степи выступают такие ингредиенты, как *Astragalus bungeanus* Boiss., *A. pseudotataricus* Boriss., *Chondrilla juncea* L., *Echinops sphaerocephalus* L., *Hypericum elegans* Steph., *Ajuga glabra* C. Presl., *Veronica spicata* L., *V. multifida* L., *Hedysarum biebersteinii* Zertová, *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd., *Psephellus annae* Galushko, *Thymus daghestanicus* Klok. et Shost., *Gypsophila glomerata* Pall. ex Adams, *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy и др.

Флористическое ядро. Характерными видами выступают понтические (*Jurinea ewersmannii* Bunge, *Caragana mollis*, *Campanula taurica* Juz., *Silene supina* Bieb., *Medicago cancellata* Bieb., *Dianthus pseudoarmaria* Bieb.), понтичско-южносибирские (*Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult., *Echinops sphaerocephalus*, *Ephedra distachya*, *Potentilla arenaria* Borkh.), общедревнесредиземноморские (*Erysimum cuspidatum* (Bieb.) DC., *Linum tenuifolium* L., *Poterium polygamum* Waldst. et Kit., *Convolvulus lineatus* L.), ирано-туранские (*Allium albidum* Fisch. ex Bieb.), субпонтические (*Vincetoxicum hirundinaria* Medik., *Xeranthemum annuum* L., *Echium russicum* J. F. Gmel.).

Занесены в Красную книгу РФ (2008): *Medicago cancellata*, *Stipa pulcherrima*.

3. Популяции, связанные с экотонными сообществами лесных полей на западном макросклоне Прикалаусских высот.

Экологические условия. Значительные по площади травяные ценозы располагаются среди древостоя преимущественно в нижней трети макросклона, представляющей собой коллювий-делювиальные отложения. Поляны маркируют собой слабовыпуклые участки с близким залеганием крупного обломочного пролювиально-делювиального материала (известняка) у подножия склонов. В почвенном покрове господствуют каменистые структурные чернозёмы, перемежающиеся с крупными обломками материнской породы.

Подобные местоположения наиболее приподняты, хорошо дренированы, характеризуются значительно остепнённым травостоем. Режим использования – заповедный.

Строение и видовой состав сообществ. *C. wolgarica* – ингредиент разнотравно-дерновиннозлаковых сообществ. Здесь, в полосе контакта травяной и древесной растительности можно наблюдать процесс мозаичного взаимопроникновения степных и лесных видов.

Цитируемые фитоценозы полидоминантные, сложно устроенные, 2–4 ярусные, значительного флористического богатства (до 40–50 видов цветковых растений на 100 м²), проективное покрытие 80–90 %.

Основу травостоя составляют мелкодерновинные (*Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides* (L.) Karst.) и крупнодерновинные (*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *S. pulcherrima*) злаки, ксеромезофитное степное разнотравье (*Syrenia siliculosa* (Bieb.) Andrz., *Medicago romanica*, *Jurinea arachnoidea* Bunge, *Anthyllis macrocephala* Wend., *Astragalus austriacus* Jacq., *Trifolium montanum* L., *Vicia tenuifolia* Roth, *Lathyrus miniatus* Bieb. ex Stev., *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Polygala comosa* Schkuhr, *Sideritis montana* L., *Phlomis pungens* Willd., *Phlomis tuberosa* (L.) Moench, *Stachys atherocalyx* C. Koch, *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed., *Verbascum phoeniceum* L., *Iris notha* Bieb.).

Занесены в Красную книгу РФ (2008): *Orchis tridentata* Scop., *Globularia punctata* Lapeyr., *Paeonia tenuifolia* L.

Флористическое ядро. Преобладают понтичско-южносибирские (*Jurinea arachnoidea*, *Verbascum phoeniceum*, *Astragalus austriacus*), субпонтичские (*Teucrium chamaedrys*, *Phlomis pungens*), понтичские (*Paeonia tenuifolia*, *Caragana mollis*), общедревнесредиземноморские (*Teucrium polium*, *Sideritis Montana*, *Eryngium campestre* L.) и другие лугово-степные формы (*Dictamnus caucasicus* (Fisch. et C. A. Mey.) Grossh., *Veronica jacquinii* Baumg.).

Окружение. Байрые леса, представленные среднебонитетными паклёновыми (*Acer campestre*) ясениками с примесью *Ulmus minor* Mill., *U. glabra* Huds., *Malus orientalis* Uglitzk., *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit., *Pyrus caucasica* Fed. и др. Кустарниковый ярус слагают виды *Euonymus europaea* L., *E. verrucosa* Scop., *Berberis vulgaris* L., *Swida australis* (C. A. Mey.) Pojark. ex Grossh., *Ligustrum vulgare* L., *Viburnum opulus* L. и др.

4. Популяции, связанные с балками бассейнов рек Восточный и Западный Маныч.

Экологические условия. Поверхность рельефа имеет характер широковолнистой равнины, изрезанной крупными и мелкими балками, долинами степных речек. Климат полупустынный, засушливый, континентальный. Количество осадков 200–300 мл в год. Светло-каштановые почвы нередко сочетаются с солонцами и солончаками. Растительный покров характеризуется постепенным переходом от степных к полупустынным ценозам, с заметной комплексностью.

Строение и видовой состав сообществ. Господствующими травяными ценозами являются бедно-разнотравно-дерновиннозлаковые (типчаково-ковыльные) сообщества на ксероморфных каштановых, светло-каштановых, нередко засоленных почвах. Те или иные коррективы в видовой состав фитоценозов вносят ориентация склонов балок и пастбищная нагрузка.

Ценозообразователями в климаксовых и находящиеся в различной стадии экзогенной сукцессии фитоценозах наряду с *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *S. ucrainica* P. Smirn. и *S. capillata* L. выступает *Festuca valesiaca*. Весеннюю синузию слагают эфемеры (*Veronica verna* L., *Erophila verna* (L.) Bess., *Androsace maxima* L., *Medicago minima* (L.) Bartalini, *Alyssum calycinum* L., *Trifolium arvense* L., *Trigonella monspeliaca* L.), эфемероиды (*Tulipa gesneriana* L., *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. fil., *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb., *Ornithogalum kochii* Parl., *Poa bulbosa* L. и др.) и эфемероидного типа развития многолетние травы (*Ranunculus oxyspermus* Willd., *Astragalus henningii* (Stev.) Klok., *A. dolichophyllus* Pall.). Проективное покрытие от 40 до 60 %.

Флористическое ядро. Преобладают понтичско-южносибирские (*Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch. Bip., *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *Galium ruthenicum* Willd.), субпонтичские (*Consolida paniculata* (Host) Schur, *Phlomis pungens*), понтичские (*Marrubium peregrinum* L., *Dianthus pallidiflorus* Ser., *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *Centaurea diffusa* Lam., *Allium paczoskianum* Tuzs.), общедревнесредиземноморские (*Galium humifusum* Bieb., *Buglossoides tenuiflora* (L. fil.) Johnst., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Camphorosma monspeliaca* L., *Ceratocarpus arenarius* L., *Synanchum acutum* L.), субтуранские (*Serratula erucifolia* (L.) Boriss., *Valeriana tuberosa* L., *Gypsophila paniculata* L.) и другие сухо-степные формы (*Falcaria vulgaris* Bernh., *Potentilla argentea* L., *Verbascum lychnitis* L., *Tragopogon dubius* Scop.).

Занесены в Красную книгу РФ (2008): *Stipa ucrainica* P. Smirn., *Iris scariosa* Willd. ex Link, *Tulipa gesneriana*.

Окружение. Нередко степная балочная растительность примыкает или находится в окружении агроценозов, сбитых пастбищ. В травостое последних заметную роль играют прикаспийско-казахстанские и малолетние виды (*Anisanta tectorum* (L.) Nevski), *Bromus squarrosus* L.). На комплексность травяного покрова указывают группировки из *Tanacetum achilleifolium*, *Artemisia austriaca* Jacq., *A. lerchiana* Web., *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Camphorosma monspeliaca* L. с высоким облием.

Численность и тенденции к её изменению. Размножение семенное. Предварительные данные (материалы находятся в обработке) изучения семенной продуктивности майкарагана волжского позволяют нам предположить, что семенное возобновление осуществляется нерегулярно и небольшими порциями. Так, в каждом бобе насчитывается 12 семян, из которых формируются лишь одно-два семени. Автохор: баллист, отбрасывающий семена при раскрытии зрелых бобов на несколько метров от материнского растения. В результате периодичности в плодоношении в составе ценопопуляций могут отсутствовать всходы и ювенильные особи (Кольцов, 2012; Белоус, 2013).

По площади ценопопуляций растения майкарагана распределены крайне неравномерно, что обусловлено, по-видимому, случайным характером индивидуального исхода особей *C. wolgarica* в ценозе. Плотных популяций он не формирует, встречаясь отдельными растениями. Только однажды, в привершинной части

балки Максала (окр. с. Дивное) были зафиксированы практически монодоминантные плотные сообщества из *Calophaca wolgarica*, состоящие из 364, 311 и 90 особей (Белоус, Федосов, 2003).

Заключение

1. В ландшафтах Ставропольской возвышенности майкараган волжский обладает достаточно выраженной экологической приуроченностью, предпочитает сухие, хорошо дренируемые, прогреваемые и инсолируемые местообитания. Эколого-ценотически он связан с кальцепетрофитными вариантами боготравно-дерновиннозлаковых степей на структурных неглубоких чернозёмах. В большинстве случаев ценопопуляционные локусы вида разновеликие, пространственно на площади ценозов особи располагаются достаточно неравномерно.

2. Синэкологический оптимум *C. wolgarica*, возможно, связан с незамкнутыми сухостепными бедно-разнотравно-злаковыми сообществами на каштановых почвах, где в условиях слабой конкуренции майкараган волжский способен формировать монодоминантные сообщества.

3. Ввиду своих эколого-биологических и ареалогических особенностей, а также современного состояния сохранившихся природных популяций майкараган волжский является уязвимым видом с достаточно узкой экологической и ценотической валентностью, которому грозит исчезновение при нарушении условий обитания. Нет сомнения в том, что усиление хозяйственной нагрузки, разрушение мест естественного произрастания и иных факторов крайней интенсивности, превосходящих пластичность вида, неминуемо приведут к массовой гибели популяций *C. wolgarica*.

ЛИТЕРАТУРА

- Белоус В. Н.** Флора и растительность донскобалковского лесостепного ландшафта // Пятые Прозрителевские чтения: Сб. матер. науч.-практ. конф. – Ставрополь: Музей-заповедник им. Г. Н. Прозрителева и Г. К. Пправе, 2009. – С. 39–46.
- Белоус В. Н.** Некоторые аспекты биологического разнообразия растительного компонента урочища «Калантай» (Ставропольская возвышенность) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. XI междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул: Изд-во Жерносенко С. С., 2012. – С. 26–28.
- Белоус В. Н.** Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. // Красная книга Ставропольского края – Ставрополь: ИП Андреев И. В., 2013. – Т. 1. Растения. – С. 194.
- Белоус В. Н., Федосов В. Н.** Очерк природы Приманычья // ЭКО – Северный Кавказ. – Ставрополь: СФ МГОПУ, 2003. – Вып. 12. – С. 41–44.
- Бурда Р. И., Остапко В. М., Ларин Д. А.** Атлас охраняемых растений (виды флоры юго-востока Украины, занесённые в Красную книгу). – Киев: Наукова думка, 1995. – С. 37–38.
- Васильева Л. И.** Род Майкараган – *Calophaca* Fisch. ex DC. // Флора европейской части СССР. – Л.: Наука, 1987. – Т. 6. – С. 45–46.
- Голоскоков В. П.** Майкараган – *Calophaca* Fisch. // Флора Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. – Т. 5. – С. 86–87.
- Джапова Р. Р.** Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. // Красная книга Республики Калмыкия. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения растения и грибы. – Элиста: ЗАОр «НПП «Джангар», 2014. – С. 129.
- Ена А. В.** Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. f.) DC. // Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – С. 237.
- Зелёная книга Украинской ССР / Под общ. ред. Ю. Р. Шеляга-Сосонко. – Киев: Наукова думка, 1987. – С. 129–130.
- Ильяшенко В. Ю., Ильяшенко Е. И.** Список таксонов, подпадающих под действие СИТЕС и правил регулирования торговли. Флора // Список животных и растений, подпадающих под действие СИТЕС. – М., 1998. – С. 96.
- Камелин Р. В., Федяева В. В.** Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) Fisch. ex DC. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 225–226.
- Кольцов А. Ф., Кольцова М. А.** Состояние популяций некоторых краснокнижных видов Ставрополья // Проблемы экологической безопасности и сохранение природно-ресурсного потенциала: Матер. науч.-практ. конф. – Ставрополь: Северный Кавказ, 2012. – С. 77–80.
- Кондратюк Е. Н., Бурда Р. И., Остапко В. М.** *Calophaca* Fisch. ex DC. – майкараган // Конспект флоры юго-востока Украины. – Киев: Наукова думка, 1985. – С. 93.
- Лазарев С. Е., Клиникова Г. Ю.** Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. // Красная книга Волгоградской области. – Волгоград: Волгоград, 2006. – Т. 2. Растения и грибы. – С. 109.
- Литвинская С. А., Постарнак Ю. А.** Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. // Красная книга Краснодарского края (Растения и грибы). – Краснодар: ООО «Дизайн Бюро №1», 2007. – С. 228–229.

Пилипенко В. Н. Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. // Красная книга Астраханской области. – Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет», 2014. – С. 99.

Плантариум: Определитель растений on-line (Электронный ресурс). – 2007–2016. – URL: <http://www.plantarium.ru/> (Дата обращения: 10.03.2016).

Рябинина З. Н. Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. // Красная книга Оренбургской области. Животные и растения. – Оренбург: Оренбургское кн. изд-во, 1998. – С. 154–155.

Рябинина З. Н., Князев М. С. *Calophaca* Fisch. ex DC. – Майкараган // Определитель сосудистых растений Оренбургской области. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. – С. 385.

Связева О. А. *Calophaca wolgarica* (L. f.) DC. – Майкараган волжский // Ареалы деревьев и кустарников СССР. – Л.: Наука, 1986. – С. 26; карта 11Д.

Теймуров А. А., Муртазалиев Р. А. Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. // Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала, 2009. – С. 204–205.

Федяева В. В., Шмаряева А. Н., Остапко В. М. *Calophaca wolgarica* (L. f.) DC. – Майкараган волжский // Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения. – Киев: Альтерпрес, 2012. – С. 200–201.

Федяева В. В., Шишлова Ж. Н., Шмаряева А. Н. Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. f.) DC. // Красная книга Ростовской области. – Т. 2. Растения и грибы. – Ростов-на-Дону: Ростобкомприрода, 2014. – С. 190.

Шеляг-Сосонко Ю. Р. Майкараган (Калофака) – *Calophaca* Fisch. ex DC. // Определитель высших растений Украины. – Киев: Наукова думка, 1987. – С. 193.

Ткаченко В. С., Коломічук В. П. Калофака волзька – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) Fisch. ex DC. // Червона книга України. Рослинний світ. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 453.

УДК 581.9(571.151)

**Растения из Красной книги России в лесостепной долине
реки Чулышман (Восточный Алтай) по материалам Алтайского и
Центрально-Черноземного заповедников**

**Plants from the Red Data Book of Russia in the forest-steppe valley of the
Chulyshman River (East Altai) on materials of the Altai and Tsentral'no-
Chernozemny Reserves**

Н. И. Золотухин

N. I. Zolotukhin

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

Реферат. Представлены конкретные сведения о распространении 13 видов растений из Красной книги Российской Федерации в лесостепной долине р. Чулышман (Восточный Алтай), включая территорию, относящуюся к Алтайскому заповеднику.

Summary. Concrete data on distribution of 13 species of plants from the Red Data Book of the Russian Federation in the forest-steppe valley of the Chulyshman River are submitted (East Altai), including the territory relating to the Altai Nature Reserve.

Река Чулышман находится на Восточном Алтае в Улаганском р-не Республики Алтай. Вытекает из высокогорного оз. Джулукуль, впадает в Телецкое оз. Долина Чулышмана от Телецкого оз. до р. Узункарасу (Бобачек) лежит в пределах высотного пояса горной лесостепи, отдельные части которой мы относим к трем флористическим районам: Балыкчинскому (Б), Среднечулышманскому (С), Язулинскому (Я) (Золотухин, 1987, 1996). Часть лесостепи в долине Чулышмана принадлежит Алтайскому государственному заповеднику (АГЗ; функционирует с 1932 г.; при цитировании местонахождений везде указываем их принадлежность к современной лесостепной территории заповедника) и региональному природному парку Ак-Чолушпа (организован в 2011 г.).

По особенностям флоры каждый из районов разделяется на несколько флористических микрорайонов (мкр.). В пределах Чулышманской лесостепи нами обозначены следующие территориальные флористические выделы (снизу вверх по долине).

Балыкчинский район: Б1 – Балыкчинский мкр., от устья р. Чулышман с ур. Карагай и ур. Кырсай до 3-х км выше устья р. Кайра (Кайру), к АГЗ в лесостепи относится большая часть правобережных склонов дол. Чулышмана от ур. Карагай до 2-х км южнее ущелья р. Кайру, а также ущелье р. Кайру до 6-го км от устья; Б2 – Кокпашский мкр., от предыдущего вверх по дол. Чулышмана до 2-х км выше пос. Коо, а также низовья р. Башкаус до 1 км выше устья р. Чебдар, современная территория АГЗ в этом мкр. не представлена; Б3 – Аккурумский мкр., от предыдущего вверх по долине до водораздела правых притоков Чулышмана р. Ниж. Алтынташ и р. Алтынташ и устья левого притока р. Кендир, в АГЗ лесостепь представлена небольшой территорией на террасах и склонах между р. Чульча и бывшим кордоном Аккурум и значительной площадью на правобережье Чулышмана между р. Чульча и водоразделом р. Ниж. Алтынташ с р. Алтынташ, включая низовья рек Сондукат и Тулдайдынюлы до устья, часть этой площади была необоснованно «потеряна» при лесоустройстве АГЗ в 1981 г., но восстановлена лесоустройством 2002 г., современная граница АГЗ здесь на протяжении 4-х км проходит непосредственно по р. Чулышман; Б4 – Учарский («Неприступный») мкр., занимает ущелье р. Чульча от выхода в дол. Чулышмана (2 км от устья) на протяжении 15 км до устья р. Ниж. Сундрук, у центра мкр. находится крупнейший на Алтае каскадный водопад Учар (Неприступный), весь мкр. лежит в пределах АГЗ.

Среднечулышманский район: С1 – Катуярыкский мкр., от Б3 вверх по долине до брода Ару на р. Чулышман (16 км по карте вверх от зимней стоянки Катуярык), современная территория АГЗ в этом мкр. не

представлена; С2 – Чодринский мкр., от С1 вверх по Чулышману до устья р. Ниж. Кулаш и низовья р. Шавла до 0,4 км выше устья р. Чакрым, в АГЗ лесостепь представлена территорией в окрестностях кордона Чодро, в т. ч. вдоль р. Аксу (Чодринской), а также на правом берегу р. Чулышман выше устья р. Шавла до р. Ниж. Кулаш; С3 – Оймокский мкр., долина р. Шавла вверх от С2 на протяжении 12 км, включая ур. Оймок и ур. Кайрумес (Каирмес), а также ущелье р. Чакрым от выхода в дол. р. Шавла вверх 6 км, весь мкр. лежит в пределах АГЗ (его нижняя граница проведена по современной границе заповедника).

Язулинский район: Я1 – Аспакский мкр., от р. Ниж. Кулаш вверх по Чулышману до 5-ти км выше р. Аспак, современная территория АГЗ в этом мкр. не представлена; Я2 – Язулинский мкр., от Я1 вверх по Чулышману до границы ур. Сарыгыш и ур. Берехтуярык (4 км вверх по долине от кордона Язула), а также долина левого притока Чулышмана р. Каракем (Бол. Каракем) на протяжении 20-ти км, в АГЗ небольшие фрагменты этого мкр., включающие территорию кордона Язула (бывшая до 1944 г. Застава, вкрапленное землепользование заповедника), ур. Турамес на левом берегу р. Верх. Кулаш, заповедную часть склонов в ур. Сарыгыш, заповедное правобережье р. Каракем в 8–20 км от устья, включая ур. Куколь; Я3 – Каязинский мкр., от Я2 вверх по Чулышману до р. Узункарасу (Бобочек) на протяжении 21 км по карте, включая ур. Берехтуярык, Садеуртем, Кудрул, Муштуайры и Каязы, по лесоустройству 1981 г. вся эта территория отнесена к АГЗ, однако в 90-е годы прошлого века решением местных (районных и республиканских) властей проводился «обмен территорией» между АГЗ и соседними землепользователями, в результате чего ур. Берехтуярык (а также верховья бассейна р. Байдыш на северо-восток от с. Язула) выпали из состава АГЗ, это отражено на картах и атласах (Республика Алтай ..., 2010; и др.), площадь АГЗ уменьшилась с 881238 до 871206 га, что незаконно, т. к. обмен территориями не утверждало Правительство Российской Федерации. Выше устья р. Бобочек дол. Чулышмана сильно выколаживается, лесостепь исчезает, через небольшой по ширине лесной пояс Чулышман течет в лесостепь с высокогорной Джулукульской котловины.

Высоты чулышманского горно-лесостепного пояса от 434 м (Телецкое оз.) до максимальных 2150 м над ур. м. на склонах южных экспозиций западной части хр. Куркуре, где лесостепь местами смыкается с высокогорьями.

После организации АГЗ в 1932 г. его сотрудники приступили к изучению флоры и растительности Восточного Алтая и верховий р. Абакан (А. Н. Гончарова, М. В. Золотовский – с 1934 г., М. С. Хомутова – с 1935 г.). В 1934–1935 гг. собрано около 4250 гербарных листов (без учета мохообразных и лишайников), на основе которых опубликован «Список растений Алтайского государственного заповедника» (Хомутова и др., 1938), включавший 839 видов сосудистых растений. Большим достоинством работы является цитирование гербарных этикеток всех сборов. Кроме собственно территории заповедника в этом списке представлены довольно многочисленные данные с сопредельной незаповедной части дол. р. Чулышман. Позднее ботанические работы в АГЗ и в окрестностях проводили кроме указанных авторов еще сотрудники заповедника М. А. Мартыненко и Г. М. Крепс. В 1951 г. АГЗ был закрыт, гербарные сборы за период с 1934 по 1951 гг. оказались в основном в Московском (МВ) и Томском (ТК) университетах, отчасти также в Ботаническом институте АН СССР в г. Ленинграде (ЛЕ) и в Горно-Алтайском краеведческом музее.

При «втором» АГЗ, функционировавшем с 1958 по 1961 гг., в штатах заповедника не было ботаников. Гербарий собирали другие сотрудники, прежде всего лесовед И. А. Коротков. В 1961 г. заповедник был снова упразднен и восстановлен только 7 октября 1967 г. (Малешин и др., 1999). При этом восстановлении в АГЗ перешел и сохранившийся в Телецком лесхозе гербарий заповедника за 1958–1961 гг. в объеме около 420 листов, в котором есть и небольшие сборы с дол. р. Чулышман.

Новый гербарий начал формироваться с приездом в заповедник в 1970 г. научного сотрудника-ботаника Л. В. Мариной. К флористическим работам в АГЗ с осени 1973 г. приступил Н. И. Золотухин. Позднее в сборе гербария участвовали другие ботаники и лесоведы заповедника: А. В. Галанин, И. Б. Лебедева (Золотухина), Т. Е. Теплякова, Е. Ф. Королёва, Т. Д. Филатова, А. С. Ерофеева, Ю. Г. Петров, М. Б. Сахневич. Исследования охватывали не только заповедник, но и сопредельные территории в окрестностях Телецкого оз. и дол. Чулышмана, а также в Хакасии в верховьях бассейна р. Абакан. Не останавливаясь далее на работах в пределах основной территории АГЗ (без лесостепных фрагментов в дол. Чулышмана), отметим, что были опубликованы данные о флоре высокогорий заповедника (Золотухин и др., 1986; Золотухин, 1994; с дополнениями), представлен список сосудистых растений АГЗ – 1357 видов (Золотухин, Золотухина, 2003) и дополнения к нему – 82 вида (Золотухин, 2015; и др.), проанализирована флора лесных высотных поясов заповедника (Золотухин, Золотухина, 2009).

Осенью 1991 г., в связи с отъездом флористов и отсутствием условий для хранения в АГЗ, гербарий сосудистых растений в объеме около 25400 листов был перевезен в Центрально-Черноземный государствен-

ный природный биосферный заповедник имени проф. В. В. Алехина (ЦЧЗ). В основном в этом гербарии представлены сборы с АГЗ, дол. Чулышмана и других окрестностей заповедника (около 23600 гербарных листов), также с других территории Южной Сибири и Дальнего Востока (более 1500 гербарных листов). Оставшийся в АГЗ небольшой справочный гербарий сосудистых растений сгорел вместе с конторой заповедника в декабре 1999 г. Во время экспедиций и поездок на Алтай Н. И. Золотухин в 1993, 1995, 2000–2002, 2007–2012, 2014 гг. собрал около 2500 листов гербария с территории и окрестностей АГЗ, который также находится в ЦЧЗ.

Всего с лесостепной дол. Чулышмана в ЦЧЗ в настоящее время хранится более 4600 гербарных образцов. В основном это сборы Н. И. Золотухина (более 80 %; 1976–1991, 1993, 2001 гг., отдельные сборы с ур. Карагай и Кырсай на устье Чулышмана в 1995, 2002, 2007, 2008, 2010–2012 гг.), сотрудников АГЗ: И. А. Короткова (1958–1960 гг.), Л. В. Мариной (1975–1978 гг.), А. В. Галанина (1976–1977 гг.), В. А. Яковлева (1976 г.), Т. Е. Тепляковой (1978, 1980 гг.), И. Б. Золотухиной (1979, 1987 гг.), Е. Ф. Королёвой (1987, 2001 гг.), Ю. Г. Петрова (1986–1987 гг.), Т. Д. Филатовой (1986 г.), А. С. Ерофеевой (2001 г.), М. Б. Сахневич (2012 г.), а также студентов: И. Э. Блузманас (1977–1978 гг.), Н. П. Кузнецовой (1977–1978 гг.), Н. В. Фризенна (1977–1978 гг.), И. Д. Махаткова (1979 г.), Г. А. Сибиряковой (1979 г.), С. С. Сумачаковой (1980 г.), Г. И. Кошелевой (1980, 1982 гг.), Л. Л. Ляпаивой (1987 г.) и др.

Ниже цитируем гербарные сборы с лесостепной долины Чулышмана 13-ти видов растений из Красной книги Российской Федерации (2008), которые хранятся в ЦЧЗ. Приводим ссылки на литературные данные сотрудников АГЗ, если в работах указаны местонахождения видов. Основные сокращения: бл. – близ, вост. – восточная, г. – год, гора, дол. – долина, зап. – западная, изб. – избушка, к. – кордон, км – километры, лев. – левый, набл. – наблюдения (дневниковые записи, гербарий не собран), оз. – озеро, окр. – окрестности, опис. – геоботаническое описание, пос. – поселок, р. – река, сев. – северная, м над ур. м. – метры над уровнем моря, ур. – урочище, хр. – хребет; экз. – экземпляр (особь), эксп. – экспозиция, южн. – южная. Авторы гербарных сборов и наблюдений: А. Г. – А. В. Галанин, А. Е. – А. С. Ерофеева, Г. К. – Г. И. Кошелева, И. Б. – И. Э. Блузманас, И. Л. – И. Б. Лебедева (Золотухина), К. Т. – К. Е. Травникова, Л. Л. – Л. Л. Ляпаива, Л. М. – Л. В. Марина, М. З. – М. В. Золотовский, М. Х. – М. С. Хомутова, Н. З. – Н. И. Золотухин, Н. К. – Н. П. Кузнецова, Н. Ф. – Н. В. Фризен, С. Б. – С. Бачимов, С. С. – С. С. Сумачакова, Т. Т. – Т. Е. Теплякова, Т. Ф. – Т. Д. Филатова, Ю. П. – Ю. Г. Петров. Виды размещены в последовательности, принятой в Красной книге Российской Федерации (2008).

***Dendranthema sinuatum* (Ledeb.) Tzvel. (*Chrysanthemum sinuatum* Ledeb.; *Leucanthemum sinuatum* (Ledeb.) DC.)** – Дендрантема выемчатолистная. **Б1:** «скалистый берег р. Чулышмана, бл. его устья», 12.09.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 241); [АГЗ], «дол. р. Чулышман, км 8 от устья, ю-з склон горы, 35°, на скалах», 17.09.1934, М. З. (Хомутова и др., 1938, с. 241); АГЗ, долина р. Чулышман, Атушта, рододендрон на скалах сев. эксп., к опис. № 4а, 480 м над ур. м., 17.08.1977, И. Б., Н. К.; АГЗ, долина р. Чулышман, Атушта, рододендрон на скалах сев. эксп., к опис. № 18, 500 м над ур. м., 17.08.1977, И. Б., Н. К.; АГЗ, устье Чулышмана, правая сторона, у Карагая, рододендрон на скалах сев. эксп., 450 м над ур. м., 18.08.1977, Н. К.; граница АГЗ, над Атуштинским Аржаном, 500–700 м над ур. м., скалы, 26.08.1987, Н. З. (набл.); АГЗ, правобережье р. Чулышман, 1–2 км ниже пос. Балыкча, ур. Сардилан, скалы зап. и южн. эксп., 1978, 1983, 1987, 2001 гг., Н. З. (набл.); долина Чулышмана, АГЗ, лев. берег р. Кайры, в низовьях, 600 м над ур. м., 12.09.1987, Н. З., Л. Л.; АГЗ, прав. берег р. Чулышман, 250 м выше р. Кайра, 640 м над ур. м., склон зап. эксп., скальные выходы, к опис. № 7 Кайра, 10.08.2001, Н. З., А. Е.; **Б2:** правобережье р. Чулышман, ур. Кудерга, на склонах ю-з эксп., 600 м над ур. м., 12.06.1982, Н. З., Г. К.; лев. берег р. Чулышман, 6 км выше р. Улушту, скалы вост. эксп., 580 м над ур. м., 13.09.1978, Н. З.; **Б3:** АГЗ, прав. берег р. Чулышман, прав. берег р. Ниж. Алтынташ, 1650 м над ур. м., на скалах ю-в эксп., 08.06.1982, Н. З., Г. К.; АГЗ, прав. берег р. Чульчи, у выхода из ущелья в долину Чулышмана, 900 м над ур. м., на скалах южн. эксп., 08.09.1987, Н. З., Л. Л.; АГЗ, прав. берег р. Чулышман, выше устья р. Тулдайдынюлы, 750 м над ур. м., на скалах с-з эксп., 20.06.1988, Н. З.; **Б4:** долина р. Чульчи, АГЗ, лев. берег р. Артышту, грива, 1200 м над ур. м., на скалах южн. эксп., 08.09.1987, Н. З., Л. Л.; изредка по скалам на правобережье и левобережье р. Чульча (набл.; Золотухин и др., 2003); **С1:** «ур. Тайбулку» [р. «Тайбулга» – Республика Алтай ..., 2010, с. 37], «скалистый склон к р. Чулышману», 04.08.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 241); долина р. Чулышман, ур. Катуюрык, прав. берег ущелья в месте верхнего перегиба, 1300 м над ур. м., крутой каменистый южн. склон, сухая степь, 19.08.1976, Н. З.; долина р. Чулышман в средней части, ур. Катуюрык, прав. берег, склон южн. эксп., частично незадернованная осыпь, 900 м над ур. м., 20.08.1976, А. Г.; долина Чулышмана, прав. берег, лев. берег р. Куркуре, у водопада, 750 м над

ур. м., сыроватые скалы ю-з эксп., 23.05.1982, Н. З., Г. К.; хр. Куркуре, прав. берег р. Алтынташ, до 2150 м над ур. м., каменистые склоны, 07.06.1982, Н. З. (набл.); лев. берег р. Чулышман, 1 км выше устья р. Итукая [Утукая], 630 м над ур. м., степной каменистый склон, сол, 07.08.1993, Н. З.; **С2**: АГЗ, прав. берег р. Чулышман, 1 км выше р. Шавлы, 1400 м над ур. м., каменистый склон южн. эксп, 24.08.1979, Н. З.; АГЗ, правый берег р. Аксу, 1,5 км выше к. Чодро, 1600 м над ур. м., степной каменистый склон южн. эксп, 17.06.1987, Н. З. В АГЗ на хр. Куркуре вид в высокогорьях поднимается до 2300 м над ур. м.

***Astragalus politovii* Kryl. – Астрагал Политова.** В основном тексте Красной книги Российской Федерации (2008) вид помещен в синонимы к *Astragalus luxurians* Bunge. **Я2**: АГЗ, прав. берег р. Каракем, 1 км ниже ур. Куколь, 1850 м над ур. м., редкий осинник на склоне южн. эксп., 24.06.1989, Н. З. В АГЗ известно еще 1 местонахождение вида в высокогорьях (2200 м над ур. м.) у Джулукульской котловины на г. Боксэ (Золотухин, 1994).

***Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. – Кандык сибирский.** Вид широко распространен на Восточном Алтае, включая горную лесостепь, по полянам, опушкам, лугам, редкостойным лесам; собственно степных местообитаний, как правило, избегает. В лесостепном высотном поясе цветет рано (апрель – начало мая), поэтому в гербарий собирается редко. **Б1**: нередко; лев. берег Чулышмана, 1 км выше Атушты, остепненный вейниково-крупнотравный луг на вост. склоне, 700 м над ур. м., 05.05.1978, Н. З., Т. Т.; **Б2**: изредка; лев. берег р. Чебдар, в 0,5 км от впадения в р. Башкаус, 520 м м над ур. м., поляна в березняке, 30.04.1978, Н. З., Т. Т.; **Б3**: редко; **Б4**: «В «Учарской лесостепи» редок. Встречается преимущественно по лесным лужайкам» (Золотухин и др., 2003, с. 228); **С1**: изредка; **С2**: нередко; дол. Чулышмана, в средней части, ур. Чодро, АГЗ, р. Аксу, прав. берег, 980 м над ур. м., березняк разреженный, 26.04.1976, Л. М., Н. З.; АГЗ, прав. берег р. Аксу, 2 км выше к. Чодро, 1200 м над ур. м., луг на террасе, 08.06.1987, Н. З.; **С3**: нередко; **Я1**: изредка; долина р. Чулышман между р.р. Ниж. и Сред. Кулаш, в 6 км ниже р. Аспак, 1250 м над ур. м., поляна на южн. склоне в травяном листовничнике, 01.05.1976, Л. М., Н. З.; **Я2**: изредка; **Я3**: нередко. В высокогорьях АГЗ поднимается до 2400 м над ур. м. Вид отсутствует в Красной книге Республики Алтай (2007).

***Cypripedium calceolus* L. – Венерин башмачок настоящий.** **Б1**: АГЗ, прав. берег р. Чулышман, окр. к. Атушта, 500 м над ур. м., склон ю-з эксп., березово-осиновый папоротниково-разнотравный лес, 10.06.1978, И. Б., Н. К.; низовья р. Чулышман, прав. берег, окр. к. Атушта, граница АГЗ, 470 м над ур. м., сосново-березовый кустарниково-разнотравный лес, 10.06.1983, Н. З.; АГЗ и окр., у к. Атушта и на склоне выше Атуштинского Аржана, березняки и лесные луга, около 50 особей, 10–11.06.1983, Н. З. (набл.; Золотухина, Золотухин, 1987); **Б2**: «заливной луг р. Чулышмана, бл. устья р. Башкаус», 480 м над ур. м., 12.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 183); **С2**: прав. берег р. Чулышман, 1,5 км ниже к. Чодро, 940 м над ур. м., поляна на окраине березняка, было 4 цветущих экз., 21.06.1987, Н. З., С. Б.

***Cypripedium macranthon* Sw. – Венерин башмачок крупноцветковый.** **Б1**: устье р. Чулышман, ур. Кырсай, 440 м над ур. м., березовый лес в пойме, 09.06.1976, А. Г.; устье р. Чулышман, ур. Кырсай, 440 м над ур. м., 09.06.1976, А. Г.; устье р. Чулышман, ур. Кырсай, 440 м над ур. м., березняк в пойме, луг среди леса, 09.06.1976, А. Г.; прав. берег р. Чулышман, окр. к. Атушта, 450 м над ур. м., на лугу, 09.06.1978, И. Б., Н. К.; АГЗ, прав. берег р. Чулышман, окр. к. Атушта, склон ю-з эксп., 500 м над ур. м., осиново-березовый папоротниково-разнотравный лес, 10.06.1978, И. Б., Н. К.; АГЗ, долина р. Кайры, 4 км выше устья, 800 м над ур. м., кедровый разнотравный лес, 06.07.1980, Т. Т.; прав. берег р. Чулышман, 1 км выше пос. Балыкча, 480 м над ур. м., поляна в березняке, 13.06.1982, Н. З., Г. К.; у к. Атушта и Атуштинского Аржана, лесные луга, березняки и сосняки, изредка, 10–11.06.1983, Н. З. (набл.); **С2**: прав. берег р. Чулышман, 2 км ниже к. Чодро, 900 м над ур. м., березово-кустарниковый разнотравный лес, 26.08.1979, Н. З.

***Cypripedium ventricosum* Sw. – Венерин башмачок вздутоцветковый.** **Б1**: АГЗ, прав. берег р. Чулышман, в низовьях, над Атуштинским Аржаном, 600 м над ур. м., поляны в сосново-березовом лесу на склоне, 11.06.1983, Н. З.; у к. Атушты и Атуштинского Аржана, березняки и лесные луга, редко, 10–11.06.1983, Н. З. (набл.). В АГЗ приводился для Прителецкой части (Теплякова, 1981; Золотухина, 1983; Аверьянов, Теплякова, 1984) на основании гербарных сборов в 1980 г. из окр. пос. Яйлю и пос. Беле. Вид отсутствует в Красной книге Республики Алтай (2007).

***Eriopogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw. – Надбородник безлистный.** **Б4**: АГЗ, «р. Каякатуярыкский, склон сев. эксп., 1200 м над ур. м., пихтово-березовый разнотравный лес», 05.08.1977, Л. М., Н. Ф. (Золотухин и др., 2003, с. 228–229); **С3**: АГЗ, прав. берег р. Шавла, 0,5 км выше слияния с р. Чакрым, 1000 м над ур. м., сосново-пихтово-березовый лес травяно-зеленомошный, 10 экз., 29.08.1986, Н. З. (Золотухина, Золотухин, 1987).

Neottianthe cucullata (L.) Schecht. (*Gymnadenia cucullata* (L.) L. C. Rich.) – Неоттианте клобучковая. **Б1:** лев. берег р. Чулышман, 500 м над ур. м., окр. пос. Балыкча, лиственничный моховый лес, 19.07.1978, Н. К.; АГЗ, южн. берег оз. Телецкого, ур. Карагай, березово-сосновый мертвopoкpoвный лес, 31.07.1986, Ю. П., Т. Ф.; там же, 84 экз., определение биоморфологии, 11.08.1988, Н. З. (набл.); там же, бывшая стоянка туристов, березово-сосновый лес, 437 м над ур. м., 01.08.1995, Н. З.; АГЗ, долина Чулышмана, берег р. Кайра, в низовьях, у борта долины, на крупных глыбах с восточной стороны, 500 м над ур. м., 11.09.1987, Н. З., Л. Л.; **Б2:** «сосновый лес в долине р. Чулышмана, бл. устья р. Коо», 05.08.1935, К. Т. (Хомутова и др., 1938, с. 184); **Б4:** АГЗ, лев. и прав. берег р. Артышту, 1 км от устья, 690–700 м над ур. м., в березняках, 07.09.1987, Н. З., Л. Л. (набл.; Золотухин и др., 2003); бассейн р. Чульча, лев. берег р. Артышту, 1 км от устья, 700 м над ур. м., березняк, в трещине глыбы, 07.09.1987, Н. З.; **С2:** «сосновый лес в долине р. Шавлы, близ ее впадения в р. Чулышман», 10.07.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 184); долина р. Чулышман, у к. Чодро, 840 м над ур. м., пойменный сосняк злаково-зеленомошный, 18.07.1980, Н. З., Г. К., С. С.; прав. берег р. Чулышман, у к. Чодро, 850 м над ур. м., сосняк злаково-зеленомошный, 19.07.1980, Н. З., Г. К.; прав. берег р. Чулышман, окр. к. Чодро, 850 м над ур. м., березняк, 20.07.1980, Г. К.; лев. берег р. Чулышман, 2 км выше к. Чодро, 900 м над ур. м., сосняк разнотравный, 28.07.1980, Н. З.

Orchis militaris L. – Ятрышник шлемоносный. **Б1:** «долина р. Чулышмана, в нижнем его течении», 07.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 184); лев. берег р. Чулышман, в 1,5 км от Телецкого оз., 440 м над ур. м., замшелый луг, 06.05.1978, Н. З., Т. Т.; прав. берег р. Чулышман, 1 км ниже к. Атушта, 440 м над ур. м., сенокосный луг, 08.06.1978, И. Б., Н. К.; прав. берег р. Чулышман, окр. к. Атушта, граница АГЗ, 450 м над ур. м., сырой луг, 08.06.1978, И. Б., Н. К.; прав. берег р. Чулышман, 3 км выше к. Атушта, терраса, граница АГЗ, 460 м над ур. м., луг среди березняка, 20 генеративных экз., 10.06.1983, Н. З. (набл.); от к. Атушта до ур. Сардилан, терраса, АГЗ и окр., луга среди березняков, 11.06.1985, Н. З. (набл.), учеты фенотипической изменчивости 34 генеративных экз. (Золотухина, Золотухин, 1987); **Б2:** «заливной луг р. Чулышмана, бл. устья р. Башкауc», 12.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 184); «сосновый лес в долине р. Чулышмана, бл. устья р. Коо», 15.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 184); прав. берег р. Чулышман, 4 км выше р. Кайра, 460 м над ур. м., лужайка в березняке, 13.06.1982, Н. З., Г. К.

Stipa pennata L. (*S. joannis* Čelak.) – Ковыль перистый. **Б1:** изредка; [АГЗ], «шлейфы г. Кайру по правому берегу р. Чулышмана», 17.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 160); низовья Чулышмана, прав. берег, АГЗ, 0,5 км вниз от Балыкчи, 500 м над ур. м., склон 40° ю-з эксп., 30 м над рекой, сухой, каменистый, 11.06.1978, Н. К., И. Б.; низовья р. Чулышман, лев. берег р. Кайры, 1 км от устья, АГЗ, 500 м над ур. м., каменисто-степной склон зап. эксп., 07.06.1983, Н. З.; АГЗ, прав. берег р. Кайры, 1,5 км от устья, 750 м над ур. м., степной каменистый склон зап. эксп., 08.06.1983, Н. З.; АГЗ, в низовьях р. Кайра (Золотухин, 2011); **Б2:** изредка; **Б3:** изредка; АГЗ, правобережье р. Чулышман от р. Чульчи до р. Ниж. Алтынташ, степные склоны южн. эксп., изредка, 19–23.06.1988, Н. З. (набл.); АГЗ, в низовьях р. Тулдайдынюлы (Золотухин, 2011); **Б4:** нередко; АГЗ, прав. берег р. Чульча, 3 км выше р. Артышту, 800 м над ур. м., остепненный склон южн. эксп., 11.06.1982, Н. З., Г. К.; АГЗ, долина Чульчи, прав. берег р. Артышту, 1 км от устья, 750 м над ур. м., степь на склоне южн. эксп., 07.09.1987, Н. З.; АГЗ, «Сравнительно нередок в «Учарской лесостепи» на правобережье Чульчи. Отмечен в 6 описаниях степей из 36 [составленных в 2001 г.]. В основном мало обилен и не формирует выраженных «ковыльных» аспектов» (Золотухин и др., 2003, с. 229); АГЗ, в низовьях р. Чульча (Золотухин, 2011); **С1:** нередко; «в-с-в склон г. Туралгак, 50°50' с. ш. 58°05' в. д.», 1720 м над ур. м., 26.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 160); «южн. склон холма среди лиственничного леса в верховьях р. Иту-Кая», 50°57' с. ш. 57°42' в. д.», 1300 м над ур. м., 19.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 160); прав. берег Чулышмана, ур. Катуюрык, ковыльная степь на склоне зап. эксп., 1200 м над ур. м., 04.07.1977, Л. М.; ур. Катуюрык, 1250 м над ур. м., злаково-разнотравная степь, 14.07.1980, Н. З., Г. К., С. С.; гребень между р. Куркуре и р. Ниж. Каратуу, 1450 м над ур. м., остепненный луг, 16.07.1980, Н. З., Г. К., С. С.; прав. берег р. Чулышман, между р. Куркуре и р. Мергенярык, 1460 м над ур. м., степь на склоне южн. эксп., 05.06.1982, Н. З., Г. К.; там же, 1480 м над ур. м., степь на склоне южн. эксп., 05.06.1982, Н. З., Г. К.; прав. берег р. Чулышман, прав. берег р. Алтынташ, 1350 м над ур. м., степь на каменистом склоне южн. эксп., 08.06.1982, Н. З., Г. К.; **С2:** нередко; прав. берег р. Чулышман, ур. Этужек, 1450 м над ур. м., степь на склоне южн. эксп., 17.07.1980, Н. З., Г. К., С. С.; АГЗ, водораздел рек Аксу и Теректуул, 1700 м над ур. м., остепненный луг на каменистом склоне, 25.07.1980, Н. З., С. С.; АГЗ, прав. берег р. Аксу, 0,5 км от к. Чодро, 1000 м над ур. м., остепненный склон южн. эксп., 26.05.1982, Н. З., Г. К.; граница АГЗ, прав. берег р. Аксу, 2 км выше к. Чодро, 1450 м над ур. м., степь на склоне южн. эксп., 08.06.1987, Н. З.; АГЗ, прав. берег р. Аксу, 1,5 км выше к. Чодро, 1600 м над ур.

м., степной склон южн. эксп., 17.06.1987, Н. З.; **С3**: нередко; АГЗ, правобережье р. Чакрым, 1 км от устья, 1380 м над ур. м., редкий сосняк кустарниково-степной, 20.07.1980, Н. З., С. С.; АГЗ, прав. берег р. Шавла, ур. Оймок, 1250 м над ур. м., степь на склоне южн. эксп., 24.08.1986, Н. З.; АГЗ, в низовьях р. Шавла (Золотухин, 2011); **Я1**: изредка; **Я2**: изредка; АГЗ, прав. берег р. Каракем, ур. Куколь, стенка под восточной вершиной, 1950 м над ур. м., остепненный каменистый склон южн. эксп., 23.06.1989, Н. З.; граница АГЗ, между р. Верх. Кулаш и ур. Сарыгыш, ур. Турамес, 1800 м над ур. м., степь на склоне южн. эксп., 28.06.1989, Н. З.; **Я3**: нередко; АГЗ, прав. берег р. Чулышман, 3 км выше ур. Каязы, 1920 м над ур. м., степь на склоне южн. эксп., 12.08.1979, Н. З., И. Л.; АГЗ, прав. берег р. Чулышман, 2 км ниже изб. Каязы, 1900 м над ур. м., склон южн. эксп., прискальные лужайки, 02.08.1993, Н. З.; АГЗ, обычный вид Каязинской лесостепи (Золотухин, Золотухина, 2000); по правобережью р. Чулышман от ур. Берехтуярык до ур. Каязы (Золотухин, 2011). Вид отсутствует в Красной книге Республики Алтай (2007).

***Stipa zaleskii* Wilensky s. l. (incl. *S. glabrata* P. Smirnov ex Tzvel.; *S. rubens* P. Smirnov) – Ковыль Залесского.** **С1**: «В-с-в склон г. Туралгак на левом берегу р. Чулышмана, 50°50' с. ш. 58°05' в. д.», 850 м над ур. м., 26.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 161); «урочище Тайбулку, с.-в. склон к р. Чулышману, 50°51' с. ш. 57°57' в. д.», 935 м над ур. м., 23.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 161); «там же, на южн. склоне», 1100 м над ур. м., 23.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 161); так как в определении гербария помощь оказывал П. А. Смирнов (Хомутова и др., 1938, с. 141), идентификацию этих сборов как *S. rubens* P. Smirnov можно считать надежной; **С2**: АГЗ, прав. берег р. Аксу, 1,5 км выше к. Чодро, 1600 м над ур. м., степной склон южн. эксп., 17.06.1987, Н. З. (Золотухин, 2005); прав. берег р. Аксу (Чодринской) (Золотухин, 2011); **Я2**: граница АГЗ, прав. берег р. Чулышман, ур. Сарыгыш, 1750 м над ур. м., степь на склоне южн. эксп., 28.06.1989, Н. З.; ур. Сарыгыш (Золотухин, Золотухина, 2000; Золотухин, 2005, 2011); **Я3**: АГЗ [спорная территория], правый берег р. Чулышман, ниже устья р. Берехтуярык, 1780 м над ур. м., степь на крутом склоне южн. эксп., около 400 генеративных особей, 24.07.1983, Н. З. (Золотухин, 1993); ур. Берехтуярык (Золотухин, Золотухина, 2000; Золотухин, 2005, 2011). Вид отсутствует в Красной книге Республики Алтай (2007).

***Rheum altaicum* Losinsk. (*R. rhaponticum* auct. non L.) – Ревень алтайский.** Вид широко распространен на Восточном Алтае, включая горную лесостепь, по каменистым склонам, опушкам, в зарослях кустарников. Учитывая большие габариты этого травянистого растения и сложность его сушки, в гербарий ревень алтайский собирается редко. **Б1**: нередко; «Вост. скалистый склон г. Алтынту к Телецкому оз.» [вероятно, ур. Кырсай], 05.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 188); граница АГЗ, низовья Чулышмана, прав. берег, 2 км от к. Атушта, 480 м над ур. м., опушка березового леса на склоне, 09.06.1978, И. Б., Н. К.; **Б2**: изредка; **Б3**: изредка; **Б4**: Изредка по степям, скалам, осыпям на правобережье и левобережье р. Чульча (Золотухин и др., 2003); **С1**: изредка; **С2**: нередко; **С3**: нередко; **Я1**: изредка; **Я2**: изредка; **Я3**: изредка; АГЗ, прав. берег р. Чулышман, 2 км ниже изб. Каязы, 1950 м над ур. м., на скалах южн. эксп., 02.08.1993, Н.З. В высокогорьях АГЗ вид поднимается до 2500 м над ур. м.

***Asplenium altajense* (Kom.) Grub. (*A. sarelii* auct. non Hook.; *A. pecinense* auct. non Hance) – Костенец алтайский.** **Б1**: «скалистый правый берег р. Чулышмана, близ его устья», 12.09.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 155); лев. берег р. Чулышман, у устья, ур. Кырсай, 440 м над ур. м., скалы на вост. склоне, 10.06.1976, А. Г.; АГЗ, прав. борт р. Чулышман, 0,5 км выше р. Кайра, склон з-ю-з эксп., 500 м над ур. м., петрофитная степь, 10.08.2001, Н. З., А. Е., к опис. № 1 Кайра; АГЗ, прав. борт р. Чулышман, 250 м выше р. Кайра, 640 м над ур. м., склон зап. эксп., скальные выходы, 10.08.2001, Н. З., А. Е., к опис. № 7 Кайра; **Б2**: «урочище Кумуртук, каменистые склоны к р. Чулышману», 10.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 155); «скалистый левый берег р. Чулышмана, бл. устья р. Башкауз», 480 м над ур. м., 11.06.1935, М. Х. (Хомутова и др., 1938, с. 155); прав. берег р. Чулышман, 5,5 км выше р. Кайры, по ручью, 630 м над ур. м., на скалах, обильно, 26.04.1978, Н. З., Т. Т.; прав. берег р. Чулышман, р. Кудерга, 0,5 км от устья, 600 м над ур. м., замшелые скалы сев. эксп., 12.05.1984, Н.З.; **Б3**: лев. берег р. Чулышман, 4 км выше устья р. Чульчи, 600 м над ур. м., курум вост. эксп., заросли маральника, 13.07.1980, Н. З., Г. К., С. С.; АГЗ, прав. берег р. Чульчи, у выхода из ущелья, 900 м над ур. м., на скалах южн. эксп., 09.09.1987, Н. З.; АГЗ, прав. берег р. Чулышман, выше устья р. Тулдайдынюлы, 750 м над ур. м., на скалах с-з эксп., 20.06.1988, Н. З.; АГЗ, прав. берег р. Тулдайдынюлы, у водопада, 780–800 м над ур. м., на мокрых скалах, 22.06.1988, Н. З.; **Б4**: АГЗ, очень редко в нишах карбонатных скал на правобережье Чульчи (Золотухин и др., 2003), АГЗ, лев. берег р. Артышту у впадения в р. Чульчу, 640 м над ур. м., на замшелых скалах сев. эксп., 06.09.1987, Н. З.; АГЗ, прав. берег р. Чульча, 1 км ниже р. Артышту, 700 м над ур. м., скальные выходы ю-ю-в эксп., к опис. № 29 Чульча, 08.08.2001, Н. З., А. Е.; **С1**: лев. берег р. Чулышман, 4 км ниже ур. Катуюрык, 700 м над ур. м., в нишах с сев. стороны под глы-

бами, 24.04.1976, Н. З., Л. М.; прав. берег р. Чулышман, лев. берег р. Куркуре, 750 м над ур. м., у водопада, сырые ниши скал сев. эксп., 23.05.1982, Н. З., Г. К.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверьянов Л. В., Теплякова Т. Е.* Кариосистематическое исследование орхидных (Orchidaceae Juss.) Северо-Восточного Алтая // Вестник ЛГУ, 1994. – № 21, вып. 4. – С. 82–84.
- Золотухин Н. И.* Опыт флористических исследований на уровне фитохорий 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.* Новые находки редких видов сосудистых растений в Алтайском заповеднике // Растения Красных книг в заповедниках России. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Минсельхоза РФ. – М.: ЦНИЛ Главохоты РФ, 1993. – С. 156–158.
- 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.* Ковыли и родственные им злаки на территории трех заповедников России (Алтайский, Центрально-Черноземный, «Белогорье») // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны: Материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Центрально-Черноземного заповедника. – Курск, 2005. – С. 81–88.
- Золотухин Н. И.* Редкие степные злаки (Poaceae) на территории Алтайского и Центрально-Черноземного заповедников // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. статей по материалам X Междунар. науч.-практ. конф. (24–27 октября 2011 г., Барнаул). – Барнаул: АРТИКА, 2011. – С. 54–56.
- Золотухин Н. И.* Новые виды для списка сосудистых растений Алтайского заповедника // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование (Третья Всеросс. науч.-практ. конф., посвящ. 15-летию организации Тигирекского заповедника). Труды Тигирекского заповедника. Вып. 7. – Барнаул, 2015. – С. 183–188.
- Золотухин Н. И., Золотухина И. Б.* Флористические особенности Каязинской лесостепи Алтайского заповедника // Степи Северной Евразии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке: Материалы Междунар. симпозиума. – Оренбург, 2000. – С. 171–172.
- Золотухин Н. И., Золотухина И. Б.* «Сосудистые растения Алтайского государственного природного заповедника» // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 2. Сосудистые растения. – М., 2003. – Ч. 1. – С. 38–403 (столбец: Алтайский); Ч. 2. – С. 404–781 (столбец: Алтайский).
- 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 госуниверситета, 2009. – С. 177–184.
- Золотухин Н. И., Золотухина И. Б., Ерофеева А. С.* Лесостепь в низовьях реки Чульча (Алтайский заповедник) // Степи Северной Евразии. Эталонные степные ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования: Матер. III междунар. симпозиума. – Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2003. – С. 227–230.
- Золотухин Н. И., Золотухина И. Б., Марина Л. В.* Флора высокогорий Алтайского заповедника // Новое о флоре Сибири. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 190–209.
- Золотухина И. Б.* Растения из Красной книги СССР в Алтайском заповеднике // Охрана живой природы: Тез. Всесоюз. конф. молодых ученых. – М., 1983. – С. 77–79.
- Золотухина И. Б., Золотухин Н. И.* Новые данные об орхидных Алтайского заповедника // Исчезающие, редкие и слабо изученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны: Тез. докл. конф. – Барнаул, 1987. – С. 7–8.
- Красная книга Республики Алтай (растения) / Науч. ред.: И. М. Красноборов (гл. редактор) и др. – Горно-Алтайск, 2007. – 272 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ и др.; Гл. редколл.: Ю.П. Трутнев и др.; Сост.: Р.В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.
- Малешин Н. А., Золотухин Н. И., Яковлев В. А., Собанский Г. Г., Стахеев В. А., Сыроечковский Е. Е., Рогачева Е. В.* Алтайский заповедник // Заповедники Сибири. Т. 1. – М.: ЛОГАТА, 1999. – С. 58–72.
- Республика Алтай. Атлас. 1:200 000. – Роскартография: ФГУП «Новосибирская картографическая фабрика», 2010. – 84 с.
- Теплякова Т. Е.* Семейство орхидных во флоре Алтайского государственного заповедника // Флористические исследования в заповедниках РСФСР: Сб. науч. тр. – М., 1981. – С. 92–93.
- 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(571.150)

О некоторых местонахождениях сосудистых растений из Красной книги Алтайского края по материалам Алтайского и Центрально-Черноземного заповедников

Some locations of the vascular plants from the Red Data Book of the Altai region on materials of the Altai and Tsentral'no-Chernozemny Reserves

Н. И. Золотухин

N. I. Zolotukhin

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

Реферат. Представлены конкретные сведения о некоторых местонахождениях 18 видов сосудистых растений из Красной книги Алтайского края.

Summary. Concrete data on locations of 18 species of vascular plants from the Red Data Book of the Altai Region are submitted in the article.

При работе в Алтайском государственном природном заповеднике (АГЗ) в 1973-1991 гг. автор в отдельные годы проводил флористические сборы и наблюдения на юге Алтайского края (от границы с Казахстаном в Третьяковском р-не до Салаирского кряжа в Солтонском р-не). Гербарные сборы вместе с остальным гербарием АГЗ осенью 1991 г. перевезены в Центрально-Черноземный государственный природный биосферный заповедник им. проф. В. В. Алехина (ЦЧЗ). Во время поездок на Алтай в 1995, 2008, 2009, 2010, 2012, 2014 гг. в пределах Алтайского края также собран небольшой гербарий, поступивший в ЦЧЗ. Материал не был опубликован.

Ниже цитируем этикетки всех гербарных сборов видов сосудистых растений из Красной книги Алтайского края (2006), хранящихся в ЦЧЗ (включая «ресурсные» виды). Если в региональной Красной книге (1998, 2006) и «Конспекте флоры Алтайского края» (Силантьева, 2013) для вида не указан какой-либо район, но сведения имеются в наших материалах, то перед названием района поставлен знак «плюс» (+). Виды размещены по алфавиту их латинских названий.

Принятые сокращения: вост. – восточная, г. – год (гора, город), зап. – западная, км – километры, лев. – левый, м – метры, м над ур. м. – метры над уровнем моря, оз. – озеро, окр. – окрестности, п. – поселок, прав. – правый, р. – река, р-н – район, с. – село, с-з – северо-западная, эксп. – экспозиция, южн. – южная, ю-з – юго-западная. Коллекторы: Н.З. – Н. И. Золотухин, С.С. – С. С. Сумачакова.

Всего представлены данные о 18 видах, из которых 5 внесены в Красную книгу Российской Федерации (2008): *Dendranthema sinuatum*, *Erythronium sibiricum*, *Fritillaria meleagris*, *Iris tigris*, *Paeonia hybrida*.

***Adonis villosa* Ledeb.** Алтайский р-н, прав. берег р. Сараса, между с. Сараса и п. Рудник (48-й км дороги Черга – Алтайское), остепненный склон, 10.05.1986, Н.З. +Красногорский р-н, лев. берег р. Бия, выше с. Пильно, прав. берег р. Чапчушка, остепненный склон ю-з эксп., 7.05.1990, Н.З.

***Asarum europaeum* L.** Солтонский р-н, у с. Сузоп, осинник черневой с примесью пихты, 14.05.1986, Н.З.

***Brunnera sibirica* Stev.** Солтонский р-н: у с. Сузоп, пойменный ивняк с черемухой, 14.05.1986, Н.З.; прав. берег р. Бия, 2 км ниже устья р. Учурга, ивняково-черемошник на террасе, 15.05.1986, Н.З.

***Cardamine trifida* (Lam. ex Poir.) B. M. G. Jones** (*Sphaerotorrhiza trifida* (Lam. ex Poir.) Khokhr.). +Солтонский р-н, окр. с. Сузоп, пойменный ивняк, разнотравно-эфемероидная поляна, 14.05.1986, Н.З. В Алтайском крае современные данные были известны из Чарышского и Мамонтовского районов (Красная книга ..., 2006; Силантьева, 2013).

***Corydalis schanginii* (Pall.) B. Fedtsch.** +Рубцовский р-н, р. Кизиха, 1,5 км ниже дороги Рубцовск – Змеиногорск, лужайки с кустарниками на каменистом склоне зап. эксп., (луковица шаровидная, цветы

светло-розовые с буровато-пурпурово-фиолетовым пятном), 25.04.1983, Н.З. Третьяковский р-н, 15 км от с. Староалейское по дороге в Третьяково, склон горы вост. эксп., на мелкозем, 26.04.1983, Н.З.

***Dendranthema sinuatum* (Ledeb.) Tzvel. (*Chrysanthemum sinuatum* Ledeb.)**. Алтайский р-н, левобережье р. Катунь, 2,5 км выше оз. Ая, 380 м над ур. м., на скалах ю-в эксп., 25.08.2014, Н.З., С.С.

***Dentaria sibirica* (O. E. Schulz) N. Busch.** +Красногорский р-н, лев. берег р. Бия, 3 км выше с. Пильно, лужайка среди кустарников, 8.05.1990, Н.З. +Советский р-н, с-з склон г. Бабырган, 650 м над ур. м., в осиннике, 11.05.1986, Н.З. +Солтонский р-н, прав. берег р. Бия, 2 км ниже устья р. Учурга, ивняково-черемошник на террасе, 15.05.1986, Н.З. В Алтайском крае вид указывался для Алтайского и Смоленского районов (Красная книга ..., 1998, 2006; Силантьева, 2013).

***Erythronium sibiricum* (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl.** Красногорский р-н: прав. берег р. Чапша, 1 км выше с. Красногорское, сыроватый луг, 7.05.1990, Н.З. +Солтонский р-н: лев. берег р. Неня в 0,5 км выше с. Акатьево, ивняково-черемошники эфемероидные, 14.05.1986, Н.З.; правобережье р. Бия, между с. Карабинка и с. Сайдып, перевал, 90-й км трассы Бийск – Артыбаш, березняк эфемероидно-разнотравный, 14.05.1986, Н.З.

***Fritillaria meleagris* L.** +Советский р-н, лев. берег р. Сетовка, в 5 км от г. Бабырган, сыроватый луг в пойме, 11.05.1986, Н.З. +Солтонский р-н: окр. с. Сузоп, пойменный ивняк, разнотравно-эфемероидная поляна, 14.05.1986, Н.З.; лев. берег р. Неня, 0,5 км выше с. Акатьево, сырой луг в пойме, 14.05.1986, Н.З.; прав. берег р. Бия, 2 км ниже устья р. Учурга, ивняково-черемошник на террасе, 15.05.1986, Н.З.

***Gagea shmakoviana* Levichev (*G. longiscapa* auct. non Grossh., p. p.)**. +Солтонский р-н, у с. Сузоп, луг на склоне, 14.05.1986, Н.З. Наши растения, также как и типовые из Чарышского района (Левичев, 2001), отличаются от *G. longiscapa* Grossh. темными оболочками лукович и мелкобородавчатыми луковичками. В «Красной книге Алтайского края» (2006) и «Конспекте флоры Алтайского края» (Силантьева, 2013) указано только единственное местонахождение вида (*locus classicus*) в окр. с. Сентелека. Вероятно, вид распространен более широко. Хотя при описании цитировались только типовые образцы из окр. с. Сентелек Чарышского района, но далее сказано: «Распространен по суходольным лугам, среди кустарников, по окраинам полей на мелкоземистых почвах в предгорьях и нижнем поясе гор Алтая» (Левичев, 2001, с. 30, 32).

***Glycyrrhiza uralensis* Fisch. s. l.** +Красногорский р-н, правобережье р. Катунь, ниже устья р. Иши, у верха гривы, остепненный луг на склоне ю-з эксп., 23.07.1995, Н.З.

***Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach.** Змеиногорский р-н: южнее г. Змеиногорска, слабозадернованный крутой склон вост. эксп., группами, обильно, 26.04.1983, Н.З.

***Iris glaucescens* Bunge.** Рубцовский р-н, р. Кизиха, 1,5 км ниже дороги Рубцовск – Змеиногорск, лужайки на каменистом склоне зап. эксп., 25.04.1983, Н.З.

***Iris tigridia* Bunge.** Алтайский р-н, прав. берег р. Сараса, между с. Сараса и п. Рудник (48-й км дороги Черга – Алтайское), карбонатные скалы ю-з эксп., 10.05.1986, Н.З.

***Ixiolirion tataricum* (Pall.) Schult. et Schult. fil.** +Рубцовский р-н, р. Кизиха, 1,5 км ниже дороги Рубцовск – Змеиногорск, лужайка на каменистом склоне зап. эксп., 25.04.1983, Н.З.

***Paeonia hybrida* Pall.** Алтайский р-н, прав. берег р. Сараса, между с. Сараса и п. Рудник (48-й км дороги Черга – Алтайское), зарастающая осыпь с богатой почвой под скалами, 10.05.1986, Н.З.

Третьяковский р-н, 12 км от с. Староалейское по дороге в Третьяково, лужайки на останцовой горе с южн. стороны, 26.04.1983, Н.З.

***Tulipa patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil.** Рубцовский р-н: р. Кизиха, 1,5 км ниже дороги Рубцовск – Змеиногорск, лужайки с кустарниками на каменистом склоне зап. эксп., 25.04.1983, Н.З.; р. Кизиха, 1 км ниже дороги Рубцовск – Змеиногорск, мелкодерновинная степь, 25.04.1983, Н.З.

***Tulipa uniflora* (L.) Bess. ex Baker.** Алтайский р-н, прав. берег р. Сараса, между с. Сараса и п. Рудник (48-й км дороги Черга – Алтайское), степной каменистый склон, 10.05.1986, Н.З.

На правобережье р. Катунь в 2-х км выше п. Долина Свободы в Майминском районе Республики Алтай [1,5 км от границы с Алтайским краем] был обнаружен вид из Красной книги Российской Федерации *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv. (степной склон ю-з эксп., в предвершинной части, 370 м над ур. м., на площади 3 гектара, 7 генеративных и 16 вегетативных дерновинок, 30.05.2010, Н.З. – Золотухин, 2010; там же, 350 м над ур. м., каменистый склон ю-з эксп., 5 особей на 1 аре геоботанического описания, 20.08.2011, Н.З., С.С.; там же, в предвершинной части, 370 м над ур. м., степной склон ю-з эксп., 13 особей на 1 аре геоботанического описания, 31.08.2012, Н.З., С.С.; всего на 0,1 га с высотами от 350 до 370 м над ур. м. учтено 56 особей вида, 31.08.2012, Н.З., С.С.). Недалеко от этого места произрастают также: *Paeonia hybrida* Pall.

(прав. берег р. Катунь, 0,5 км выше границы с Алтайским краем у п. Долина Свободы, 300 м над ур. м., каменистый склон зап. эксп., ниши с мелкоземом, более 50 генеративных побегов на площади 2 ара, 30.05.2010, Н.З.), *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz. (прав. берег р. Катунь, 1 км выше п. Долина Свободы, вершина гривки, 360 м над ур. м., пологий склон с-з эксп., остепненный луг, редко, 30.05.2010, Н.З.). Не исключено, что при более тщательном обследовании эти виды могут быть найдены на правом берегу Катунь в сопредельной части Красногорского района Алтайского края.

ЛИТЕРАТУРА

Золотухин Н. И. *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv. (Poaceae) в Республике Алтай // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. IX Междунар. науч.-практ. конф. (25–27 октября 2010 г., Барнаул). – Барнаул: АзБука, 2010. – С. 98–99.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1998. – 306 с.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. – Барнаул: ОАО «ИПП «Алтай», 2006. – 262 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ и др.; Гл. редколл.: Ю.П. Трутнев и др.; Сост.: Р.В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

Левичев И. Г. Новые виды рода *Gagea* Salisb. (Liliaceae) из западных районов Азии // *Turczaninowia*, 2001. – Т. 4, вып. 1–2. – С. 5–35.

Силантьева М. М. Конспект флоры Алтайского края: монография. – 2-е изд., доп. и перераб. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2013. – 520 с.

УДК 502.753: 582.35(571.61)

Методы сохранения редких видов папоротников долины р. Бурея (Амурская область)

The methods of preservation of rare species of ferns of Bureya River valley (Amur Region)

И. А. Крещенок, В. М. Старченко

I. A. Kreshchenok, V. M. Starchenko

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, Игнатьевское шоссе 2-й км, г. Благовещенск, 675000
E-mail: ikreshhenok@yandex.ru, starchenkoamur@mail.ru

Реферат. Рассмотрены проблемы сохранения редких папоротников, произрастающих в долине р. Бурея и находящейся зоне прямого влияния Нижне-Бурейской ГЭС: *Leptolepidium kuhnii* (Milde) Hsing et S. K. Wu, *Polystichum craspedosorum* (Maxim.) Diels, *Woodsia polystichoides* D. Eat. Показаны мероприятия по реинтродукции этих видов и сохранению их в культуре.

Summary. The problems of preservation of rare ferns growing in the Bureya river valley within the area of direct influence of the Lower Bureya HPS are considered. The activities for the reintroduction of these species and the conservation of these ferns in the culture are shown.

Из-за непрерывного изменения окружающей среды человеком сокращается численность и ареалы большого числа видов растений и животных. В случае необратимых преобразований исчезают не только отдельные виды и популяции, но целые уникальные фито- и биоценозы, ландшафты; эти потери являются невозполнимыми. Примерами таких необратимых преобразований природы человеком являются изменения окружающей среды при строительстве ГЭС. Огромные площади оказываются затопленными вместе с произрастающими на их территории растениями без возможности восстановления этих сообществ и популяций в будущем.

В Амурской области при строительстве Зейской и Бурейской ГЭС уже были потеряны самые северные (в пределах Амурской обл.) популяции костенца тонкостебельного (*Asplenium tenuicaule* Hayata) и протовудсии маньчжурской (*Protowoodsia manchuriensis* (Hook.) Ching). Под водой оказались популяции эндемиков: одуванчика линейнолистного (*Taraxacum lineare* Worosch. & Schaga), камнеломки Коржинского (*Saxifraga korshinskii* Kom), кортузы амурской (*Cortusa amurensis* Fed.), а также других редких и реликтовых растений. В случае резкого изменения условий окружающей среды в самом уязвимом положении оказываются папоротники, которые являются реликтовыми, и поэтому консервативными растениями. Они не способны быстро адаптироваться к изменившимся условиям, сложно переносят пересадку, а размножение их в естественных условиях часто затруднено.

Долина реки Буреи является уникальным природным рефугиумом восточноазиатской флоры (Старченко и др., 2015). Именно здесь находятся самые северные места произрастания таких реликтовых и редких видов папоротников, как лептолепидиум Куна (*Leptolepidium kuhnii* (Milde) Hsing et S. K. Wu), многорядник укореняющийся (*Polystichum craspedosorum* (Maxim.) Diels), вудсия многорядниковая (*Woodsia polystichoides* D. Eat.), адиантум стоповидный (*Adiantum pedatum* L.). Большинство этих видов приурочено к обитанию на затененных скалах с хорошим или заметным увлажнением.

В настоящее время завершается строительство Нижне-Бурейской ГЭС. Длина Нижне-Бурейского водохранилища будет составлять 90 км, ширина – до 5 км, глубина – до 29 м. Площадь водохранилища при НПУ 138 м – 156,0 кв. км, полная и полезная емкость водохранилища – 2,034 км³ и 0,077 км³ (2 034 и 77 млн. м³). В зону затопления будущего водохранилища Нижне-Бурейской ГЭС попадают места произрастания *Leptolepidium kuhnii*, занесенного в Красную книгу РФ (2008); *Woodsia polystichoides* и *Dryopteris sichotensis* Kom. внесенных в Красную книгу Амурской области (2009), *Aleuritopteris argentea* (S. G. Gmel.) Fée, охраняемый в Приморском и Хабаровском кр., Еврейской автономной и Амурской обл. (Красная книга Ев-

рейской..., 2006; Красная книга Хабаровского..., 2006; Красная книга Приморского..., 2008; Красная книга Амурской..., 2009) и *Polystichum craspedosorum*, который внесен в список редких и исчезающих растений Дальнего Востока (Харкевич, Качура, 1981), Красные книги Хабаровского края (2008) и Еврейской автономной области (2006). В Красную книгу Амурской области этот вид не включен, так как был обнаружен уже после ее издания (Старченко, Дарман, 2013). В наиболее уязвимом состоянии находятся три вида, имеющие здесь единственное место произрастания: лептолепидиум Куна, многорядник укореняющийся, вудсия многорядниковая (Gureyeva et al., 2014). Эти виды произрастают на береговых скалах р. Буреи в районе «Сухих проток», примерно 20–22 км ниже плотины Бурейской ГЭС и в зоне выклинивания будущего Нижне-Бурейского водохранилища. По расчетам специалистов вода здесь может подняться до 3–5 м, то есть будет затоплена подавляющая часть популяций этих видов. В момент заполнения водохранилища вне зоны затопления останутся только верхние участки скал с фрагментами самых верхних частей популяций *Leptolepidium kuhni* и *Polystichum craspedosorum*. Однако, все деревья, произрастающие на незатопленных участках скал, будут подтоплены и погибнут, что вызовет резкое усиление освещенности, увеличение температуры и колебаний влажности воздуха и почвы. Эти изменения, по-видимому, приведут к гибели фрагментов популяций папоротников, оставшихся выше зоны затопления.

Сотрудники Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН разрабатывают и осуществляют мероприятия по «спасению» редких видов папоротников из зоны затопления в рамках мониторинга окружающей среды в зоне влияния Бурейского каскада ГЭС, начиная с 2005 г. и по настоящее время. В последние годы эти работы проводятся совместно с ПРООН/ГЭФ, Администрацией Нижне-Бурейской ГЭС и Правительством Амурской обл. Они осуществляются в рамках проектов «Реализация мероприятий по компенсации негативного воздействия от строительства Нижне-Бурейской ГЭС на растительный и животный мир, попадающий в зону затопления водохранилищем» и «Выполнение компенсационного мероприятия по сохранению *ex situ* редкого вида папоротникообразных – Алевритоптерис Куна (*Aleuritopteris kuhni*), произрастающего в зоне затопления водохранилищем Нижне-Бурейской ГЭС, для последующего создания его природных популяций на подходящих для произрастания территориях».

Рассматриваются следующие основные направления сохранения редких видов папоротников:

1. Перенос растений из зоны затопления в новые местообитания, подобранные по близости эколого-ценотических условий.
2. Реинтродукция в природные условия растений, выращенных в условиях культуры из спор.
3. Сохранение в условиях культуры.

Перенос растений из зоны затопления в новые местообитания был осуществлен в 2015 г. *Leptolepidium kuhni* и *Polystichum craspedosorum* переносили куртинами. Вудсию многорядниковую пересаживали отдельными экземплярами, т. к. в зоне затопления растения этого вида произрастают одиночно. Было пересажено примерно по 12–15 экз. *Leptolepidium kuhni*, *Woodsia polystichoides*, *Polystichum craspedosorum*. Чтобы меньше травмировать растения при переносе подсчет осуществлялся приблизительный: растения по возможности не разделялись поодиночке, а переносились вместе с комом земли или дерна небольшой группой.

Постоянный мониторинг перенесенных растений в течение вегетационного периода показал, что большая часть растений «прижилась», лучше всего развивались растения, пересаженные куртинами, где погибших экземпляров отмечено не было, т. к., видимо, их корневая система повреждалась в меньшей степени. Мониторинг перенесенных растений в сентябре 2015 г. не выявил погибших растений, что не гарантирует выживание растений после зимнего периода. В 2016 и последующих годах мониторинг за пересаженными папоротниками будет продолжен.

В настоящее время ведутся подготовительные работы к созданию искусственных популяций в природных условиях (реинтродукции) из растений, выращенных из спор. Посеяны споры, получены гаметофиты папоротников, проводится подробное исследование микроклиматических условий их естественного места произрастания и подбор мест для реинтродукции данных видов в подходящие местообитания на территории юга Амурской области. У растений, выращенных в условиях культуры, будет меньше повреждаться корневая система при пересадке, что должно обеспечить большую приживаемость растений на новом месте.

Изучение возможности выращивания и сохранения лептолепидиума Куна в условиях культуры ведется с 2005 г. (Крещенок, 2011). Проводится работа по выращиванию этого вида в открытом и закрытом грунтах. Выявлено, что в культуре этот папоротник нестабилен. Затруднена его пересадка, показатель приживаемости составляет менее 40 %. Обусловлено это, скорее всего, повреждением корневой системы и тре-

бовательностью вида к определенному химическому составу грунта и микроклиматическими особенностями среды естественного обитания вида.

Таким образом, в сложившихся обстоятельствах возможно сохранение редких видов папоротников, произрастающих в долине р. Бурея и находящихся под угрозой затопления, путем переноса растений из природных популяций в подходящие природные местообитания и выращивание в культуре с последующей их ретроинтродукцией. Для получения лучшего результата необходимо тщательное изучение биологии и экологии видов, специфики их спорового размножения, развития гаметофитов и спорофитов.

ЛИТЕРАТУРА

Красная книга Амурской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов: официальное издание / Управление по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира и среды их обитания Амурской области, Благовещенский государственный педагогический университет. – Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2009. – 446 с.

Красная книга Еврейской автономной области. Растения и грибы / Отв. ред. Т. А. Рубцова – Новосибирск: Изд-во «Арта», 2006. – 247 с.

Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Владивосток: АВК «Апельсин», 2008. – 688 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ, Федеральная служба по надзору в сфере природопользования, РАН, Российское ботаническое общество; МГУ им. М. В. Ломоносова; гл. ред. колл. Ю. П. Трутнев и др., сост. Р. В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

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», 2006. – 632 с.

Крещенок И. А. Дальневосточные папоротники в культуре // Цветоводство, 2011. – № 1. – С. 12–13.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Новые виды флоры Амурской области // Бот. журн., 2012. – Т. 97. № 10. – С. 116–118.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Борисова И. Г. Флора долины Буреи (Амурская область) // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 2015. – Вып. 63. – С. 69–99.

Харкевич С. С. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. – М.: Наука, 1981. – 234 с.

Gureyeva I. I., Kreshchenok I. A., Kuznetsov A. A. Rare ferns of the Amur region (Russia) // Biosciences Biotechnology Research Asia, 2014. – Vol. 11. – P. 269–275.

УДК 502.75(575.1)

Редкие растения ущелий Саты и Кольсай хребта Кунгей Алатау

Rare plants of Saty and Kolsai canyons and Kungei Alatau ridge

С. К. Мухтубаева, Г. Т. Ситпаева, М. П. Данилов, А. А. Шорманова

S. K. Muchtubaeva, G. T. Sytpaeva, M. P. Danylov, F. F. Shormanova

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

Реферат. В статье приведены редкие, эндемичные и реликтовые виды растения двух ущелий Саты и Кольсай восточной части хр. Кунгей Алатау. Для каждого вида определена одна из категорий, принятых комиссией по редким и исчезающим видам Международного союза охраны природы (МСОП). Составлен паспорт по редким видам.

Summary. In the article the rare, precinctive and relict plant species of the Saty and Kolsai canyons and the eastern part of the Kungei Alatau ridge are reported. For every species one of the IUCN categories are certain. A passport on rare species is made.

Необходимым и закономерным условием при анализе любой флоры является выявление редких видов. В эту категорию мы включаем эндемичные, реликтовые и виды угрожаемые или с сокращающейся численностью, занесенные в Красную книгу Казахстана (2014). Редкие, эндемичные и реликтовые виды имеют большое значение при анализе любой флоры. Они позволяют судить о ее возрасте, происхождении и генетических связях с другими флорами.

Первостепенной задачей в сохранении редко встречающихся растений, является выявление их мест произрастания с последующим экобиоморфологическим изучением, а также выявление участков, где сконцентрировано наибольшее их количество.

В результате экспедиционного обследования проведенного в мае-июле 2015 г. нами и критического анализа литературных данных, составлен общий список редких видов для восточной части хр. Кунгей Алатау, включающий 64 вида.

Состав ключевых видов во флорах обеих ущелий во многом сходен. Например, общими видами для них являются *Dryopteris filix-mas*, *Picea schrenkiana*, *Rheum witrockii*, *Adonis chzrysocyathus*, *Adonis tianschanica*, *Paeonia hybrida*, *Kaufmannia semenovii*, *Astragalus lacerates* *Oxytropis avis*, *Acer semenovii*, *Crocus alatavicus*, *Elymus arcuatus* и др. Но есть и различия. Так, только в ущелье р. Саты произрастают: *Stipa kungeica*, *Malus sieversii*, *Armeniaca vulgaris*, *Hepatica falconeri*, *Hedysarum krylovii*, *H. aculeatum*, *Linaria transiliensis*, *Scutellaria transiliensis*, *Syreitschikovia tenuis*, *Jurinea robusta*, *Plagiobasis centauroides*, *Poa koksuensis* и др. Только в ущелье Кольсай встретились: *Oxygraphis glacialis*, *Corydalis semenovii*, *Erysimum croceum*, *Caragana jubata*, *Oxytropis chionophylla*, *Euphrasia peduncularis*, *Veronica alatavica*, *Hieracium kumbelicum*, *Tulipa kolpakowskiana*, *Calamagrostis pavlovii*, *Eritrichium kungejense* и др.

Во флоре исследуемого района из узко эндемичных представлены северо-тяньшанские: *Erysimum croceum*, *Hieracium kumbelicum*, *Linaria transiliensis* и др., обитающие в Заилийском и Кунгей Алатау; северо-центральнотяньшанские: *Corydalis semenovii* *Astragalus lacerates* и др. Среди эндемиков Кунгей Алатау, в исследуемых ущельях растет три вида – *Stipa kungeica*, *Poa kungeica*, *Eritrichium kungejense*.

В растительном покрове ущелий отмечены реликтовые явления. Реликты присутствуют в еловых лесах. А сама ель Шренка является древним представителем хвойно-широколиственных лесов эпохи палеогена. В составе ельников здесь встречается целый ряд видов, составляющих, по мнению Б. А. Быкова (1966; 1985) и М. Г. Попова (1940) древнее реликтовое ядро тёмнохвойных лесов: гудайера ползучая (*Goodyera repens*), рамишия (ортилия) тупая (*Orthilia obtusata*), одноцветка (*Moneses uniflora*), грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia*). Б. А. Быков (1985) подчёркивает: «Эта группа видов хорошо связывает наши тяньшанские леса с лесами севера, а в более глубоком историческом аспекте – с субтропическими лесами неогена. В смешанных лесах того времени она сопровождала популяции темнохвойных деревьев, в том числе и древнего предка нашей ели (*Picea prae-obovata*)...».

К элементам смешанных и лиственных лесов, обитающих в ущелье Саты и в районе Кульсайских озер, относятся виды деревьев и кустарников, такие как: *Populus talassica*, *Betula tianschanica*, *Berberis sphaerocarpa*, *Euonymus semenovii*, *Lonicera Karelinii*, *Malus sieversii* и *Armeniaca vulgaris*. Из травянистых реликтовых представителей лесной флоры отмечены: хвощ зимующий, бор развесистый, коротконожка лесная, дремлик морозниковый, крапива двудомная, чистотел большой, трубкацвет завитковый, ясменник цепкий, бубенчик лилиелистный, цицербита лазоревая. Это виды северного происхождения (Попов, 1940; Байтенов, 1986).

Все реликтовые виды нуждаются в особой охране и дальнейшем изучении. Часть реликтовых видов относится к категории особо редких (пять видов) и включены в Красную книгу КазССР (1981), «Редкие растения Казахстана» (Винтерголлер, 1976), «В мире редких растений» (Байтенов, 1986), Красную книгу Казахстана (2014).

Из зарегистрированных нами «краснокнижных» редких видов обнаружено девять. Это такие виды как: *Armeniaca vulgaris*, *Malus sieversii*, *Rheum wittrockii*, *Hieracium kumbelicum*, *Hepatica falkonerii*, *Kaufmannia semenovii*, *Corydalis semenovii*, *Jurinea robusta*, *Tulipa kolpakowskiana*.

Нами выявлены новые местонахождения редких видов: *Rheum wittrockii*, *Hepatica falkonerii*, *Hieracium kumbelicum*, *Kaufmannia semenovii* в ущельях Саты и Кольсай.

Для каждого вида определена одна из категорий, принятых комиссией по редким и исчезающим видам Международного союза охраны природы (МСОП) (Iucn red list, 2012):

О(ЕХ) – по-видимому, исчезнувшие или виды, не встречающиеся в природе в течение ряда лет, но возможно уцелевшие в отдельных недоступных местах или сохранившиеся в культуре:

1 (Е) – находящиеся под угрозой: дальнейшее их существование невозможно без осуществления специальных мер охраны;

(U) – редкие виды, подвергшиеся прямой угрозе исчезновения, но встречающиеся в небольшом количестве, таком, что они могут быстро исчезнуть;

3 (R) – сокращающиеся: виды, численность которых сокращается, а ареал сужается с течением времени по естественным причинам, либо из-за вмешательства человека;

4 (I) – неопределенные: виды, возможно, находящиеся под угрозой исчезновения;

1 (Co) – ресурсные виды, усиленно эксплуатирующиеся в качестве лекарственных, пищевых, декоративных растений.

Ниже приводятся паспорта для некоторых редких и эндемичных растений, встречающихся в пределах восточной части Кунгей Алатау – ущ. Кольсай и ущ. Саты.

Ревень Виттрока (*Pheum wittrockii* Lundstr.).

Семейство Polygonaceae – Гречишные

Статус. 3(R), вид с сокращающейся численностью.

Древний реликтовый вид. Ценен как пищевое, лекарственное, декоративное растение (Красная книга..., 2014).

Краткое описание и биология. Многолетник с толстым вертикальным корневищем и крупным, толстым более 1 м высотой стеблем. Листья крупные, пластинки их яйцевидные, треугольные, до 40 см дл. и 30 см шир. Соцветие – редкая раскидистая метелка, очень красивое, как во время цветения из-за множества белых или розоватых цветков, так и во время плодоношения из-за округлых плодов ярко-красного или тёмно-вишнёвого цвета. Размножается семенами (Байтенов, 1981; Павлов, 1959).

Фенология. Цветет в конце мая, плодоносит в середине июля.

Ареал. Тяньшанский вид, распространён спорадично в горах Тянь-Шаня – от Западного и Северного до Джунгарского Алатау.

Встречаемость. В обследуемых ущельях зарегистрированы немногочисленные популяции в составе высокотравных лугов и на лугово-кустарниковых полянах среди изреженных ельников в интервале высот 2000–2200 м над ур. м., в частности на побережье р. Кольсай, в окрест. второго озера и вдоль тропы между вторым и третьим озёрами. В ущ. Саты произрастает недалеко от кардона №12, в 3 км по обе стороны речки. Встречается небольшими группами и единичными особями.

Встречается на юго-юго-западной экспозиции с уклоном 70°, на высоте 2310 м над ур. м. в кустарниково-можжевелово-елово-разнотравном сообществе: *Rosa laxa*, *Juniperus Sabina*, *Spiraea lasiocarpa*, *Picea schrenkiana*, *Codonopsis clematidea*, *Geranium collinum*, *Thalictrum foetidum*, *Phlomis oreophylla*, *Semenovia transiliensis*, *Rhodiola linearifolia*.

Места обитания. Растет на лесных полянах, долинах горных рек, разнотравных лугах и в зарослях кустарников. Мезофильное растение.

Координаты. N42°54'33,3" E78°20'32,8", высота 2612 м над ур. м.

Угрозы исчезновения вида. Активное использование населением как пищевое растение.

Принятые меры охраны. Занесен в Красную книгу КазССР (1981), Красную книгу Казахстана (2014).

Охраняется на территории национального парка «Кольсай-көлдері».

Необходимые меры охраны. Ограничить сбор растения населением, ввести в культуру.

Копеечник шиповатый (*Hedysarum aculeatum* Golosk.). Семейство Fabaceae – Бобовые.

Статус 4 (I), неопределенный.

Казахстанский эндемик. Декоративное, кормовое.

Краткое описание и биология. Мн. 10–30 см., бесстебельное, прилистники бледно-бурые, высоко между собой сросшиеся. Листья 7–15 см дл., листочки 4–7 парные, эллиптические. Цветоносы длиннее листьев, реже равны им, коротко прижато-волосистые. Кисти многоцветковые. Бобы 2–4-членистые, членики их округлые, коротко волосистые.

Фенология. В природных популяциях начало цветения приходится на середину июня-июля. Размножается семенами.

Ареал. В южной части хребтов Джунгарского, Кунгей Алатау и Кетмень.

Встречаемость. На территории национального парка отмечен в нижнем течении р. Саты, на южном каменистом склоне (1600 м над ур. м.).

Места обитания. Обитает по щебнистым и мелкоземистым склонам низкогорий со степной растительностью, на выходах пестроцветов.

Координаты. N 43°01'42,5", E 078°23'25,6", высота 1637 м. над ур. м.

Угрозы исчезновения вида. В местах произрастания наблюдается усиленный выпас скота и сенокосение.

Принятые меры охраны. Охраняется на территории национального парка «Кольсай көлдері».

Необходимые меры охраны. Растение нуждается в повсеместной охране и в контроле за состоянием популяций.

Хохлатка Семенова (*Corydalis semenovii* Regel). Семейство Fumariaceae – Дымянковые

Статус. 2(U), редкий вид.

Реликт лесной третичной флоры. Ценное растение в научном отношении, недостаточно изученное (Винтерголлер, 1976). Декоративное.

Краткое описание и биология. Высокий, до 35–75 см выс., травянистый многолетник, голый, густо олиственный, с ветвистым цилиндрическим корнем. Листья крупные, с сизоватыми дважды перисто-пересечёнными листьями и плотными кистями светло-жёлтых или бледноватых цветков; шпора короткая, тупая. Коробочка линейная, 15–20 мм дл., заостренная, повислая (Красная книга ..., 2014; Ролдугин, 1989; Голоскоков, 1949).

Фенология. В природных популяциях начало цветения хохлатки Семенова приходится на середину июня, массовое цветение отмечено 30 июня. Размножается семенами.

Ареал. В пределах Казахстана встречается в Джунгарском, Заилийском, Кунгей, Терской Алатау и Кетмень. В Центральном и Восточном Тянь-Шане.

Встречаемость. В результате обследования нами была обнаружена одна микропопуляция в ущ. Кольсай, около зоны отдыха «Жбек-Жолы», в ложбине ручья без воды, где проходит трубопровод, ранее не описанная в ущелье. Растение представлено всего одним генеративным кустом с девятью побегами. В 2014 г. сотрудниками Института ботаники Отрадных И. И и Съединой И. также были выявлены две новые микропопуляции по берегам р. Кольсай в окрестностях нижнего озера, в полукилометре ниже озера, в нижней части северо-восточного склона с разнотравно-злаковым травостоем и кустами жимолости. Вторая – в прирусловом ивняке чуть выше верхнего края озера, состоящая из десятка генеративных особей с 1–6 генеративными побегами.

Места обитания. Мезофильное растение еловых и лиственных лесов, речных пойм и берегов рек и ручьев, влажных и тенистых склонов средней полосы гор.

Координаты. N 42°59'11,8", E 78°20'03,1", высота 1953 м над ур. м.

Угрозы исчезновения вида. Нарушения естественных мест обитания вследствие вырубki леса, умеренная рекреационная нагрузка.

Принятые меры охраны. Сохраняется на территории ГНПП «Көлсай көлдері». Занесен в Красную книгу Казахской ССР (1981) и Красную книгу Казахстана (2014).

Необходимые меры охраны. Растение нуждается в повсеместной охране и в контроле за состоянием популяций.

Кауфмания Семёнова (*Kaufmannia semenovii* (Herd) Regel = *Cortusa semenovii* Herd.). Семейство Primulaceae – Первоцветные.

Статус. 2(U), очень редкий вид.

Представитель монотипного рода, реликт древней нагорно-лесной мезофильной флоры. Северо-восточнотяньшанский эндемик. Эффектное декоративное растение.

Краткое описание и биология. Многолетнее травянистое растение. Листья прикорневые, черешки 8–12 см дл., с округло-почковидными, с обеих сторон по жилкам волосистыми пластинками. Стрелки соцветий превышают листья в два раза. Соцветия зонтичные, с лучами одинаковой длины. цветоножки железисто-опушенные. Чашечка трубчато-колокольчатая, пятираздельная. Венчик бледно-желтый, трубчато-воронковидный или узкоколокольчатый. Коробочка яйцевидная, многосеменная, открывается пятью зубцами. Размножение семенное.

Фенология. Цветет в июне-июле, плодоносит в августе.

Места обитания. Мезофильное растение, лесов, скал и лугов лесного пояса.

Ареал. Заилийский, Кунгей Алатау и Кетмень.

Встречаемость. Произрастает у подножия скал на правом берегу оз. Кольсай между нижним и вторым озером, вдоль тропы. Встречается рассеянно на лугах, в тени скал, среди изреженных ельников и в верховьях р. Саты.

Угрозы исчезновения вида. Численность вида сокращается из-за нарушения естественных мест обитания.

Принятые меры охраны. Вид занесён в Красную книгу СССР (1975), Красную книгу КазССР (1981) и Красную книгу Казахстана (2014). Сохраняется на территории ГНПП «Көлсай көлдері». Требуется строгая охрана вида и введение его в культуру.

Необходимые меры охраны. Следует организовать микрозаказник или памятник природы в Кунгей Алатау, в ущ. Кольсай, Западный Карабулак (район «Синей горы»).

Ковыль кунгейский (*Stipa kungeica* Golosk.).

Семейство Poaceae – Мятликовые.

Статус. 2(U) очень редкий узкоэндемичный вид.

Представляет интерес как засухоустойчивое кормовое растение (Цвелев, 1976).

Краткое описание и биология. Многолетнее растение, образующие плотные дерновины. Стебли короткопушистые до 60 см выс. Листья щетиновидно-свернутые, острошероховатые.

Ареал. Кунгей Алатау (р. Саты, ущ. Орта-Мерке), нижний горный пояс. Единичными особями.

Встречаемость. Встречается в верховьях р. Саты, на высоте 2800–2900 м над ур.м. (Голоскоков, 1949).

Места обитания. Обитает на сухих и луговых склонах, пестроцветных толщах, среди изреженного арчевника. Ксерофит.

Координаты. Не выявлено.

Угрозы исчезновения вида. Нами отмечено, что в местах их произрастания наблюдается усиленный выпас скота и сенокошение.

Принятые меры охраны. Занесен в Красную книгу КазССР (1981), Красную книгу Казахстана (2014). Охраняется на территории национального парка «Кольсай-көлдері» Для сохранения вида рекомендуется щадящий режим использования.

Необходимые меры охраны. Необходима организация небольшого заказника для охраны вида в комплексе с другими редкими видами.

Ястребинка кумбельская (*Hieracium kumbelicum* B. Fedtsch. et Nevski).

Семейство Asteraceae – Астровые.

Статус. 2(U) редкий вид.

Узколокальный, субэндемичный вид по ряду признаков стоит между *H. dublitzkii* В. Fedtsch. et Nevski и *H. echioides* Lumn. Декоративное растение (Красная книга ..., 2014).

Краткое описание и биология. Травянистый многолетник с невысоким до 50 см стеблем. Стебли у основания лиловые. Прикорневые листья ко времени цветения увядающие, стеблевые широко-ланцетные. Корзинки многочисленные, в густых зонтиковидных щитках, 1–1,5 см в диам. Цветки обоеполые, с ярко-желтым язычковым соцветием из многочисленных желтоцветных корзиночек. Семянки черно-бурые, с холком из белобородчатых щетинок.

Фенология. Цветет в июне-августе, плодоносит в августе. Размножение семенное.

Ареал. Заилийский и Кунгей Алатау.

Встречаемость. Встречается единичными особями в долине р. Кольсай, отмечен Гамаюновой в 1966 г. В июле нами найдена единичная особь в ущ. Кольсай, в ельнике между вторым и третьим озером.

Места обитания. На лесных полянах, в составе разнотравных лугостепей и у нижней границы стелющихся арчевников. Мезофит.

Координаты. N42°54'29,2" E78°20'30,2", высота 2599 м над ур. м.

Угрозы исчезновения вида. Малочисленность популяций.

Принятые меры охраны. Вид занесен в Красную книгу КазССР (1981) и Красную книгу Казахстана (2014).

Необходимые меры охраны. Нужен контроль за состоянием популяций растений.

Печеночница Фальконера (*Hepatica falconeri* (Thoms.) Steward.)

Семейство Ranunculaceae – Лютиковые.

Статус. 2(U), редчайший вид.

Единственный представитель рода во флоре Казахстана (Рубцов, 1967).

Краткое описание и биология. Многолетнее травянистое растение, до 20 см выс. Прикорневые листья длинночерешковые, с почковидно-сердцевидной трехраздельной пластиной. Цветки белые, 1–2 см диам.; плодики продолговатые, шелковисто-опушенные. Размножается семенами (Красная книга ..., 2014).

Фенология. Цветет в конце апреля, начале июня, плодоносит в конце июня – середине июля.

Ареал. Заилийский и Кунгей Алатау, Кетмень. В Памиро-Алае, Гималаях.

Встречаемость. Встречается единично в ущ. Саты.

Места обитания. Обитает на каменисто-скальных склонах субальпийского пояса.

Координаты. Координаты: N42°57'27,8" E78°24'07,1", высота 2261 м над ур. м.

Принятые меры охраны. Вид занесен в Красную книгу КазССР (1981) и Красную книгу Казахстана (2014).

Необходимые меры охраны. Необходим контроль за состоянием популяций растений.

Яблоня Сиверса (*Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem.)

Семейство Rosaceae – Розоцветные.

Статус. 3 (R), вид с сильно сокращающейся численностью.

Реликтовый вид мезофильных широколиственных лесов олигоцена. Обладает большим полиморфизмом. Пищевое, декоративное растение.

Краткое описание и биология. Дерево, 2–8 м высотой. Кора буровато-серая, слегка морщинистая на старых побегах, на молодых гладкая, красно-бурая. Годичные побеги толстые, короткие, колючие. Крона компактная. Листья цельные, широколанцетные. Цветки белые и бледно-розовые. Плоды разнообразны по форме и величине, окраске, вкусу и срокам созревания. Семена коричневые (Флора КиргССР, 1950–1962). Плодоношение длится от 6–8(12) до 125 и более лет (долговечность ее 150 лет).

Фенология. Цветет в конце апреля, начале мая, плодоносит с начала июля до сентября.

Ареал. Горные районы юго-востока Казахстана (центральная часть Тарбагатая, Джунгарского, Заилийского, Кунгейского, Киргизского, Таласский Алатау и Каратау). Вне Казахстана в горах Средней Азии и Западного Китая.

Встречаемость. Встречается на конусе выноса с ущелья горного ручья, левый берег р. Саты, в сочетании древесно-кустарникового сообщества с горно-луговой растительностью.

Места обитания. Обитает в нижней части лесного пояса.

Координаты. Координаты: N42°59'19,3" E78°23'46,4", высота 1835 м над ур. м.

Угрозы исчезновения вида. В последние годы сократились площади, занимаемые лесами яблони Сиверса.

Принятые меры охраны. Очень ценный в связи с богатым генофондом вид. Охраняется во всех особо охраняемых природных территориях Алматинской и Восточно-Казахстанской обл., расположенных в пределах ареала вида. Охраняется и на территории национального парка «Кольсай-көлдері». Занесен в Красную книгу КазССР (1981), Красную книгу Казахстана (2014).

Необходимые меры охраны. Подлежит строгой охраны. Ввести в культуру.

Абрикос обыкновенный (*Armeniaca vulgaris* Lam.)

Семейство Rosaceae – Розоцветные.

Статус. 3 (R), редкий, сокращающийся в численности вид.

Эндемичный Тяньшанский вид. Ценный материал для селекционных целей (Винтерголлер, 1976; Джангалиев, 1977).

Краткое описание и биология. Дерево, 7–9 (15) м выс., с густой округлой кроной. Кора темная, серовато-бурая. Листья сердцевидные, округлые или яйцевидные. Цветки с розовыми или белыми лепестками, с красными чашелистиками на коротких цветоножках. Плод – мясистая сочная костянка.

Фенология. Цветет с конца апреля до конца мая, плодоносит в июне-июле.

Ареал. Северный склон Заилийского Алатау (ущ. Большой и Малой Алматинок, Аксай, Талгар, Котур-Булак), хр. Кетмень и южные склоны Джунгарского Алатау (ур. Хоргос, Коктал, Усек), Западный Тянь-Шань.

Встречаемость. Встречается в виде единичных деревьев в долине правого берега р. Саты, северный склон, в зарослях барбариса. Численность имеет тенденцию к сокращению.

Места обитания. Горностепные, часто каменистые склоны, осыпи, скалы, хорошо дренированные легкие почвы на высоте от 500 до 1900 м над ур. м.

Координаты. N43°01'42,5" E078°23'25,6", высота 1637 м над ур. м.

Угрозы исчезновения вида. Интенсивная хозяйственная деятельность в местах обитания: рубки, выпас скота, размещение баз и зон отдыха.

Принятые меры охраны. Включен в Красные книги СССР (1975) и КазССР (1981), Красную книгу Казахстана (2014).

Необходимые меры охраны. Необходимо организовать ботанический заказник в ущ. Саты.

Вероника алатавская (*Veronica alatavica* M. Pop.)

Семейство Scrophulariaceae – Норичниковые.

Статус. Редкий узкоэндемичный вид.

Краткое описание и биология. Многолетнее растение с ветвистым корневищем. Стебли прямостоячие, короткоопушенные. Листья серовато-зеленые, супротивные. Цветки в густой удлиненной колосовидной кисти. Венчик беловатый, с трубчато-колокольчатой, внутри волосистой трубкой. Коробочка вздутая, черно-бурая. Размножение семенное.

Фенология. Цветет и плодоносит в июне-июле.

Ареал. Заилийский Алатау и Кунгей Алатау.

Встречаемость. Встречается в ущ. Кольсай.

Места обитания. Растет на каменисто-щебнистых остепненных склонах выше 2500 м над ур. м.

Координаты. N43°54'46,7" E078°20'39,9", высота 2630 м над ур. м.

Угрозы исчезновения вида. Перевыпас.

Принятые меры охраны. Охраняется на территории национального парка «Кольсай-Көлдері».

Необходимые меры охраны. Необходим контроль за состоянием популяций вида.

Тюльпан Колпаковского (*Tulipa kolpakowskiana* Regel)

Семейство Liliaceae – Лилейные.

Статус. 3 (R) – редкий, с сильно сокращающейся численностью.

Эндемик Северного Тянь-Шаня, высоко декоративный вид.

Краткое описание и биология. Многолетнее луковичное растение. Стебель тонкий, до 30 см выс., с

яйцевидной луковицей до 3–5 см диам., с черно-бурыми изнутри прижато-волосистыми покровными чешуями. Листьев 3, зеленовато-сизые, узкие, длинные, вверх торчащие. Цветок желтый, 3–5 см дл. Коробочка овальная, 2–4 см дл. и 1,5 см шир.

Фенология. Вегетирует с конца марта по июль. Цветет с середины апреля. Семена созревают в конце июня.

Ареал. Северный Тянь-Шань: Джунгарский Алатау (юг и юго-западные отроги), Заилийский Алатау, Киргизский Алатау, Шу-Илийские горы.

Встречаемость. По степным склонам в нижней части ущелий Саты и Кольсай.

Места обитания. Каменисто-щебнистые склоны, трещины скал, осыпи, глинистые, щебнистые склоны предгорий.

Координаты. N43°11'41,5" E078°22'24,3", высота 1230 м над ур. м.

Угрозы исчезновения вида. Хозяйственная деятельность в местах обитания. Интенсивный сбор цветов населением.

Принятые меры охраны. Вид включен в Красную книгу КазССР (1981) и Красную книгу Казахстана (2014).

Необходимые меры охраны. Ограничить сбор цветков и луковиц местным населением, шире вводить в культуру. Включить в список охраняемых растений в национальном парке «Кельсай-Көлдери».

Наголоватка мощная (*Jurinea robusta* Schrenk)

Семейство Asteraceae – Сложноцветные.

Статус. 2(U), редкий вид.

Эндемичный вид. Растение весьма декоративно во время цветения.

Краткое описание и биология. Многолетнее растение. Корень толстый. Стебли толстые, густолиственные, обычно простые, реже слабоветвистые. Листья густо-зеленые, яйцевидные. Корзинки одиночные, крупные. Семянки продолговатая. У этого вида в отличие от некоторых других видов рода наголоватка отсутствует эфемероидный тип развития.

Фенология. Цветет с конца апреля до конца мая, плодоносит в июне-июле.

Ареал. Чу-Илийские горы, Заилийский Алатау и Кунгей Алатау.

Встречаемость. Встречается небольшими группами и единичными экземплярами в ущ. Саты (Голоскоков, 1972; Рубцов, 1956).

Места обитания. Растет на каменистых склонах, осыпях, трещинах скал, глинистых и пестроцветных обнажениях, кустарниковых зарослях.

Координаты. N43°01'42,5" E078°23'25,6", высота 1637 м над ур. м.

Принятые меры охраны. Вид занесен в Красную книгу КазССР (1981) и Красную книгу Казахстана (2014).

Необходимые меры охраны. Эндемизм, специфическая экология и биология этого интереснейшего растения позволяют отнести его к особо редким растениям природной флоры Средней Азии и рекомендовать для размножения в ботанических садах Среднеазиатского региона. Необходима организация заказника в горах Сюготы [21](Огарь, 2013).

Основная задача сохранения популяций этих редких видов, а также хозяйственно ценных растений, которые истребляются в силу своих декоративных, лекарственных и других качеств, должна заключаться в обеспечении оптимальных условий их произрастания в избираемых ими экотопах.

ЛИТЕРАТУРА

- Байтенов М. С.* В мире редких растений. – Алма-Ата: Кайнар, 1986. – 250 с.
- Байтенов М. С.* Эндемичные растения высокогорий Северного Тянь-Шаня // Бот. мат. – 1981. – Т. 12. – С. 3–8.
- Быков Б. А.* Вводный очерк флоры и растительности Казахстана. Растительный покров Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1966. – Т. 1. – С. 1–36.
- Быков Б. А.* Еловые леса Тянь-Шаня. – Алма-Ата: Наука, 1985. – 180 с.
- Быков Б. А.* Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. – Алма-Ата: Наука, 1979. – 406 с.
- Винтерголлер Б. А.* Редкие растения Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1976. – 198 с.
- Голоскоков В. П.* Вечная мерзлота в высокогорных болотах Северного Тянь-Шаня // Тр. 3-ей сессии АН КазССР. – Алма-Ата, 1949. – С. 19–21.

- Голоскоков В. П.** Родовой эндемизм во флоре и растительности Евразии. – Ленинград: Наука, 1972. – С. 145–155.
- Джангалиев А. Д.** Дикая яблоня Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1977. – 276 с.
- Красная книга Казахстана, 2014. – 451 с.
- Красная книга КазССР. Описание редких и исчезающих видов растений. Алма-Ата: Наука, 1981. – Ч.2. – 260 с.
- Красная Книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. – Ленинград: Наука, 1975. – 204 с.
- Огарь Н. П., Нестерова С. Г., Утяшева Т. Р., Белоусова Л. К., Верзилов М. А., Панькин И. Г.** Об интразональной растительности Кунгей Алатау // Вестн. КазНУ. Сер. экологическая, 2013. – № 2/2(38). – С. 275–279.
- Павлов Н. В.** Эндемичные и реликтовые растения Казахстана // Ботаника в Казахстане. – Алма-Ата, 1959. – С. 19–28.
- Попов М. Г.** Растительный покров Казахстана // Тр. КазФАН СССР. – Вып. 18. Растительность. – Т. I. – М.-Л., 1940. – 216 с.
- Ролдугин И. И.** Еловые леса Северного Тянь-Шаня. – Алма-Ата: Наука, 1989. – 274 с.
- Рубцов Н. И.** Флора Северного Тянь-Шаня и ее географические связи // Бот. журн., 1956. – Т. 41, № 1. – С. 23–42.
- Рубцов Н. И.** О родовом эндемизме флоры высокогорий Средней Азии // Проблемы ботаники. – 1967. – Т. 9. – С. 198–205.
- Флора КиргССР / Под ред. Б. К. Шишкина (т. 1, 2) и А. И. Введенского (т. 3–10). – Фрунзе: изд. АН Киргизской ССР, 1950–1962.
- Цвелев Н. Н.** Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.
- Iucn red list. Categories and criteria. Version 3.1. Second edition. – IUCN (International Union for Conservation of Nature), 2012. – 32 p.

УДК 58.006:502.753:582.998(571.513)

Динамика малочисленной популяции редкого вида *Saussurea baicalensis* (Adams) V. L. Rob. на Кузнецком Алатау

Dynamics of small population of rare species *Saussurea baicalensis* (Adams) V.L. Rob. in the Kuznetsk Alatau

М. Н. Шурупова

M. N. Shurupova

Национальный исследовательский Томский государственный университет, пр. Ленина, 36, г. Томск, 634050
E-mail: rita.shurupova@inbox.ru

Реферат. Приведены данные пилотного мониторинга малочисленной популяции редкого вида *Saussurea baicalensis* (Adams) V. L. Rob. на г. Вершина Тургаюла (Республика Хакасия) в 2012–2015 гг. Средняя скорость роста λ за 2013–2015 гг. составила 0,89, т. е. численность особей на постоянных площадках постепенно сокращается. Построена матрица переходов, согласно которой наиболее уязвимой жизненной стадией *S. baicalensis* (за исключением семян и проростков) является ювенильное состояние. Вероятность гибели ювенильных особей составляет 0,6 (при вероятности перехода в имматурное состояние, равной 0,267, и вероятности остаться в ювенильном состоянии, равной 0,133), т. е. больше половины особей не доживают до имматурного состояния. Вероятность гибели имматурных и виргинильных особей существенно меньше – 0,09 и 0,07, соответственно.

Summary. The data of the pilot monitoring study of small population of rare species *Saussurea baicalensis* (Adams) V.L. Rob. on the Verzhina Turgayula mountain (Republic of Khakassia) in 2012–2015 are presented. The average growth rate λ was 0.89 in 2013–2015, i.e. the number of individuals on marked areas is gradually decreasing. Transition matrix has been built, according to which the most vulnerable life stage of *S. baicalensis* (except seeds and seedlings) is a juvenile. The probability of death of juveniles is 0.6 (with a probability of transition to the immature state, equal to 0.267, and the probability to stay in the juvenile state, equal to 0.133), i.e. more than half of the individuals do not stay alive till an immature state. The probability of death of immature and virginal individuals is significantly less – 0.09 and 0.07, respectively.

Важная задача исследования популяций редких растений для разработки эффективных мер охраны – это выявление закономерностей изменения их состояния во времени. Популяционный мониторинг – это количественная оценка статуса популяции и составляющих ее особей во времени. Как правило, он сопровождается маркированием особей растений на репрезентативных участках и повторяющимся измерением их характеристик (Заугольнова, 1994; Given, 1994; Elzinga et al., 2015). Данное исследование посвящено мониторингу малочисленной популяции *Saussurea baicalensis* (Adams) V.L. Rob. (Asteraceae). На территории системы горных хребтов Кузнецкий Алатау *S. baicalensis* является локально находящимся под угрозой исчезновения видом, отмеченным в пяти местонахождениях (Шурупова, Зверев, 2015). Он относится к многолетним каудексным монокарпикам с продолжительностью жизни до девяти лет (Шурупова и др., 2014), при этом урожайность семян в его популяциях низкая (Шурупова и др., 2015).

Наблюдения проводились на г. Вершина Тургаюла (Ширинский р-н, Республика Хакасия), где на высоте 1400–1450 м над ур. м. произрастают 2 ценопопуляции (ЦП) *S. baicalensis*: ЦП1 – в лиственничном редколесье, ЦП2 – в бруснично-дриадовой тундре. Расстояние между ними составляет около 500 м, т. е. обмен генетическим материалом за счет деятельности опылителей вполне возможен, что позволяет считать эти ценопопуляции элементами единой метапопуляционной структуры.

Наблюдения выявили значительные колебания числа генеративных особей в обеих ценопопуляциях по годам. В 2012 и 2013 гг. в ЦП1 было отмечено по одной генеративной особи. В ЦП2 было зарегистрировано четыре генеративных особи в 2012 г. и ни одной – в 2013 г. В 2015 г. ни в одной из ценопопуляций ге-

неративные особи не появились. На 2014 г. приходится локальный пик цветения *S. baicalensis* на г. Вершина Тургаюла, когда доля цветущих особей в ЦП1 составила 12,9 %, в ЦП2 – 20 %. Длительное существование особи в состоянии «отложенного на потом» цветения увеличивает риск того, что она погибнет до того, как достигнет репродуктивного возраста (Roff, 1992). Чтобы оценить этот риск, в конце августа 2012 г. в ЦП2 в месте скопления особей методом transecty были заложены 10 постоянных площадок размером 1 м². Предварительно была составлена схема жизненного цикла *S. baicalensis* со всеми вероятными переходами особей из одной стадии в другую и пребывания в той же стадии на следующий год (Van Dyke, 2008, p. 230). Поскольку проростки *S. baicalensis*, в отличие от ювенильных особей, не были зарегистрированы на постоянных площадках, они не вошли в схему жизненного цикла с допущением, что проростки достигают ювенильного состояния в год прорастания до начала наблюдений в августе. Все особи *S. baicalensis* на площадках были маркированы при помощи этикеток из фольги с последующей регистрацией их онтогенетического состояния. В течение 2013–2015 гг. постоянные площадки проверялись с регистрацией случаев гибели особей, перехода их в следующее онтогенетическое состояние или пребывания в том же онтогенетическом состоянии, что и в прошлом году. В 2012–2015 гг. наблюдения затронули 35 особей, и осуществлено 127 регистраций различных событий. Доля каждого события от общего числа наблюдений особей каждого онтогенетического состояния за весь период составила его вероятность.

Исходя из общей численности особей на постоянных площадках в разные годы была определена скорость роста численности λ , рассчитанная по формуле:

$$\lambda = N_t / N_{t+1}$$

где λ – скорость роста численности, N_t – численность в предыдущем году, N_{t+1} – численность в настоящий момент (Злобин и др., 2013, с. 307). Общая численность N и число особей в разных онтогенетических состояниях на этих площадках в разные годы наблюдений, а также скорость роста популяции λ , выражающаяся в отношении численности в настоящий момент к численности в прошлом году, в разные годы варьируют (табл. 1). Отмечена значительная флуктуация как общей численности на постоянных площадках, так и числа особей каждого онтогенетического состояния. Средняя скорость роста за 2013–2015 гг. составила 0,89, т.е. численность особей на постоянных площадках постепенно сокращается.

Таблица 1

Общая численность и число особей в разных онтогенетических состояниях на постоянных площадках в ценопопуляции *Saussurea baicalensis* в 2012–2015 гг.

Год	Число особей в разных онтогенетических состояниях				n	λ
	j	im	v	g		
2012	4	14	7	1	26	–
2013	11	11	11	0	33	1,35
2014	0	8	10	5	23	0,66
2015	0	5	10	0	15	0,65

Примечание – Онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g – генеративное; n – общая численность на площадках; λ – скорость роста.

Для более подробного исследования динамики ценопопуляции ежегодно на постоянных площадках подсчитывалось число особей, оставшихся в том же онтогенетическом состоянии, что и в прошлом году, и число переходов особей в следующее состояние; регистрировались случаи гибели особей (табл. 2). Доля

Таблица 2

Число переходов в следующее онтогенетическое состояние и случаев гибели особей в ценопопуляции 2 *Saussurea baicalensis* в 2013–2015 гг.

Событие	j	im	v
То же онтогенетическое состояние, что и в прошлом году	2	3	22
Переход в следующее онтогенетическое состояние	4	20	4
Гибель	9	9	2

этих событий от общего числа особей каждого онтогенетического состояния за все годы наблюдений представляет собой их вероятность. Вероятность перехода генеративной особи в семена рассчитана как средняя реальная семенная продуктивность, умноженная на число генеративных особей за все годы наблюдений. Вероятность превращения семян в ювенильные особи рассчитана как отношение вновь появившихся на площадках ювенильных особей к общему числу семян, вызревшего на всех генеративных особях в годы наблюдения.

Данные мониторинга были объединены в демографической матрицу, или матрицу вероятностей переходов особей из одного онтогенетического состояния в другое, которая затем может лечь в основу прогноза методом моделирования динамики популяции (population matrix model) (Crone et al., 2011) (табл. 3).

Полученная матрица вероятностей переходов из-за небольшого объема выборки может являться лишь тестовой, «пилотной», однако все же она позволяет сделать некоторые важные выводы об особенностях онтогенетической структуры ценопопуляций *S. baicalensis*. Например, наиболее уязвимой жизненной стадией *S. baicalensis* (за исключением семян и проростков) является ювенильное состояние. Вероятность гибели ювенильных особей составляет 0,6 (при вероятности перехода в имматурное состояние, равной 0,267, и вероятности остаться в ювенильном состоянии, равной 0,133), т.е. больше половины особей не доживают до имматурного состояния. Вероятность гибели имматурных и виргинильных особей существенно меньше – 0,09 и 0,07, соответственно.

Таблица 3

Матрица вероятностей переходов особей *Saussurea baicalensis* из одного онтогенетического состояния в другое

Онтогенетическое состояние в следующем году	Онтогенетическое состояние в настоящий момент				
	se	j	im	v	g
se	–	–	–	–	505,916
j	0,006	0,133	–	–	–
im	–	0,267	0,625	–	–
v	–	–	0,281	0,786	–
g	–	–	–	0,143	–

Примечание. Онтогенетические состояния: se – семена, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g – генеративное. Матрица построена с учетом допущения, что у *S. baicalensis* отсутствует почвенный банк покоящихся семян.

Таким образом, незначительная доля ювенильных особей в онтогенетических спектрах *S. baicalensis* объясняется их высокой смертностью. На следующий год большая часть выживших ювенильных особей переходит в имматурное состояние. Накопление имматурных и виргинильных особей происходит в силу того, что они с большей вероятностью остаются в той же стадии онтогенеза на следующий год своей жизни. На постоянных площадках были зарегистрированы особи, которые за 2012–2015 гг. ни разу не перешли в следующую стадию онтогенеза. Наиболее сложным и спорным вопросом при изучении динамики популяций этого вида является вероятность прорастания семян. Если исходить из полученного числа (0,006) из 1000 вызревших семян только 6 дают ювенильные особи. Учитывая драматическую годовую флуктуацию числа генеративных особей, можно сделать 2 предположения: либо ЦП2 находится в крайне критическом состоянии, поскольку вероятность того, что семянка прорастет и достигнет репродуктивного возраста катастрофически мала, либо основная часть семян разносится ветром на значительное расстояние от материнского растения, поэтому появившиеся из семян проростки, к моменту наблюдения превратившиеся в ювенильные особи, не были зарегистрированы на постоянных площадках. Особенности пространственной структуры этой ценопопуляции (низкая плотность при контагиозном размещении) позволяют автору склоняться ко второму предположению.

Данное исследование является заделом для полномасштабного мониторинга популяций редких видов *Saussurea*, в том числе *S. baicalensis*, на Кузнецком Алатау в течение ближайших нескольких лет.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Программы «Научный фонд им. Д. И. Менделеева» Томского государственного университета и РФФИ в рамках научного проекта № 16-34-00477 мол_а.

ЛИТЕРАТУРА

Заугольнова Л. Б. Структура популяции семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. – СПб., 1994. – 70 с.

Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 431 с.

Шурупова М. Н. Экология и биология редких видов рода *Saussurea* DC. на Кузнецком Алатау: автореф. дис... канд. биол. наук. – Томск, 2015. – 23 с.

Шурупова М. Н., Гуреева И. И., Некратова Н. А. Биоморфология и онтогенез *Saussurea baicalensis* на Кузнецком Алатау // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества). – Киров, 2014. – С. 153–155.

Шурупова М. Н., Гуреева И. И., Некратова Н. А. Особенности размножения редких видов *Saussurea* (Asteraceae) на Кузнецком Алатау // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2015. – Т. 29, № 1. – С. 86–102.

Шурупова М. Н., Зверев А. А. Экологические ареалы редких на Кузнецком Алатау видов *Saussurea* // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы V Международной научной конференции, посвященной 130-летию Гербария им. П. Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада Томского гос. ун-та (Томск, 20–22 октября 2015 г.). – Томск: Издательский Дом ТГУ, 2015. – С. 241–244.

Crone E. E., Menges E. S., Ellis M. M., Bell T., Bierzychudek P., Ehrlén J., Kaye T.N., Knight T. M., Lesica P., Morris W. F., Oostermeijer G., Quintana-Ascensio P. F., Stanley A., Ticktin T., Valverde T., Williams J. L. How do plant ecologists use matrix population models? // Ecology Letters, 2011. – Vol. 14. – P. 1–8.

Elzinga C. L., Salzer D. W., Willoughby J. W. Measuring and monitoring plant populations. – CreateSpace Independent Publishing Platform. 2015. – 492 p.

Given D. R. Principles and practice of plant conservation. – London: Timber Press, 1994. – 292 p.

Van Dyke F. Conservation biology: foundations, concepts, applications. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2008. – 477 p.

РОЛЬ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ В ИЗУЧЕНИИ И СОХРАНЕНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.543:581.543(517.3-25)

Интродукция *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. в Ботаническом саду Монголии Introduction *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. in the Botanical Garden of Mongolia

Я. Гэрэлчулуун

Ya. Gerelchuluun

Институт общей и экспериментальной Биологии АН Монголии, 210351, Улан-Батор, пр. Жукова 77
E-mail: Gerelch_77@yahoo.com

Реферат. В работе представлены результаты исследования культивирования *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. – кустарника естественной флоры Монголии. Выявлены особенности роста и развития этого растения в условиях интродукции Ботанического сада Института ботаники АН Монголии (г. Улан-Батор). В первые три года рост сеянцев шел интенсивно и их высота достигла в среднем 50 см, после чего постепенно рост стабилизировался и началось формирование кроны. Трехлетние растения отвечают требованиям, предъявляемым к сеянцам I сорта, которые используют в городском озеленении.

Summary. The results of the study of culture *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. – Bush natural flora of Mongolia. The features of growth and development of plants under introdutsii Botanical Garden Institute of Botany, Academy of Sciences of Mongolia (Ulan Bator). In the first three years of the seedlings growth was intense and reached an average height of 50 cm, after which postepenno growth has stabilized and started to form the crown. Three-year plant meet the requirements of the seedlings grade I, which are used in city landscaping.

***Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. – Пятилистник кустарниковый.**

Прямостоячий сильноветвистый кустарник до 1,5 м выс. В Монголии произрастает по берегам рек, в лощинах, ущельях и распадках, среди кустарников, на луговых склонах, в лиственничных лесах и на лесных опушках, в ерниках, на каменных россыпях, осыпях, в лесостепном, лесном и высокогорном поясах во флористических районах: Прихубс., Хэнт., Ханг., Монг.-Даур., Прихинг., Хобд. (хр. Хархира, Тургэн-Ула), Монг.-Алт., Ср. Халха (сев.), Вост.-Монг., Дол. Оз., Гоби-Алт. (Гурван-Богдо) (Губанов, 1996).

Цель нашего исследования – оценить декоративные и полезные характеристики пятилистника кустарникового в условиях интродукции, скорость роста растений, изучить биологию адаптации вида и обогатить новыми видами культурных растений ассортимент кустарников, используемых в городском озеленении. Для достижения поставленных целей были намечены следующие задачи: провести наблюдения за ростом и фенологией интродуцируемого пятилистника кустарникового и оценить возможности его культивирования.

Материал и методы исследований

Фенологические фазы кустарников отмечались согласно методике И. Н. Бейдемана (1954). На 20–30 особях проводились наблюдения сроков фенофаз: набухание почек, развитие почек, олиствление, расцветивание листьев, опад листьев, начало и конец роста побегов, образование бутонов, цветение, изменение окраски лепестков, опад цветков, созревание плодов и семян и их разлет.

Метод комплексной оценки П. И. Лапина, С. В. Сидневой (1973) использовался нами при оценке перспективности адаптации растений при акклиматизации в условиях Ботанического сада Института ботаники АН Монголии. Максимальное количество баллов распределили в следующем соотношении: степень одревеснения – 20, зимостойкость – 25, сохранность формы растения – 10, способность образования побегов – 5, наличие ежегодного прироста побегов – 5, образование семян и плодов – 25, наличие вегетативного размножения – 10. По сумме всех баллов определялась перспективность интродукции и способность роста данного вида растения (таб.).

Степень оценки перспективности интродуцированных взрослых растений

Класс	Содержание классификации	Сумма баллов
I	Перспективные	76–100
II	Средне перспективные	41–75
III	Неперспективные	5–40

Принцип оценки молодых растений в основном одинаковый с взрослыми. Однако у молодых растений не учитываются органы размножения и поэтому сумма баллов бывает значительно ниже. Способность взрослого растения расти в данных условиях оценивается суммой баллов указанных 7 показателей, составляющих в сумме 100 баллов.

Исходные материалы собраны методами наблюдения и фенологии и составляют более 15000 цифровых данных за период с 2012 по 2015 гг. Материалы исследований обработаны статистическими методами (Зайцев, 1984) и с помощью программы ANOVA JMP 10.0.

Результаты исследований

Плоды пятилистника кустарникового – продолговато-яйцевидные, желтовато-коричневые орешки (рис. 1). Размер семян (сборы из Ботанического сада): длина – 1,2 мм, масса 1000 семян – 0,2 г.

Подготовка семян к посеву. Созревшие семена некоторое время находятся в покое. В зависимости от физиологического состояния семян определяют срок покоя и выбирается способ вывода семян из органического и механического покоя.

Оптимальные условия прорастания семян – период установления температуры воздуха выше 0 °С. Период прорастания семян зависит от условий их хранения. При стратификации семена из тепла выносят на холод, иногда временно помещают в холодильник (но не в морозильную камеру), а затем высевают.

Всходы семян *Dasiphora fruticosa*, проращиваемых в год сбора, появлялись через 7–10 суток, и составляли 85–90 % в чашке Петри и 50 % в грунте.

Приживаемость черенков 3-летних растений составляла 85 %, они имели высоту 50 см и 5–7 ветвей, что соответствовало требованию стандарта городского озеленения. 4-летние растения выросли до 65–70 см, имели 7–10 вегетативных ветвей и 5–8 побегов, которые цвели и плодоносили. Сеянцы в возрасте 2–3 лет пригодны для городского озеленения. Они хорошо переносят формирование кроны. В озеленении их можно применять для одиночных, а также групповых посадок.

В первый год с 25 июля по 15 августа наблюдался самый высокий темп роста сеянцев и составлял 2,2–2,5 см за декаду. Во второй год с 5 августа по 5 сентября отмечен пик роста – 2,5 см за декаду. На третий год с 15 июля по 25 августа растения равномерно подрастали на 1,8–2 см за декаду. Период роста в среднем продолжался с 15 июня по 20 октября (рис. 2, 3).

Наблюдение за ростом и развитием *Dasiphora fruticosa* показали, что его вегетационный период начинается в первой декаде мая и продолжается до конца октября и составляет 156–160 дней. Рост побегов длится с третьей декады мая до конца августа. Цветут растения с конца июня (27 VI ± 3 дня) до конца июля (20 VII ± 3 дня). Плоды созревают с конца июля (29 VII ± 3 дня) до конца августа (30 VIII ± 4 дня) (рис. 4). Цветет и плодоносит с четырёх лет. Укореняемость зеленых побегов 85 %. Побеги одревесневают на 90–100 %. Зимостойкость I. Установлено, что вегетационный период продолжается с начала мая (08 V ± 3 дня) до конца октября (18 X ± 3 дня). 4-летние растения цветут с конца июня (27 VI ± 3 дня) до второй декады июля (20 VII ± 3 дня) в среднем 23 дня. Плоды созревают с конца июля (29 VII ± 3 дня) до конца августа (30 VIII ± 4 дня) в течение 25 суток (рис. 4).



Рис. 1. Плоды *Dasiphora fruticosa* L.

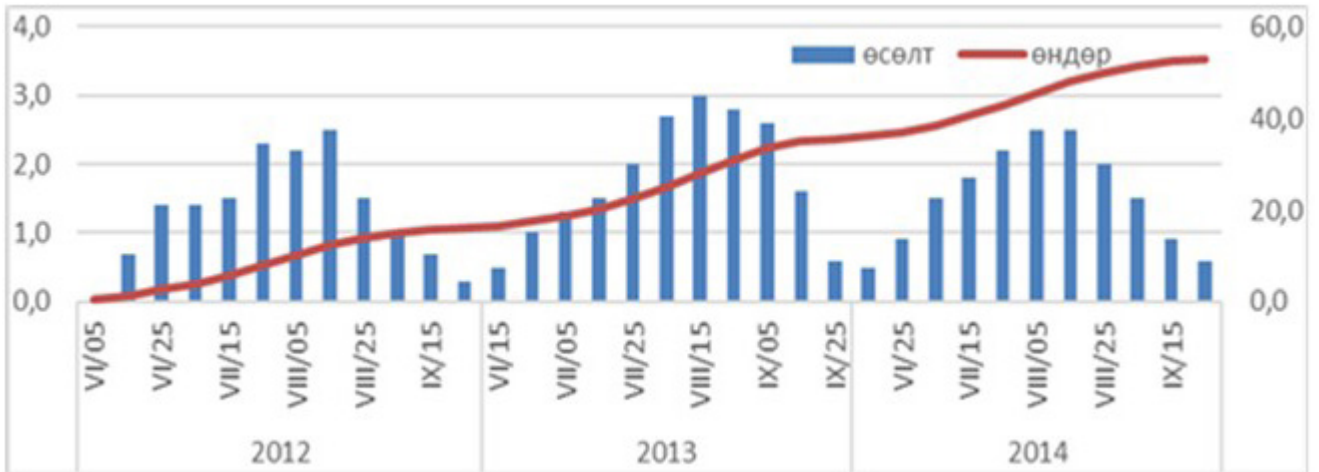


Рис. 2. График прироста *Dasiphora fruticosa*.

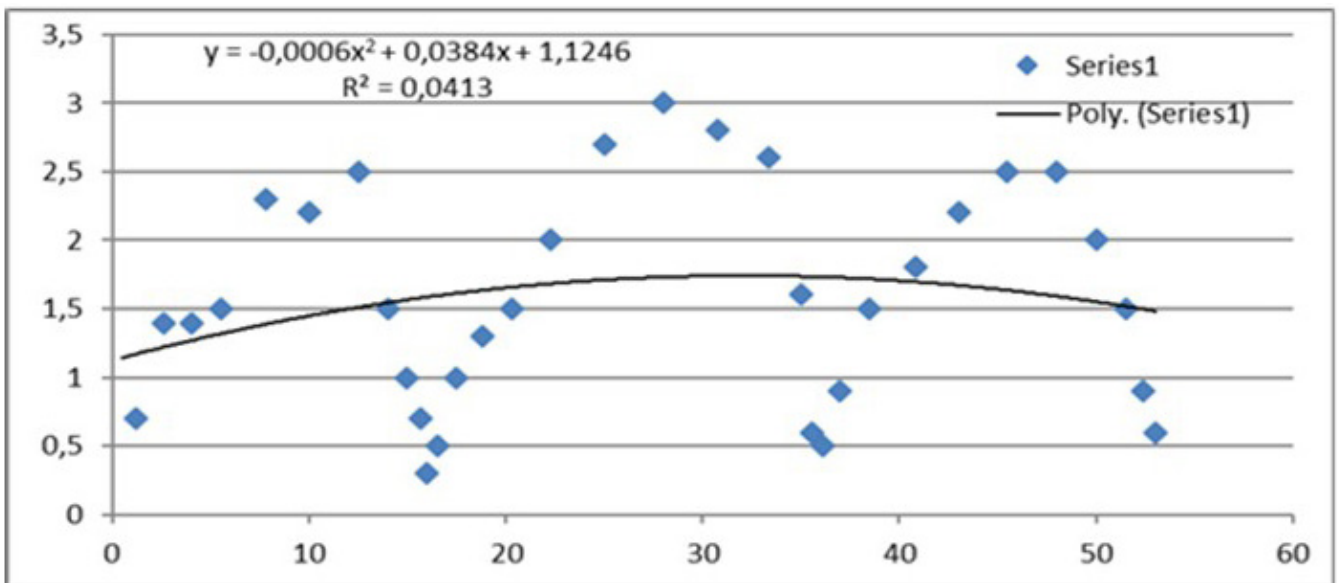


Рис. 3. Зависимость интенсивного и линейного прироста *Dasiphora fruticosa*.

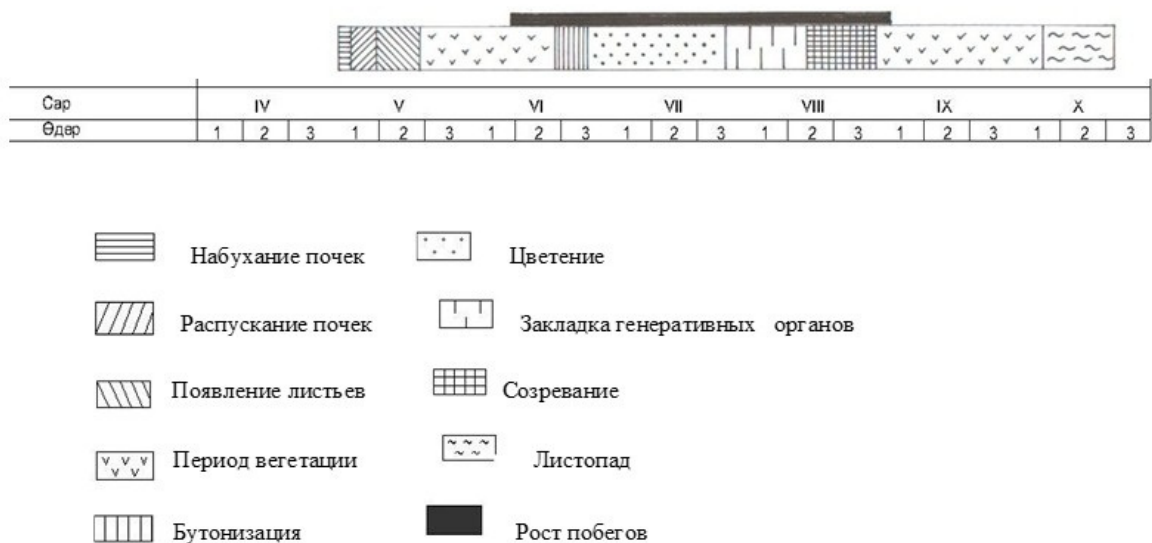


Рис. 4. Феноспектр *Dasiphora fruticosa* (данные с 2012 по 2015 гг.).

При оценке возможности адаптации и интродукции *Dasiphora fruticosa* условиях города Улан-Батора методом сравнительной оценки (Лапин, Сиднева, 1973) использованы нами каждые показатели исследований по наблюдению ритма сезонного развития или биологических особенностей данного вида растения, проведенных в каждом году и по 7 основным показателям, и оценены в баллах. Чем больше общая сумма всех баллов, тем лучше возможность адаптации и интродукции растения.

Мы провели оценку в баллах показателей интродуцированных растений пятилистника кустарникового: степень одревеснения – 20 баллов, зимостойкость – 25, сохранность формы растения – 10, способность образования побегов – 3, наличие ежегодного прироста побегов – 5, образование семян и плодов – 25, наличие вегетативного размножения – 10 и получили 98 баллов. Общая сумма баллов составила 98 баллов. Мы отнесли данный вид растения к I категории стандарта и рекомендуем этот вид кустарника использовать в озеленении города и других населенных пунктов, а также для биологического восстановления растительного покрова на местах бывших разработок полезных ископаемых.

Заключение

В соответствии со стандартом Монголии MNS 6256:2011 сеянцы пятилистника в возрасте трёх лет отвечают требованиям, предъявляемым к сеянцам I сорта, которые высаживаются в городских зеленых сооружениях.

С учётом высоких показателей адаптации интродуцированный вид *Dasiphora fruticosa* является перспективным для выращивания в условиях г. Улан-Батора.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 128 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). – М.: Валанг, 1996. – 136 с.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.

Лапин П. И., Сиднева С. В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений. Опыт интродукции древесных растений. – М.: ГБС СССР, 1973. – С. 7–68.

УДК 582.757.2(581.16+58.085)

Размножение секуриноги (*Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd.) в культуре *in vitro*

Propagation of *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd. *in vitro*

О. А. Чурикова

O. A. Churikova

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, e-mail: ochurikova@yandex.ru

Реферат. В статье приведены результаты исследований по отработке микроклонального размножения посредством прямого морфогенеза секуриноги полукустарниковой из коллекции Ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова. Подобраны питательные среды для индукции морфогенеза, размножения и укоренения полученных растений *in vitro*. Показаны преимущества микроклонального размножения секуриноги путем прямого морфогенеза с использованием зеленых черенков. Это растение широко применяется в народной и официальной медицине. Практически все части растения содержат алкалоиды, аминокислоты, танины и флавоноиды. Секуринога также перспективна для использования в озеленении и садовом дизайне.

Summary. The results of the study of special features of *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd. from the Moscow State University Botanical garden collection during the microclonal propagation via direct morphogenesis are given. Nutrient mediums for the induction of morphogenesis *in vitro*, propagation and rooting as well are selected. The advantages of microclonal propagation of *Securinega* via direct morphogenesis using green cuttings are revealed. This plant is widely used in traditional and official medicine. Practically all its parts are rich in alkaloids, aminoacids, tannins and flavonoids. *Securinega* is perspective for planting trees and shrubs and garden design as well.

Секуринога полукустарниковая – *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd. (Euphorbiaceae) – представляет собой невысокий, до 3 метров высотой, раскидистый двудомный кустарник с многочисленными прямыми тонкими ветвями. Этот непохожий на типичные листопадные культуры древесный молочай выделяется необычной красотой ажурной и прозрачной кроны из тончайших побегов, эллиптическими листьями и свисающими плодами-коробочками, украшающими растение после полного опадения осенью ярко-желтых листьев. В дикой природе секуринога встречается на Дальнем Востоке, в Монголии, Китае, Японии, Корее, на Тайване. В России она распространена в Приморском и Хабаровском краях и Амурской области. В Сибири она редка и все ее сборы запрещены. Плантации секуриноги выращивают на Северном Кавказе, Украине, в Молдавии.

В культуре секуринога известна с 1783 г., когда её стали разводить в парках и ботанических садах Европы в качестве яркого и довольно неприхотливого растения для создания одиночных посадок. В России секуриногу полукустарниковую ввели в культуру в ботаническом саду в Санкт-Петербурге, куда её впервые в 1864 г. привезли с Дальнего Востока. В последнее время она активно стала применяться в современных стилях садового дизайна, как в солитерных, так и групповых посадках. Секуринога весьма нетребовательна к почвам и удивительно вынослива, хотя достаточно светолюбива. Это быстрорастущий кустарник с ежегодным приростом до 0,5 м. В условиях холодных зим молодые побеги обмерзают примерно до половины. Однако, это не сказывается на декоративных качествах растения. Секуринога – кустарник, хорошо переносящий обрезку и быстро отрастающий после неё. Это свойство является особенно важным в связи с ежегодным использованием в качестве сырья побегов растения, а также возможностью формирования его кроны.

Все части растения содержат алкалоиды (Raj et al., 2015), в основном, секуринин, а также суффрутинин, суффрутикозин, дигидросекуринин, аллосекуринин, секуринолы А, В и С. Стебли растения богаты аминокислотами (аргинин, аланин, глутамин, пролин, у-аминомасляная кислота, тирозин, валин, лейцин), дубильными веществами, крахмалом, танинами и флавоноидами, а листья содержат рутин (Vidyadhar et al., 2010; Garbe et al., 2015).

Интерес к этому растению издавна обусловлен, прежде всего, антиоксидантными свойствами, противораковой активностью содержащихся в нем веществ, наибольшее количество которых наблюдается в

период интенсивного его роста. Лекарственным сырьём служат слабодревесневающие облиственные верхушки побегов вместе с бутонами, цветками или плодами. Их собирают механизированным способом с июня по сентябрь. Секуринега давно и успешно используется в народной (китайской, тибетской, японской, корейской) и официальной медицине. Препараты из нее применяются также при астенических состояниях, параличах, гипо- и астенической форме неврастении и др. (Турова, Сапожникова; 1984). Так, наиболее известный из алкалоидов секуринин возбуждает центральную нервную систему, повышает рефлекторную возбудимость спинного мозга, возбуждает дыхание, повышает артериальное давление, усиливает сердечные сокращения и повышает мышечный тонус. Растительное сырье секуринеги используется также и в ветеринарии (Vidyadhar et al., 2010).

Секуринега размножается семенами, собранными в текущем сезоне, нуждающимися в стратификации для прорастания, и черенками. Так, М.Г. Николаева с соавторами (Николаева и др., 1985) отмечает необходимость холодной стратификации семян секуринеги при 0... –3 °С в течение 3–4 месяцев с выносом под снег. Для черенкования используют зеленые черенки, срезанные с молодых побегов. Укореняемость их составляет 45–60 %. Однако, для ускоренного размножения растения, а также получения большого количества растительного сырья для экстракции ценных веществ, содержащихся в нем, целесообразно использование современных биотехнологических методов, а именно, технологии микрклонального размножения растений и получения каллусных и суспензионных культур *in vitro*.

В некоторых работах приводятся интересные данные по культивированию секуринеги условиях *in vitro* в жидких и твердых средах поочередно с целью разработки эффективных методов получения наибольшего объема биомассы при выращивании в биореакторе для выделения впоследствии из нее ценных алкалоидов (Raj et al., 2015). Авторы изучали влияние освещения и различных добавок в питательную среду на рост биомассы и продукцию алкалоидов. Источником растительного материала для таких экспериментов служили фрагменты семядолей проростков секуринеги, полученных из пророщенных семян на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри. Сеянцы выращивали в течение 14 дней на безгормональной питательной среде, а затем использовали для проведения эксперимента. Однако, в известной нам литературе, к сожалению, не содержится описания размножения секуринеги *in vitro* и получения укорененных растений-регенерантов. Целью наших исследований была разработка технологии микрклонального размножения секуринеги полукустарниковой в культуре *in vitro* посредством прямого морфогенеза, минуя стадию каллюсообразования. Исходным материалом для введения в стерильную культуру были зеленые черенки, а также семена, собранные с растений, выращиваемых в Коллекции Ботанического сада МГУ на Ленинских горах. Собранные осенью семена, а также срезанные в июле черенки подвергали предстерилизационной обработке путем замачивания их на 20–25 минут в растворе фундазола и последующего выдерживания в течение 1–2 минут в 70%-м этиловом спирте. Затем проводили поверхностную стерилизацию черенков в 3%-м растворе лизоформина в течение 15–20 минут (для семян экспозицию увеличивали до 20–25 минут), три раза промывали их в стерильной дистиллированной воде, выдерживая в каждой смене по 10 мин. Простерилизованные семена помещали на среду ½ MS без добавления сахарозы и гормональных регуляторов роста и держали в климакамере при температуре 0... –3 °С. Следует отметить, что спустя 3 месяца содержания семян в климакамере нами не было отмечено каких-либо признаков прорастания семян.

Первичные экспланты (верхушки побегов и микрочеренки, представляющие собой 1–2 узла с пазушными почками) после стерилизации помещали на агаризованную питательную среду MS для индукции морфогенеза по прописи Мурасиге и Скуга (Murashige, Skoog, 1962) с добавлением 30 г/л сахарозы и 0,5 мг/л 6-бензиламинопурина (BAP) и инкубировали при +21... +23 °С и стандартном фотопериоде (16 ч день/8 ч ночь). Через 6–7 недель культивирования из пазушных почек развивались многочисленные побеги высотой 2,5–3 см (рис. 1А). Их по одному высаживали на среду MS с добавлением 1 мг/л BAP, на которой происходило дальнейшее наращивание метамеров и рост побегов. Впоследствии их делили на микрочеренки, которые переносили на среду для размножения: MS с добавлением 20 г/л сахарозы и 1,5 мг/л 2-изопентиладенина (2-IP). На данной среде наблюдался активный рост множественных побегов из пазушных почек (рис. 1Б). Сформировавшиеся побеги высотой 5–6 см переносили на среду для индукции ризогенеза: ½ MS с добавлением 1 мг/л индолмасляной кислоты (IBA). Спустя 2,5–4 недели культивирования на этой среде становились заметными придаточные корни, формирующиеся в основании побегов (рис. 1В). Полученные таким образом растения-регенеранты были готовы для переноса в почвенную смесь и последующей адаптации к условиям *in vivo*.

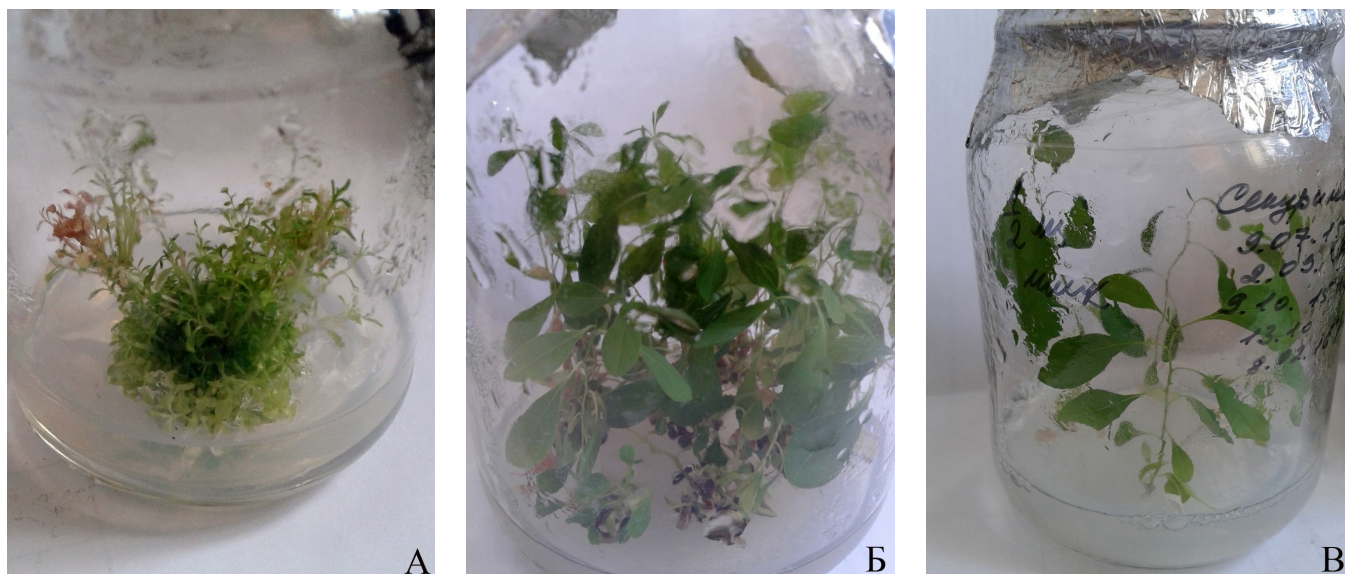


Рис. 1. Секуринега полукустарниковая: А – многочисленные побеги на среде для индукции; Б – рост и развитие побегов на среде для размножения; В – укорененные побеги на среде для индукции ризогенеза

Таким образом, нами была отработана методика предстерилизационной обработки, поверхностной стерилизации первичных эксплантов-фрагментов побегов, введения их в стерильные условия, индукции морфогенеза и собственно размножения в культуре *in vitro* секуринеги полукустарниковой посредством прямого морфогенеза, минуя стадию каллюсообразования. Использование для ускоренного размножения секуринеги полукустарниковой в качестве эксплантов фрагментов зеленых черенков является предпочтительным по сравнению с семенами.

Благодарности

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 14-50-00029 «Научные основы создания банка депозитария живых систем» (направление «Растения»).

ЛИТЕРАТУРА

- Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л.: Наука, 1985. – 347 с.
- Турова А. Д., Сапожникова Э. Н. Лекарственные растения СССР и их применение. – М.: Медицина, 1984. – 126 с.
- Garbe M. M., Jamilu J., Muhammad M. A., Akpojo A. J., Ibrahim A. A., Marte H. I. *Securinega virosa* (Euphorbiaceae) root bark extract inhibits glioblastoma multiforme cell survival *in vitro* // African Journal of Pharmacy and Pharmacology, 2015. – Vol. 9, No. 27. – P. 684–693.
- Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // *Physiol. Plant.*, 1962. – No. 15. – P. 473–497.
- Raj D., Kokotkiewicz A., Luczkiewicz M. Production of therapeutically relevant indolizidine alkaloids in *Securinega suffruticosa in vitro* shoots maintained in liquid culture systems // *Appl. Biotechnol.*, 2015. – Vol. 175. – P. 1576–1587.
- Vidyadhar S., Sheela T., Kunar L. Sh., Gopal T. K., Chamundeewari D., Saidulu A., Maheswara C. U. *In vitro* antioxidant activity of chloroform extract of aerial parts of *Securinega leucopyrus* (Willd.) Muell. // *Der Farmacia Lettre*, 2010. – Vol. 2, No. 6. – P. 252–256.

УДК 582.522.4:581.16:582.477(571.1)

Особенности размножения представителей рода *Thuja* L. (Cupressaceae) в лесостепном приобье

Propagation pattern of the genus *Thuja* L. (Cupressaceae) representatives in the forest-steppe circumob area

Т. И. Киселева, И. А. Мирохина

T. I. Kiseleva, I. A. Mirokhina

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск, 630090
E-mail: tk552008@yandex.ru, glotova82@list.ru

Реферат. Представлены результаты изучения особенностей вегетативного размножения путем черенкования садовых форм *Thuja occidentalis* L. коллекции ЦСБС СО РАН. Выявлены факторы, влияющие на ризогенез и показатели укоренения при летнем черенковании. Приведены результаты сравнительного изучения динамики роста и развития годичных побегов форм *Thuja occidentalis* 'Fastigiata', 'Ericoides' и 'Ellwangeriana' в климатических условиях лесостепного Приобья.

Summary. The results of study of the peculiarities of vegetative propagation by cuttings of *Thuja occidentalis* L. cultivated forms of the CSBG SB RAS collection are presented. The factors affecting rhizogenesis and indices of rooting when propagating by summer cuttings were determined. The results of the comparative study of growth dynamics and annual shoot development of the forms *Thuja occidentalis* 'Fastigiata', 'Ericoides', and 'Ellwangeriana' in the climate of the forest-steppe CircumOb area are given.

Введение

Thuja occidentalis L. (туя западная) – представитель семейства кипарисовых, введена в интродукционный эксперимент на территории Западной Сибири с середины прошлого века (Лучник, 1970; Встовская, 1987; Морякина, 2008). Для обогащения растительного многообразия целесообразно было изучение в культуре ее многочисленных садовых форм. Коллекция садовых форм *Th. occidentalis* в дендрарии ЦСБС формировалась постепенно, начиная с 1972 г. и к настоящему времени содержит 32 внутривидовых таксона. В результате многолетних наблюдений были выявлены садовые формы с максимальными адаптационными возможностями (Встовская, Коропачинский, 2005; Глотова, Киселева, 2011). Одним из основных показателей степени перспективности при интродукции является репродуктивная способность интродуцента (Ляпин, 1973). Так как мы имеем дело с внутривидовыми (садовыми) формами, декоративные индивидуальные особенности которых могут сохраняться только путем клонирования, актуальным является изучение вегетативного размножения способом черенкования садовых форм *Th. occidentalis* в климатических условиях лесостепного Приобья.

Цель данной работы – изучение ризогенеза и укореняемости черенков садовых форм *Th. occidentalis* под влиянием внешних факторов в зависимости от морфологических особенностей и возраста маточных растений.

Объекты и методы

Для исследования репродуктивного потенциала были отобраны наиболее устойчивые образцы форм *Th. occidentalis* с колонновидным или шаровидным силуэтом – 'Fastigiata', 'Rosenthalii', 'Globosa', 'Danica', 'Umbraculifera', 'Hoveyi', с ювенильным типом хвои – 'Ericoides', 'Ellwangeriana', 'Ellwangeriana aurea' и формы с ярко выраженным индивидуальным внешним обликом – 'Filiformis', 'Boothii', 'Spiralis', 'Bodmerii', 'Wagneri', 'Recurvata nana', 'Albospicata', 'Aurea', 'Lutescens'. Наблюдения, биометрические измерения и опыты по черенкованию проводили в 2009–2013 гг. Черенки заготавливали с разновозрастных растений, растущих как под пологом леса, так и на открытом месте, вегетативного происхождения местной репродукции от образцов, полученных из интродукционных пунктов: Киева, Барнаула, Москвы, Минска. В качестве

черенков использовали веточки последних двух-трех порядков ветвления отделенные с «пяточкой» от многолетнего побега. Влияние внешних условий на ризогенез и показатели укоренения черенков изучали в летней пленочной теплице с туманной установкой при режиме полива 30 с через 10–20 мин с 9-ти до 21-ти часов ежедневно до начала ризогенеза. Влажность воздуха поддерживалась на уровне 90–100 %. В качестве субстрата использовали торф, смесь торфа и песка и торф с верхним слоем из песка толщиной 5 см на основании из щебня. Температуру воздуха над местом укоренения и субстратов, на глубине 3–4 см, измеряли в 9, 12 и 16 ч. Для стимулирования корнеобразования использовали ростовую пудру на основе индолилмасляной кислоты с предварительным содержанием базальной части черенков в водном розовом растворе калия перманганата в течение 18 ч и водного раствора гетероауксина в концентрации 0,015. Опыты по весеннему черенкованию проводили в стационарной остекленной теплице с центральным боковым отоплением (температура воздуха в теплице +17... +32 °С, температура почвы +15 ... +25 °С) в качестве субстрата использовали смесь дерновой земли и песка 3 : 1 с поверхностным слоем из песка толщиной 3 см. Полив осуществлялся ежедневно из лейки с мелкой сеткой. Общее количество черенков в эксперименте – 4400 шт. Результаты укоренения определяли через 20, 40 и 70 день после посадки путем выборки и осмотра. Статистическую обработку проводили в программе MS Excel 2007.

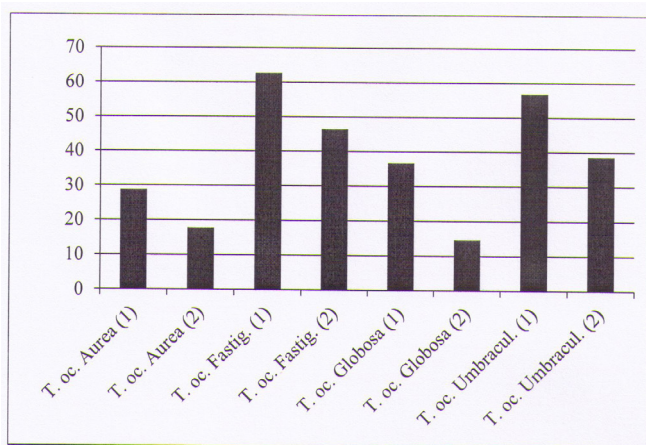
Обсуждение и результаты

Для успешного процесса ризогенеза черенков, который определяется размерами корневой системы, периодом укоренения и процентом укоренившихся черенков, необходимо выполнение комплекса условий. Эффективность черенкования зависит от оптимальных соотношений сроков черенкования, возраста маточных растений, температуры субстрата и воздуха над местом укоренения, влажности воздуха и правильно подобранных концентраций стимуляторов корнеобразования.

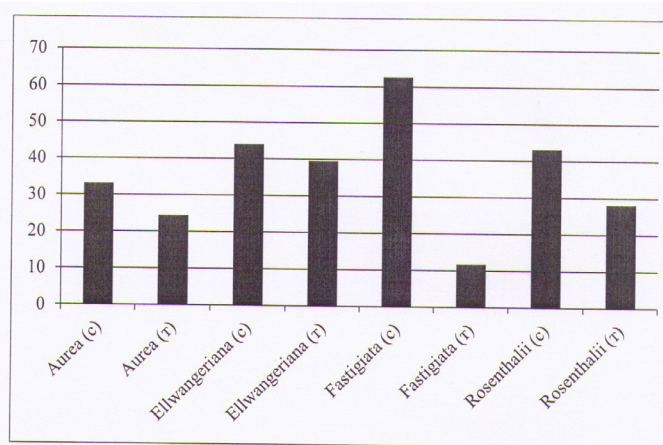
Для изучения влияния морфологических особенностей разных садовых форм *Th. occidentalis* по типу хвои на качество укоренения черенков в разные сроки черенкования были привлечены три формы: с ювенильной хвоей – ‘*Ericoides*’, с переходной – ‘*Ellwangeriana*’ и взрослой чешуевидной хвоей – ‘*Fastigiata*’. В результате была выявлена различная степень их укореняемости. У форм с ювенильной игловидной хвоей показатели ризогенеза высокие и в весенние и в летние сроки черенкования и составляют 97,8–99 % (94–100 %) соответственно. При летнем черенковании на черенке развивается в среднем 42,5 корешка (32,6–50,6 шт.) и 31,3 шт. (22,2–40,8 шт.) при весеннем черенковании. Стимуляторы роста существенно не влияют на ризогенез черенков. Показатели укоренения черенков туи с чешуевидной хвоей лучше в весенние сроки черенкования, когда при укореняемости в среднем 81,5 % (71–94 %) черенков за период укоренения на них развивается в среднем 16,9 шт. (12,6–21,5 шт.) корней при этом корнеобразование идет активнее под воздействием ростового вещества в виде пудры, а не водного раствора. Высокий процент укоренения получен при заготовке черенков с молодых 6–10-летних маточных растений. Черенкование в летние сроки внутривидовых форм с чешуевидной хвоей *Aurea*, *Globosa* и *Umbraculifera* с маточных растений в возрасте 11–16 и 32–39 лет выявило, что укореняемость черенков заготовленных с молодых маточных растений (1) (рис. 1) выше в среднем на 17 %, чем с растений старшего возраста (2).

Местоположение маточных растений внутривидовых форм ‘*Aurea*’, ‘*Ellwangeriana*’, ‘*Fastigiata*’ и ‘*Rosenthalii*’ с разной степенью освещенности также повлияло на качество укоренения заготовленных с них черенков. Черенки, заготовленные с маточных растений, растущих на открытых солнечных местах (с) укореняются и развиваются лучше, чем черенки, заготовленные с растений, растущих под пологом леса (т) в среднем на 20 % (рис. 2).

Нами были проведены наблюдения и измерения линейного роста ростовых и дорсивентральных трофических побегов трех декоративных садовых форм *Th. occidentalis* для выявления динамики и периода вегетативного развития побегов туи в условиях Сибири. Были выбраны по три разветвленных побега в средней части кроны 12-летнего растения *Th. occ.* ‘*Ericoides*’ солнечного месторасположения, 16-летнего растения *Th. occ.* ‘*Ellwangeriana*’ растущего под пологом леса и 40-летнего растения *Th. occ.* ‘*Fastigiata*’ растущего на открытом, солнечном месте. В итоге измеряли по 5–7 побегов на каждой ветке. Измерения проводили с 28 апреля по 28 августа с интервалом 4–6 дней. В связи с особенностями строения побегов туи западной и сложностью в определении начала роста побегов, измерения начали не от нулевой отметки, а от начала разветвления побега и листьев. В год наблюдений вегетативные побеги *Th. occ.* ‘*Ericoides*’ начали развиваться в начале мая и закончили рост в начале третьей декады августа. Продолжительность роста побегов составила 98 дней. Ростовые побеги достигли за этот период 13,7 см длины, трофические – 8,4 см (6,8–10,3),



(1) – молодые маточные растения;
(2) – маточные растения в возрасте 30-32 года



(c) – на солнце
(r) – в тени

Рис. 1. Влияние морфологических особенностей садовых форм *Thuja occidentalis* на укореняемость черенков.

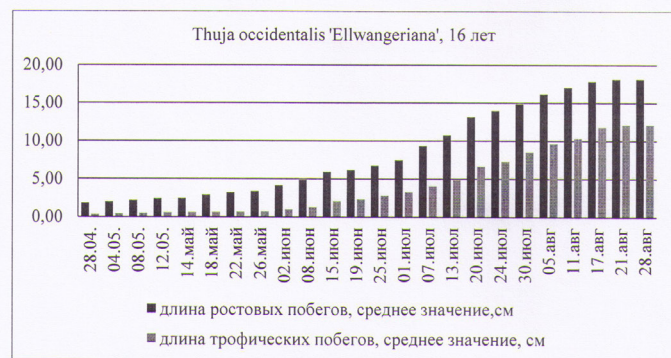
Рис. 2. Влияние возраста маточных растений на укореняемость летних черенков садовых форм *Thuja occidentalis*, %.

максимальное нарастание побегов наблюдалось в начале июля. У *Th. occ. 'Fastigiata'* рост и развитие побегов продолжались 104 дня. Максимальный прирост наблюдали в середине июня. Побеги закончили рост раньше, чем у других форм, и достигли длины 7,7 см (7,5–,9) у ростовых побегов и 2,43 см (0,7–6,5) у трофических. Дольше, чем у других наблюдаемых форм, продолжался рост побегов у *Th. occ. 'Ellwangeriana'* – 108 дней с максимальным волнообразным нарастанием в середине июня, середине июля и в начале августа (рис. 3). Длина ростового побега к моменту окончания роста в конце августа составила 18,1 см (11,6–26) и 12,1 см (6,5–19,8) трофических побегов. Особенности развития побегов необходимо учитывать при выборе сроков черенкования для данных форм.

Благодаря применению метода искусственного тумана, в культивационном сооружении поддерживалась 90–100 % влажность воздуха, в результате поверхность листьев и стеблей постоянно была покрыта тонкой водяной пленкой. При увлажнении воздуха искусственным туманом использовалась холодная вода, вследствие этого температура поддерживалась на оптимальном уровне для корнеобразования. Внешние погодные факторы также оказывали положительное воздействие на температурный режим в теплице. В период укоренения черенков с середины июня до третьей декады августа, по нашим наблюдениям, только 14,7 % дней были солнечными, остальные 85,3 % приходились на пасмурные дни и дни с переменной облачностью. Температура субстратов держалась в среднем на значении 23,5 °C и температура воздуха на значении



а)



б)

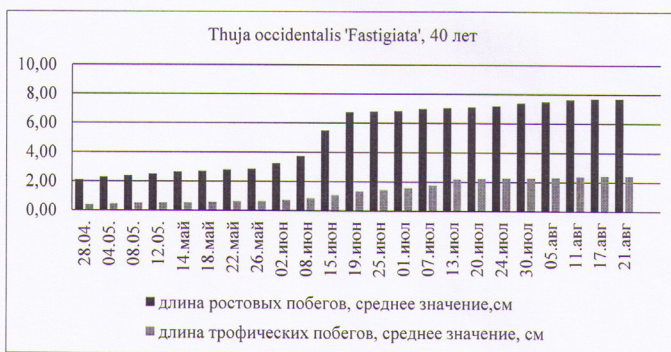


Рис. 3. Влияние экспозиции маточных растений на укореняемость летних черенков садовых форм *Thuja occidentalis*, %.

24,2 °С (рис. 4) на протяжении периода укоренения со второй декады июля до конца августа. Температурные перепады воздуха и субстратов в течение суток колебались в пределах 3,7... 7,8 °С. В субстрате из торфа температура поднималась максимум до 36,5 °С, из песка/торфа – до 38 °С из смеси торфа и песка – до 33 °С, что выше оптимума на 3–8 °С. Температура опускалась минимум до 17 °С : 16,1 °С : 12 °С соответственно. По результатам многолетних наблюдений в период укоренения в среднем температура воздуха выше температуры субстратов минимум на 0,02 °С в двухслойном субстрате с верхним слоем из песка и максимум на 1,5 °С в субстрате из смеси торфа и песка. Лучшие результаты укоренения получены при использовании двухслойного с верхним слоем из песка с температурой 22–24 °С в период укоренения (табл. 1). Отмечено,

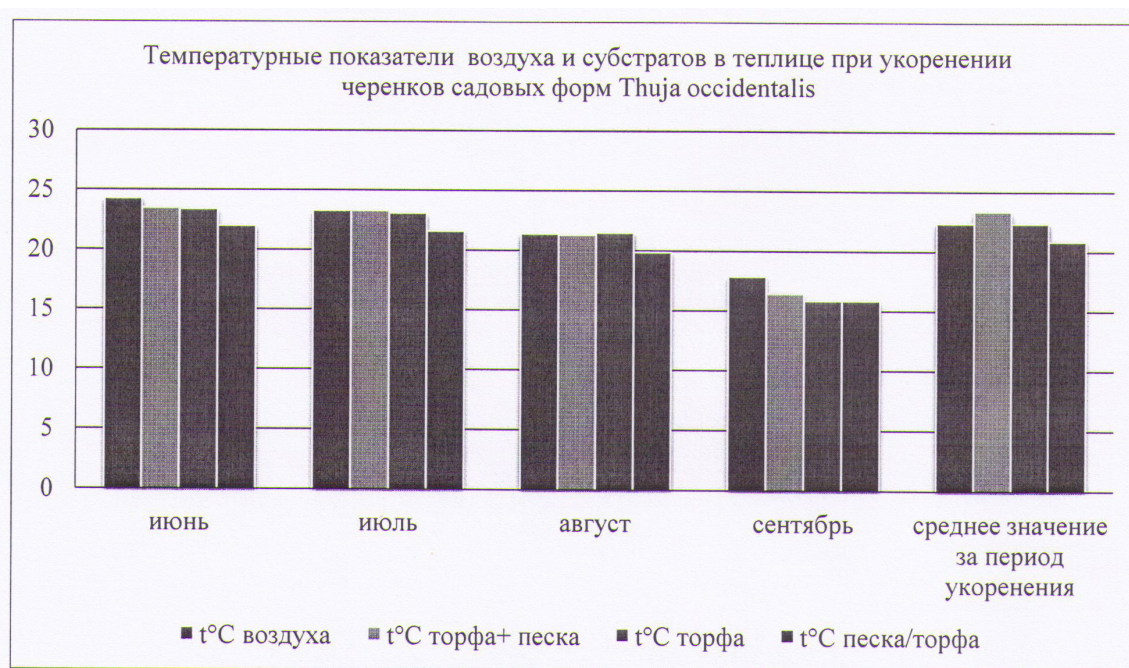


Рис. 4. Динамика линейного роста вегетативных побегов садовых форм *Thuja occidentalis*.

Таблица 1

Результаты укоренения летних черенков садовых форм *Th. occidentalis* в разных типах субстратов

Садовая форма <i>Th. occidentalis</i>	Возраст растений, лет	Укоренение черенков среднее значение, %		
		Торф	Торф : песок 1:1	Двухслойный субстрат: песок/торф
'Albospicata'	14	45	57,1	71,4
'Aurea'	11	30,8	46,2	58,8
'Bodmerii'	12	66,7	55,6	88,9
'Boothii'	11	16,7	25	16,7
'Ellwangeriana aurea'	15	7,1	57,1	69,2
'Ellwangeriana'	16	36,8	26	100
'Ericoides'	12	92,6	88,9	96,4
'Fastigiata'	15	66,7	56,3	88,2
'Filiformis'	16	4,5	75,8	50
'Globosa'	15	20	30	90
'Hoveyi'	15	11,8	43	77,8
'Lutescens'	16	5,6	67,0	35,3
'Recurvata nana'	12	63,2	85	80
'Rosenthalii'	16	31,3	56,3	76,5
'Spiralis'	11	0	0	62,5
'Umbraculifera'	11	57,1	63,6	66,7
'Wagneri'	16	5	15	15

что 88 % изученных форм имеют высокую и хорошую степень укоренения летних черенков. Период укоренения черенков составил 40–70 дней. Пока не найдены оптимальные условия для черенкования форм ‘*Wagnerii*’ и ‘*Boothii*’. Черенки форм ‘*Filiformis*’, ‘*Lutescens*’, ‘*Recurvata nana*’ лучше укореняются в смешанном субстрате торф : песок (1 : 1).

Заключение

В результате проведенных исследований выявлено, что садовые формы *Th. occidentalis* хорошо размножаются вегетативно способом черенкования в климатических условиях лесостепного Приобья с использованием культивационных сооружений. При летнем черенковании высокую степень укоренения черенков показали 13 форм из 17 (76,5 %), особенно формы с ювенильной хвоей (96–100 %). Лучшим субстратом для укоренения черенков следует считать песок с подстиляющим слоем из торфа. Черенки необходимо заготавливать с маточных растений 6–16-летнего возраста, растущих на хорошо освещенных местах.

ЛИТЕРАТУРА

- Встовская Т. Н.** Древесные растения – интродуценты Сибири (*Spiraea – Weigela*) – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 35–36.
- Встовская Т. Н., Коропачинский И. Ю.** Древесные растения Центрального сибирского ботанического сада. – Новосибирск: изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2005. – С. 155–157.
- Глотова И. А., Киселева Т. И.** Интродукция *Thuja occidentalis L.* и современное состояние коллекции ее внутривидовых форм в ЦСБС // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии, 2011. – № 44, ч. VII. – С. 30–36.
- Ермаков Б. С.** Размножение древесных и кустарниковых растений зеленым черенкованием. – Кишинев: Шниинца, 1981. – 222 с.
- Латин П. И., Сиднева С. В.** Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. – М.: Наука, 1973. – С. 767.
- Лучник З. И.** Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае – М.: Колос, 1970. – С. 85–86.
- Морякина В. А., Беляева Т. Н., Баранова А. Л., Прокопьев А. С.** Интродукция декоративных видов растений из различных флористических областей Земного шара в лесной зоне Западной Сибири. // Вестник ТГУ, 2008. – № 310. – С. 184–187.

УДК 502.75:582:581.522.4:582.475.4

Сохранение генофонда кедр сибирского при интродукции в Башкирском Предуралье и на Южном Урале

Gene pool preservation of Siberian stone pine under introduction in Bashkir Cis-Urals and the South Urals

К. В. Путенихина

K. V. Putenikhina

Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, ул. Менделеева, д. 195, корп. 3. г. Уфа, 450080, Республика Башкортостан. E-mail: cat8778@mail.ru

Реферат. В статье кратко охарактеризованы 8 участков лесных культур и групп деревьев кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), являющихся охраняемыми природными территориями Республики Башкортостан или входящих в их состав. Указаны возраст и некоторые таксационные показатели кедр сибирского на этих участках.

Summary. Eight sites of artificial stands and groups of trees of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) which are established as the protected natural territories of the Republic of Bashkortostan or included in their composition are shortly characterized in the paper. The age and some taxation values of Siberian stone pine are given for these sites.

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на территории Республики Башкортостан в пределах Южного Урала и Башкирского Предуралья в естественных сообществах не произрастает. Работы по интродукции кедр в республике проводились с начала XX столетия и особенно активно – в 1950–1970 гг. К началу 1960-х гг. площадь лесных культур кедр составила 170 га, а к середине 1970-х гг. достигла 543 га (Рябчинская, 1961; Хусаинов, 1967). В настоящее время в республике известно около 220 пунктов произрастания кедр сибирского на общей площади 345 га, в том числе лесных культур с преобладанием кедр в составе древостоя – 62 участка на площади 232 га, лесных культур с участием кедр – 44 участка на площади 113 га (Путенихин, Фарушкина, 2009). Таким образом, с середины прошлого века сохранилось более половины общей площади посадок кедр. Сопоставление с другими регионами России показывает (Игнатенко, 1988), что имеющийся «интродукционный генофонд» кедр сибирского в Башкортостане, как по количеству пунктов, так и по занимаемой площади можно считать достаточно солидным.

Все культуры кедр сибирского в таксационных описаниях лесничеств фигурируют как участки особо ценных древесных пород. Однако это еще не гарантирует их полную сохранность. Приведем перечень интродукционных пунктов кедр сибирского в Республике Башкортостан, которые выделены в качестве особо охраняемых природных территорий (Реестр..., 2006) или имеют иной охранный статус (табл.). Наиболее старовозрастные кедр произрастают в горной части Южного Урала – это участок лесных культур близ г. Белорецка, созданный около 1907 г. посадкой трехлетних саженцев (Путенихина, Путенихин, 2015). Деревья начали плодоносить здесь еще в довоенный период (Кучеров, Федорако, 1968). В настоящее время растения достигли крупных размеров (см. табл.), рост их характеризуется III классом бонитета, полнота древостоя составляет 1,13, запас древесины – 463 куб. м/га. Жизненное состояние насаждения в целом оценивается как «здоровое».

Близки к «белорецким» кедрам по возрасту четыре экземпляра, растущие в бывшей д. Андреевке в Башкирском Предуралье; по преданию они посажены примерно в 1904–1905 гг. целой шишкой с семенами (Кучеров и др., 1991; Путенихина, Путенихин, 2015). Деревья хорошо плодоносят, периодически дают достаточно высокие урожаи шишек.

Все остальные пункты, приведенные в таблице, также располагаются на территории Башкирского Предуралья. В Непейцевском дендропарке в г. Уфе представлены кедр, привитые на сосну обыкновенную; посажены они примерно в середине 1950-х гг. (Рябчинская, 1961; Путенихина, Путенихин, 2015). Данный лесоводственный опыт свидетельствует о том, что прививки кедр сибирского на сосну могут быть жизнеспособными в течение длительного времени.

Таблица

Кедр сибирский на охраняемых природных территориях в Республике Башкортостан

ООПТ и другие охраняемые объекты	Биологический возраст, лет	Площадь, га	Состав	Н, м	D, см
Ботанический (лесоводственный) памятник природы «Культуры кедр сибирского в Белорецком районе»	около 111	1,4	10К	23,8	33,6
Ботанический (дендрологический) памятник природы «Группа кедров в бывшей д. Андреевке» в Бирском районе	около 110	-	4 экз. К	14,7	43,8
Ботанический (дендрологический) памятник природы «Непейцевский дендропарк лесной опытной станции» в г. Уфе	около 60	около 0,1	около 20 экз. К, в т. ч. при-витых	14,0	28,0
Ботанический сад-институт Уфимского научного центра Российской академии наук в г. Уфе	74	-	9 экз. К	12,4	30,8
	36	-	3 экз. К	4,6	8,3
	21	0,085	25 экз. К	1,82	1,65
Опытные культуры кедр Юматовского учебно-опытного лесничества в Уфимском районе	55	0,9	10К	15,3	20,1
Ботанический (лесоводственный) памятник природы «Культуры кедр в кв. 19 (выд. 17) Стерлитамакского лесничества» в Стерлитамакском районе	55	0,5	10К	17,4	15,4
Санаторий «Зеленая роща» в г. Уфе	около 54	около 0,2	44 экз. К	11,6	27,8
Южно-Уральский государственный природный заповедник	около 45	-	25 экз. К	16,0	17,0

Примечание. К – кедр сибирский; Н – средняя высота деревьев, D – средний диаметр ствола деревьев.

В Уфимском ботаническом саду, также являющемся особо охраняемой природной территорией, первые кедры были посажены в виде аллеи в 1944 г. трехлетними саженцами (семена были получены из Свердловского ботанического сада и высеяны весной 1941 г.). В настоящее время сохранились девять деревьев, плодоносят они слабо и нерегулярно. На участке хвойных растений (кониферетуме) растут три экземпляра в возрасте около 36 лет; саженцы были получены из Бишиндинского питомника Тумазинского лесхоза Республики Башкортостан. В 2003 г. в честь 70-летнего юбилея Уфимского ботанического сад заложена «Кедровая роща»; закладка произведена девятилетними саженцами, поступившими из лесного питомника Кузинского лесничества Челябинской обл. (Путенихин, 2007). В настоящее время возраст растений на этом участке составил 21 г., первое «плодоношение» отмечено на 17-том году жизни.

Опытные культуры кедр сибирского в Юматовском учебно-опытном лесничестве Уфимского лесхоз-техникума созданы посадкой саженцев в 1961 г. на площади 1 га (Ситдииков, 1997); в настоящий момент их площадь составляет 0,9 га. Участок характеризуется высокой продуктивностью (класс бонитета II, полнота 1,07, запас древесины 229 куб. м/га), здоровым жизненным состоянием. Неплохой урожай шишек (II–III балла по шкале Каппера) отмечен в 2013 г.; всхожесть семян при подзимнем грунтовым посеве составила 68 % (Путенихина, Шигапов, 2014; Путенихина и др., 2016), что свидетельствует о кондиционности семян кедр сибирского в условиях Башкирского Предуралья и возможности их промышленного использования для получения посадочного материала собственной репродукции.

Культуры кедр в Стерлитамакском лесничестве созданы в 1963 г. на площади 0,5 га (Ситдииков, 1997). Участок характеризуется высокими таксационными показателями (см. табл.): класс бонитета II, полнота 1,24, запас древесины 299 куб. м/га. По среднегодовалому годичному приросту деревьев высоту (около 33 см в год) и приросту запаса древесины (5,94 куб. м в год) он, возможно, превосходит все другие посадки кедр в регионе. Кроме того, деревья отличаются хорошей прямизной ствола. Жизненное состояние участка характеризуется как «здоровое».

В Уфимском санатории «Зеленая роща», относящемся к такой категории охраняемых природных территорий как «лечебно-оздоровительные местности и курорты», произрастают 44 дерева. Большинство

растений характеризуются здоровым жизненным состоянием и высокой декоративностью; обильный урожай шишек зафиксирован в 2007 г.

Наконец, группа кедров примерно 45-летнего возраста имеется в Южно-Уральском государственном природном заповеднике; жизненное состояние деревьев хорошее.

Приведенные сведения показывают, что на территории Республики Башкортостан законодательно охраняется несколько участков кедров сибирского. Однако для более полного сохранения генофонда кедров в республике в качестве ООПТ могут быть выделены и другие ценные объекты данного вида-интродуцента.

ЛИТЕРАТУРА

Игнатенко М. М. Сибирский кедр (биология, интродукция, культура). – М.: Наука, 1988. – 160 с.

Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галева А. Х. Ботанические памятники природы Башкирии. – Уфа, 1991. – 144 с.

Кучеров Е. В., Федорако Б. И. Семенная продуктивность культур кедров сибирского (*Pinus sibirica*) на Южном Урале // Вопросы биологии семенного размножения: Учен. зап. Ульяновск. педагог. ин-та. – Ульяновск, 1968. – Т. XXIII, вып. 3. – С. 213–217.

Путенихин В. П. Цивилизация деревьев. Научно-популярные очерки о природе. – Уфа: Информреклама, 2007. – 140 с.

Путенихин В. П., Фарукишина Г. Г. Генофонд кедров сибирского в Республике Башкортостан // Вестн. Оренб. гос. ун-та, 2009. – Спец. вып. – С. 151–153.

Путенихина К. В., Путенихин В. П. История интродукции кедров сибирского в Башкирии (вторая половина XIX – первая половина XX века) // История ботаники в России: Сб. статей участников Междунар. науч. конф. (14–17 сентября 2015 г., Тольятти). – Тольятти, 2015. – Т. 3. – С. 140–146.

Путенихина К. В., Шигапов З. Х. Качество семян *Pinus sibirica* Du Roi в условиях интродукции в Башкирском Предуралье // Изв. Уфимск. науч. центра РАН, 2014. – № 3. – С. 102–107.

Путенихина К. В., Шигапов З. Х., Путенихин В. П. Всхожесть семян кедров сибирского при интродукции в Башкирском Предуралье // Лесоведение, 2016. – № 2. – С. 107–114.

Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан / Отв. ред. Б. М. Миркин. – Уфа: Гилем, 2006. – 414 с.

Рябчинская В. В. Кедр сибирский в Башкирии // Тр. Башкирской лесной опытной станции. 1960 г. – Уфа: Башкир. книж. изд-во, 1961. – Вып. V. – С. 205–216.

Ситдиков Р. Г. Лесовыращивание на Южном Урале. – Уфа: Гилем, 1997. – 251 с.

Хусаинов Ф. Г. О разведении кедров сибирского в лесостепном Башкирском Предуралье // Интродукция и селекция растений на Урале. IV. Проблемы акклиматизации: Тр. Ин-та экол. растений и животных Урал. фил. АН СССР. – Свердловск, 1967. – Вып. 54. – С. 239–242.

УДК 581.9(58.084+581.522.4)

Результаты интродукции дендрофлоры Южной Сибири и Монголии в дендрологическом саду ВГМХА имени Н.В. Верещагина

The results of the introduction of dendroflora of the South Siberia and Mongolia in the dendrological garden VGMHA named after N.V. Vereshchagin

И. В. Евдокимов¹, С. А. Корчагов¹, Е. Б. Карбасникова¹, М. М. Андропова²

I. V. Evdokimov, S. A. Korchagov, E. B. Karbasnikova, Andronova M. M.

¹Вологодская государственная молочнохозяйственная академия им. Н.В. Верещагина,
ул. Панкратова, 9а, Вологда-Молочное, 160555, e-mail: Igorevd1@rambler.ru

²Вологодский институт права и экономики ФСИН России, ул. Щетинина, г. Вологда, 160002, e-mail: mary1969@ya.ru

Реферат. В статье представлены результаты интродукции видов древесно-кустарниковой растительности из регионов Южной Сибири и Монголии в дендрологическом саду Вологодской государственной молочно-хозяйственной академии. Общее количество видов-интродуцентов из Южной Сибири и Монголии, высаженных в дендросаду в разное время составляет 20, из них выпало – 3. Основная причина – изменившиеся климатические условия произрастания видов.

Summary. The article presents the results of the introduction of species of trees and shrubs of the region of the Southern Siberia and Mongolia in the dendrological garden of Vologda State Dairy Farming Academy named after N.V. Vereshchagin. The total number of introduced species designated areas planted in dendrogarden at different times is 20, among them fell – 3. The main reason is the changed climatic types of growing conditions.

Введение

Проблемы повышения экологической роли зеленых насаждений, их ресурсного потенциала, сохранения и увеличения биоразнообразия, в последнее время приобретают все большее значение.

Интродукции древесно-кустарниковых растений уделялось и уделяется в настоящее время огромное внимание (Нилов, 1981; Малаховец и др., 2002; Бабич и др., 2008). Авторы сходятся во мнении, что введение в культуру интродуцированных древесно-кустарниковых растений, отличающихся повышенным ростом, репродуктивной способностью, санитарно-гигиенической ролью, декоративностью и устойчивостью будет способствовать улучшению комфортности проживания людей в населенных пунктах.

Исследование интродуцентов в условиях дендрологического сада авторы рассматривают как один из этапов акклиматизации и дальнейшего их внедрения в городские и защитные насаждения. Характер внедрения, в свою очередь, определяется целым комплексом природных, экономических и социальных условий региона.

Природные условия Вологодской области разнообразны, но в силу суровых климатических и почвенно-грунтовых условий естественный видовой состав дендрофлоры таежных лесов ограничен. Основными лесообразующими породами являются семь видов деревьев: ель (обыкновенная и сибирская), сосна обыкновенная, береза (повислая и пушистая), осина, ольха серая. В лесах Вологодской области еще можно встретить лиственницы сибирскую и Сукачева, пихту сибирскую и сосну кедровую сибирскую, которые заходят на территорию области с севера и востока, или произрастают в культуре. Такие породы как ольха (серая и черная), древовидные ивы, рябина, черемуха входят в состав второго яруса древостоев. Липа мелколистная, дуб черешчатый, клен остролистный, вязы (гладкий и шершавый) – редкие древесные породы для лесов области, многие из которых занесены в региональную Красную книгу. Количество видов кустарников в лесах области небольшое и составляет 28–32 (Леса..., 1999). Ассортимент дендрофлоры, используемый в озеленении населенных пунктов Вологодской области и представленный в основном таежными породами деревьев и кустарников, можно охарактеризовать как скудный.

Работы по интродукции инорайонных видов деревьев и кустарников преследуют решение задачи расширения перечня пород для зеленого строительства урбанизированных территорий, создания наиболее комфортных условий для проживания населения.

Обсуждение

Дендрологический сад Вологодской государственной молочнохозяйственной академии им. Н. В. Верещагина (далее – ВГМХА) расположен в южной части Вологодской области, в 15 км от г. Вологды. Дендросад находится в подзоне южной тайги.

Площадь дендрологического сада составляет 12,5 га. Закладка дендросада состоялась осенью 1999 г. К настоящему моменту высажено более 10000 растений местной и инорайонной флоры.

Климат района расположения дендросада умеренно-континентальный с умеренно-теплым летом и холодной зимой. Средняя годовая температура воздуха составляет +2,2 °С. Продолжительность вегетационного периода – 150 дней (с 1 мая по 1 октября). Наиболее низкие температуры приходятся на период с декабря по февраль. Самым холодным месяцем является январь (–11,7 °С). Среднегодовое количество атмосферных осадков на территории района – 595 мм (Агроклиматические..., 1972).

Снежный покров держится в среднем 166 дней. Устойчивый снежный покров устанавливается в середине ноября и укрывает землю на 165–170 дней. Средняя глубина составляет $73,6 \pm 4,7$ см. Период снеготаяния заканчивается в конце апреля – начале мая (Агроклиматические..., 1972).

Неблагоприятное воздействие на рост и развитие древесно-кустарниковой растительности (побитие молодых побегов и цветов, искривление побегов, многовершинность) оказывают поздние весенние и ранние осенние заморозки. Для условий Вологодского района в весенне-летний период характерно понижение температуры в середине и в конце мая, начале июня.

Влажные циклонные ветры создают летом дождливую, прохладную погоду, а зимой – пасмурную, теплую, нередко с оттепелями. Рельеф территории дендросада – пологий склон, где разница высотных отметок не превышает 11 м. Почвенный покров Вологодского района очень пестр. Влажный климат и преобладание хвойных лесов определяют развитие почв по подзолистому типу, который характерен и для территории дендросада.

Таким образом, сложившиеся естественные условия не препятствуют проведению работ по интродукции и выращиванию древесных и кустарниковых растений.

Планомерная интродукция в дендросаде ВГМХА ведется с 2003 г., с закладки гряд посевного и школьного отделений. Коллекция произрастающих видов ежегодно пополняется.

В настоящее время коллекция дендросада насчитывает более 200 видов растений, которые относятся к 69 родам и 33 семействам. В таблице 1 дана характеристика видов дендропарка ВГМХА, естественно встречающихся в Южной Сибири, Монголии и сопредельных государствах.

В ходе изучения интродуцентов проведён учёт растений, произрастающих в посевном и школьном отделениях, экспозициях дендросада, выявлено общее количество видов, число экземпляров, общее состояние, а также произведен учёт периодов облиствения и цветения растений (табл. 2).

Облиствение большинства растений приходится на май. Первой среди интродуцентов облиствуется сибирка гладкая. Цветения в посевном отделении не наблюдается, в силу молодого возраста растений. Исключением является курильский чай кустарниковый, который иногда зацветает к осени второго года жизни.

В силу ряда причин приживаются не все растения. Виды: рододендрон золотистый, рододендрон остроконечный, сосна кедровая стланиковая – выпали в разные годы. Отпад происходит по множеству причин на разных этапах роста и развития. К основной причине следует отнести температурный режим, который характеризуется чередованием низких температур зимой и резких оттепелей. Сильно ослабляют растения ранне-осенние и поздне-весенние заморозки (они возможны до 20 июня). Также имеет влияние толщина снежного покрова и продолжительность зимнего периода, долгое влажное состояние погоды осенью и сухое лето, солнечные ожоги и пр.

Накопленный опыт интродукции деревьев и кустарников в дендропарке ВГМХА и дендросадах соседних регионов (Архангельской области – СевНИИЛХ и С(А)ФУ; Республики Коми – Ботанический сад Института биологии Коми научного центра УрО РАН; Республики Карелия – Дендрологический сад ПетргУ) является научной основой обогащения дендрофлоры Вологодской области и улучшения ее биоразнообразия, что учитывалось при составлении списка рекомендуемых для озеленения Вологодской области видов древесно-кустарниковой растительности. В этот перечень в том числе входят: пихта сибирская, яблоня ягодная, боярышник кроваво-красный, боярышник даурский, карагана древовидная. Рекомендуемые для озеленения растения-интродуценты показали хорошую устойчивость к неблагоприятным факторам среды, хорошую морозостойкость.

Таблица 1

Представленность древесных пород Южной Сибири и Монголии в дендропарке ВГМХА

Название вида (русское, латинское)	Количество, экз.	Примечание
Клён приречный – <i>Acer ginnala</i> Maxim.	130	Экспозиция. Ежегодно подмерзает. Плодоносит
Берёза Эрмана (камменная) – <i>Betula ermanii</i> Cham.	50	Школа, экспозиция
Карагана древовидная (акация желтая) – <i>Caragana arborescens</i> Lam.	25	Экспозиция, школа. Плодоносит
Карагана кустарниковидная – <i>Caragana fruticosa</i> (Pall.) Bess.	89	Школа. Плодоносит
Ель сибирская – <i>Picea obovata</i> Ledeb.	3	Школа
Лиственница сибирская – <i>Larix sibirica</i> Ledeb.		Аллеи посадки. Плодоносит
Пихта сибирская – <i>Abies sibirica</i> Ledeb.	15	Школа, экспозиция
Сосна кедровая сибирская, (кедровая сосна сибирская, кедр сибирский) – <i>Pinus sibirica</i> du Tour	72	Посевное и школьное отделения, аллеи посадки, экспозиция
Боярышник даурский – <i>Crataegus dahurica</i> Koehne ex С.К. Schneid.	92	Школа
Боярышник кроваво-красный – <i>Crataegus sanguinea</i> Pall.	5	Школа
Яблоня ягодная – <i>Malus baccata</i> (L.) Borkh.	25	Школа
Лапчатник кустарниковый (курильский чай кустарниковый, пятилистник кустарниковый) – <i>Dasiphora fruticosa</i> (L.) Rydb. (= <i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O. Schwarz)	6	Школа. Цветет и плодоносит
Рябинник рябинолистный – <i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A. Br.	8	Экспозиция. Цветет и плодоносит
Спирея средняя – <i>Spiraea media</i> F. Schmidt	29	Школа
Спирея иволистная – <i>Spiraea salicifolia</i> L.	30	Школа. Цветет и плодоносит
Сибирка гладкая (алтайская) – <i>Sibiraea laevigata</i> (L.) Maxim. (<i>S. altaiensis</i> (Laxm.) Schneider)	25	Школа, экспозиция. Цветет, плодоносит
Сосна обыкновенная форма ангарская – <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>angarica</i>	50	Школа

Таблица 2

Сроки облиствения и цветения растений

Название вида	Дата (число, месяц)	
	облиствения	цветения
Боярышник даурский	10.05	нет
Карагана древовидная	15.05	5.06
Карагана кустарниковидная	13.05	5.06
Лапчатник кустарниковый	10.05	нет
Сибирка гладкая (алтайская)	05.05	31.05
Спирея иволистная	10.05	10.06
Спирея средняя	15.05	10.06
Яблоня ягодная	10.05	нет

Заключение. Исследованиями установлено, что 15 % видов, высаженных в разное время в дендропарке, выпали по причине изменившихся климатических условий, отличающихся от условий естественного ареала. Сохранность интродуцентов, ареалом распространения которых является Южная Сибирь, Монголия и ряд сопредельных государств, составляет 85 %. Выращивание интродуцентов в открытом грунте не всегда гарантирует хорошую приживаемость растений и их дальнейший рост, целесообразней выращивать интродуцированные виды в закрытом грунте, особенно в первые годы жизни.

Таким образом, инвентаризация древесно-кустарниковой флоры, наблюдения за сезонным ростом и развитием растений дают возможность оценить перспективы внедрения интродуцированных пород в зеленое хозяйство населенных пунктов Вологодской области.

ЛИТЕРАТУРА

- Нилов В. Н.** Рекомендации по ассортименту древесных растений для озеленения городов и поселков. – Архангельск: АИЛ и ЛХ, 1981. – 19 с.
- Малаховец П. М., Тисова В. А.** Декоративные деревья и кустарники на Севере. – Архангельск: АГТУ, 2002. – 108 с.
- Дроздов И. И., Дроздов Ю. И.** Лесная интродукция: учебное пособие для вузов. – М.: МГУЛ, 2002. – 134 с.
- Бабич Н. А., Залывская О. С., Травникова Г. И.** Интродуценты в зеленом строительстве северных городов. – Архангельск: АГТУ, 2008. – 143 с.
- Леса земли Вологодской. – Вологда: Легия, 1999. – С. 140–150.
- Агроклиматические ресурсы Вологодской области. – Л.: Гидрометеоиздат, 1972. – 192 с.

УДК 581.16: 582.579.2

Первичные результаты семенного размножения некоторых представителей рода *Iris* L.

Primary results of seed breeding of some species of the genus *Iris* L.

А. А. Реут, Л. Н. Миронова

A. A. Reut, L. N. Mironova

Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, ул. Менделеева, д. 195, корп. 3,
г. Уфа, Республика Башкортостан, 450080. E-mail: cvetok.79@mail.ru

Реферат. Проведено сравнительное изучение влияния современных регуляторов роста растений «Biodux», «Крепыш», «НВ-101», «К-Humate-Na & mineral» на всхожесть семян, рост и развитие представителей рода *Iris* L. (*I. brevicaulis* Raf., *I. ensata* Thunb., *I. spuria* L., *I. prismatica* Pursh, *I. sogdiana* Bunge., *I. carthaliniae* Fomin). Отмечено положительное влияние препаратов в условиях защищенного грунта. Выявлено, что самым результативным по положительному влиянию на прорастание семян оказался «Biodux». Он повысил всхожесть у *I. brevicaulis*, *I. ensata*, *I. spuria*, *I. prismatica*, *I. sogdiana* в 1,1–4,1 раза. По биоморфологическим показателям наиболее эффективными оказались препараты «К-Humate-Na & mineral» и «Крепыш». Они увеличили высоту растений в 1,1–3,6 раза; количество листьев в 1,3–2,0; ширину листа в 1,2–2,5. Самыми восприимчивыми к данным регуляторам были *I. brevicaulis*, *I. sogdiana* и *I. carthaliniae*.

Summary. The comparative study of the impact of modern plant growth regulators (hereinafter PGR) “Biodux”, “Fortress”, “NB-101”, “K-Humate-Na & mineral” on germination, growth and development of *Iris* L. species (*I. brevicaulis* Raf., *I. ensata* Thunb., *I. spuria* L., *I. prismatica* Pursh, *I. sogdiana* Bunge., *I. carthaliniae* Fomin). The positive impact of PGR on irises in a protected ground was noted. It was revealed that the “Biodux” was most productive on the germination of seeds. It raised germination of *I. brevicaulis*, *I. ensata*, *I. spuria*, *I. prismatica*, *I. sogdiana* in 1.1–4.1 times. According to the biomorphological indices preparations “K-Humate-Na & mineral” and “Fortress” were the most effective. They increased plant height in 1.1–3.6 times; number of leaves – in 1.3–2.0; width of the sheet – in 1.2–2.5 times. *I. brevicaulis*, *I. sogdiana* and *I. carthaliniae* were most susceptible to these regulators.

Семеноведение интродуцентов оказывает существенную помощь при изучении общих закономерностей адаптации растений к новым климатическим условиям. Определение наилучших условий при хранении и посеве семян, а также разработка методов предпосевной подготовки покоящихся семян имеют очень большое значение для интродукции. Исследования проводятся либо путем наблюдения в природе, либо путем создания искусственных, контролируемых условий, то есть в опыте (Миронова и др., 2013). Семена ириса характеризуются замедленным прорастанием. По данным ряда авторов, семена ириса садового при посеве осенью в грунт не дают всходов к весне следующего года или прорастают в первую весну не более чем на 5–10 % (Реут, Миронова, 2015). Основная масса семян продолжает пребывать в покоящемся состоянии и процесс прорастания растягивается на несколько лет (Миронова, Реут, 2014).

Литературные данные по проращиванию семян видов ириса немногочисленные, у большинства видов вопросы семенного размножения изучены слабо. В «Справочнике по проращиванию покоящихся семян» М. Г. Николаевой, М. В. Разумовой и В. Н. Гладковой (1985) описаны пути преодоления покоя семян только у девяти видов ирисов. Авторы отмечают, что все изученные семена ирисов обладают морфофизиологическим покоем; недоразвитие зародыша ирисов осложняется физиологическим механизмом торможения (ФМТ). Устранение ФМТ происходит под воздействием низких температур (Реут, Миронова, 2014а).

В связи с вышеизложенным, целью данной работы было выявление особенностей прорастания семян видов и сортов ирисов в условиях лесостепной зоны Башкирского Предуралья при осеннем посеве в открытый и защищенный грунт.

Особенности прорастания семян изучали у 14 видов рода *Iris* (*I. gigantea* Carriere., *I. aphylla* L., *I. reichenbachii* Neuff., *I. pseudanatha* Galushko, *I. graminea* L., *I. pumila* L., включен в Красную книгу России (2008), *I. lactea* Pall., *I. halophila* Pall., *I. delavayi* Micheli, *I. hexagona* Walt., *I. hungarica* Walld., *I. pallida* Lam.,

I. sikkimensis Dykes, *I. spuria* L.) и 2 сортов (*I. versicolor* L. cv. Lavander, *I. versicolor* L. cv. Between the Lines). Семена были получены по Международному обменному фонду (делектус) из Ботанического сада г. Самары.

Опыт по прорастанию семян был поставлен в условиях открытого (опытные участки) и защищенного грунта (производственная теплица) на базе Ботанического сада-института УНЦ РАН в 2014–2015 гг. Семена высевали в третьей декаде сентября на глубину 2 см по 30 шт. в трехкратной повторности на однородных солнечных участках по схеме 5 x 15 см в открытом грунте и в посевные ящики (почвенный субстрат) в условиях теплицы. Уход заключался в удалении сорняков, рыхлении междурядий. По мере необходимости проводили полив. Всхожесть семян определяли по числу всходов, процент всхожести – по отношению нормально проросших семян к их общему количеству. Через месяц после всходов определяли ростовые параметры – высоту растения, ширину и количество листьев. Названия видов приведены в соответствии с современной номенклатурой (Реут, Миронова, 2014б).

В результате опыта было выявлено, что у четырех видов (*I. aphylla*, *I. hungarica*, *I. pallida*, *I. reichenbachii*) семена проросли только в условиях открытого грунта, причем всхожесть была невысокой – от 3 до 30 %. Вероятно, что режим стратификации семян у данных видов наиболее глубокий и сложный. Максимальная всхожесть наблюдалась у *I. pallida* (30 %) (табл. 1). У трех видов (*I. graminea*, *I. pseudanatha*, *I. spuria*) семена взошли только в условиях защищенного грунта, всхожесть составила от 26 до 54 %. Возможно, это говорит о том, что у данных видов покой семян самый слабый. Максимальная всхожесть наблюдалась у *I. spuria* (54 %). У оставшихся девяти таксонов семена взошли как в открытом, так и в защищенном грунте. Среди них у четырех видов (*I. delavayi*, *I. _acteal_n*, *I. halophila*, *I. sikkimensis*) в условиях защищенного грунта процент всхожести семян был в 1,5–2,7 раза больше, чем в открытом грунте. Кроме того, показатели высоты растений также увеличились в среднем в 1,2 раза. Максимальная всхожесть семян в данном случае наблюдалась у *I. halophila* (90 %). У четырех таксонов (*I. _acteal*, *I. pumila*, *I. versicolor* cv. Lavander, *I. versicolor* cv. Between the Lines) семена взошли в условиях открытого грунта в 2,5–4,3 раза больше, чем в условиях теплицы. Возможно, семенам данных таксонов для выхода из покоя достаточно охлаждения в течение одного зимнего периода. Максимальная всхожесть семян в данном случае наблюдалась у *I. _acteal* (70 %). У *I. hexagona* всхожесть семян в открытом и защищенном грунте оказалась равной и составила 80 % (табл. 1).

Таблица 1

Всхожесть семян представителей рода *Iris* L.

Виды	Условия							
	теплица				открытый грунт			
	всхожесть, %	высота растения, см	кол-во листьев, шт.	ширина листьев, мм	всхожесть, %	высота растения, см	кол-во листьев, шт.	ширина листьев, мм
<i>I. aphylla</i>	-	-	-	-	5	10,0 ± 0,3	3	5,0 ± 0,1
<i>I. delavayi</i>	75	16,0 ± 0,5	3	7,0 ± 0,2	45	14,0 ± 0,4	3	6,0 ± 0,2
<i>I. gigantea</i>	78	14,0 ± 0,4	4	6,0 ± 0,2	29	12,0 ± 0,4	3	6,0 ± 0,2
<i>I. graminea</i>	26	3,5 ± 0,1	3	1,0 ± 0,1	-	-	-	-
<i>I. halophila</i>	90	18,0 ± 0,5	3	7,0 ± 0,2	47	15,0 ± 0,4	3	5,0 ± 0,1
<i>I. hexagona</i>	80	13,0 ± 0,3	4	3,0 ± 0,1	80	12,0 ± 0,4	3	2,0 ± 0,1
<i>I. hungarica</i>	-	-	-	-	3	10,0 ± 0,3	3	4,0 ± 0,1
<i>I. lactea</i>	28	8,0 ± 0,2	3	3,0 ± 0,1	70	12,0 ± 0,4	4	5,0 ± 0,1
<i>I. pallida</i>	-	-	-	-	30	13,0 ± 0,3	3	3,0 ± 0,1
<i>I. pseudanatha</i>	46	20,0 ± 0,6	4	2,0 ± 0,1	-	-	-	-
<i>I. pumila</i>	9	11,0 ± 0,3	8	8,0 ± 0,2	27	10,0 ± 0,3	6	6,0 ± 0,2
<i>I. reichenbachii</i>	-	-	-	-	5	14,0 ± 0,4	4	3,0 ± 0,1
<i>I. sikkimensis</i>	75	7,0 ± 0,2	4	3,0 ± 0,1	50	8,0 ± 0,2	4	4,0 ± 0,1
<i>I. spuria</i>	54	12,0 ± 0,4	6	1,0 ± 0,1	-	-	-	-
<i>I. versicolor</i> cv. Lavander	2	35,0 ± 1,1	6	6,0 ± 0,2	5	23,0 ± 0,6	5	5,0 ± 0,1
<i>I. versicolor</i> cv. Between the Lines	3	14,0 ± 0,4	4	3,0 ± 0,1	13	15,0 ± 0,5	4	4,0 ± 0,1

Также были проведены дополнительные опыты по изучению влияния современных регуляторов роста растений (PPP) на всхожесть семян и морфометрические параметры некоторых представителей рода *Iris* L.

Исследования проводили в 2014–2015 гг. на базе Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН. Объектами исследования являлись шесть видов *Iris* (*I. brevicaulis* Raf., *I. ensata* Thunb., включен в Красную книгу России (2008), *I. spuria* L., *I. prismatica* Pursh, *I. carthaliniae* Fomin, *I. sogdiana* Bunge.).

Осенью 2014 г. (третья декада ноября) семена высевали в посадочные ящики (почвенный субстрат) в условиях защищенного грунта (производственная теплица). Предпосевную обработку семян проводили путем их замачивания в растворах PPP при комнатной температуре по следующей схеме: 1) «*Biodux*» (действующее вещество – арахидоновая кислота, 0,3 г/л); норма расхода – 1,0 мл на 10 л воды, замачивание семян на 10 ч; 2) «К-Humate-Na & mineral» (комплекс органических кислот и витаминов – не менее 80 г/дм³; калийные и натриевые соли гуминовых кислот – не менее 60 г/дм³); норма расхода – 2,5 мл на 100 мл воды, замачивание на 12 ч; 3) «Крепыш» (д. в. – N – 0,3 %; P – 0,2 %; K – 0,5 %; гуматы – 1 %); норма расхода – 5 мл на 1 л воды, замачивание на 24 ч; 4) «НВ-101» (д. в. – смесь вытяжек растительных компонентов японского кедр, кипариса, сосны и платана; минеральный состав: натрий – 155,3 мг/л, кальций – 125 мг/л, железо – 6,8 мг/л, магний – 12,5 мг/л, кремний – 28 мг/л); норма расхода – 2 капли на 1 л воды, замачивание на 12 ч; 5) контроль (водопроводная вода).

Для каждого варианта опыта отбиралось по 100 шт. семян. Посев производили строчками в ящики, располагая их через 5 см. Глубина заделки семян 2 см. В качестве контроля высевали семена, не подвергавшиеся предпосевной обработке стимуляторами роста. Весной 2015 г. по каждому варианту определяли всхожесть семян. К концу вегетационного сезона у 25 сеянцев каждого вида ириса измеряли высоту растений, ширину и количество листьев (табл. 2).

Таблица 2

Влияние регуляторов роста на всхожесть семян и биоморфологические показатели видов рода *Iris*

Параметры	Варианты опыта				
	контроль	<i>Biodux</i>	К-Humate	Крепыш	НВ-101
<i>Iris brevicaulis</i>					
Всходы, %	8	33	17	17	17
Высота растения, см	19,0 ± 0,6	35,0 ± 1,1	25,0 ± 0,7	22,0 ± 0,6	21,0 ± 0,6
Ширина листьев, мм	3,0 ± 0,1	5,0 ± 0,1	8,0 ± 0,2	3,0 ± 0,1	4,0 ± 0,1
<i>Iris ensata</i>					
Всходы, %	80	84	88	94	70
Высота растения, см	15,0 ± 0,4	15,0 ± 0,4	17,0 ± 0,5	18,0 ± 0,5	14,0 ± 0,4
Ширина листьев, мм	5,0 ± 0,1	6,0 ± 0,2	6,0 ± 0,2	8,0 ± 0,2	6,0 ± 0,2
<i>Iris spuria</i>					
Всходы, %	57	91	75	48	38
Высота растения, см	10,0 ± 0,3	18,0 ± 0,5	17,0 ± 0,5	18,0 ± 0,5	13,0 ± 0,4
Ширина листьев, мм	2,0 ± 0,1	2,0 ± 0,1	2,0 ± 0,1	3,0 ± 0,1	3,0 ± 0,1
<i>Iris prismatica</i>					
Всходы, %	44	46	32	44	60
Высота растения, см	16,0 ± 0,4	10,0 ± 0,3	12,0 ± 0,3	13,0 ± 0,4	14,0 ± 0,4
Ширина листьев, мм	5,0 ± 0,1	5,0 ± 0,1	6,0 ± 0,2	6,0 ± 0,2	7,0 ± 0,2
<i>Iris carthaliniae</i>					
Всходы, %	90	80	90	90	80
Высота растения, см	15,0 ± 0,4	22,0 ± 0,6	35,0 ± 1,1	23,0 ± 0,6	22,0 ± 0,6
Ширина листьев, мм	3,0 ± 0,1	3,0 ± 0,1	5,0 ± 0,1	5,0 ± 0,1	3,0 ± 0,1
<i>Iris sogdiana</i>					
Всходы, %	67	88	88	100	75
Высота растения, мм	11,0 ± 0,3	15,0 ± 0,4	40,0 ± 1,2	17,0 ± 0,5	12,0 ± 0,3
Ширина листьев, см	2,0 ± 0,1	2,0 ± 0,1	5,0 ± 0,1	2,0 ± 0,1	2,0 ± 0,1

В результате опытов было выявлено, что на всхожесть семян большинства видов ириса все изученные регуляторы роста оказали положительное влияние. Только для семян *I. carthaliniae* применение PPP не

дало ощутимых результатов. Самым эффективным препаратом оказался «*Biodux*», он повысил всхожесть у пяти видов ириса в 1,1–4,1 раза. Самым восприимчивым стал *I. brevicaulis*: всхожесть семян увеличилась в 4,1 раза по сравнению с контролем (табл. 2).

На показатель высота растения все изученные регуляторы роста тоже оказали положительное влияние, кроме *I. prismatica*. Самыми результативными препаратами оказались «К-Нумате» и «Крепыш». Они увеличили высоту растений у пяти видов ириса в 1,1–3,6 раза. Самыми восприимчивыми стали *I. sogdiana* и *I. carthaliniae*: высота растений увеличилась в 3,6 и 2,3 раза соответственно по сравнению с контролем.

На показатель количество листьев все препараты повлияли положительно. Наиболее эффективным регулятором роста оказался «Крепыш». Он увеличил количество листьев у всех шести видов ириса в 1,3–2 раза. Самым восприимчивым стал *I. sogdiana*: количество листьев увеличилось в 2 раза по сравнению с контролем. На показатель ширина листьев все изученные регуляторы роста оказали положительное влияние. Самым результативным препаратом стал «К-Нумате». Он увеличил ширину листа у пяти видов ириса в 1,2–2,5 раза. Самым восприимчивым стал *I. brevicaulis*: ширина листа увеличилась в 2,6 раза по сравнению с контролем.

Таким образом, для выращивания ирисов в лесостепной зоне Башкирского Предуралья можно использовать любой из испытанных способов посева, однако для получения большего количества посадочного материала необходимо учитывать, что всхожесть семян у разных таксонов неодинакова. Для каждого вида необходим подбор индивидуальных способов посева.

Кроме того, отмечено положительное влияние регуляторов роста растений на всхожесть семян и на некоторые биоморфологические показатели ирисов. Выявлено, что самым результативным по влиянию на всхожесть семян оказался «*Biodux*», он повысил всхожесть у пяти видов ириса (*I. brevicaulis*, *I. ensata*, *I. spuria*, *I. prismatica*, *I. sogdiana*) в 1,1–4,1 раза. По влиянию на биоморфологические показатели, такие как высота растения, количество и ширина листьев, наиболее эффективными оказались препараты «К-Нумате» и «Крепыш». Они увеличили высоту растений в 1,1–3,6; количество листьев в 1,3–2; ширину листа в 1,2–2,5 раза.

ЛИТЕРАТУРА

Миронова Л. Н., Реут А. А. Повышение продуктивности представителей рода *Iris* L. при интродукции в Башкирии // Актуальность идей В. Н. Хитрово в исследовании биоразнообразия России: Сб. ст. по мат-м Всерос. науч. конф. с междунар. уч-м (18–20 сентября 2014 г., Орел). – Орел, 2014. – С. 226–229.

Миронова Л. Н., Реут А. А., Шайбаков А. Ф., Юлбарисова Р. Р. Изучение влияния препарата *Biodux* на продуктивность некоторых цветочно-декоративных растений // Современное садоводство, 2013. – № 3 (7). – С. 138–143.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л.: Наука, 1985. – С. 177–178.

Реут А. А., Миронова Л. Н. Влияние ФАВ на всхожесть семян декоративных растений // Наука и образование в XXI веке: Сб. науч. тр. по мат-м Междунар. науч.-практ. конф.: в 5 частях (30 января 2015 г., Москва). – М.: ООО «АР-Консалт», 2015. – С. 32–33.

Реут А. А., Миронова Л. Н. К вопросу повышения продуктивности представителей рода *Iris* L. при культивировании в Башкирском Предуралье // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского, 2014а. – № 3–3. – С. 101–104.

Реут А. А., Миронова Л. Н. Результаты изучения влияния препарата *Biodux* на некоторых представителей рода *Iris* L. // Экологический мониторинг и биоразнообразии, 2014б. – № 1 (9). – С. 26–28.

УДК 581.522.4+712.25:582.736(571.14)

Сибирские караганы (*Caragana* Fabr.): опыт интродукции и перспективы использования в озеленении Новосибирска

Siberian pea shrubs (*Caragana* Fabr.): experience of introduction and prospects of use in urban plantings in Novosibirsk

Л. Н. Чиндяева, Т. И. Киселева

L. N. Chindyayeva, T. I. Kiseleva

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск, 630090
E-mail: lnikh@yandex.ru, tk552008@yandex.ru

Реферат. Проанализирован опыт интродукции сибирских видов рода *Caragana* Fabr. в Центральном сибирском ботаническом саду в Новосибирске. Выявлена встречаемость караган на объектах городского озеленения, проведена оценка жизненного состояния и устойчивости растений с учетом особенностей роста, долговечности и возобновления. Исследованы качество семян и способы вегетативного размножения видов и форм *Caragana* в местных условиях, дана оценка перспективности видов для озеленения и фитомелиорации среды крупного сибирского города.

Summary. Experience of introduction of Siberian species of the genus *Caragana* Fabr. in Central Siberian Botanical Garden in Novosibirsk has been analyzed. Occurrence of pea shrubs in urban plantings was revealed, vitality state and plant stability taking into account growth, longevity and renewal patterns were assessed. Seed quality and methods of vegetative propagation of *Caragana* species and forms in local conditions were studied, prospects of species for greening and phytomelioration of the environment of the Siberian city were evaluated.

В Сибири естественно произрастает восемь видов из рода *Caragana* Fabr. (*C. arborescens* Lam., *C. frutex* (L.) C. Koch., *C. bungei* Ledeb., *C. jubata* (Pall.) Poir., *C. microphylla* (Pall.) Lam., *C. pygmaea* (L.) DC., *C. spinosa* (L.) DC. и *C. stenophylla* Pojark.), они распространены преимущественно в южной части региона, некоторые занимают обширные пространства степной зоны, участвуют в регуляции гидрологического режима, выполняют почвозащитные функции (Деревья и кустарники..., 1958; Бондарева, 1999; Коропачинский, Встовская, 2002; Конспект флоры..., 2005 и др.). Караганы – хозяйственно ценные виды с целым рядом полезных свойств, зимостойкие, декоративные, быстрорастущие засухоустойчивые растения, востребованные в озеленении и фитомелиорации урбанизированной среды (Колесников, 1974; Коропачинский, Встовская, 2002; Древесные растения..., 2008 и др.). В настоящее время виды из рода *Caragana* не имеют заметного распространения на ландшафтных объектах г. Новосибирска, практически не используются эффективные внутривидовые формы. Вместе с тем, развитие городской транспортной инфраструктуры, увеличение поверхностей со сложными экологическими условиями, в том числе, на коммуникационных развязках и подземных сооружениях в крупном сибирском городе повышает востребованность в ландшафтном строительстве неприхотливых и засухоустойчивых видов. Цель исследований – анализ опыта интродукции и некоторых биологических особенностей сибирских представителей рода *Caragana* в условиях Новосибирска, оценка перспективности видов и форм для фитомелиорации городской среды.

Объекты и методы

Объектами исследований служили сибирские виды рода *Caragana*, культивируемые в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС СО РАН) и произрастающие на объектах озеленения Новосибирска. На основе многолетних данных лаборатории дендрологии ЦСБС, литературных источников и собственных наблюдений за видами проанализирован опыт интродукции караган в условиях лесостепи Приобья. Выявлена встречаемость видов на объектах городского озеленения, дана оценка жизненного состояния с учетом особенностей роста, долговечности и возобновления. Фенологические наблюдения, исследование качества семян и способов вегетативного размножения проведены с использованием известных методов (Методика..., 1975; Николаева и др., 1985; Киселева, 2007).

Результаты и обсуждение

Род *Caragana* включает более 70 видов, многие из них представляют ценность для озеленения, некоторые – для лесоразведения в степных районах (Деревья и кустарники..., 1958; Лучник, 1970; Коропачинский, Встовская, 2002 и др.). Виды *C. arborescens* и *C. frutex* длительное время используются в садово-парковом строительстве в России и за рубежом, остальные сибирские виды мало известны в культуре. В Новосибирске *C. arborescens* была введена в озеленение со времени первых озеленительных работ в начале прошлого века и получила широкое распространение в городских насаждениях (Крылов, Салатова, 1955; Зубкус и др., 1962). Интродукционное испытание караган в ЦСБС началось с середины 1950-х гг. (Рекомендации..., 1981; Встовская, 1985). В течение нескольких десятилетий коллекция *Caragana* пополнялась видами и формами, полученными из природных популяций и ботанических садов в виде семян или живых растений, в составе преобладали сибирские представители рода (табл. 1). В разные годы были интродуцированы садовые формы – *C. arborescens* 'Lorbergii', *C. a.* 'Pendula', *C. a.* 'Cucullata', *C. frutex* 'Compressus' и другие.

Таблица 1

Сибирские виды и формы *Caragana*, в разные годы интродуцированные в Новосибирске

Название вида, формы	Время поступления и происхождение материала		Высота в Новосибирске м	Встречаемость в озеленении
	старый арборетум	дендрарий ЦСБС		
<i>Caragana arborescens</i> Карагана древовидная	1958 – Архангельск, Ленинград, Тува	растет естественно	2,2–3,2	обычно
<i>C. a.</i> 'Pendula' К. д. 'Плакучая'	1958 Киев	1971 – Бердск	стелющаяся форма	редко (привитая на штамбе)
<i>C. a.</i> 'Lorbergii' К. д. 'Лорберга'	1958	1994 – Екатеринбург	1,6	не встречается
<i>C. a.</i> 'Cucullata' К. д. 'Клобучковая'	–	1972 – Куйбышев	2,9–3,2	—«—
<i>C. frutex</i> К. кустарник	1957 – Киев, местная репродукция	1968 – Канада, 2000 – местная репродукция	1,8–2,1	редко
<i>C. f.</i> 'Xerophytica'	1957 – Киев	–	отсутствует	не встречается
<i>C. f.</i> 'Compressus' К. к. 'Сжатая'	–	1980 – Казахстан, Урджар	0,9–1,5	редко
<i>C. bungei</i> К. Бунге	–	1986, 1991 – Тува	отсутствует	не встречается
<i>C. jubata</i> К. гривастая	–	1969 – Тува 1979, 1986 – Бурятия	0,7	—«—
<i>C. microphylla</i> К. мелколистная	–	1966 – Тува	отсутствует	—«—
<i>C. pugnata</i> К. карликовая	1965 – Тува	1965 – Алтай	0,9–1,4	—«—
<i>C. spinosa</i> К. колючая	1964 – Тува	1983 – Красноярск 1986 – Тува	1,0	—«—
<i>C. stenophylla</i> К. узколистная	–	1986 – Забайкалье, 1990 – Читинская обл.	отсутствует	не встречается

Район лесостепного Приобья, в котором расположен Новосибирск, характеризуется континентальным климатом с длительной суровой зимой, резкими колебаниями температур в осенне-зимнее и зимне-ве-

сеннее время, умеренной обеспеченностью теплом и влагой. Обилие тепла и света в период вегетации и высокий снежный покров зимой (средняя высота на открытых участках достигает 35–37 см) считаются благоприятными климатическими факторами для растений (Интродукция древесных..., 1982; Встовская, Коропачинский, 2005).

Сибирские караганы заметно различаются экологической приуроченностью: *C. arborescens* и *C. frutex* распространены преимущественно в лесной и лесостепной зонах, остальные виды встречаются в равнинных и высокогорных степях и полупустынях. Самый большой ареал в Сибири имеет *C. arborescens*, занимая более 1 млн. кв. км в Алтае-Саянской горной области и юго-восточной части Западно-Сибирской равнины (Коропачинский, Встовская, 2002). Зимостойкий теневыносливый вид, ксерофит, олиготроф, солеустойчив, достигает 3–4 м в высоту, долговечность в природе может составлять 150 лет, отдельных стволов – 35–50 лет. Имеет пластичную корневую систему, позволяющую растениям приспосабливаться к разным почвенно-грунтовым условиям и уровню грунтовых вод, хорошо закрепляет почву на склонах и откосах (Колесников, 1974). В городской среде вид устойчив, сохраняет характерный габитус, вырастая до 3 м и более. На объектах озеленения у взрослых особей насчитывается от 3 до 12 осей со средним диаметром стволов 3–6 см (в возрасте 20–30 лет), встречаются одноствольные деревья до 4–5 м и более высотой. Декоративная долговечность *C. arborescens* в относительно благоприятных условиях Новосибирска превышает 40 лет, на бульварах, улицах и магистралях – около 30 лет, после чего наблюдается изреживание кроны, снижение обилия цветения, нарушения в декоративном облике.

На территории ЦСБС вид *C. arborescens* произрастает естественно, начало вегетации отмечено с 11–22.05, цветут растения с 29.05–11.06 по 14–26.06 (Встовская, Коропачинский, 2005). Созревание плодов длится 17–23 дня, после чего боб вскрывается, разбрасывая семена, оптимальный период сбора семян в местных условиях – с 22 июля по 12 августа, семена сохраняют хорошую всхожесть до трех лет, цветение сеянцев отмечается на 4–5-й год. Одновременно с видом цветет садовая форма *C. a. 'Lorbergii'* Koehne с живописной ажурной кроной и изящными листьями, особо декоративны ее растения на открытом освещенном месте.

На городских объектах озеленения зафиксировано более раннее прохождение *C. arborescens* фенофаз: развержение почек наступает 02.05. ± 3, начало цветения – 21.05. ± 3, массовое цветение отмечено с 02.06. ± 4. Цветет и плодоносит *C. arborescens* ежегодно, почти всегда обильно, плоды созревают в конце июля – начале августа, семена городских растений часто повреждаются семяедом. Известно, что *C. arborescens* не образует корневой поросли и стеблевых осей возобновления, но хорошо восстанавливается после санитарной или омолаживающей обрезки, когда появляются новые побеги из спящих почек (Лучник, 1980). Однако именно на молодых побегах и стриженных живых изгородях происходит развитие мучнисто-росяных грибов, часто массово поражающих листья в июле (Томошевич, 2012). *C. arborescens* длительное время была широко распространенным видом на объектах озеленения во многих сибирских городах, встречалась в садах, парках, скверах, применялась в озеленении улиц, придомовых территорий, участков детских учреждений, повсеместно использовалась для живых изгородей. За последние двадцать лет произошло заметное снижение численности и распространения вида, что связано, в том числе, с естественным старением насаждений, созданных более 50–60 лет назад, с отсутствием посадочного материала в местных питомниках.

C. frutex распространена в Сибири в бассейнах верхнего течения Енисея, Томи, Оби, Иртыша, произрастает в составе кустарниковых сообществ в поймах рек, под пологом хвойных и смешанных лесов, иногда в степях. В природе не превышает в высоту 2 м, засухо- и солеустойчива, ксерофит, олиготроф, теневынослива (Бондарева, 1999; Коропачинский, Встовская, 2002). В условиях ЦСБС вегетирует с 26.04–12.05, цветет около 20 дней с 01–09.06 регулярно и обильно (Встовская, Коропачинский, 2005). Плодоносит с 5–7-летнего возраста (27.06 по 22.08), период плодоношения в разные годы от 19 до 40 дней, оптимальные сроки сбора семян *C. frutex* – с 17 июля до 18 августа. На территории Новосибирска *C. frutex* встречается реже предыдущего вида, достигает в высоту 1,5–1,7 м, кустарники декоративны в облиственном состоянии благодаря особенностям габитуса и строения листьев. Начало вегетации вида в городской среде отмечено в конце апреля (с 22–24.04), массовое цветение – в первой декаде июня, продолжительность цветения свыше 20 дней (максимальный зафиксированный период – 46 дней), в это время растения становятся яркими акцентами городского пейзажа. Для *C. frutex* характерно образование многочисленных осей и подземных корневищ с большим количеством отпрысков, в условиях культуры это приводит к формированию куртин и заполнению порослевыми побегами свободных пространств в садах и парках. Размножение *C. frutex* летними черенками проводится в ЦСБС с использованием стимуляторов роста (гетероауксин 0,01 %), прижи-

ваемость средняя (34–50 %), оптимальные сроки черенкования – 20–30 июня. Укорененные летние черенки зацветают на четвертый год, сеянцы в – шесть лет, плодоносят с пяти-семи лет. Наблюдения, начатые Т. И. Киселевой в 1998 г., показали, что в возрасте 17 лет растения *C. frutex*, полученные при летнем черенковании, достигают максимальной высоты 2,04 м (рис. 1). Отмечен неравномерный по годам рост в высоту, максимальный прирост (62 см) наблюдался в возрасте четырех лет на второй год после посадки на постоянное место. Установлено, что периоды активного роста (прирост за вегетационный период 26–62 см) чередуются с годами минимального прироста (4–6 см в год). К 11-ти годам у растений *C. frutex* приостановился рост в высоту, началось активное образование корневищных отпрысков. *C. frutex* – неприхотливый и устойчивый в условиях города кустарник, пригодный для более широкого использования в озеленении. К недостаткам *C. frutex* можно отнести поражаемость мучнистой росой молодых растущих побегов и листьев.

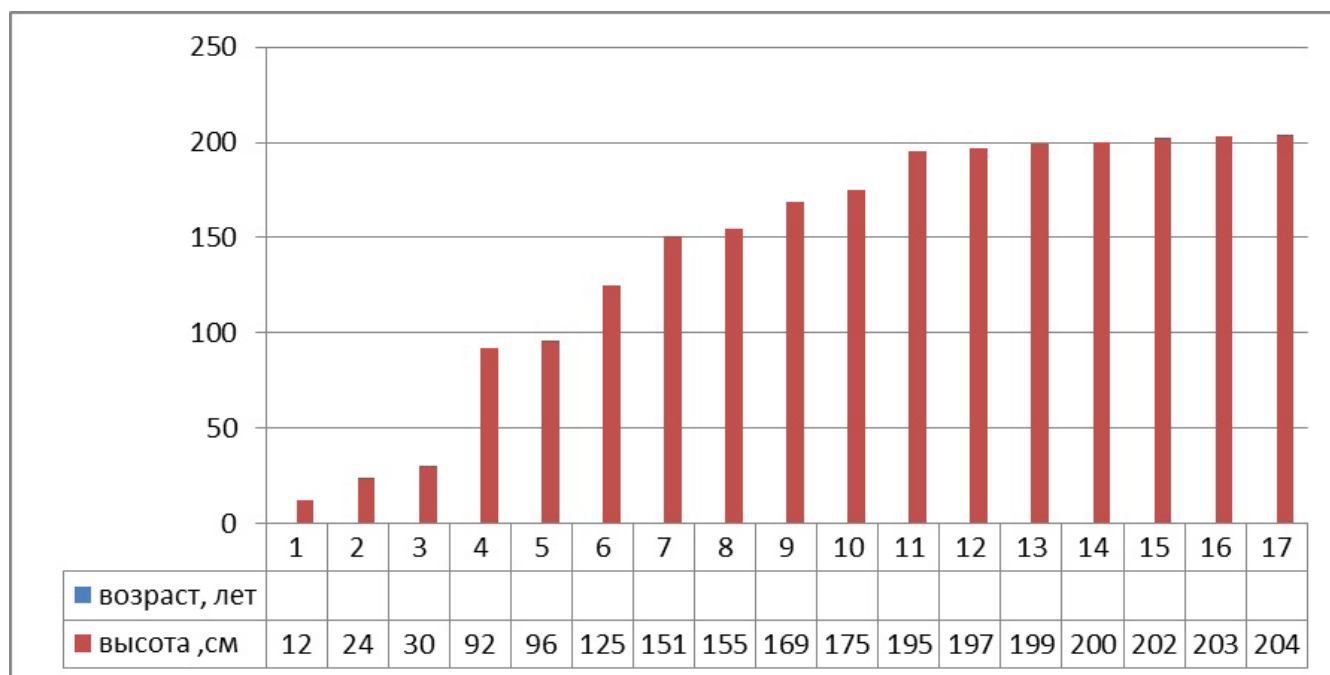


Рис. 1. Динамика роста *Caragana frutex* в высоту (см) в условиях Новосибирска.

Значительно меньший ареал в сибирском регионе у *C. bungei*, *C. jubata*, *C. microphylla*, *C. pygmaea*, *C. spinosa* и *C. stenophylla*. Они произрастают в Горном Алтае, Саянах, на юге Бурятии, в Туве, Забайкалье, приурочены к засушливым условиям горных, степных, полупустынных районов, солеустойчивы и светолюбивы, к почвам мало требовательны (Бондарева, 1999; Коропачинский, Встовская, 2002 и др.).

C. bungei в природе достигает в высоту 2–2,5 м, на уплотненных и каменистых почвах не превышает 1 м, встречается на щебнистых, супесчаных почвах и незакрепленных песках, цветет в июне. [Бон]. Характерный вид южных степных котловин Алтае-Саянской горной области, эдификатор караганниковых степей. В южных и юго-восточных районах Тувы встречается декоративная форма с выраженным серебристо-войлочным опушением листьев и молодых побегов (Коропачинский, Встовская, 2002). В ЦСБС вид интродуцирован в 1986 и в 1991 гг., через несколько лет испытаний в местном климате образцы погибли от выпревания, в настоящее время в коллекции отсутствует, в городском озеленении не зафиксирован.

Вид *C. microphylla* – невысокий, до 1 м, густоветвистый кустарник, произрастает в Южном Забайкалье на каменистых песчаных почвах, степных барханах, в поймах рек на низких террасах с легкими почвами, образует заросли. Цветет в конце июня, светолюбив, мезоксерофит, олиготроф, кормовое и декоративное растение, пригодное для закрепления песков, защитных посадок, в культуре на территории России известен с 1861 г. (Деревья и кустарники..., 1958; Коропачинский, Встовская, 2002 и др.). В коллекции ЦСБС *C. microphylla* появилась в 1966 г., в течение ряда лет наблюдалось усыхание побегов, в настоящее время отсутствует.

Типичная форма *C. pygmaea* в природе не превышает в высоту 0,8 м, встречается в сочетании с другими видами караганы в степных и горно-степных районах, образует заросли на сухих каменистых склонах,

на осыпях, по долинам рек, на барханных песках и заторфованных участках. Отличается быстрым ростом, цветет в середине июня, отдельные экземпляры – до августа (Бондарева, 1999 и др.). В ЦСБС *C. rugosa* интродуцирована в 1965 г., в дендрарии цветение наблюдалось в течение 16–25 дней с 28.05–6.06 по 15.06–29.06, плодоношение – в третьей декаде июля, сбор семян проводился 10.08–28.08. Максимальная высота в 28 лет составляла 0,9–1,1 м, на супесчаных почвах растения в семилетнем возрасте достигли 1,4 м. На территории ЦСБС *C. rugosa* подвержена выпреванию. В культуре размножается семенами и летними черенками.

C. jubata – невысокий кустарник с восходящими мало ветвящимися побегами и обилием колючих листовых черешков. Встречается в высокогорном и лесном поясе, на каменистых склонах, галечниках, известняках и карбонатных песчаниках. Реликтовый вид флоры Сибири, способен произрастать в условиях физиологической сухости почвы из-за низких температур и близкого залегания мерзлоты, ксеропсихрофит (Коропачинский, Встовская, 2002; Семенова, 2007). В культуре вид известен с 1796 г. (Деревья и кустарники..., 1958). Карагана гривастая декоративна, отличается своеобразным причудливым габитусом, бело-кремовой или розовой окраской венчика цветков, используется в народной медицине. В ЦСБС вид впервые привлечен в коллекцию в 1969 г., в последующие годы испытывались разные образцы, полученные из природных популяций. Растения цвели около 18 дней в конце мая – начале июня, плоды созревали в июле – первой декаде августа, высота культивируемых растений не превышала 1,0 м. По данным Г. П. Семеновой (2007) вид *C. jubata* среднеперспективен для интродукции в лесостепи Приобья. В условиях дендрария подвергался выпреванию, в настоящее время отсутствует.

C. stenophylla – низкий, до 0,7 м высотой, колючий кустарник с длительным периодом цветения. В Сибири ареал вида ограничен Юго-Восточным Забайкальем, произрастает в степях, на каменистых склонах гор и оврагов, по сухим руслам рек, предпочитает легкие карбонатные почвы, ксерофит, олиготроф, пригоден для озеленения сухих каменистых участков (Бондарева, 1999; Коропачинский, Встовская, 2002). В дендрарий ЦСБС образцы вида поступили из популяций Забайкалья и Читинской области в 1986 и 1990 гг., в возрасте пяти лет растения погибли, в настоящее время отсутствует.

C. spinosa широко распространена в Туве и Юго-Восточном Алтае, встречается в степных и горно-степных районах, на каменистых склонах и террасах рек, где образует густые заросли. Распростертый или прямостоячий колючий кустарник до 1–2 м высотой, в культуре известен более двух столетий (Деревья и кустарники..., 1958; Коропачинский, Встовская, 2002). Ксерогигрофит, не выносит сухих каменистых почв, при слабом затенении может достигать 2–3 м и более в высоту, на сухих участках не превышает 1 м. В Новосибирске впервые привлечен к испытанию в 1964 г., в 1986 г. поступили новые образцы из Тувы, в 13-летнем возрасте растения погибли. Сохранились экземпляры местной репродукции, полученные в результате летнего черенкования в 1995 от тувинского образца, в возрасте 20 лет растения достигли 1 м в высоту. Эксперименты по размножению *C. spinosa* летними черенками выявили низкую укореняемость черенков.

Опыт интродукции караган показал, что основным препятствием для расширения их видового разнообразия в Новосибирске являются особенности климата, высокий снеговой покров, что часто приводит к выпреванию и гибели растений в течение первых 5–10 лет испытаний. В лаборатории дендрологии ЦСБС проводится отбор устойчивых к местным условиям образцов и разработка технологии размножения караган семенным и вегетативным способом. Результаты оценки вегетативного размножения видов и форм, а также качества семян, полученных в Новосибирске, приведены в таблице 2.

При посеве семян *C. arborescens* в грунт в конце мая – начале июня, после предварительной стратификации в течение 30 дней, всходы появляются на шестой день после посева, всхожесть невысокая – 10–12 %. В первый год сеянцы достигают 5–12 см высоты. В лабораторных условиях после предварительной скарификации (ошпаривание кипятком в течение 20–30 секунд) и замачивания в течение 30 минут, наблюдается дружное прорастание семян – в течение четырех дней прорастают все жизнеспособные семена. Энергия прорастания семян *C. arborescens* составила 17 % на 7-й день проращивания при средней всхожести 33,7 %. Остальные 47 % семян повреждены семяежом, 19,3 % не проросли. В среднем один боб *C. arborescens* содержит 3,4 выполненных семян. Грунтовая всхожесть и энергия прорастания семян *C. frutex* составила 4 % на 12–19-й день после посева. В лабораторных условиях энергия прорастания после предварительной скарификации несколько выше – 13 % на 7-й день проращивания семян. В течение 8 дней проросло 31,3 %, часть семян (44 %) повреждена личинкой семяеда, остальные 24,7 % не проросли, возможно, из-за твердо-семянности. Выход выполненных семян из одного боба составил 2,0–6,6 шт. Летнее черенкование проводили в теплице арочного типа с туманной установкой в торфо-песчаный субстрат.

Таблица 2

Характеристика качества семян и укореняемости черенков видов и форм караганы в условиях Новосибирска

Вид, форма	Оптимальное время сбора семян	Вес 1000 шт. семян, гр.	Лабораторная / грунтовая всхожесть семян, %	Оптимальные сроки черенкования	Укоренение летних черенков, %
<i>C. arborescens</i>	17.07–22.08	18,3–36,1	33,7 / 12	26.06–02.07	37
<i>C. frutex</i>	26.07–26.08	7,5–26,2	31,3 / 11	26.06–02.07	42–50
<i>C. pygmaea</i>	10.08–28.08	5,6–14,7	– / 10	26.06–02.07	8
<i>C. spinosa</i>	02.08–25.08	10,9	– / 18	26.06–02.07	38
<i>C. f. 'Compressus'</i>	–	–	–	26.06–02.07	28–50

Размножение *C. a. 'Lorbergii'* и *C. a. 'Pendula'* осуществляется весной прививкой (улучшенной копулировкой), подвоем служат растения вида. Выделены два срока прививки для *C. a. 'Lorbergii'* – первая декада мая (08.05) и период с 29.06 по 01.07, для *C. a. 'Pendula'* – 06.05, выявлено, что в местных условиях сохраняются до 70 % привитых растений *C. a. 'Lorbergii'* и от 30 до 60 % в разные годы у *C. a. 'Pendula'*. Привитые формы в коллекции и на городских объектах с различной степенью обилия цветут и завязывают семена. Вес 1000 семян *C. a. 'Pendula'* составил 3,4 гр., лабораторная всхожесть семян плакучей формы оказалась низкой (6 %), оптимальным сроком сбора семян декоративных форм караганы в местных условиях является третья декада июля.

Заключение

За период с 1950-х гг. в ЦСБС прошли интродукционное испытание восемь видов сибирских караган и несколько садовых форм. Наиболее устойчивы в местных условиях *C. arborescens* и *C. frutex*, произрастающие в природе в лесной и лесостепной зонах. Виды, приуроченные к аридным условиям горных, степных, полупустынных районов Сибири, менее приспособлены к природно-климатическим особенностям Новосибирска, подвержены выпреванию. В настоящее время четыре сибирских вида в коллекции отсутствуют. Оценка качества семян показала удовлетворительную всхожесть семян *C. arborescens* и *C. frutex*, низкую – у *C. pygmaea* и *C. spinosa*. Наиболее высокий показатель укоренения летних черенков выявлен у *C. frutex* (до 50 %). Опытным путем установлено, что оптимальными сроками для черенкования в Новосибирске является период с 26 июня по 2 июля. Однако размножение караган с помощью летнего черенкования по экономической эффективности уступает семенному размножению. Перед посевом семена рекомендуются скарифицировать (ошпаривание в течение 20–30 с) для увеличения энергии прорастания. Отмечена повреждаемость семян (в отдельные годы до 44–47 %) личинкой семяеда. Декоративные формы караганы предпочтительно размножать вегетативно весной методом прививки – улучшенной копулировкой. Встречающиеся в городе виды *C. arborescens* и *C. frutex* устойчивы, декоративны и долговечны, пригодны для более широкого использования в ландшафтном оформлении городских территорий, при фитомелиорации участков со сложным рельефом, склонов, откосов, для закрепления подвижных почв и раздуваемых поверхностей благодаря особенностям корневой системы. *C. pygmaea* может выращиваться в местном климате на легких песчаных грунтах, использоваться для закрепления намывных почв, песков, создания защитных посадок.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарева Н. А.** Популяционная морфология караган Сибири. – Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1999. – 80 с.
Встовская Т. Н. Древесные растения-интродуценты Сибири (*Abelia – Ligustrum*). – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 97–106.
Встовская Т. Н., Короначинский И. Ю. Древесные растения Центрального сибирского ботанического сада. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2005. – С 32–35.
 Деревья и кустарники СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – Т. IV. – С. 172–197.

- Древесные растения для озеленения Новосибирска / Под ред. И. Ю. Коропачинского. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2008. – С. 43–46.
- Зубкус Л. П., Скворцова А. В., Кормачева Т. Н.** Озеленение Новосибирска. – Новосибирск: Сиб. отд-ние АН СССР, 1962.–338 с.
- Интродукция древесных растений в лесостепном Приобье / В. Т. Бакулин, В. В. Бакланский, В. М. Большаков и др. – Новосибирск: Наука. 1982. – С. 68–72.
- Киселева Т. И.** Биологические основы размножения сибирских видов рода *Alnus* Mill.: Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2007. – 15 с.
- Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Сост. Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова, К. С. Байков и др. – Новосибирск: Наука, 2005. – С. 141.
- Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н.** Древесные растения Азиатской России, Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002.– С. 408–420.
- Крылов Г. В., Салатова Н. Г.** Озеленение городов и рабочих поселков Западной Сибири. Новосибирск: ВНИТО лесной промышленности и лесного хозяйства, 1955. – 55 с.
- Лучник З. И.** Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае. – М.: Колос, 1970. – С. 363–370.
- Лучник З. И.** Декоративная долговечность кустарников в культуре. – Новосибирск: Наука, 1988. – 102 с.
- Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М.: ГБС, 1975. – 23 с.
- Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н.** Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л.: Наука, 1985. – С. 91–92.
- Рекомендации по использованию интродуцентов в лесном хозяйстве и озеленении / А. В. Скворцова, З. Г. Екатеринбург. – Новосибирск: Новосибирское областное правление НТО, 1981. – 95 с.
- Семенова Г. П.** Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. – Новосибирск: академическое изд-во «Гео», 2007. – С. 112, 209–211.
- Томошевич М. А.** Атлас патогенных микромицетов древесных растений Сибири. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2012. – С. 38–49.

УДК 582.831.6:581.522.4+58.006

Особенности сохранения *Myricaria bracteata* Royle в ботанических садах Peculiarities of conservation of *Myricaria bracteata* Royle in botanical gardens

Е. М. Лях

Е. М. Lyakh

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101. E-mail: llyakh@rambler.ru

Реферат. Для сохранения *Myricaria bracteata* в ботанических садах предложены способы вегетативного размножения. Лучшим сроком для размножения одревесневших черенков является весна. В этот период черенки хорошо укореняются из всех частей побега, заготовленные до набухания почек и высаженные в начале мая в керамзит и песок. Лучшим сроком черенкования и высадки летних полуодревесневших черенков являются первые две декады июля – период массового цветения, но это требует туманообразующую теплицу.

Summary. For conservation of *Myricaria bracteata* in botanical gardens ways of vegetative reproduction are offered. The best term for reproduction of winter cuttings is spring. The cuttings well take roots from all parts of plant shoot during this time, prepared before opening of buds and planted at the beginning of May in expanded clay and sand. The best term for reproduction of summer cuttings is from 1st to 20th of July – the time of mass blossoming, but it demands greenhouse with the mist system.

Введение

Myricaria bracteata Royle (syn. *Myricaria alopecuroides* Schrenk) – мирикария прицветниковая, золотистая, высокий кустарник из сем. Tamaricaceae. «Растет по долинам горных рек, на галечниковых и каменисто-песчаных берегах. В горы поднимается до 1900 м над ур. м. Ареал: Алтай, Западный Саян; Восточная Европа, Средняя Азия, Памир, Гималаи, Монголия. В пределах довольно ограниченного сибирского ареала наблюдается сокращение численности под воздействием антропогенного фактора. Требуется охраны» (Коропачинский, Встовская, 2012).

Мирикария прицветниковая представляет большой интерес как декоративное (Бакулин и др., 2008) и лекарственное растение. *M. bracteata* содержит богатый комплекс флавоноидов, стероиды, витамин С и дубильные вещества (Растительные ресурсы ..., 2009). Проведенные нами исследования показали, что *M. bracteata* обладает и антибактериальным и антифунгальным действием в отношении *Staphylococcus epidermidis* и *Candida albicans* (Лях, Цыбуля, 2009). Для сохранения этих ценных растений и широкого использования в культуре необходимо изучение особенностей биологии и вегетативного размножения, что стало целью наших исследований. Особенности семенного возобновления видов рода *Myricaria* Desv были изучены и опубликованы ранее (Лях, 2012).

Материалы и методы

Опыты проводились с одревесневшими зимними и полуодревесневшими летними черенками, взятыми с растений *Myricaria bracteata*, привезенных из экспедиций в Республике Горный Алтай и выращенных на интродукционном питомнике лаборатории дендрологии ЦСБС СО РАН. При изучении вегетативного размножения решались следующие вопросы:

- 1 – зависимость укоренения черенков от времени их срезки и способов хранения до посадки;
- 2 – особенности укоренения черенков из различных частей побегов (нижние, средние, верхние);
- 3 – зависимость укоренения от субстрата, на котором оно производилось (керамзит; песок; серые лесные почвы; смесь песка, перегноя и торфа);
- 4 – особенности роста укорененных растений.

Одревесневшие зимние черенки обычно заготавливаются из вызревших однолетних побегов прошлого года, так как они имеют полностью сформированные ткани, содержат большой запас пластических

веществ, у них более активна камбиальная ткань, способствующая образованию корневых зачатков (Иванова, 1972).

Одревесневшие побеги срезались в 2 срока весной: до начала сокодвижения и набухания почек (последняя декада апреля) – 1-й срок срезки; в период набухания почек (май) – 2-й срок срезки; и в один срок осенью (октябрь). Они хранились при температуре 2...3 °С, затем перед посадкой побеги были расчеренкованы на черенки 20–25 см длиной и высажены в парники и гряды интродукционного питомника.

Полуодревесневшие побеги срезались летом в 3 срока (июль, начало и середина августа); после черенкования опытные и контрольные черенки высаживались в теплице с туманообразующей установкой.

Опыты ставились в четырех повторностях, каждая по 25 черенков. При подведении итогов учитывались такие показатели как укореняемость черенков (%), среднее число и прирост корней (см), средний прирост вегетативных побегов (см). По результатам интродукционных опытов сделаны однофакторный и многофакторный дисперсионный анализы (Доспехов, 1972).

Результаты и обсуждение

Первыми были поставлены эксперименты по изучению укоренения одревесневших зимних черенков *M. bracteata* в зависимости от сроков срезки. Годичные одревесневшие побеги срезались с маточных растений до набухания почек (28.04) и хранились при температуре 2–3 °С. В этот период температура почвы еще низкая, меньше 5 °С. Часть побегов сохранялась, а часть была высажена на следующий день в грунт после того как 12 часов находилась в стеклянной посуде с водой. Черенки были разделены на три группы: из нижней части побега (диаметр 8–10 мм), из средней (5–7 мм) и из верхней части (2–4 мм). Остальные одревесневшие побеги, хранившиеся при низкой температуре, были расчеренкованы 4 и 14 мая, помещены в воду на 12 часов и высажены в 2 срока: 5 и 15 мая. Также 4 мая с маточника были срезаны одревесневшие побеги, расчеренкованы, помещены в воду на 12 часов и высажены 5 мая. В этот период черенки были уже с набухшими почками.

Как показали опыты (табл. 1), процент укоренения черенков *M. bracteata*, срезанных и высаженных в апреле, ниже, чем у черенков, срезанных в те же сроки и посаженных в мае: 33 % и 71 % соответственно. При этом корнеобразование у черенков, высаженных в мае, началось на 6–10 дней раньше, чем у черенков апрельской посадки.

Таблица 1

Укоренение одревесневших черенков *Myricaria bracteata* в различные сроки заготовки

Дата срезки, фаза	Дата посадки	Расположение черенка на побеге	Число укорененных черенков, %	Общее число укорененных черенков, %	Влияние фактора расположения, %
До набухания почек 28.04	29.04	верхнее	14	33	81
		среднее	34		
		нижнее	50		
	05.05	верхнее	58	71	57
		среднее	73		
		нижнее	82		
15.05	верхнее	53	68	54	
	среднее	62			
	нижнее	77			
После набухания почек 04.05	05.05	верхнее	44	53	66
		среднее	49		
		нижнее	66		

У черенков с не набухшими почками майской посадки быстрее начинается процесс корнеобразования (на 10 дней раньше) и к концу вегетации значительно лучше развита корневая система, а у черенков, срезанных с набухшими почками, раньше начинается рост побегов, еще до начала роста придаточных корней. Активность ростовых физиологических процессов в черенках с набухшими почками в той или иной степени задерживает развитие придаточных корней.

При сравнении черенков апрельской срезки, высаженных 5 и 15 мая существенных различий в укоренении не наблюдалось (71 % и 68 % соответственно).

Был проведен однофакторный дисперсионный анализ воздействия фактора срока срезки черенков на их укореняемость. Анализировались 2 срока: срезка до набухания почек (28.04) и срезка после набухания почек (04.05). Влияние фактора сильное и высоко достоверное, оно составило 83,6 % ($F = 30,53$, превышает критическое $F_{05} = 5,98$). В результате определено, что оптимальный срок заготовки одревесневших черенков обоих видов – весна, до набухания почек (третья декада апреля). Лучший срок посадки – первая половина мая.

Также был сделан многофакторный анализ влияния факторов срока срезки, посадки и расположения черенка на побеге (нижняя часть, средняя и верхняя). Анализ показал, что при срезке черенков до набухания почек (28.04) и посадке 29.04 влияние фактора расположения составляет 81 % и высоко достоверно ($F = 19,78$ при критическом $F_{05} = 4,25$). Значит, при ранней срезке и высадке большое значение имеет часть побега, из которой взят черенок. Из верхней и средней части побега укоренилось значительно меньше черенков, чем из нижней. В более поздние сроки посадки (05.05; 15.05), влияние этого фактора менее выражено: 57 % и 54 % соответственно. В период уже установленного оптимального срока срезки и посадки одинаково успешно укоренились черенки из всех трех частей (табл. 1).

Мирикарии свойственно образовывать побеги формирования и побеги ветвления (Лях, 2013). Анализ длины побегов формирования на укорененных одревесневших черенках в конце вегетационного периода (в октябре) показал, что они достоверно отличаются по средним значениям (при 5 % уровне значимости) в зависимости от первоначального положения черенка на побеге (табл. 2).

Таблица 2

Длина побегов формирования в 1 и 2 годы вегетации *Myricaria bracteata*

Дата срезки, фаза	Дата посадки	Расположение черенка на побеге	Длина побегов формирования в 1 год	Длина побегов формирования во 2 год
До набухания почек 28.04	05.05	верхнее	64 ± 4	90 ± 7,4
		среднее	81 ± 5,4	129 ± 9,1
		нижнее	97 ± 3,8	115 ± 7,3
	15.05	верхнее	38 ± 2,3	77 ± 1
		среднее	49 ± 2,7	109 ± 4,9
		нижнее	91 ± 6,6	112 ± 7,3
После набухания почек 04.05	05.05	верхнее	45 ± 3,1	108 ± 8,6
		среднее	92 ± 6,1	113 ± 9,3
		нижнее	108 ± 5,7	112 ± 3,2

Опыты с зимними черенками проводились на различных субстратах – песке и керамзите, воспроизведших естественные местообитания мирикарии по долинам рек и галечникам. И для сравнения на серой лесной почве, преобладающей на питомнике. Больше количество черенков укоренилось в песке и керамзите, чем в почве (табл. 3). Различия между числом укоренившихся черенков в песке и керамзите недостоверны при 5 % уровне значимости. При сравнении же с числом укоренившихся черенков в почве критерий Стьюдента от 4,2 до 5,6 (табличное значение 3), что означает достоверность различий. Дисперсионный анализ показал, что влияние субстрата на укореняемость черенков *M. bracteata* является высокодостоверным ($F = 9,752$) и составляет 68 % (табл. 3).

Таблица 3

Укоренение одревесневших черенков *Myricaria bracteata* на различных субстратах

Субстрат	Число укорененных черенков	Число укорененных черенков, %	F	F кр.	Влияние фактора, %
Керамзит	40	54	9,752	4,256	68
Песок	44	59			
Почва	27	36			

Для изучения укоренения *M. bracteata* летними (неодревесневшими) черенками рассматривали влияние тех же факторов, что и при укоренении одревесневших черенков: фазы вегетации, сроки черенкования, расположение на побеге. Укоренение черенков проводилось в пленочной теплице с туманообразующей системой, черенки высаживались на грунтовую смесь, состоящую из слоев песка, перегноя, торфа и гравия в равных пропорциях.

Черенки срезались в 3 срока: 14.07, 04.08 и 18.08 – и высаживались на следующий день. Перед посадкой черенки находилась в стеклянной посуде с водой 16 часов. Лучше укоренились черенки срезы 14.07 (90 %). Корни к концу вегетационного периода (10 октября) в среднем до 4 см длиной. Лучше укоренились черенки из верхней части побега, чем из средней части. Это говорит о том, что сроки черенкования должны быть более ранние и отнесены к началу июля.

Черенки срезы 04.08 и 18.08 имели слабые корни не более 2 см, что говорит о позднем сроке для черенкования. Известно, что лучшим сроком для черенкования многих древесных растений является период цветения, когда происходит наиболее интенсивный обмен веществ, активизируется деятельность ферментов (Иванова, 1964). На основании проведенных опытов установлен оптимальный срок укоренения зелеными черенками *M. bracteata* с использованием тепличных условий (для юга Западной Сибири) с 1 по 20 июля (период массового цветения растений).

В конце вегетационного сезона в октябре была проведена срезка и осенняя посадка одревесневших черенков текущего года. Черенки высаживались на глубину 25–30 см, над поверхностью почвы оставались 2–3 почки. Укоренение черенков *M. bracteata* при осенней посадке к следующей весне составило 35–38 %. Анализ показал, что при срезке и высадке осенью одревесневшие черенки укореняются хуже, чем при весенней срезке и посадке.

Выводы

Мирикария прицветниковая хорошо размножается зимними одревесневшими черенками, укоренение которых достигает 81 % в открытом парнике с дренированным субстратом. Оптимальный срок заготовки одревесневших черенков – весна, до набухания почек (апрель). Лучший срок посадки, в открытый субстрат – 1-я половина мая, когда температура верхнего горизонта почвы в дневное время достигает 5... 10 °С. В этот период одинаково хорошо укореняются черенки из всех частей побега. При весенней посадке одревесневшие черенки укореняются лучше, чем при осенней, в открытом грунте 71 % и 36 % соответственно.

Значительная зависимость существует между укоренением одревесневших черенков и составом субстрата укоренения. Лучше они укореняются на керамзите и в песке в открытом грунте. Самый низкий процент укоренения отмечается на обычных серых лесных почвах.

Лучшим сроком заготовки и посадки летних (полуодревесневших) черенков *M. bracteata* являются первые две декады июля – период массового цветения. Лучше всего посадку черенков производить на грунтовую смесь с дренажом, состоящую из слоев песка, перегноя, торфа и гравия. Посадку следует проводить в пленочной теплице с туманообразующей установкой.

ЛИТЕРАТУРА

Бакулин В. Т., Банаев Е. В., Встовская Т. Н., Киселева Т. И., Коропачинский И. Ю., Лантева Н. П., Лоскутов Р. И., Лях Е. М., Потемкин О. Н., Чиндяева Л. Н. Древесные растения для озеленения Новосибирска. – Новосибирск: Изд-во «Гео», 2008. – С. 120.

Доспехов Б. А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка данных. – М.: Колос, 1972. – 207 с.

Иванова З. Я. Рекомендации по размножению декоративных кустарников в Новосибирской области. – Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1972. – 32 с.

Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск, Академическое изд-во «Гео», 2012. – С. 505–506.

Лях Е. М. Онтогенез сибирских видов рода *Myricaria* (Tamaricaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2013. – № 2(12). – С. 74–78.

Лях Е. М. Репродуктивные особенности сибирских видов рода *Myricaria* Desv. // Бюллетень Главного ботанического сада, 2012. – № 4. – С. 13–16.

Лях Е. М., Цыбуля Н. В. К изучению антибактериальной и антифунгальной активности летучих выделений *Myricaria bracteata* (Tamaricaceae) // Растительные ресурсы. 2009. – Т. 45, вып. 1. – С. 154–156.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae / Отв. ред. А.Л. Буданцев. – СПб. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – С. 69.

УДК 630*17:582.681.81:581.16

Размножение видов и гибридов тополя (*Populus L.*) зимними стеблевыми черенками

Propagation of poplar (*Populus L.*) Species and hybrids by stem cuttings

С. В. Шишкин

S. V. Shishkin

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090
E-mail: semen751975@mail.ru

Реферат. Проанализирован ассортимент тополей в дендрарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, включая декоративные формы и гибриды сибирской селекции в связи с проблемой воссоздания и сохранения коллекции рода *Populus L.* Проведено вегетативное размножение некоторых видов и гибридов тополя, дана сравнительная оценка укоренения зимних стеблевых черенков.

Summary. The assortment of poplars, including ornamental forms and hybrids of Siberian breeding in the arboretum of CSBG SB RAS was analyzed in connection with recreation and preservation of *Populus L.* collection. Vegetative propagation of some poplar species and hybrids was carried out. A comparative assessment of rooting of winter stem cuttings is given.

Представители рода тополь (*Populus L.*), быстрорастущие и высокодекоративные деревья, уже длительное время используются в зеленом строительстве, находят широкое применение в лесозащитном лесоразведении, в особенности в степных и лесостепных районах. Древесина тополя используется в строительстве, мебельной и химической промышленности, тарном, спичечном, фанерном, целлюлозно-бумажном производствах. Применяется как топливо, корм для скота, лекарственное сырье (Царев, 1986). Наиболее высокой зимостойкостью обладают виды *Populus tremula L.*, *Populus alba L.*, *P. × canescens (Ait.) Smith*, *Populus nigra L.*, *Populus laurifolia Ledeb.*, *Populus suaveolens Fisch.*, а также североамериканский вид *Populus balsamifera L.*, произрастающие в зеленых насаждениях городов и за их пределами (Бакулин, 1990). На востоке Азиатской России и за рубежом (Япония, Корея) произрастает *Populus koreana Rehd.*, *Populus maximowiczii A. Henry* (Бакулин, 2010).

Тополь – наиболее высокопродуктивный вид умеренного пояса, является удобным модельным объектом для генетико-селекционных работ (Яблоков, 1949, 1965 ; Косоуров, 1964; Бакулин, 1990, 2007; Встовская, Коропачинский, 2005; Stettler et al., 1996). В Сибири тополь используется в озеленении населенных пунктов и создании различного типа защитных насаждений с начала прошлого века. Так, по данным В. Т. Бакулина (2005), в зеленом фонде г. Новосибирска тополь занимает значительное место – его посадки составляют около 25 % общей численности городских деревьев и кустарников (без учета естественных насаждений). Во многом это связано с целым рядом его полезных биологических свойств, таких как быстрый рост, экологическая пластичность, легкость вегетативного размножения многих видов и форм. Однако наиболее зимостойкие сибирские виды имеют незначительный удельный вес в составе городских насаждений, а гибриды сибирского происхождения, отличающиеся быстротой роста, устойчивостью к болезням и вредителям и другими полезными качествами, встречаются редко.

В Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН коллекция видов и гибридов *Populus* формируется с 1964 г. В настоящее время она представлена 7 видами разного географического происхождения и 15 гибридами. Многие экземпляры достигли зрелого возраста, поэтому возникла необходимость в пополнении и обновлении коллекционного фонда.

Цель исследований – сравнительная оценка укоренения зимних стеблевых черенков видов и гибридов тополя в условиях ЦСБС. Объектами исследований служили образцы 2 видов и 6 гибридов рода *Populus* из коллекции ЦСБС СО РАН: тополь корейский (*P. koreana*), тополь Максимовича (*P. maximowiczii*), тополь берлинский (*P. × berolinensis Dippel*), гибриды полученные в ЦСБС СО РАН д.б.н. В.Т. Бакулиным, выращенные в условиях г. Новокузнецка: гибрид № 12 тополь сибирский серебристый (*P. alba × P. bolleana*),

гибрид № 2 (*P. nigra* × *P. pyramidalis*), гибрид № 21 (*P. balsamifera* × *P. pyramidalis*), полигибрид SL-1 (*P. suaveolens* 17/5 × *P. laurifolia* 6/9), гибрид 5/13 (*P. nigra* × *P. pyramidalis*).

Экспериментальная работа по укоренению черенков проведена в 2015 г. с использованием методики В.Т. Бакулина (2007). Материал для черенкования взят с деревьев, произрастающих в дендрарии, из нижней части кроны, у гибридных тополей – из средней и верхней частей кроны, с однолетних побегов длиной 1 м. Заготовку побегов (хлыстов) для нарезки черенков проводили в конце апреля – начале мая, до наступления разверзания почек. У 2 видов и 1 гибрида тополей из дендрария хлысты срезали 27.04, нарезку и посадку черенков проводили 28.04, у гибридных тополей, полученных из г. Новокузнецка, заготавливали хлысты 22.04, некоторое время хранили их под снегом, укрытыми лапником, посадку проводили 1.05.

Согласно используемой методике черенки нарезались из средней части побегов, нижний косой срез черенка проходил под почкой, верхний прямой – на 1–1,5 см над почкой с тем, чтобы она не подсыхала. Поскольку приживаемость черенков толщиной менее 7 мм и более 15 мм, а также с малым количеством почек невысокая (Бакулин, 2007), нами использованы черенки толщиной от 7 до 12 мм без признаков болезней и повреждений. Длина черенков для условий лесостепной зоны составляет 20–25 см. Все почки на черенках сохранялись, так как их удаление может задерживать и даже ингибировать процесс роста корней (Бакулин, 2007). Для посадки было нарезано черенков тополя от 20 до 90 штук для разных видов и гибридов. Перед посадкой черенки тополей замачивали в воде со стимулятором роста (корневин) на 16 часов из расчета 5 граммов на 5 литров воды. Также проводили стерилизацию, погружая в слабый раствор марганцовки на 2 часа. Непосредственно перед посадкой обрабатывали срезы черенков сухим порошком корневина. Посадку в субстрат проводили в лунки на глубину 20 см. Фенологические наблюдения проводились по общепринятой методике (Методика..., 1975).

Посадка черенков тополей проведена в разных экологических условиях. 1 вариант – черенки *P. koreana*, *P. × berolinensis*, *P. maximowiczii*, гибрид № 12, гибрид № 2, гибрид № 21 укореняли в летней теплице арочного типа без пленочного покрытия с автоматическим поливом. Подача воды осуществлялась через форсунки с мелким распылом, образующим туман, в течение 1 минуты с интервалом в 1 час с 9 до 22 часов (с мая по сентябрь). В качестве субстрата использована смесь речного песка и выветренного низинного торфа в соотношении 1 : 2, субстрат для укоренения располагали в виде гряд на дренажной основе толщиной в 15 см (гранитный щебень крупной и средней фракций). 2 вариант – черенки образцов полигибрид SL-1, гибрид 5/13 высажены в обычный грунт (супесчаная почва) в гряды со слоем 3 см песка на поверхности. Полив участка проводился один раз в день утром. Схема посадки в обоих вариантах 5 × 5 см, еженедельная ручная прополка в грядах. Оценка укоренения черенков проведена в первой декаде октября по показателям прироста: рост побега и листьев, образование прилистников боковых и апикальных почек, одревеснение побегов. Погодные условия за вегетационный период 2015 года приведены согласно данным метеостанции «Огурцово», г. Новосибирск (табл. 1).

Таблица 1

Погодные условия за вегетационный период 2015 г.

Месяц	Среднемесячная t, °С	Отклонение от нормы	Сумма осадков за месяц, мм	% от нормы
апрель	5,4	3,1	11	46
май	13	2,1	72,1	195
июнь	19,1	2,2	32	58
июль	19,6	0,2	112	184
август	17,2	1	63	94
сентябрь	9,4	-0,6	64	148,8
октябрь	4	1,5	64	156,1

Результаты укоренения черенков исследованных видов и гибридов тополя в условиях ЦСБС СО РАН приведены в таблице 2. Из исследованных образцов тополя наиболее высокая укореняемость черенков наблюдалась у полигибрида SL-1, приживаемость его черенков составила 66 %. Удовлетворительная приживаемость черенков (48 %) отмечена у *P. maximowiczii*, *P. koreana*, а также у гибрида местной селекции № 21–47 %. У остальных образцов зафиксирована низкая приживаемость черенков – от 4 до 22 %.

При проведении фенологических наблюдений за сезонным ростом и развитием черенков фиксировались даты: набухание почек (Пч¹), разверзание почек (Пч²), начало линейного роста побегов (Пб¹), окон-

Таблица 2

Укореняемость зимних стеблевых черенков тополей в условиях ЦСБС СО РАН

Название вида, гибрида	Происхождение материала, год посадки	Укоренившиеся черенки, %
<i>P. koreana</i>	Приморский край, 1974 г.	48
<i>P. × berolinensis</i>	г. Барнаул 1988 г.	22
<i>P. maximowiczii</i>	о. Сахалин 1980 г.	48
гибрид №12	г. Новокузнецк 2004 г.	–
гибрид № 2	г. Новокузнецк 2004 г.	4
гибрид №21	г. Новокузнецк 2004 г.	47
полигибрид SL-1	г. Новокузнецк 2004 г.	66
гибрид 5/13	г. Новокузнецк 2004 г.	15

чание линейного роста побегов (Пб²), частичное одревеснение побегов (О¹), побеги одревеснели полностью (О²), обособление листьев (Л¹), листья имеют свойственную им форму, но не достигли нормального размера (Л²), завершение роста и вызревания листьев (Л³), расцветивание отмирающих листьев (Л⁴), опадение листьев (Л⁵) (табл. 3).

Таблица 3

Фенологические фазы укорененных зимних стеблевых черенков тополя

Фенофаза*	Виды, гибриды							
	<i>P. koreana</i>	<i>P. × berolinensis</i>	<i>P. maximowiczii</i>	гибрид № 12	гибрид № 2	гибрид № 21	полигибрид SL-1	гибрид 5/13
Посадка	28.04	28.04	01.05	01.05	01.05	01.05	01.05	–
Пч ¹	28.04	28.04	01.05	01.05	01.05	01.05	01.05	–
Пч ²	28.04	28.04	12.05	12.05	12.05	12.05	12.05	–
Пб ¹	08.06	11.05	11.06	–	19.06	11.06	11.06	11.06
Пб ²	02.10	02.10	18.09	–	18.09	25.09	17.09	17.09
О ¹	14.08	14.08	14.08	–	14.08	14.08	14.08	14.08
О ²	02.10	02.10	02.10	–	02.10	25.09	02.10	02.10
Л ¹	10.05	15.05	15.05	12.05	12.05	12.05	12.05	12.05
Л ²	26.05	25.05	26.05	18.05	18.05	26.05	15.05	15.05
Л ³	25.09	18.09	18.09	–	18.09	25.09	17.09	17.09
Л ⁴	02.10	09.10	09.10	–	09.10	09.10	02.10	02.10
Л ⁵	16.10	16.10	16.10	–	16.10	16.10	16.10	16.10

Примечание: * – расшифровка в тексте.

Анализ полученных данных показал, что набухание почек (Пч¹) наступало у видов и гибридов тополя с 28.04 по 01.05 при дневной температуре воздуха 11–14 °С. Разверзание почек (Пч²) у большинства образцов наблюдалось с 28.04 по 12.05, в это время температура воздуха составляла 11–16 °С. Обособление листьев (Л¹) наблюдалось у всех образцов 12.05 (температура воздуха 16 °С), отмечено раннее обособление листьев у *P. koreana* – с 10.05 (температура воздуха 24 °С, осадков 0.1 мм), у образцов *P. × berolinensis* и *P. maximowiczii* зафиксировано 15.05 (температура 23 °С, отсутствие осадков). Листья приобрели свойственную им форму, но не достигли нормального размера (Л²) у полигибрида SL-1 и гибрида 5/13 15.05 (температура воздуха 23 °С), у гибрида № 12, гибрида № 2 – 18.05 (температура 21 °С, 11 мм осадков), у *P. koreana* и *P. maximowiczii*, *P. × berolinensis*, гибрид № 21 – 26.05 (температура 18 °С, увеличение осадков до 24 мм).

Начало линейного роста побегов (Пб¹) у исследованных образцов отмечено с 08.06 по 11.06 (температура воздуха составляла 19 – 22 °С). Видимый рост у гибрида № 2 зафиксирован 19.06, когда температура воздуха достигла 25 °С и выпали осадки (1 мм). Завершение линейного роста побегов (Пб²) отмечено у гибрида № 2, полигибрида SL-1, гибрида 5/13 и *P. maximowiczii* – с 17.09 по 18.09, температура воздуха составляла 10–11 °С при отсутствии осадков. У гибрида № 21 окончание роста побегов отмечено 25.09 (температура воздуха 7 °С, осадков 2,5 мм). У *P. koreana* и *P. × berolinensis* окончание роста побегов зафиксировано 02.10 при температуре воздуха 17 °С и без осадков. У всех образцов началось частичное одревеснение

побегов (O^1) 14.08 (температура воздуха 20 °С, осадков 13 мм). Полностью одревеснение побегов (O^2) у всех образцов зафиксировано 02.10 (температура воздуха составляла 17 °С), кроме гибрида № 21 – 25.09 (температура воздуха 7 °С).

В связи с продолжительным ростом побегов до конца сентября – начала октября наблюдалось позднее развитие верхушечных листьев. Завершение роста и вызревание листьев (J^3) в верхней части побегов у *P. maximowiczii*, *P. × berolinensis*, гибрида № 2, полигибрида SL-1, гибрида 5/13 с 17.09 по 18.09 (температура воздуха 10–11 °С). У *P. koreana* и гибрида № 21 – 25.09 (температура воздуха составляла 7 °С, 2,5 мм осадков).

Начало расцветивания отмирающих листьев (J^4) наблюдалось у *P. koreana*, полигибрида SL-1 и гибрида 5/13 02.10 (температура воздуха 17 °С, без осадков) и завершение расцветивания отмирающих листьев зафиксировано у *P. maximowiczii*, *P. × berolinensis*, гибрида № 2 и гибрида № 21 9.10 (температура воздуха 22 °С, без осадков). Массовое опадение листьев (J^5) почти у всех экземпляров произошло 16.10 (температура воздуха 6 °С, отсутствие осадков). Величина прироста стеблевых черенков за сезон варьировала от 20 см у гибрида 5/13 до 143 см у полигибрида SL-1.

Таким образом, из исследованных образцов тополя наибольшая укореняемость черенков наблюдалась у полигибрида SL-1 – 66 %, удовлетворительная приживаемость черенков (48 %) отмечена у *P. maximowiczii*, поступившего в коллекцию ЦСБС СО РАН из природной популяции (остров Сахалин), *P. koreana* (из Приморского края), а также у гибрида местной селекции № 21 – 47 %. У остальных образцов зафиксирована низкая приживаемость.

Анализ данных фенологических наблюдений показал, что наиболее раннее развитие зафиксировано у *P. koreana* и у гибрида *P. × berolinensis*. В течение вегетационного периода 2015 г. наблюдалось нарастание температуры воздуха – с 11 °С в конце апреля до 24 °С в середине мая и до 30 °С в третьей декаде июня. С 08.06 при температуре 19–22 °С зафиксировано начало линейного роста побегов у большинства образцов в отсутствие атмосферных осадков. В августе происходил равномерный спад температуры, достигшей к концу месяца 18 °С. У гибрида № 2, полигибрида SL-1, гибрида 5/13 и *P. maximowiczii* рост побегов завершился – с 17.09 по 18.09 при температуре воздуха 10–11 °С. Наиболее позднее окончание линейного роста наблюдалось у *P. koreana* и *P. × berolinensis* – 02.10.

Особенностью погодных условий 2015 г. являлась высокая температура воздуха в осенние месяцы – в сентябре-октябре, достигавшая 18–22 °С. Это способствовало продолжительному росту побегов у образцов *P. koreana* и *P. × berolinensis*. В течение сезона наибольшее количество осадков выпало в мае во время появления первых листьев и в июле в период роста побегов, с августа по октябрь осадков не наблюдалось. Таким образом, температура воздуха и удовлетворительная влажность повлияли на хорошую приживаемость и интенсивный линейный рост зимних стеблевых черенков в открытом грунте на территории ЦСБС СО РАН. Сравнение этих показателей у черенков в двух вариантах эксперимента не выявило заметных различий.

ЛИТЕРАТУРА

- Бакулин В. Т.** Интродукция и селекция тополя в Сибири. – Новосибирск: Наука, 1990. – 174 с.
- Бакулин В. Т.** Тополь черный в Западной Сибири. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2007 – 121 с.
- Бакулин В. Т.** Использование тополя в озеленении промышленных городов Сибири: краткий анализ проблемы // Сибирский экологический журнал, 2005. – № 4. – С. 563–571.
- Бакулин В. Т.** Тополь душистый в Сибири. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2010. – 110 с.
- Встовская Т. Н., Короначинский И. Ю.** Древесные растения Центрального сибирского ботанического сада. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2005. – 235 с.
- Косоуров Ю. Ф.** Разведение осокоря в Башкирии // Лесн. хоз-во, 1964. – № 11. – С. 44–46.
- Методика фенологических наблюдений в ботанических сада СССР. – М., 1975. – 23с.
- Царев А. П.** Сортоведение тополя. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1986. – 152 с.
- Яблоков А. С.** Воспитание и разведение здоровой осины. – М. – Л.: Гослесбуиздат, 1949. – 275 с.
- Яблоков А. С.** Селекция древесных пород. – М., 1962. – 487 с.
- Stettler R. F., Bradshaw H. D., Heiman P. E., Hincley T. M.** Biology of Populus and its implications for management and conservation. – Ottawa, Ontario, Canada: NRC Research Press, 1996. – 539 p.

УДК 581.6 (476)

Интродукция лекарственных и пряно-ароматических растений в ЦБС НАН Беларуси

Introduction of medical and aromatic plants in CBG NAS of Belarus

Л. В. Кухарева, В. В. Титок, Т. В. Гиль

L. V. Kuchareva, V. V. Titok, T. V. Gill

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь. E-mail: L.Kuchareva@cbg.org.by, V.Titok@cbg.org.by

Реферат. Приведены результаты научных исследований интродукции лекарственных и пряно-ароматических растений в условиях Беларуси и внедрения их в практику. Указан таксономический состав, дана классификация по хозяйственно-полезным признакам, приведены совместные разработки лекарственных препаратов и пищевых добавок с отраслевыми научно-исследовательскими учреждениями.

Summary. The results of medicinal and aromatic plant introduction in the conditions of Belarus and their practical application are presented. Taxonomic composition and classification according to economical characteristics are shown together with the results of join implementation in the institutions

В вопросах интродукции новых полезных растений приоритетная роль отводится ботаническим садам, исследовательская работа которых концентрируется, в основном, на разработке теоретических и методических вопросов привлечения новых хозяйственно-полезных растений с целью обогащения растениеводства новыми видами, сортами и гибридами.

В последние годы вопросы обогащения культурной флоры новыми видами полезных растений приобретают особую значимость. Это обусловлено целым рядом объективных причин, в числе которых относительно невысокое биоразнообразие отечественной флоры и актуальная необходимость создания устойчивой базы растительного сырья как основы эффективного развития фармацевтической, пищевой, парфюмерно-косметической промышленности, а также решения практических вопросов зеленого строительства, нетрадиционного плодоводства, охраны окружающей среды.

Первым звеном для обеспечения интродукционных исследований служили работы по привлечению семян и живых растений методом Международного обмена с ботаническими садами и арборетумами Мира.

С учетом установленного и действующего положения Международного Совета ботанических садов для участия в международном обмене семенами и посадочным материалом ботаническим садом периодически издается список семян «Делектус» – Index Seminum, благодаря которому Центральный ботанический сад Национальной Академии Наук Беларуси (ЦБС НАН Беларуси) ведет обширную переписку по обмену семенами со многими научно-исследовательскими учреждениями стран дальнего и ближнего зарубежья.

Количество учреждений стран СНГ и Балтии, принимающих участие в обмене семенами, составило около 60 наименований. В то же время, показатель обмена со странами дальнего зарубежья был более чем в три раза выше – 220 наименований.

В порядке ведения научного обмена ЦБС НАН Беларуси ежегодно получает от 1330 до 2150 видообразцов семян различной систематической принадлежности.

Особенно насущной проблемой для Беларуси является привлечение лекарственных и пряно-ароматических растений, потому что в естественных условиях в нашей стране произрастает ограниченное количество растений из этой группы, в то время как в составе отечественной и иностранных фармакопей насчитываются сотни субстанций лекарственных средств, произведенных на основе растительного сырья. Накоплен богатый опыт применения лекарственных препаратов растительного происхождения при инфекционных и паразитарных заболеваниях, в онкологии, при психических и нервных расстройствах, при болезнях эндокринной системы, аллергических заболеваниях, нарушениях обмена веществ, при болезнях крови и кроветворной системы, нарушении иммунитета, болезнях органов дыхания, пищеварения, мочеполовой системы, костно-мышечной системы.

Таксономический состав интродуцированных лекарственных и пряно-ароматических растений ЦБС НАН Беларуси, выращиваемых в условиях открытого грунта, насчитывает более 360 видовобразцов, представленных 293 видами, принадлежащими к 159 родам из 52 семейства. Наиболее широко в генофонде представлены, в родовом отношении, семейства Asteraceae Dumort. – 25 родов, Lamiaceae Lindl. – 23 рода, Apiaceae Lindl. – 17 родов, Rosaceae Juss. – 11 родов, Fabaceae Lindl. – 9 родов, Ranunculaceae Juss. – 6 родов, а 35 семейств представлены по 1–3 роду. Самые многочисленные коллекции по количеству видов являются семейства: Lamiaceae – 63; Asteraceae – 48; Rosaceae – 32; Apiaceae – 20; Fabaceae – 12; Ranunculaceae – 14, а остальные семейства – до 3 – 8 видов.

В настоящее время проводятся углубленные исследования биохимических особенностей сырья интродуцированных пряно-ароматических и лекарственных растений. Ведется разработка научных основ их воспроизводства, изучение адаптационных возможностей в новых условиях, создание семенных и маточных участков, заготовка и поставка образцов сырья для биохимических исследований, а также медикам, биологам и биотехнологам для разработки лекарственных средств и пищевых добавок.

Согласно проведенной классификации видовобразцов коллекционного генофонда интродуцированных растений по хозяйственно-полезным признакам выделены следующие группы: лекарственные, пищевые, парфюмерные, медоносные, технические, инсектицидные, фитомелиоративные, красильные, ядовитые (Энциклопедический словарь, 2002; Кухарева, 2007, 2009).

Лабораторией биоразнообразия растительных ресурсов ЦБС НАН Беларуси совместно с отраслевыми научно-производственными учреждениями разработаны: ароматизированные фиточаи лечебно-профилактического назначения для всех групп населения; ароматизированные безалкогольные напитки с использованием пряно-ароматических трав; коктейли на фруктовой основе; сухие приправы и пищевые добавки; ароматизированные плодово-ягодные вина, изготавливаемые на основе яблочного сока, с использованием в качестве ароматизаторов настоев трав; ароматизированная минеральная вода; сухие приправы к мясным и рыбным блюдам; несколько композиций пряностей для колбасного производства, которые с успехом могут заменить импортные.

Совместно с отраслевыми научно-исследовательскими учреждениями медицинского профиля на основе местного лекарственного сырья разработаны новые составы биологически активных добавок (БАД) для профилактики заболеваний щитовидной железы, которые восполняют комплексное содержание недостающих в обычном питании биологически-активных элементов в легко усвояемой форме, не оказывая при этом побочного воздействия на организм при длительном их применении, обладают доступностью по цене и конкурентоспособностью на рынке среди препаратов данного класса.

В качестве перспективных растений для производства БАД были взяты: лапчатка белая, эхинацея, многоколосник морщинистый, бадан, плоды шиповника и другие.

На базе генофонда ЦБС НАН Беларуси были разработаны новые лечебные формы и препараты: антиоксидативного, противоанемического, иммуномодулирующего, общеукрепляющего, гепатопротекторного, антимикробного и другого действия. Изготовлены препараты содержащие сырьё бадана толстолистного, базилика, душицы, зверобоя, иссопа, котовника, Melissa, мяты перечной, различных полыней, ромашки аптечной, валерианы, пиретрума бальзамического, фенхеля, настойки женьшеня и другие. Проведены совместные исследования по содержанию флаволигнанов в различных морфологических группах семян расторопши пятнистой, обладающих гепатопротекторным действием. Разработан препарат седативного действия на базе сырья синюхи голубой и получен патент, а также проводятся исследования с лапчатками, расторопшей, пустырником и другими.

На базе коллекционных фондов проводилась селекционная работа по созданию отечественных сортов, адаптированных к местным условиям, итогом которой явилось создание 22 сортов лекарственных и пряно-ароматических растений, включенных в Государственный реестр: № 0002031 от 11.01.2006: *Althaea officinalis* 'Рассвет', № 0002034 от 11.01.2006 *Polemonium coeruleum* 'Синеглазка', № 0002606 от 08.01.2008 *Potentilla recta* 'Лучезарная', № 0003005 от 24.12.2008 *Melissa officinalis* 'Фантазия', № 0004924 от 31.01.2013 *Foeniculum vulgare* 'Успех'.

Семена и посадочный материал созданных сортов и перспективных видов новых пряно-ароматических и лекарственных растений, а также рекомендации по их возделыванию ежегодно передаются заинтересованным предприятиям и организациям республики.

ЛИТЕРАТУРА

Кухарева Л. В. Ассортимент лекарственных растений перспективных для выращивания в условиях Беларуси // Вестник фармации : научно-практический ежеквартальный рецензируемый журнал / Витебский государственный медицинский университет, 2007. – № 1. – С. 99–102.

Кухарева Л. В. Лекарственное и пряно-ароматическое растениеводство // Наука и инновации, 2009. – № 5. – С. 70–71.

Энциклопедический словарь лекарственных растений и продуктов животного происхождения [Текст]: учебное пособие / Под ред. Г. П. Яковлева, К. Ф. Блиновой. 2-е изд., испр. и доп. – СПб.: СпецЛит изд-во СПХФА, 2002. – 407 с.

УДК 581.522.4 (571.513)

Интродукция древесных растений сибирской флоры в аридных условиях степной зоны Хакасии

Introduction of woody plants of Siberian flora in the arid conditions of the steppe zone of Khakassia

Г. Н. Гордеева

G. N. Gordeeva

НИИАП Хакасии, 650019, Республика Хакасия, г. Абакан, а/я 709. E-mail: gordeeva.gal2011@yandex.ru

Реферат. В статье сообщается о закономерностях роста и развития древесных растений сибирской флоры (*Armeniaca sibirica* (L.) Lam., *Betula pubescens* Ehrh., *Caragana jubata* (Pall.) Poir., *Cotoneaster lucidus* Schlecht., *C. megalocarpus* M. Pop., *C. melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Hippophaë rhamnoides* L., *Juniperus sabina* L., *J. pseudosabina* Fisch. et Mey., *Lonicera tatarica* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Menispermum dauricum* DC., *Sorbus sibirica* Hedl., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea chamaedrifolia* L., *Sibiraea altaiensis* (Laxm.) Schneid., *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark., *Tilia sibirica* Bayer, *Ulmus pumila* L., *Viburnum opulus* L.) в условиях засушливой степи Хакасии. Статистически доказана высокая вариабельность наступления весенних фаз роста и развития растений. Прослежено прохождение основных фаз роста в зависимости от влияния абиотических факторов среды.

Summary. The article discusses the patterns of growth and development of woody plants of the Siberian flora (*Armeniaca sibirica* (L.) Lam., *Betula pubescens* Ehrh., *Caragana jubata* (Pall.) Poir., *Cotoneaster lucidus* Schlecht., *C. megalocarpus* M. Pop., *C. melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Hippophaë rhamnoides* L., *Juniperus sabina* L., *J. pseudosabina* Fisch. et Mey., *Lonicera tatarica* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Menispermum dauricum* DC., *Sorbus sibirica* Hedl., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea chamaedrifolia* L., *Sibiraea altaiensis* (Laxm.) Schneid., *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark., *Tilia sibirica* Bayer, *Ulmus pumila* L., *Viburnum opulus* L.) in the arid steppes of Khakassia. We proved statistically the high variability of the onset of the spring phases of growth and development of plants. We traced the passage of the main phases of growth depending on the influence of abiotic environmental factors

Привлечение растений сибирской флоры к испытаниям в условия степной зоны Хакасии связано с относительной доступностью материала и, в тоже время, с ограниченностью его использования в производстве. Экстремальные климатические условия степной зоны предъявляют к растениям особые требования, основными из которых являются высокие зимостойкость и засухоустойчивость. Многие аборигенные виды могут обладать такими качествами, но использование сибирских растений в озеленении еще не так давно было далеко неполным, что делало городской ландшафт унылым и однообразным. Сибирь имеет огромную протяженность, на ее территории растения далеко неоднородны по экологическим требованиям, и нельзя считать, что данные условия являются для них оптимальными в проявлении потенциальных биологических способностей к продуцированию вегетативной массы и размножению. В других изменяющихся условиях культуры они могут быть более продуктивными (Трулевич, 1993).

В Хакасии активно проводится строительство новых городских кварталов, поэтому требуется проведение их благоустройства разбивкой новых скверов и парков. Проводимые исследования позволяют расширить ассортимент применяемых для этой цели растений.

Интродукция древесных растений в Хакасии проводится с 1950 г. За более чем 60-летнюю историю прошло испытание 204 вида сибирских растений, что составляет 54,4 % дендрологической флоры этого региона (Лиховид, 2007). В настоящее время коллекция древесных растений Хакасского национального ботанического сада объединяет более 600 видов, форм и сортов из шести регионов Земли. На долю сибирских растений приходится 65 видов.

Цель работы – выявить закономерности развития сибирских видов в степных условиях Хакасии в зависимости от абиотических факторов, определить наиболее перспективные для озеленения.

Объекты и методы проведения исследований

Объектами исследований являются 22 вида, из которых один – эндемик (*Sibiraea altaiensis* (Laxm.) Schneid.), четыре – редких (*Cotoneaster lucidus* Schlecht., *C. megalocarpus* M. Pop., *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark., *Menispermum dauricum* DC.), четыре – реликта (*Caragana jubata* (Pall.) Poir., *Juniperus sabina* L., *Menispermum dauricum*, *Tilia sibirica* Bayer) (Коропчинский, Встовская, 2002).

Для изучения привлекались растения с использованием методов родовых комплексов Н. Ф. Русанова и эколого-исторического М. В. Культиасова (Соболевская, 1991). Фенологические наблюдения проводились по методике З. И. Лучник (1964), зимостойкость и перспективность видов оценивалась по П. И. Лапину (1974). Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Статистическая обработка фенологических данных за пять лет (2010–2014 гг.) по Г. Н. Зайцеву (1981).

Дендрарий расположен на второй надпойменной террасе р. Абакан в 13 км от г. Абакана, в сухостепном районе республики. Климат пункта интродукции резко континентальный, годовое количество осадков достигает 300 мм. Основное их количество (около 60 %) выпадает в виде ливневых дождей в III декаде июля и в августе. Весна короткая (три недели), холодная с возвратными заморозками до -5°C в I декаде июня и сильными ветрами, достигающими 25–30 м/сек. Наиболее жаркие дни приходятся на июль, когда температура воздуха может достигать $+38^{\circ}\text{C}$ при относительной влажности воздуха в послеполуденное время 5–7 %. Осень длинная, прохладная, сухая с первыми небольшими заморозками (до -5°C) во II декаде сентября. Почвы темно-каштановые, карбонатные, с неблагоприятными физико-химическими свойствами для роста растений и щелочной реакцией почвенного раствора (Агроклиматический справочник..., 1961). Все изучаемые растения выращивались при обязательном поливе водопроводной и речной водой.

Для выявления закономерностей роста и развития изучаемых видов брали показатели суммы эффективных температур воздуха и количество осадков в течение пяти лет (2010–2014 гг.).

Результаты исследований

Наблюдаемые растения охарактеризованы по нескольким показателям (табл. 1). Широким ареалом произрастания характеризуются *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., *Viburnum opulus* L., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Hippophaë rhamnoides* L., *Sorbus sibirica* Hedl., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea chamaedrifolia* L.

Таблица 1

Биоморфологические показатели наблюдаемых растений сибирской флоры в дендрарии института

Название вида	Занимаемый ареал	Экологическая группа	Высота в дендрарии	Цветение Плодоношение	Зимостойкость, балл	Перспективность, балл
			в природе, м			
<i>Armeniaca sibirica</i>	Южное Забайкалье, ДВ, Монголия, Китай	Пс	$\frac{3,3}{3,0}$	$\frac{\pm}{+}$	II	II
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Сибирь, Сред. Азия	М	$\frac{15,0}{\text{до } 18,0}$	$\frac{\pm}{+}$	I	I
<i>Caragana jubata</i> (Pall.) Poir.	Сред. Азия, Тыва	К	$\frac{1,3}{0,8}$	$\frac{\pm}{+}$	II	II
<i>Cotoneaster lucidus</i> Schlecht.	Восточная Сибирь	К	$\frac{2,5}{2,0-3,0}$	$\frac{\pm}{+}$	I	I
<i>Cotoneaster megalocarpus</i> M. Pop.	Алтай, Хакасия	Кпт.	$\frac{2,5}{\text{до } 2,5}$	$\frac{\pm}{+}$	I	I
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	Сибирь, Европа, Средняя Азия, Монголия, Сев. Китай	К	$\frac{2,3}{\text{до } 2}$	$\frac{\pm}{+}$	I	I
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	Зап. и Вост. Сибирь, Япония Монголия, Китай, Корея,	М	$\frac{3,0}{5,0}$	$\frac{\pm}{+}$	I	I

Окончание таблицы 1

<i>Juniperus sabina</i> L.	Горы Южной Сибири	Пс	до 1,0 до 1,0	= –	I	III
<i>Juniperus pseudosabina</i> Fisch. et Mey.	Горы юга Зап. и Сред. Сибири	К	0,3 стелющееся	= –	I	III
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Сред. и Вост. Сибирь	МК	17,0 40,0	± +	I	I
<i>Lonicera tatarica</i> L.	Юж. р-ны Сред. и Зап. Сибири	МК	5,0 до 2,5	± +	I	I
<i>Menispermum dauricum</i> DC.	Юж. р-ны Сибири, Монголия	МК	–	= –	VI	IV
<i>Rhamnus parvifolia</i> Bunge	Южное Забайкалье	К	2,4 1,5	± +	I	I
<i>Sibiraea altaiensis</i> (Laxm.) Schneid.	Алтай	М	1,7 1,5	± –	I	II
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	Зап. и Вост Сибирь, Монголия, Китай, Корея, Япония	МГ	1,5 1,5–3,0	± +	I	I
<i>Sorbocotoneaster</i> <i>pozdjakovii</i>	Вост. Сибирь, Якутия	МК	2,8 3,0–3,5	± +	I	I
<i>Sorbus sibirica</i>	Сибирь, Европа, Китай, Корея, Япония	М	7,0 12,0–17,0	± +	I	I
<i>Spiraea betulifolia</i> Pall.	Восточная Сибирь, ДВ	МК	0,8 0,6	± +	I	I
<i>Spiraea chamaedrifolia</i>	Европа, юг Сибири, Забайкалье, Сев. Казахстан	МК	1,5 1,5	± +	I	I
<i>Tilia sibirica</i> Bayer	Сред. и Вост. Сибирь	МК	4 30	± +	I	I
<i>Ulmus pumila</i> L.	Забайкалье, ДВ, Китай	К	12,0–15,0 до 16,0	± +	II	II
<i>Viburnum opulus</i>	Европа, Африка, Ср. и Зап. Сибирь, Азия, ДВ	М	4,3 4,0	± +	I	I

Но не все, имеющие широкий ареал растения, могут благополучно произрастать в условиях степной зоны. Важна и экологическая приуроченность: 18 видов распространены в лесных и лесостепных фитоценозах, два вида – в степных, два – в горных районах. Из растений сибирской флоры цветут и плодоносят 18 видов (80,1 %), цветут и не плодоносят – один вид (*Sibiraea altaiensis*), не цветут – три вида (*Menispermum dauricum*, *Juniperus sabina* и *J. pseudosabina*).

Деревья в условиях сухой степи имеют меньшую высоту, чем в природе, подавляющее большинство кустарников в условиях культуры при поливе вырастают в высоту больше и становятся раскидистее в диаметре.

Из произрастающих в дендрарии представителей сибирской флоры семь видов (31 %) ксеромезофитов, шесть (27,2 %) – ксерофитов, пять (22,7 %) – мезофитов, два (9 %) – психрофитов и один (4,5 %) – ксеропетрофит.

Для растений в условиях пункта интродукции одним из важнейших показателей благополучия вида является зимостойкость. 18 видов имеют I балл зимостойкости, три вида – II балл, один вид – IV балл (*Menispermum dauricum* обмерзает до корневой шейки).

Характеризуемые растения в естественных местах произрастания могут занимать значительные ареалы или иметь узкую эндемичную привязанность, но в дендрарии они находятся в однородных эдафических и климатических условиях. Для характеристики их адаптивных реакций проведена статистическая обработка фенодат за пять лет. Выбрано семь основных фенологических фаз, рассчитаны средние даты и сигмы, показывающие размах сроков прохождения их видами (табл. 2).

Таблица 2

Средние показатели наступления фенологических дат древесных растений сибирской флоры в дендрарии

Название вида	*Начало развития вегетативных почек	Начало цветения	Конец цветения	Окончание роста побегов	Созревание семян	Появление осенней окраски листьев	Начало листопада	Продолжительность вегетации, дни	Продолжительность цветения, дни
<i>Armeniaca sibirica</i>	23.04 5	6.05 7	13.05 4	21.06 10	25.07 5	28.08 4	21.09 6	144	8
<i>Betula pubescens</i>	25.04 8	6.05 8	21.05 8	14.06 25	21.07 17	20.08 5	6.09 8	134	15
<i>Caragana jubata</i>	30.04 8	16.05 4	30.05 4	30.08 9	13.07 6	23.08 9	1.9 14	124	14
<i>Cotoneaster lucidus</i>	22.4 9	12.6 7	18.6 7	–	1.9 4	17.8 7	20.9 8	151	7
<i>Cotoneaster megalocarpus</i>	17.04 6	25.05 5	3.06 4	25.06 8	2.08 21	20.08 4	5.09 1,5	141	10
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	1.05 9	30.05 12	14.06 9	15.07 20	1.09 17	2.09 21	25.09 4	147	15
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	12.05 6	20.05 8	27.05 11	6.07 21	19.08 5	10.09 12	22.09 5	133	8
<i>Juniperus sabina</i>	28.04 10	–	–	17.07 15	–	–	–	–	–
<i>Juniperus pseudosabina</i>	20.04 5	–	–	21.05 14	–	–	–	–	–
<i>Larix sibirica</i>	21.04 12	6.05 6	14.05 6	20.07 6	–	24.09 7	6.10 4	168	8
<i>Lonicera tatarica</i>	27.04 7	8.06 6	19.06 4	2.07 14	15.07 8	30.08 10	13.09 14	140	12
<i>Menispermum dauricum</i>	3.05 9	–	–	–	–	30.08 11	20.09 9	140	–
<i>Rhamnus parvifolia</i>	30.04 11	4.06 8	16.06 8	16.06 7	7.09 6	9.09 10	27.09 2	150	12
<i>Sibiraea altaiensis</i>	23.04 8	1.06 8	13.06 9	10.06 9	10.08 30	5.08 23	21.09 6	151	13

Название вида	*Начало развития вегетативных почек	Начало цветения	Конец цветения	Окончание роста побегов	Созревание семян	Появление осенней окраски листьев	Начало листопада	Продолжительность вегетации, дни	Продолжительность цветения, дни
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	11.04 8	13.07 3	19.07 10	–	19.09 5	29.08 15	25.09 5	167	7
<i>Sorbocotoneaster pozdnjakovii</i>	13.04 9	20.05 3	10.06 4	–	29.08 6	14.08 12	30.08 8	139	16
<i>Sorbus sibirica</i>	25.04 8	1.06 10	13.06 0,5	22.06 9	29.08 13	15.08 11	16.09 9	144	12
<i>Spiraea betulifolia</i>	5.05 8	19.06 4	11.07 7	19.07 5	26.09 9	31.08 14	26.09 1,5	144	22
<i>Spiraea chamaedrifolia</i>	6.05 10	6.06 6	21.06 5	4.08 7	4.08 16	28.08 6	8.09 7	125	15
<i>Tilia sibirica</i>	1.05 7	23.06 9	16.07 5	16.06 3	–	17.08 10	6.09 6	131	23
<i>Ulmus pumila</i>	8.04 11	26.04 14	8.05 9	23.06 14	10.06 5	8.09 9	24.09 5	169	13
<i>Viburnum opulus</i>	28.04 2	7.06 8	18.06 5	7.07 14	7.09 9	30.08 16	20.09 5	145	11

Примечание: * – в числителе средние даты за пять лет, в знаменателе – дисперсия.

Период цветения для рассматриваемых видов за пятилетний период равен $12,7 \pm 2,3$ дням. Его пик приходится на 3 декаду мая – 1 декаду июня. В эти сроки в дендрарии происходит массовое цветение основного количества представителей сибирской флоры. Средние показатели продолжительности периода облиствения – 16,9 дней, периода от начала цветения до созревания плодов – 76,2 дня. Средний показатель длины вегетационного периода изучаемых растений за 5 лет составляет 144,3 дня. Самым коротким вегетационным периодом характеризуется *Spiraea chamaedrifolia* (125 дней), а наиболее продолжительным – 169 дней (*Ulmus pumila*).

Для всех 22 наблюдаемых видов сибирской флоры в течение пятилетнего периода большее варьирование фенодат, имеющие средние показатели, отмечено для фенофазы распускания вегетативных почек (15,2 %). Небольшой подъем кривой коэффициента вариации наблюдается на фазе окончания роста побегов – 10,2 %, остальные фенодаты имеют малый размах варьирования (3,0–9,6 %), что указывает на достаточную стабильность прохождения фенофаз у основного количества наблюдаемых растений сибирской флоры в условиях дендрария.

Для выявления причин наибольшего варьирования наступления фенофаз в весенний период к средним датам их наступления были подсчитаны сумма эффективных температур и количество осадков. Выявлена прямая корреляционная зависимость высокой степени в фазе развития вегетативных почек от суммы эффективных температур. Количество осадков на начало развития вегетативных почек влияет в средней степени (табл. 3).

Таблица 3

Средние показатели коэффициентов корреляции дат наступления фаз роста и развития сибирских растений и абиотическими факторами

Фенофаза	r_1	r_2	Продолжительность периода, дней даты
Начало распускания вегетативных почек	0,72	0,36	<u>19</u> 17.04–5.05
Начало цветения	0,52	0,43	<u>37</u> 12.05–18.06
Конец цветения	0,53	0,44	<u>41</u> 22.05–1.07
Окончание роста побегов	<u>0,62</u> 0,71	<u>0,52</u> 0,83	<u>23</u> 11.06–25.07
Созревание семян	0,65	0,54	<u>56</u> 17.07–11.09
Появление осенней окраски листьев	0,70	0,42	<u>22</u> 16.08–7.09
Начало листопада	0,41	0,35	<u>14</u> 7.09–20.09

Примечание: r_1 – коэффициент корреляции между средней датой наступления фенофаз и суммой эффективных температур; r_2 – коэффициент корреляции между средней датой наступления фенофаз и количеством осадков.

Начиная с фазы «начало цветения», влияние абиотических факторов снижается до средней степени, возможно, в связи с усилением действия наследственных признаков, т. к. для начала цветения большое значение имеют сроки закладки цветочных почек, их емкость.

Изучаемые виды по наступлению фенофазы «окончание роста побегов» можно разделить условно на две группы, одна включает виды, у которых сумма эффективных температур и количество осадков влияют на наступление данной фенофазы в средней степени (63,0 %), а вторая – в сильной степени от них зависящие (37 %). Усиление действия температурного фактора сказывается на наступление смены летней окраски листьев на осеннюю, количество осадков влияет в средней степени. Начало листопада в средней степени зависит от рассматриваемых факторов.

Таблица 4

Диапазон сумм эффективных температур роста и развития растений сибирской флоры за 2010–2014 гг.

№ п.	Название растения	Начало развития вегетативных почек	Начало цветения	Конец цветения	Окончание роста побегов	Созревание семян	Появление осенней окраски листьев	Начало листопада
1	<i>Armeniaca sibirica</i>	87,9–217,9	112,0–247,9	255,1–300,0	609,1–821,5	1616,1–1729,6	2185,3–2204,0	2315,1–2450,7
2	<i>Betula pubescens</i>	81,7–253,0	156,4–289,1	270,2–540,7	468,2–950,3	1179,7–1332,9	1861,3–2134,5	1619,2–2527,8
3	<i>Caragana jubata</i>	87,9–338,5	148,4–400,4	361,3–661,3	1170,5–2251,3	1211,6–2246,0	1592,7–2071,2	2065,1–2394,7
4	<i>Cotoneaster lucidus</i>	64,4–163,2	450,3–742,4	546,7–863,9	630,6–779,1	2092,5–2364,7	1873,8–2282,3	2246,0–2559,0
5	<i>Cotoneaster megalocarpus</i>	10,8–115,9	287,6–509,8	345,2–571,3	–	1252,3–2325,3	1852,7–2211,2	2092,5–2375,7
6	<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	93,5–343,7	381,7–684,4	589,8–900,9	927,7–1673,0	1443,6–2179,3	1458,1–2464,5	2296,9–2559,6
7	<i>Hippophaë rhamnoides</i>	82,8–253,0	162,7–581,3	197,1–541,9	1281,4–2251,3	1749,8–2149,5	2188,8–2505,2	2329,0–2559,6
8	<i>Juniperus sabina</i>	144,4–191,6	–	–	1234,1–1779,9	–	–	2407,9–2708,8
9	<i>Juniperus pseudosabina</i>	69,4–174,5	–	–	–	–	–	2375,4–2677,9
10	<i>Larix sibirica</i>	136,7–314,4	137,4–338,5	183,6–400,4	1294,9–1545,2	2235,4–2660,3	2224,1–2588,8	2375,4–2645,5
11	<i>Lonicera tatarica</i>	71,7–217,9	520,3–863,9	696,4–1020,0	738,9–1408,1	780,5–1385,0	1873,8–2394,7	1976,5–2495,4
12	<i>Menispermum dauuricum</i>	122,6–247,9	–	–	–	–	1873,8–2360,4	2092,5–2527,8
13	<i>Rhamnus parvifolia</i>	115,9–210,6	377,6–742,4	697,0–932,4	549,1–1037,4	2080,7–2395,0	2353,7–2588,8	2186,2–2450,7
14	<i>Sibiraea altaensis</i>	10,8–160,9	242,8–609,1	377,6–802,4	831,9–1435,2	1358,2–2419,5	1331,3–2233,0	2167,2–2536,8
15	<i>Sorbaria sorbifolia</i>	18,5–57,7	1170,5–1411,3	1336,7–1567,0	–	2176,0–2527,8	1724,2–2395	2246,0–2567,1
16	<i>Sorbocotoneaster pozdnjakovii</i>	31,5–57,7	87,9–474,1	568,6–738,9	–	1749,8–2039,0	1668,2–2198,5	2047,2–2309,6
17	<i>Sorbus sibirica</i>	71,7–183,9	183,6–886,4	582,9–1090,7	620,3–1332,7	1733,6–2395,0	1663,8–2219,9	2233,0–2495,4
18	<i>Spiraea betulifolia</i>	93,4–331,0	834,7–950,3	1234,1–1389,2	–	2463,5–2527,8	1994,9–2505,2	2474,1–2567,1
19	<i>Spiraea chamaedrifolia</i>	119,3–368,1	468,2–821,5	749,1–877,1	1316,3–1945,2	1549,8–2518,3	1673,0–2338,9	2016,9–2463,5
20	<i>Tilia sibirica</i>	119,3–271,5	1121,7–1227,6	1275,0–1396,2	725,2–1450,7	–	–	2105,6–2450,7
21	<i>Ulmus pumila</i>	119,3–231,8	112,7–208,6	214,8–277,0	680,0–1078,9	507,2–906,6	2273,8–2330,9	2318,0–2567,1
22	<i>Viburnum opulus</i>	56,8–241,9	468,6–842,4	590,8–1074,6	762,9–1294,9	1951,3–2402,2	1458,1–2410,7	2183,8–2543,7

Установлены диапазоны сумм эффективных температур наступления основных фаз роста и развития сибирских растений в коллекции (табл. 4). Для развития вегетативных почек у *Sibiraea altaiensis* достаточно всего 10,8 °С, а для *Juniperus sabina* необходимо 144,4 °С. Остальные наблюдаемые виды входят в установленный диапазон. У *Ulmus pumila* и *Armeniaca sibirica* первыми распускаются цветковые почки при этом достаточно накопленной суммы эффективных температур 24,7 °С ... 69,4 °С, соответственно.

У *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* начало цветения наступает при накоплении 87,9 °С, наибольшее значение суммы эффективных температур для данной фазы отмечено у *Tilia sibirica* (1121,7 °С). Для фазы конца цветения минимальная сумма (183,6 °С) характерна для *Larix sibirica*, а максимальная – для *Sorbaria sorbifolia* (1336,7 °С). Фаза окончания роста побегов наступает у *Betula pubescens* при сумме эффективных температур 468,2 °С, у *Spiraea chamaedrifolia* – при 1316,3 °С. Для созревания семян *Ulmus pumila* необходимо 507,2 °С, а для *Spiraea betulifolia* – 2463,5 °С. Появление осенней окраски листьев имеет диапазон от 1331,3 °С (*Sibiraea altaiensis*) до 2353,7 °С (*Rhamnus parvifolia*). Начало листопада наступает при 1619,2 °С у *Betula pubescens*, а верхняя граница 2474,1 °С отмечена у *Spiraea betulifolia*, остальные виды входят в установленный диапазон.

Три вида в условиях дендрария не цветут – *Menispermum dauricum*, *Juniperus sabina* и *Juniperus pseudosabina*. Отсутствие цветения первого из них объясняется возрастом и сильным многоярусным затенением в дендрарии. За его пределами *Menispermum dauricum* при небольшом затенении цветет и плодоносит. В природных условиях два вида можжевельника произрастают в горах на уровне 1250–1300 м над ур. м. (*J. sabina*) и в гольцовом и подгольцовом поясах на уровне 1700 м над ур. м. (*J. pseudosabina*). Условия интродукции в степной зоне сильно разнятся с природными местообитаниями этих растений, отсутствие цветения и плодоношения указывает на испытываемый ими дискомфорт.

Таким образом, определена высокая изменчивость наступления фазы начала развития вегетативных почек для 15,2 % видов. Установлены диапазоны сумм эффективных температур средних дат наступления основных фаз роста и развития изучаемых растений, позволяющих большинству изучаемых видов проходить полный жизненный цикл и продуцировать полноценные семена. Выявлены корреляционные зависимости сильной и средней степени между суммой эффективных температур и датами фаз роста и развития растений в весенний период для 42 % рассматриваемых видов. Несмотря на разные феноритмотипы характеризуемых растений сибирской флоры и их биологические особенности, в условиях засушливой степи при поливе 68,2 % являются вполне перспективными, 18,2 % – перспективными, 9,1 % являются менее перспективными, 4,5 % – малоперспективными.

Выявленные закономерности роста и развития древесных растений сибирской флоры в зависимости от абиотических факторов среды позволяет успешно их использовать в условиях резко континентального климата степной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

- Трулевич Н. В.** Значение трудов М. В. Кульгасова для теории и практики интродукции растений // Бюллетень Главного ботанического сада, 1993. – Вып. 167. – С. 162–164.
- Лиховид Н. И.** Интродукция древесных растений в аридных условиях юга Средней Сибири. – Абакан: тип. ООО «Фирма» Март», 2007. – 288 с.
- Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н.** Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. – 707 с.
- Соболевская К. А.** Интродукция растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. – С. 26–37.
- Лучник З. И.** Методика изучения интродуцированных деревьев и кустарников // Вопросы декоративного садоводства, 1964. – С. 6–22.
- Лапин П. И.** Интродукция древесных растений в средней полосе Европейской части СССР // Научные основы, методы и результаты. – Л., 1974. – 135 с.
- Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб.: «Мир и семья – 95», 1995. – 990 с.
- Зайцев Г. Н.** Фенология древесных растений. – М: Наука, 1981. – 120 с.
- Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской автономной области. – Л.: Гидрометеиздат, 1961. – 288 с.

СИСТЕМАТИКА ОТДЕЛЬНЫХ ТАКСОНОВ

УДК [581.15+543.545+631.523]:582.542

Репродуктивная дифференциация *Elymus komarovii* (Poaceae) в связи с проблемой таксономической идентификации

Reproductive differentiation of *Elymus komarovii* (Poaceae) in connection with a problem of taxonomical identification

А. В. Агафонов¹, Е. В. Кобозева^{1,2}

A. V. Agafonov, E. V. Kobozeva

¹Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук,
г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, 630090, agalex@mail.ru

²Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, пр. Ленина, 36, 634050, ekobozeva87@mail.ru

Реферат. Изучались особенности репродуктивных взаимоотношений между биотипами *E. komarovii* из разных местообитаний в Южной Сибири и Монголии. Способность к рекомбинации генетического материала между биотипами *E. komarovii* зависит от географического происхождения. В популяциях Горного Алтая в пределах Республики Алтай редкий для вида признак «голые листовые пластинки» контролируется не менее чем двумя рецессивными аллелями разных генов. На примере некоторых морфологических признаков подтверждена возможность одноступенчатой рекомбинации генетического материала между *E. komarovii* и *E. transbaicalensis* через гибридизацию.

Summary. Traits of reproductive relationships between biotypes *E. komarovii* from Southern Siberia and Mongolia were studied. Ability to recombination of genetic material between biotypes *E. komarovii* depends on a geographical origin. In populations of Mountain Altai the rare character for the species “naked leaf blades” is controlled not less than two recessive alleles of different genes. On the example of bright morphological characters the possibility of a one-stage recombination of genetic material between *E. komarovii* and *E. transbaicalensis* by means of sexual hybridization was confirmed.

Введение

Род *Elymus* L. является широко распространенным, обширным по биоразнообразию, и по современным обобщенным обработкам содержит от 150 (Dewey, 1984; Barkworth et al., 2007) до 200 (Цвелев, 1991) таксонов видового ранга. Таким образом, *Elymus* – самый крупный род в трибе *Triticeae* Dum. семейства Poaceae Barnh. Большинство видов аллополиплоидного рода *Elymus* – факультативные самоопылители. Нередкие события межвидовой гибридизации и последующие процессы интрогрессии, в результате которых образуется большое число локальных интрогрессивных форм, приводят к разногласию систематиков и, как следствие, заметным сложностям в таксономии рода. Реальные факты значительно затрудняют четкое понимание вида и все чаще приводят к рассмотрению отдельных видовых комплексов с близкой морфологией, общим ареалом и экологией в составе одного таксона в широком понимании. Вместе с тем, многие вопросы специфичности, дифференциации и взаимоотношений таксонов остаются невыясненными.

Elymus komarovii (Nevski) Tzvelev распространен в горных районах Южной Сибири, Монголии, Казахстана и Северо-Западного Китая и произрастает преимущественно в лесном горном поясе и в непосредственно прилегающих экотопах альпийского пояса на высотах до 2500 метров, на лужайках, каменистых склонах, галечниках, среди кустарников (Цвелев, 1976; Пешкова, 1990; Цвелев, Пробатова, 2010). Впервые этот таксон был описан С.А. Невским как *Agropyron komarovii* Nevski на основе сборов В.Л. Комарова из Восточного Саяна (Невский, 1932). Вскоре он перенес этот вид в род *Roegneria* C. Koch под названием *R. komarovii* (Nevski) Nevski (Невский, 1934).

Далее таксон был включен Н.Н. Цвелевым (1968) в качестве самостоятельного вида в состав рода *Elymus*, но вскоре переведен в ранг подвида как *E. uralensis* subsp. *komarovii* (Nevski) Tzvelev (Цвелев, 1973). Однако, такая обработка не нашла широкой поддержки, и некоторые авторы продолжали признавать *E. komarovii* за самостоятельный вид (Черепанов, 1981; Пешкова, 1990). Это могло быть связано с тем, что

типовой материал *E. uralensis* с Южного Урала проявляет отчетливое сходство с широко распространенным *E. caninus* и отличается от последнего только короткошиповатыми нижними цветковыми чешуями (НЦЧ). Возможно, поэтому Н.Н. Цвелев (2008) восстановил *E. komarovii* в ранге самостоятельного вида секции *Goulardia* (Husnot) Tzvelev, подсекции *Subsecundi* (Nevski) Tzvelev.

Ранее было показано, что на территории Горного Алтая и Восточного Саяна между *E. komarovii* и морфологически близким видом *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev проходят интрогрессивные процессы (Герус, Агафонов, 2007а, б). Как следствие, в составе многих смешанных популяций появляются разные по морфологии и численности совокупности отклоняющихся форм (микрораспространения или отдельные особи), но типичные видовые формы из разных местообитаний только в незначительной степени отличаются друг от друга. Изучение гибридных растений *E. komarovii* × *E. transbaicalensis* в поколениях с одновременным электрофоретическим контролем показало, что в данной комбинации проходила ограниченная рекомбинация генетического материала, а не интрогрессия с обязательными возвратными скрещиваниями (Герус, 2007). Нельзя исключить, что особи, формально относимые к *E. transbaicalensis* и *E. komarovii*, но произрастающие вместе в локальных популяциях, образуют единую репродуктивную систему, в отличие от популяций одного вида, но произрастающие в разных отдаленных местообитаниях в течение многих поколений. Поэтому даже при частичной гибридизации численность гомозиготных особей в популяциях с преимущественным самоопылением всегда значительно выше, чем число особей, несущих гетерозиготный генотип.

При внутривидовой гибридизации *E. transbaicalensis* из разных точек ареала (Агафонов, 2004) уровень половой совместимости был выше у растений из одного географического региона (например, из разных популяций Горного Алтая или Красноярского края), и ниже у растений с существенной географической изоляцией (например, «биотип_{Горный Алтай} × биотип_{Красноярский край}»).

Цель данного исследования – выявить уровень репродуктивной совместимости между биотипами *E. komarovii* на территории Сибири и на примере пары альтернативных признаков «волосистая – шероховатая поверхность листовых пластинок (ЛП)» показать возможность оценки наследования диагностических признаков. Кроме того, представлены результаты изучения межвидового гибрида *E. transbaicalensis* × *E. komarovii*. Главной морфологической особенностью материнского биотипа *E. transbaicalensis* АКУ-0422 является признак «гладкие НЦЧ», сопряженный с признаком «мелкошиповатые членики колосковой оси (ЧКО)». Два этих признака не характерны для данного вида, но составляют основу для идентификации камчатского вида *E. kronokensis*.

Материалы и методы

В исследования были взяты отдельные образцы и популяционные выборки *E. komarovii*, собранные сотрудниками ЦСБС СО РАН в различных местообитаниях в пределах Южной Сибири и Монголии. Точки сбора природного материала приведены в таблице 1.

Гибридизацию растений проводили по разработанной экспресс-методике (Агафонов, 2004). Гибридность особей F₁ определяли по морфологическим маркерам. В вариантах гибридизации, где отцовские биотипы не имели доминантных маркеров, гибридность подтверждали методом SDS электрофореза по методике Laemmli (1970) с модификациями для анализа многолетних пшеницевых злаков (Агафонов, Агафонова, 1992). Семенную фертильность (СФ) растений определяли как отношение выполненных зерновок к общему числу цветков в колосе, исходя из этого оценивали уровень репродуктивной совместимости (Сс) биотипов (Агафонов, 1997; Agafonov, Salomon, 2002).

Результаты и обсуждение

При изучении внутривидовой гибридизации *E. komarovii* нами было проанализировано 18 комбинаций скрещивания биотипов из разных популяций Сибири и одной популяции из Монголии. Данные по семенной фертильности гибридов в поколениях F₁ и F₂ приведены в таблице 2. Из нее следует, что большинство выборочных биотипов из разных точек ареала вида имеют высокую репродуктивную совместимость и, следовательно, их можно отнести к единому рекомбинационному генпулу (РГП).

Для подтверждения гибридности растений в комбинациях 3, 4, 8, 13, 16, 17 изучали расщепление по родительским компонентам в семенах поколения F₂. Для этого брали по 3 зерновки с растений F₁ в сравнении с зерновками родительских форм. Как показано на рисунке, наличие отцовских компонентов в семенах F₂ и рекомбинация компонентов обоих родителей показало успешность проведения гибридизации и принадлежность биотипов к единому РГП. Особый интерес к этим гибридам был в первую очередь связан

Таблица 1

Происхождение образцов *E. komarovii*, взятых в гибридологический анализ

Код популяции (образца)	Местонахождение и автор сбора
<i>E. komarovii</i>	
AKU-9820; AKU-0409; AKU-0656	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, предгорья Курайского хр., 10 км на сев. от пос. Чаган-Узун по Чуйскому тракту, лог Куюктанар, alt. 1776 м, N50°9.510' E88°18.735' (Д. Герус, А. Агафонов)
GAL-8425	Респ. Алтай, Улаганский р-н, Курайский хр., басс. р. Башкаус, устье р. Нижний Ильдугем (М. Данилов)
GUK-9103	Респ. Алтай, Усть-Канский р-н, центр. часть Канской котловины, лиственничный лес (Н. Ермаков)
ACH-8920	Респ. Алтай, Онгудайский р-н, 4 км на юго-восток по автодороге от перевала Чике-Таман, горная тропа от р. Б. Ильгумень (А. Агафонов)
GAR-0501	Респ. Бурятия, Окинский р-н, дол. р. Ока, правый приток р. Гарган, галечник у моста; alt. 1610 м, N52°5.947' E100°23.005' (Д. Герус, А. Агафонов) [точка 5]
ULZ-0503	Респ. Бурятия, Окинский р-н, галечник на р. Улзыта, (ранее р. Каштак), alt. 1595 м, N52°11.529' E100°20.171' (Д. Герус, А. Агафонов)
SBI-0509; SBI-9515; SBI-9517	Красноярский край, Западный Саян, Усинский тракт, разнотравный луг в пойме р. Билелиг; alt. 867 м, N52°20.600' E93°34.423' (Д. Герус, А. Агафонов)
TUV-9113	Респ. Тува, Туранский р-н, вост. часть Турано-Уюкской котловины, 4 км от устья р. Уюк, лиственничный лес (Н. Ермаков)
TUV-9568	Респ. Тува, Эрзинский р-н, Сев.-Зап. Сангилен, басс. р. Улар, 3 км вверх от места впадения в р. Эрзин (Н. Ермаков)
MUN-0608	Респ. Тува, Тоджинский р-н, оз. Мюн-Холь, тропа на границе смешанного леса; alt. 990 м, N 52°13.736' E 95°59.278' (А. Каракулов)
MON-9514	Монголия, хр. Хан-Хухэй на юг от оз. Убсу-Нур, ср. течение р. Мундехе (И. Артёмов)

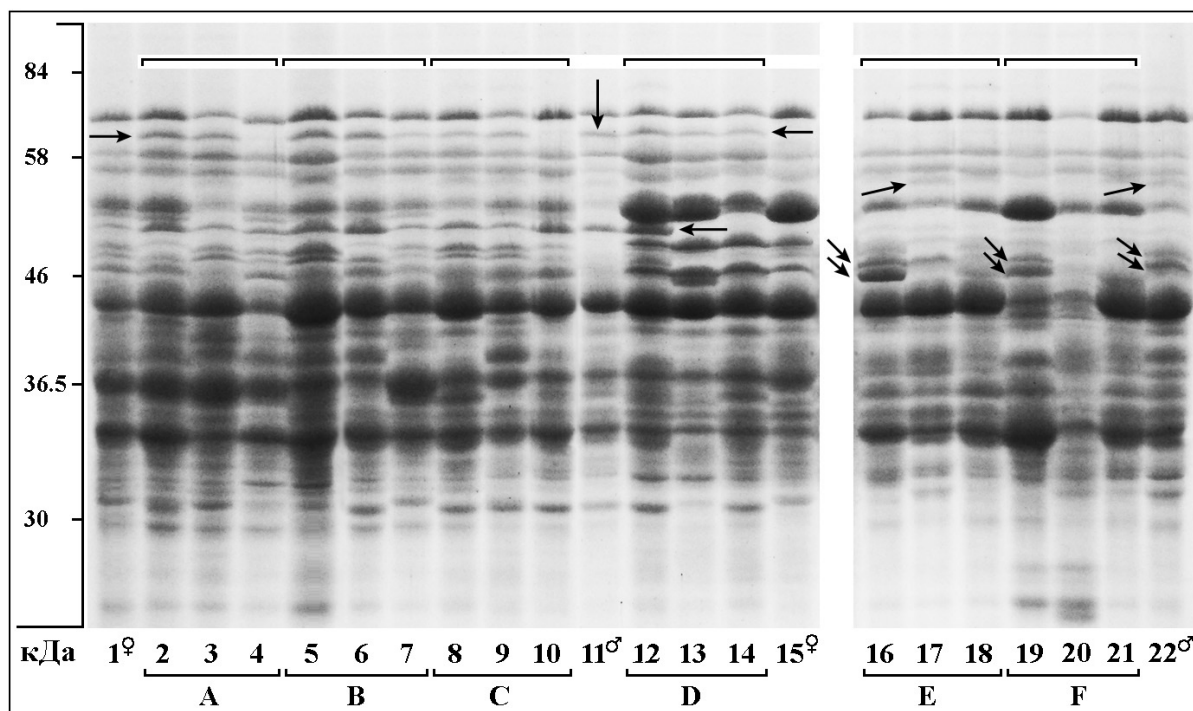


Рис. SDS-электрофореграмма белков эндосперма родительских биотипов и семян F_2 с гибридных растений F_1 при внутривидовых скрещиваниях *E. komarovii*. Родительские биотипы: 1. AKU-0656 (лог Куюктанар, респ. Алтай); 11. GAR-0501 (р. Гарган, Восточный Саян); 15. AKU-9820 (лог Куюктанар, респ. Алтай); 22. ULZ-0503 (р. Улзыта, Восточный Саян). Семена F_2 (по 3 зерновки с гибридного растения) в комбинациях скрещивания AKU-0656 × GAR-0501 (A, B, C), AKU-9820 × GAR-0501 (D) и AKU-0409 × ULZ-0503 (E, F). Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me; кДа - ориентировочная шкала молекулярных масс. Стрелками указаны компоненты отцовских биотипов.

с тем, что они были образованы с участием биотипов GAR-0501 и ULZ-0503 из классического местообитания вида.

Наиболее высоким уровнем совместимости ($C_s = \alpha_1$), при котором происходит свободная рекомбинация генетического материала, характеризовались гибриды в комбинациях 1, 6, 14, 15, 18. Эти варианты скрещиваний были образованы не только биотипами с относительно близким расположением исходных популяций (GAL-8425 × GUK-9103), но и с включением биотипов из географически отдаленных местообитаний, как в комбинациях TUV-9113 × GUK-9103 и MUN-0608 × GAR-0501. Семенная фертильность (СФ) этих гибридов в F_1 составила от 47,7 до 81,8 %. Значительно более низкий уровень совместимости ($C_s = \alpha_2$) был отмечен у гибрида между биотипами из отдаленных точек ареала – Монголии (MON-9514) и юга Красноярского края (SBI-9515). Семенная фертильность этого гибрида (комбинация 10) составила только 4 полноценных зерна из 6 колосьев, взятых с трех растений F_1 , тогда как в F_2 гибрид оказался полностью стерильным. Единственный монгольский биотип MON-9514, проверенный в комбинации с биотипом TUV-9113 из северной части республики Тува, показал также довольно высокое значение совместимости на α_1 -уровне.

Поскольку гибриды F_1 в комбинации GAL-8425 × GUK-9103 показал значение СФ выше 60 %, была проведена оценка наследования различительного признака для этой пары биотипов. Материнское растение GAL-8425 обладало коротко-густоволосистыми ЛП, отцовское растение GUK-9103 имело голые коротко-шиповатые ЛП, что оценивается как относительно редкий признак для *E. komarovii*. Гибриды F_1 обладали визуально более редким опушением ЛП, чем материнский GAL-8425. В условиях климокамеры было выращено до стадии 5-го листа 53 растения F_2 , у которых фиксировалось проявление признака волосистости ЛП. С учетом предыдущих опытов и наблюдений за характером варибельности морфологических признаков в поколении F_2 (Агафонов, 2004; Агафонов, 2008; Агафонов, Герус, 2008), визуально было определено 5 фенотипических классов, на которые можно подразделить все фенотипы выборки. При этом необходимо отметить, что эта процедура носила определенную долю субъективизма, поскольку четкие границы между

Таблица 2

Наивысшие значения семенной фертильности (СФ) внутривидовых гибридов *E. komarovii* и уровни репродуктивной совместимости C_s биотипов в поколениях F_1 и F_2

№ п/п	Комбинация скрещивания	Наивысшие значения семенной фертильности в поколениях, %				Уровень C_s
		F_1	N_{F_1}	F_2	N_{F_2}	
1	GAL-8425Гал × GUK-9103Гал	64.3	2	84.6	19	α_1
2	GAL-8425Гал × SBI-9517Кра	33.4	2	–	–	α_2
3	GUK-9103Гал × SBI-9517Кра	9.6	2	–	–	α_2
4	SBI-9517Кра × GUK-9103 Гал	15.6	2	88.7	3	α_2
5	SBI-9515Кра × АСН-8920 Гал	38.8	3	64.9	2	α_2
6	TUV-9113Тув × GUK-9103 Гал	48.9	2	62.2	4	α_1
7	TUV-9113Тув × SBI-9515Кра	16/8	2	2.8	4	$\alpha_2?$
8	TUV-9113Тув × MON-9514Монг	53.2	2	77.6	3	α_1
9	TUV-9568 Тув × GUK-9103Гал	9.9	3	67.8	5	α_2
10	MON-9514Монг × SBI-9515Кра	4/6	3	0	1	$\alpha_2?$
11	АКУ-9820Гал × АУК-9803Гал	20.8	2	–	–	α_2
12	АКУ-9820Гал × MUN-0608Тув	31.4	2	–	–	α_2
13	АКУ-0409Гал × ULZ-0503Бур	24.5	2	–	–	α_2
14	MUN-0608Тув × GAR-0501Бур	59.6	4	–	–	α_1
15	MUN-0608Тув × АКУ-0656Гал	81.8	1	–	–	α_1
16	АКУ-9820Гал × GAR-0501Бур	15.9	1	–	–	α_2
17	АКУ-0656Гал × GAR-0501Бур	22.6	4	–	–	α_2
18	SBI 0509Кра × MUN 0608Тув	47.7	2	–	–	α_1

N_{F_1} и N_{F_2} – число растений, проанализированных в F_1 и в F_2 соответственно;

(#) – дробью обозначено число зерновок всего (N) собранное с числа колосьев (M);

После инвентарных номеров указаны ориентировочные географические районы сбора: Гал – Горный Алтай; Кра – Красноярский край; Тув – респ. Тува; Бур – респ. Бурятия; Монг – Монголия

классами установить достаточно затруднительно. Ниже показан численный состав классов по степени волосистости верхних поверхностей ЛП: густо волосистые – 14; средне волосистые – 27; отдельные волоски ближе к концу ЛП – 5; почти голые (длинношиповатые) – 4; голые абсолютно – 3.

Такой характер расщепления при выделенных фенотипических классах не соответствует классическим формулам 1:2:1 при моногенном наследовании признака или 1:4:6:4:1 при дигенном, особенно если учесть небольшую численность выборки. Тем не менее, более правдоподобным видится дигенный характер наследования признака в том случае, если два гена обладают неодинаковым влиянием на фенотип. Наши наблюдения в популяциях вида по признаку опушения ЛП показали, что природная вариабельность тоже может быть описана пятью фенотипическими классами. Вместе с тем, с учетом возможной интрогрессии с близкородственными видами (в первую очередь, с *E. transbaicalensis*) общее число генных локусов и их аллелей, контролирующих признак, может быть весьма значительным. Другими словами, редкий для *E. komarovii* признак «голые листовые пластинки» контролируется не менее чем двумя рецессивными аллелями разных генов в гомозиготном состоянии.

Ранее были суммированы морфологические различия между *E. komarovii* и *E. transbaicalensis* в целом, а также приведены электрофоретические свидетельства межвидовой интрогрессии в пределах Горного Алтая (Герус, Агафонов, 2007а). Для ареала видов в Восточном Саяне таких свидетельств выявлено значительно меньше (Герус, Агафонов, 2007б). Одновременно следует отметить, что изменчивость Горно-Алтайских смешанных популяций *E. komarovii* и *E. transbaicalensis* нами зафиксирована, как более широкая, чем в Восточном Саяне. Так, в популяции АКУ (Курайский хр.) нами был собран образец *E. transbaicalensis* АКУ-0422, который отличался от типового материала абсолютно гладкими НЦЧ и мелкошиповатыми ЧКО. Для проверки возможности интрогрессии такого яркого признака был создан межвидовой гибрид в комбинации скрещивания АКУ-0422 × MUN-0608. Выращенное в условиях климокамеры растение F₁ было промежуточным по различительным признакам — длине остей НЦЧ, шиповатости НЦЧ и ЧКО, а также опушенности верхних поверхностей листовых пластинок (ЛП). То есть, растение соответствовало *E. transbaicalensis* var. *burjaticus* (Sipl.) Tzvelev. Часть пыльников гибрида были закрыты при созревании, что могло быть по причине нарушений в гаметогенезе из-за неполной гомологии геномов исходных видов. Было собрано 28 зерновок с пяти колосьев, что значительно ниже нормальной СФ родительских видов. Но это значение выше, чем в двух внутривидовых комбинациях скрещивания *E. komarovii* (табл. 1). Из 14 растений выборки F₂, выращенных на открытом грунте, три были полностью стерильны. Остальные 11 были в большей или меньшей степени фертильны, от 5 до 40 зерновок на колос.

В посев F₃ были взяты семена гетерозиготного растения (8), поскольку основной задачей было получение рекомбинантного биотипа, сочетающего признак длинных остей НЦЧ от биотипа *E. komarovii* MUN-0608 и аномальный признак гладкости НЦЧ от АКУ-0422. До стадии зрелости было выращено 9 растений, которые также показали расщепление по изучаемым признакам. Два растения сочетали признак “длинные ости НЦЧ” и “гладкие НЦЧ”. От растения F₃ также с номером (8), имевшим более высокое значение СФ = 38.6%, получена выборка 6 растений F₄, все из которых несли рекомбинантное сочетание признаков. В конечном результате нами получен репродуктивно стабильный морфотип, формально соответствующий описанию *E. karakabinicus* Kotuch. (Котухов, 1992).

Таким образом, подтверждается предположение о том, что при гибридизации между *E. komarovii* и *E. transbaicalensis* может проходить одноступенчатая рекомбинация наследственного материала, а не классическая интрогрессия с обязательными возвратными или нормализующими скрещиваниями, как было показано для *E. caninus* и *E. fibrosus* (Герус, Агафонов, 2006). В целом, такие варианты взаимоотношений между видами рода *Elymus* полностью соответствуют общему принципу рекомбинационных и интрогрессивных генпулов (Агафонов, 1997). С этих позиций становятся более понятными возможные пути происхождения морфологически отклоняющихся форм и локальных микропопуляций и даже некоторых новых видов рода.

Благодарности. Авторы выражают благодарность Д. Е. Никоновой (Герус) – н. с. ЦСБС СО РАН, к. б. н., за помощь в проведении полевых и лабораторных исследований. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты № 11-04-00861, № 16-34-00505, № 16-34-50145.

ЛИТЕРАТУРА

Агафонов А. В. Принцип рекомбинационных (РГП) и интрогрессивных (ИГП) генпулов в биосистематике рода Пырейник (*Elymus* L.) Северной Евразии // Сиб. экол. журн., 1997. – Т. 4, № 1. – С. 81–89.

Агафонов А. В. Внутривидовая структура и репродуктивные отношения между *Elymus mutabilis* и *E. transbaicalensis* (Poaceae) в Южной Сибири с позиций таксономической генетики // Генетика, 2004. – Т. 40, № 11. – С. 1490–1501.

Агафонов А. В., Агафонова О. В. SDS-электрофорез белков эндосперма у представителей рода пырейник (*Elymus* L.) с различной геномной структурой // Сиб. биол. журн., 1992. – Вып. 3. – С. 7–12.

Агафонов А. В. Биосистематическое исследование комплекса *Elymus macrourus* – *E. jacutensis* и критического таксона *E. ircutensis* (Triticeae: Poaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2008. – № 2. – С. 20–32.

Агафонов А. В., Герус Д. Е. Исследование полиморфного комплекса *Elymus charkeviczii* Probat. s. l. (Triticeae: Poaceae) полуострова Камчатка с позиций биосистематики и таксономической генетики // Растительный мир Азиатской России, 2008. – № 1. – С. 58–70.

Герус Д. Е. Моделирование и регистрация в эксперименте рекомбинационных процессов между *Elymus komarovii* и *E. transbaicalensis* // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Сб. науч. ст. по материалам I (III) Всеросс. мол. науч.-практ. конф. (17–21 октября 2007., г. Новосибирск). – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. – С. 310–314.

Герус Д. Е., Агафонов А. В. Моделирование интрогрессивных процессов между *Elymus fibrosus* и *E. caninus* (Poaceae) и их регистрация с помощью одномерного SDS-электрофореза // Генетика, 2006. – Т. 42, № 12. – С. 1405–1413.

Герус Д. Е., Агафонов А. В. Свидетельства межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis* (Triticeae: Poaceae) и некоторых морфологически близких видов Горного Алтая // Сиб. ботан. вестник: электронный журн., 2007а. – Т. 2, вып. 1. – С. 17–25. <http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i2.pdf>

Герус Д. Е., Агафонов А. В. Белки эндосперма — маркеры межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. "kronokensis"* (Triticeae: Poaceae) Восточного Саяна // Сиб. ботан. вестник: электронный журн., 2007б. – Т. 2, вып. 2. – С. 33–42. <http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i3.pdf>

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (Poaceae) из Восточного Казахстана // Бот. журн., 1992. – Т. 77, № 6. – С. 89–93.

Невский С. А. К систематике рода *Agropyrum* Gaertn. // Изв. Бот. Сада АН СССР, 1932. – Т. 30, Вып. 5-

УДК 582.89

Таксономическое положение рода *Katapsuxis* Raf. среди близких таксонов Umbelliferae (Apiaceae)

Taxonomic position of the genus *Katapsuxis* Raf. and related genera of the Umbelliferae (Apiaceae)

Т. А. Остроумова, Е. В. Ключков, Т. В. Лаврова

T. A. Ostroumova, E. V. Kljuykov, T. V. Lavrova

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ботанический сад. г. Москва
E-mail: ostro_t_a@mail.ru, kljuykov@gmail.com, lavrovamgu@mail.ru

Реферат. Род *Katapsuxis* Raf. был описан в 1840 г., надолго забыт и восстановлен в 1997 г. Подробного морфологического описания и перечня диагностических признаков до сих пор не было опубликовано. По морфологическим и молекулярным данным род близок к *Cnidiocharpa* и *Selinum*. Ниже представлен анализ морфологических, анатомических и микроморфологических признаков этих трех родов, показано наличие существенных различий между ними.

Summary. The genus *Katapsuxis* Raf. was described in 1840 and then was forgotten, it was restored in 1997. There were no detailed description of the genus and diagnostic characters were not revealed. On the base of morphological and molecular data *Katapsuxis* has affinities to *Cnidiocharpa* and *Selinum*. Below we give an analysis of morphological, anatomical and micromorphological characters of these three genera and show essential differences among them.

Введение

Вид, известный под названием *Cnidium silaifolium* (Jacq.) Simonk. (Tutin et al., 1968; Hedge, Lamond, 1972) или *C. orientale* Boiss. (Mouterde, 1970; второй вид рассматривается в настоящее время как синоним первого), распространен в Южной Европе, азиатской части Турции, в Ливане и Сирии. При ревизии рода *Cnidium* Cusson ex Jussieu с применением комплекса морфолого-анатомических признаков и кластерного анализа было показано, что *C. silaifolium* таксономически удален от типового вида рода *Cnidium* – *C. monnieri* (L.) Cusson ex Jussieu (Лаврова и др., 1983, 1987). Reduron с соавторами (1997) сочли, что это своеобразное растение следует выделить в особый род, приоритетным для него оказалось название *Katapsuxis* Raf. с единственным видом – *K. silaifolia* (Jacq.) Reduron, Charpin et Pimenov. Rafinesque (1840), описал этот род на основании *Ligusticum cicutaefolium* Vill., типовой образец которого идентичен с *Laserpitium silaifolium* Jacq. (Reduron et al., 1997). Род *Katapsuxis* был забыт более 150 лет. Rafinesque (1840) не привел какого-либо описания нового рода, лишь кратко указал отличия от *Ligusticum* L. В современной литературе также отсутствует характеристика морфологии и анатомии рода *Katapsuxis* с анализом признаков, отличающих его от других родов зонтичных.

По материалам кластерного анализа (Лаврова и др., 1987) была показана некоторая близость *Cnidium silaifolium* и *Selinum carvifolia* (L.) L., а при молекулярно-филогенетическом анализе (Vallejo-Roman et al., 2006) роды *Katapsuxis*, *Selinum* L. и *Cnidiocharpa* Pimenov образовали кладу с высокой поддержкой. В пределах клады каждый род образует монофилетическую группу: 1) *Selinum carvifolia* + *S. broteri* Hoffmanns. et Link (синоним *S. carvifolia*); 2) *Cnidium silaifolium*; 3) *Cnidiocharpa alaica* Pimenov + *Cnidiocharpa physospermifolia* (Albov) Pimenov (под названием *Ligusticum physospermifolium* Albov).

Наша задача – провести анализ морфологии, микроморфологии и анатомии у видов *Katapsuxis*, *Selinum* и *Cnidiocharpa*, выявить диагностические признаки этих родов.

Результаты

Все изученные виды очень сходны габитуально. Это многолетние поликарпические почти совершенно голые травянистые растения. Стебли прямостоячие. Пластинки листьев трижды-четырежды перисторасчеченные; базальные первичные сегменты листьев на черешочках. Листочки оберточники обычно многочисленные, узкие, цельные, травянистые. Зонтики сложные, 15–40-лучевые со слегка неравными лучами. Зуб-

Таблица

Таксономические признаки видов родов *Cnidioscarpa*, *Katapsixis* и *Selinum*

Признаки	<i>Cnidioscarpa alata</i>	<i>Cnidioscarpa physospermifolia</i>	<i>Cnidioscarpa conifolia</i>	<i>Cnidioscarpa rhodopetalata</i>	<i>Selinum carvifolia</i>	<i>Katapsixis silaifolia</i> var. <i>silaifolia</i>	<i>K. silaifolia</i> var. <i>orientalis</i>
Подземные органы	Короткое корневище	Короткое корневище	Короткое корневище	Короткое корневище	Стержневой корень	Стержневой корень	Стержневой корень
Стебли под зонтиком	Тонко-бороздчатые	Тонко-бороздчатые	Тонко-бороздчатые?	Тонко-бороздчатые	Крылато-ребристые	Тонко-бороздчатые	Тонко-бороздчатые
Стебли (наличие полостей)	Полые	Полые	Полые	Полые	Плотные	Плотные	Плотные
Конечные сегменты листа	Ланцетные, зубчатые	Продолговатые или ланцетные, зубчатые	Продолговатые то-ланцетные перистораздельные, доли зубчатые	Продолговатые то-ланцетные перистораздельные, доли зубчатые	Перистораздельные с линейными или продолговатыми цельнокрайними долями 1,5-2,5 мм шир.	Перистораздельные, доли цельнокрайние, линейные, ок. 1 мм шир.	Обратной-цевидные, перисто лопастные, цельнокрай-ные 3-5 мм шир.
Влагалища верхних стеблевых листьев	Слегка расширенные	Слегка расширенные	Слегка расширенные	Слегка расширенные	Узкие	Узкие	Узкие
Обертка	Отсутствует или из 1-3 листочков	Отсутствует или из 1-4 листочков	Из 7-11 листочков	Отсутствует или из 1-4 листочков	Отсутствует или из 1-3 листочков	Отсутствует или из 1-5 листочков	Отсутствует или из 1-5 листочков
Подстолбия	Высококонич.	Высококонич.	Высококонич.	Высококонич.	Конические	Высококонич.	Высококонич.
Поверхность плода	Гладкая	Гладкая	Гладкая	Гладкая	Гладкая	Зернистая	Зернистая
Ребра плода	Почти равные килевидные или узкокрыло-видн.	Почти равные килевидные или узкокрыло-видн.	Почти равные килевидные или узкокрыло-видн.	Почти равные килевидные или узкокрыло-видн.	Ширококрыло-видные, краевые шире спинных	Равные, узкокрыло-видные	Равные, узкокрыло-видные
Реберные проводящие пучки	Компактные яйцевидные	Компактные яйцевидные	Компактные яйцевидные	Компактные яйцевидные	Вытянутые вдоль всего ребра	Вытянутые вдоль всего ребра	Вытянутые вдоль всего ребра

Окончание таблицы

Признаки	<i>Snidiocarpa alata</i>	<i>Snidiocarpa alata</i>	<i>Snidiocarpa physospermifolia</i>	<i>Snidiocarpa conifolia</i>	<i>Snidiocarpa rhodopetala</i>	<i>Selinum carvijola</i>	<i>Katsurixis silajifolia</i> var. <i>silajifolia</i>	<i>K. silajifolia</i> var. <i>orientalis</i>
Ложбинчатые секреторные каналцы (число)	Одиночные	2-4	2-4	Одиночные	Одиночные, реже 2-3	2-4	Одиночные	Одиночные
Паренхимные клетки с одревесневшими пористыми оболочками в мезокарпе	Под проводящими пучками	Под проводящими пучками	Под проводящими пучками	Под проводящими пучками	Практически весь мезокарп	Нет	Нет	Нет

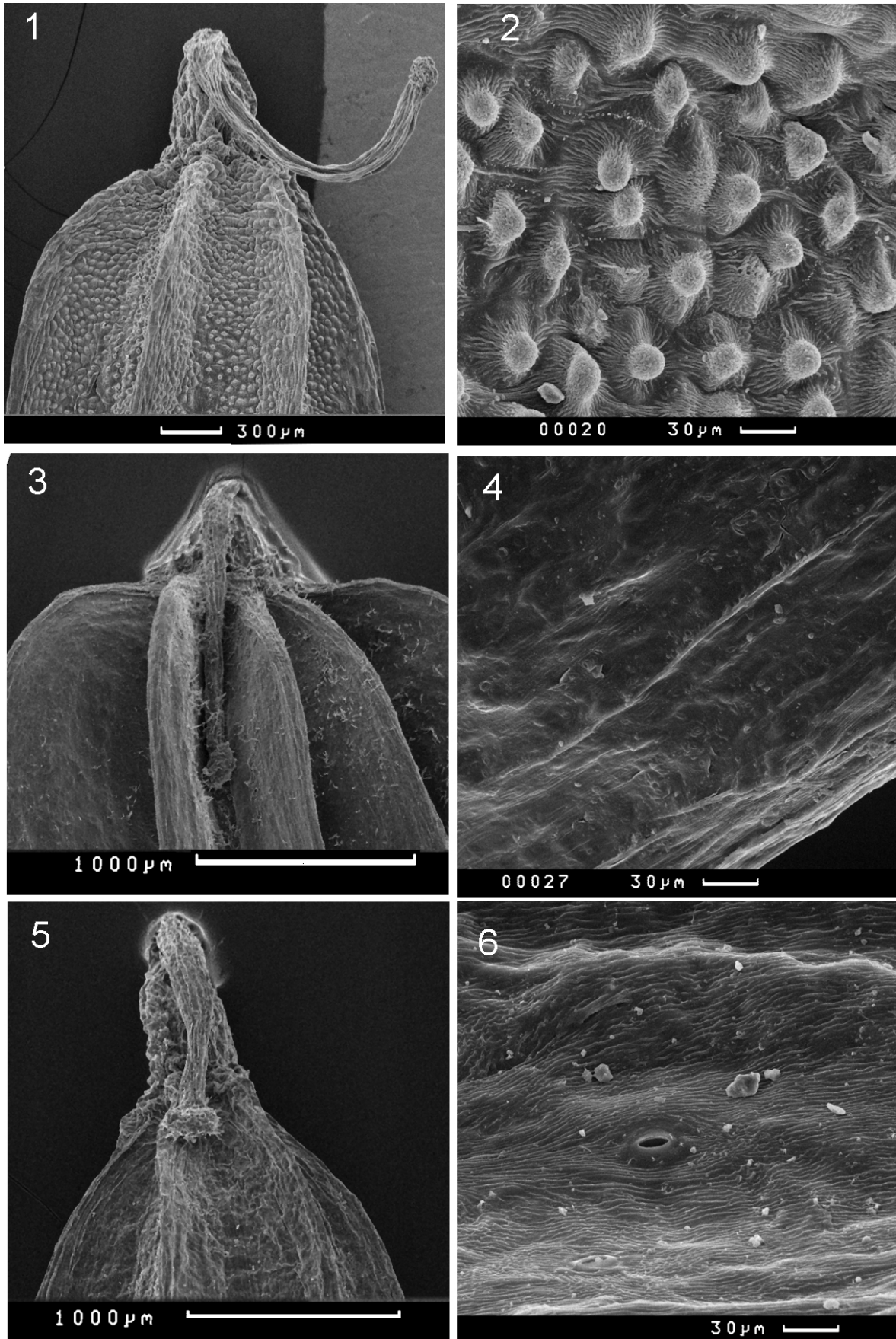


Рис. 1–6. Фотографии плодов под сканирующим электронным микроскопом: 1, 2 – *Katapsuxis silaifolia* var. *silaifolia*; 3, 4 – *Selinum carvifolia*; 5, 6 – *Cnidiocharpa alaica*. 1, 3, 5 – верхняя часть плода с подстолбием и стилодием; 2, 4, 6 – поверхность плода на большом увеличении.

цы чашечки отсутствуют, лепестки голые, белые, реже розовые, слегка выемчатые, с узкой загнутой внутрь верхушкой, стилодии длинные, отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. Плоды голые. Карпофор двураздельный до основания. Мерикарпии выпуклые со спинки. Ребра крыловидные или килевидные. Экзокарп на комиссуральной стороне прерывается близ колонки; комиссура узкая. Эндосперм на брюшной стороне плоский или слегка вогнутый.

Различия между изученными видами показаны в таблице.

Обсуждение

Род *Katapsuxis* (рис. 1, 2) отличается от *Selinum* (рис. 3, 4) и *Cnidiocharpa* (рис. 5, 6) в первую очередь зернистой поверхностью плодов, которая обусловлена тем, что клетки экзокарпа имеют куполообразные или папиллозные утолщенные наружные стенки. Этот признак различим под обычным стереомикроскопом даже на молодых плодах. От *Cnidiocharpa Katapsuxis* отличается хорошо развитым стержневым корнем (не короткое корневище), узкими (не слегка расширенными) влагалищами стеблевых листьев, формой сегментов листа – либо перисторассеченные на линейные доли, либо перистолопастные, доли всегда цельнокрайние (у *Cnidiocharpa* сегменты или цельные зубчатые, или перисторассеченные с зубчатыми долями), с растянутыми вдоль всего ребра проводящими пучками (не компактными, яйцевидными в сечении), одиночными секреторными канальцами в ложбинках (у *Cnidiocharpa* встречается как на рисунке 1, так и 2–4), отсутствием массивов паренхимных клеток с одревесневшими пористыми оболочками под проводящими пучками. От *Selinum* род *Katapsuxis* отличается тонкобороздчатым стеблем (крылатые ребра на стебле отсутствуют), высоким подстолбием, узкокрыловидными равными (не ширококрыловидными неравными) ребрами, одиночными секреторными канальцами. *Selinum* отличается от *Cnidiocharpa* хорошо развитым стержневым корнем, узкими влагалищами листа, перисторассеченными сегментами листьев с линейными цельнокрайними долями, коротким подстолбием, ширококрыловидными неравными ребрами, растянутыми вдоль всего ребра проводящими пучками, отсутствием массивов паренхимных клеток с одревесневшими пористыми оболочками под проводящими пучками. R. Hand (2010) отнес роды *Cnidium*, *Cnidiocharpa*, *Kadenia* Lavrova et V. N. Tikhom. и *Katapsuxis* в синонимы к роду *Selinum*. Однако мы считаем, что перечисленных различий достаточно, чтобы признать *Cnidiocharpa* (5 видов), монотипные *Katapsuxis* и *Selinum* самостоятельными родами.

Благодарности. Работа поддержана грантом РФФИ 15-29-02748.

ЛИТЕРАТУРА

- Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Девяткова Г. Н. Использование кластер-анализа для выяснения таксономических отношений видов подтрибы *Foeniculinae* (Umbelliferae) флоры СССР // Бот. журн., 1987. – Т. 72, № 1. – С. 25–38.
- Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Описание и анализ строения плодов зонтичных трибы *Ligusticeae* // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983. – Т. 88, вып. 2. – С. 107–122.
- Hand R. The Euro+Med treatment of Apiaceae // Willdenowia, 2011. – Vol. 41. – P. 245–250.
- Hedge I. C., Lamond J. M. et al. Umbelliferae // Davis P. H. (Ed.) Flora of Turkey and the East Aegean Islands. – Edinburgh University Press, 1972. – Vol. 4. – P. 265–538.
- Mouterde P. Nouvelle flora du Liban et de la Syrie. Vol. 2. – Beyrouth, Dar-el-Machreq, 1970. – 727 p.
- Rafinesque C. S. The good book, and amenities of nature. – Philadelphia, Eleutherium of Knowledge, 1840. – 84 p.
- Reduron J.-P., Charpin A., Pimenov M. Contribution à la nomenclature générique des Apiaceae (Ombellifères) // J. Bot. Soc. bot. Fr., 1997. – No. 1. – P. 91–104.
- Tutin T. G. Umbelliferae (various genera) // T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters, D. A. Webb (eds.). Flora Europaea. Vol. 2. – Cambridge Univ. Press, 1968. – P. 315–375.
- Valiejo-Roman K. M., Shneyer V. S., Samigullin T. H., Terentieva E. I., Pimenov M. G. An attempt to clarify taxonomic relationships in “Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum*” (Umbelliferae–Apiodeae) by molecular analysis // Pl. Syst. Evol., 2006. – Vol. 257. – P. 25–43.

УДК 581.143.6:633.36

Изменчивость таксономических признаков в популяциях растений-регенерантов и генеративных потомств эспарцета песчаного (*Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.)

Variability of taxonomic characteristics in populations of regenerated plants and generative progenies of *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.

О. А. Рожанская, Т. В. Шилова, Е. М. Горшкова

O. A. Rozhanskaya, T. V. Shilova, E. M. Gorshkova

Сибирский научно-исследовательский институт кормов, e-mail: olgarozhanska@yandex.ru

Реферат. Экспериментальная популяция растений-регенерантов R_0 получена из соматических тканей одного проростка эспарцета песчаного (*Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.) по разработанной нами методике рекуррентной регенерации. Изучение морфометрических характеристик растений-регенерантов in agro проводилось в 1991–2012 гг. Среди соматических клонов и поликроссных потомств I–IV поколений обнаружены особи с таксономическими признаками эспарцета виколистного (*O. viciifolia* Scop.), закавказского (*O. transcaucasica* Grossh.) и сибирского (*O. sibirica* Turcz. ex Bess.). Учитывая, что перечисленные виды эспарцета легко скрещиваются, они, в сущности, представляют собой единый полиморфный вид sensu lato, что подтвердилось размахом соматических вариаций *O. arenaria*. Мы полагаем, что соматическая изменчивость ограничивается рамками естественного внутривидового разнообразия, предназначенного для адаптации к различным природным условиям вида sensu lato.

Summary. The experimental plant population of R_0 -regenerants has been derived from somatic tissues of a single seedling of sandy sainfoin (*Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.) according to our recurrent regeneration method. The study of morphometric characteristics of regenerated plants in agro was being held in 1991–2012. There were discovered some plants with taxonomic characteristics of *O. viciifolia* Scop., *O. transcaucasica* Grossh., *O. sibirica* Turcz. ex Bess. among somaclones and polycross progenies of I–IV generations. If we take into account that these types of sainfoin hybridize easily, they will in fact represent a single polymorphic species sensu lato, has confirmed by the scope of somaclonal variations of *O. arenaria*. We assume that somaclonal variation is limited to the framework of natural intraspecific diversity intended for the adaptation of species to different environmental conditions.

Эспарцет (*Onobrychis* Mill.) принадлежит к семейству бобовых. Виды эспарцета *O. viciifolia* Scop., *O. transcaucasica* Grossh., *O. arenaria* (Kit.) DC. распространены на территории Евразии, первые два – в Европе и Закавказье, последний в силу повышенной засухоустойчивости и зимостойкости – в степи и лесостепи Европы, Средней Азии и Сибири. Эти многолетние энтомофильные растения давно введены в культуру как ценные кормовые и медоносные травы. Ботаник Б.А. Федченко (1908) считал эспарцет одним из важнейших кормовых растений, высказывая сожаление, что «область его культуры менее велика, чем область распространения в диком виде» (с. 55). Создание новых высокопродуктивных сортов и расширение посевов эспарцета особенно актуально для обеспечения кормовой базы отечественного животноводства в условиях перманентного кризиса и экономических санкций против России.

Культивирование in vitro соматических растительных тканей часто сопровождается генетическими абберациями (соматическими вариациями), которые могут передаваться вегетативному и генеративному потомству растений-регенерантов и использоваться в селекции (Larkin, Scowcroft, 1981). Установлено, что размах изменчивости среди культивируемых клеток может выходить за пределы рода, а среди растений-регенерантов – за пределы вида, к которому принадлежит исходное растение, причём соматические вариации признаков подчиняются закону гомологических рядов Н.И. Вавилова (Кунах, 2004). Цель наших исследований – изучение соматической изменчивости в популяциях эспарцета по основным морфологическим признакам, дифференцирующим виды.

Эспарцет введен в культуру in vitro по разработанной нами методике рекуррентной регенерации (Рожанская, 2007; Rozhanskaya, 2002), обеспечивающей в первом пассаже каллусообразование, эмбриогенез и регенерацию растений из листовых и корневых тканей (рис. 1). Экспериментальная популяция реге-

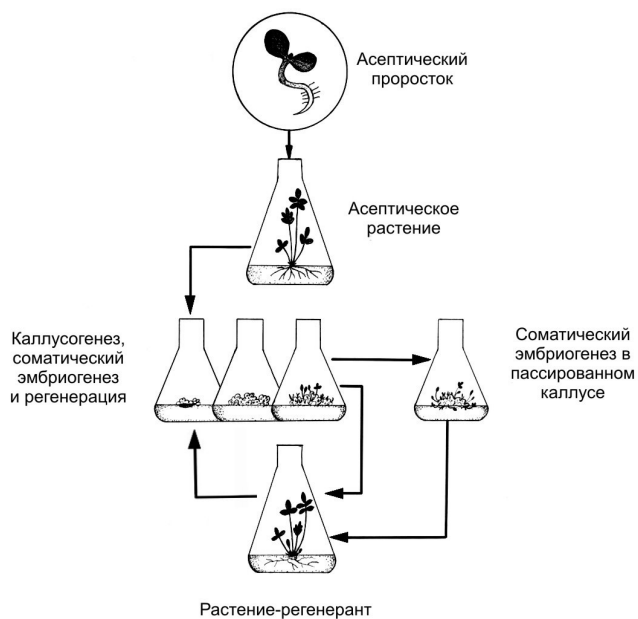


Рис. 1. Схема рекуррентной регенерации эспарцета песчаного (ориг.). Цикл включает этапы дедифференцировки, неорганизованной пролиферации, соматического эмбриогенеза и регенерации. В процессе повторения циклов рекуррентной регенерации накапливаются генетические изменения и происходит клеточная селекция на способность к регенерации и онтогенетической адаптации.

цветков по отношению к оси соцветия, строению венчика, размеру бобов, длине зубцов (вооружённости) боба. Встречались особи с признаками *O. viciifolia*: густыми соцветиями яйцевидной формы и крупными длинновооружёнными бобами (рис. 2, 3). Около половины растений в популяции соматклонов R_0 имели тонкие, полувыполненные или нежные толстые полые стебли, характерные для *O. viciifolia* и *O. transcaucasica*. Желто-зеленая окраска молодых побегов, свойственная *O. arenaria*, встречалась только у трети потомков растений-регенерантов. У многих соматклонов цветки имели флаг длиннее лодочки (признак *O. viciifolia*). Окраска лепестков цветка у большинства соматклонов была розовой, но с частотой около 10 % встречались особи с яркими пурпурно-малиновыми венчиками, свойственными *O. sibirica*; и с частотой 0,2 % – с белыми венчиками, не характерными для изучаемых видов эспарцета.



Рис. 2. Форма цветочной кисти у соматклонов эспарцета песчаного. Слева веретеновидная (мышехвостная), свойственная *O. arenaria*; справа яйцевидная, свойственная *O. viciifolia*.

нерантов R_0 объемом 76 особей получена из соматических тканей одного проростка исходного сорта СибНИИК 30, принадлежащего по совокупности признаков к виду эспарцет песчаный (*O. arenaria*). Изучение морфометрических характеристик регенерантов R_0 и их поликроссных потомств проводилось в 1991–2012 гг. в полевых питомниках Сибирского НИИ кормов (г. Новосибирск). Номенклатура видов соответствует сводке С.К. Черепанова (1981).

Среди растений-регенерантов R_0 , полученных из тканей проростка *O. arenaria*, и поликроссных потомств I–IV поколений обнаружены особи с таксономическими признаками эспарцета виколистного (*O. viciifolia*), закавказского (*O. transcaucasica*) и сибирского (*O. sibirica* Turcz. ex Bess.). Анализ признаков проводился согласно «Флоре СССР» (1948) и «Руководству по апробации сельскохозяйственных культур» (1950). Так, в популяциях соматклонов форма кисти варьировала от веретеновидной (мышехвостной), свойственной *O. arenaria*, до цилиндрической (*O. transcaucasica*) и яйцевидной (*O. viciifolia*). Подобная изменчивость наблюдалась и по другим таксономическим признакам: форме куста (от прямостоячей до развалистой), количеству одновременно открытых цветков, расположению

Мы полагаем, что необходимым и достаточным условием появления соматклональных вариаций является неорганизованная пролиферация клеток, лишенная онтогенетического контроля целого организма. Самые грубые аберрации отсеиваются в процессе автоселекции каллусных клеток; крупные генетические перестройки элиминируются в процессах регенерации, адаптации *ex vitro* или прохождения через мейотический фильтр. В первых поколениях половых потомств довольно часто обнаруживаются особи с пониженной фертильностью и низкой жизнеспособностью семян, выпадающие в следующих поколениях из состава популяции. Возможно, это связано с недостаточной энергетической активацией инициальных клеток растений-регенерантов (Kuznetsova, 2013). Наконец, имеется контролирующий механизм биогеоценоза, функционирующий посредством сопоставления фенотипов отдельных особей (Шмальгаузен, 1969). Так на ка-

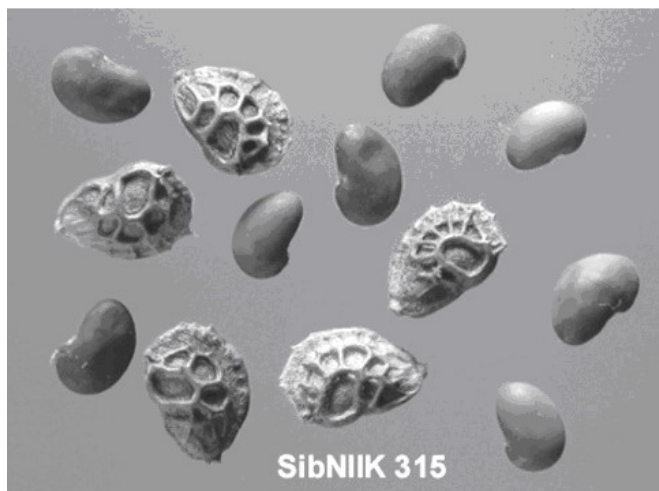


Рис. 3. Форма бобов у исходного вида *O. arenaria* (мелкие, коротковоруженные).

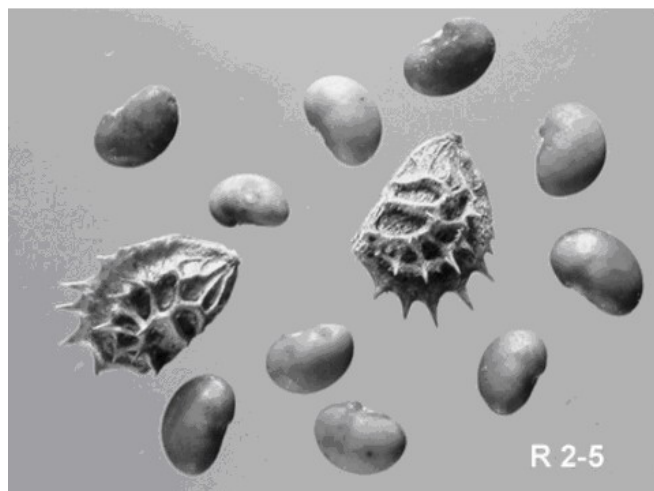


Рис. 4. Форма бобов у соматклона с признаками *O. viciifolia* (крупные, длинноворуженные).

ждом уровне структурной организации живых систем осуществляется механизм поддержания генетического гомеостаза.

У соматклонов эспарцета обнаружены признаки родственных видов. Однако в современной систематике вопрос, что считать видом, является дискуссионным (Смекалова, 2003). Систематика рода *Onobrychis* остается спорной, поскольку виды легко скрещиваются между собой, их ареалы перекрываются или дизъюнктивны. Л. П. Сергиевская (1964) рассматривала *O. sibirica* как разновидность *O. tanaitica* Spreng. var. *sibirica* (Turcz.) Polozh. Она полагала, что *O. tanaitica* и *O. arenaria* не имеют существенных различий и являются одним видом, приоритетное название которому дал Шпренгель в 1821 г. (Декандоль – в 1825 г.).

По нашим наблюдениям, морфологические различия между близкими видами эспарцета носят количественный характер и представляют собой, скорее всего, результат преобладания тех или иных аллелей в генофонде популяции в связи с экологической адаптацией или географической изоляцией.

Очевидно, виды эспарцета *O. viciifolia*, *O. transcaucasica*, *O. arenaria*, *O. tanaitica*, *O. sibirica* удовлетворяют только эколого-географическим критериям, но, в сущности, представляют собой единый полиморфный вид, что и подтвердилось размахом соматклональных вариаций *O. arenaria*.

Проведенный нами анализ спектра соматклональных вариаций заставляет предположить существование предела, ограничивающего изменчивость в рамках естественного внутривидового разнообразия, предназначенного для адаптации к различным природным условиям. Мы полагаем, что при достаточном количестве растений-регенерантов соматклональная изменчивость способна раскрыть внутривидовое разнообразие в полном объеме.

Возможно, в современной систематике растений избыточный вес придается географическому и морфологическому критериям вида. Концепция «мелкого вида» привела к возникновению множества таксонов, трудно различимых на практике, когда определяющее значение придается географическому и морфологическому критериям без учета популяционного разнообразия. Представляется более разумной позиция Н.И. Вавилова (1931) – сторонника концепции линнеевского вида *sensu lato* как системы, дифференцированной на географические и экологические типы и состоящей иногда из огромного количества разновидностей.

Мы полагаем, что современная систематика растений недооценивает генетический критерий вида, который было бы полезно применять следующим образом: 1) относить к одному виду легко скрещиваемые формы, дающие плодовитое потомство (такой подход увеличит объем вида за счет объединения морфологических вариантов, экологических и географических рас); 2) не считать отсутствие гибридизации основанием для выделения нового вида, если прочие критерии соблюдены (это позволит избежать производства в ранг вида многочисленных апомиктических форм). Возможно, метод соматклональной изменчивости найдет применение в деле воссоздания утраченных «промежуточных звеньев» между таксонами, что упростит определение видов *in situ* и сделает классификацию более естественной.

Выявленное свойство ограниченности соматклональной изменчивости пределами вида *sensu lato* может облегчить организацию генетических банков растений, создаваемых с целью сохранения биоразнообразия мировой флоры *in vitro*. Мы имеем в виду, что при разработке методик культивирования тканей редких

и исчезающих видов не следует опасаться генетической variability и можно широко применять каллусные и суспензионные культуры. Более того, соматоклональную изменчивость рекомендуется использовать для воссоздания из одной исходной особи всего спектра признаков, свойственного виду. Соматоклональные вариации недопустимы лишь при сохранении *in vitro* внутривидовых таксонов, сортов и ценных форм культурных растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н. И.** Линнеевский вид как система. – М. – Л., 1931. – 32 с.
- Кунах В. А.** Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова в соматоклональной изменчивости растений // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития: Материалы 3 съезда ВОГИС (Москва, 6–12 июня 2004 г.). Т. 1. – М., 2004. – С. 73.
- Рожанская О. А.** Создание исходного материала для селекции кормовых культур в условиях Сибири с помощью методов биотехнологии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 2007. – 35 с.
- Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. Т. 4. Кормовые растения. Хинчук А. Г. Эспарцет. – М. – Л.: Сельхозгиз, 1950. – С. 129–146.
- Сергиевская Л. П.** Флора Западной Сибири. Т. 12 (дополнительный), ч. 2. – Томск, 1964. – С. 3255–3550.
- Смекалова Т. Н.** Систематика культурных растений вчера, сегодня, завтра / Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда РБО (18–22 авг. 2003 г., Новосибирск-Барнаул). Т. 3. – Барнаул: Изд-во «АзБука», 2003. – С. 114–116.
- Федченко Б. А.** Туркестанские эспарцеты // Русский ботанический журнал, 1908. – № 1–2. – С. 55.
- Флора СССР. Род *Onobrychis*. – М. – Л.: АН СССР, 1948. – Т. XIII. – С. 319–341.
- Черепанов С. К.** Сосудистые растения СССР. – Л.: Наука, 1981. – 510 с.
- Шмальгаузен И. И.** Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. – М.: Наука, 1969. – 451 с.
- Kuznetsova N. F.** Corpuscular-wave nature and wave properties of plant cells. – New York: Nova Science Publ., 2013. – 210 p.
- Larkin P. J., Scowcroft W. R.** Somaclonal variation – a novel source of variability from cell culture for plant improvement // Theor. and Appl. Genet., 1981. – Vol. 60, No. 1. – P. 197–214.
- Rozhanskaya O. A.** Quantitative somaclonal variation of sainfoin *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC. // Bull. of the State Nikitski Bot. Garden, 2002. – No. 86. – P. 27–31.

УДК 582.522.1(571.1)

К систематике и экологии рогозов (*Typha* L.) Западной Сибири To the taxonomy and ecology of cattails (*Typha* L.) of West Siberia

О. А. Капитонова

O. A. Kapitonova

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН,
626152, Тюменская обл., г. Тобольск, ул. им. академика Ю. Осипова, 15, e-mail: kapoa@udsu.ru

Реферат. На территории Западной Сибири известно произрастание 7 видов рода рогоз. В статье приводится система рода для региона, указываются экологические предпочтения видов рогозов.

Summary. There are 7 species of cattail on the territory of West Siberia. The article provides the system of the genus *Typha* L. for the region, environmental preferences of species of cattails.

Представители семейства рогозовых (Typhaceae Juss.) являются широко распространенными преимущественно в северном полушарии растениями, произрастающими по обводненным, сырым и заболоченным местам. Современные глобальные и региональные климатические перестройки, а также масштабная антропогенная трансформация мест обитания рогозов приводят к изменению характера их географического распространения и участия в сложении гидрофильных фитоценозов, что делает необходимым критический пересмотр состава многих региональных флор, где объем видовых таксонов рогозовых чаще всего принимается в широком смысле. Распространение многих видов рогозов в регионах, в том числе и в Западной Сибири, нуждается в уточнении и дополнительном исследовании. В настоящем сообщении приводится обобщение имеющихся к настоящему времени материалов по таксономическому составу и экологическим предпочтениям рогозов на территории Западной Сибири.

Несмотря на неоднократные таксономические ревизии семейства Typhaceae (Федченко, 1934; Клоков, Краснова, 1972; Леонова, 1976, 1979; Цвелев, 1984; Краснова, 1999, 2010, 2011; Мавродиёв, 1999, 2001; Kronfeld, 1889; Graebner, 1900; Gèze, 1912; Riedl, 1970; Vázquez, 2012) до сих пор не выработано единого мнения относительно его объема. В состав семейства, по разным оценкам, входит от 8-15 (Леонова, 1982; Smith, 1967; Casper, Krausch, 1980) до 34 (Краснова, 2011) видов. Наибольшее таксономическое разнообразие рогозов характерно для Евразии, где по одним данным А. Н. Красновой (1999) встречается 23, а по другим (Краснова, 2011) – 34 видовых таксона, включая гибриды. На территории России, согласно мнению И. М. Распопова с соавторами (2011), произрастает 18 видов из Typhaceae. По нашим данным (Мавродиёв, Капитонова, 2015), только на территории европейской части России произрастает не менее 19 видов, объединенных в 2 рода, – *Typha* L. и *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl.) Mavrodiev. Разное понимание объема критических таксонов в составе семейства может быть связано, прежде всего, с неполным учетом авторами диагностических признаков, на которые неоднократно обращалось внимание исследователями этой группы растений (Победимова, 1949, 1950; Краснова, 1999, 2011; Мавродиёв, 1999; Kronfeld, 1889; Gèze, 1912; Smith, 1967; Müller-Doblies, 1970; Kim et al., 2003), и, кроме того, недооценкой гибридизационной активности рогозов, что также не раз являлось предметом обсуждения (Мавродиёв, Алексеев, 1998; Краснова, 1999; Мавродиёв, 1999, 2000; Kronfeld, 1889; Gèze, 1912; Smith, 1967; Kuehn, White, 1999; Kuehn et al., 1999; Travis et al., 2010).

На территории Западной Сибири, согласно имеющимся к настоящему времени данным, Typhaceae представлено не менее 7 видовыми таксонами из рода *Typha* (Гребенюк, 2012). Указание на произрастание в регионе *T. shuttleworthii* Koch et Sonder (Ильминских, Кобелева, 2015) – вида преимущественно европейского распространения – представляется сомнительным. Система рода для рассматриваемого региона имеет следующий вид.

Typha L. – Рогоз

Sect. 1. *Typha* L.

1. *T. linnaei* Mavrodiev et Kapitonova – Р. Линнея

Sect. 2. *Ebracteolatae* Graebn.

2. *T. latifolia* L. – Р. широколистный
3. *T. elata* Boreau – Р. высокий
4. *T. intermedia* Schur – Р. промежуточный
5. *T. incana* Kapitonova et Dyukina – Р. седой

Sect. 3. *Engleria* (Leonova) Tzvelev

6. *T. laxmannii* Lepech. – Р. Лаксмана

Nothosect. 4. *Typhaolatae* Mavrodiev et Yu. Alekseev

7. *T. × glauca* Godron – Р. сизый

T. linnaei – один из наиболее распространенных в регионе видов рогозов. Ранее растения, принадлежащие к этому виду, приводились под видовым названием *T. angustifolia* L. (Мавродиев, Капитонова, 2015). На территории Западной Сибири рогоз Линнея встречается повсеместно, за исключением арктических широт, но чаще всего на юге. Заселяет преимущественно озерные местообитания, образуя обширные монодоминантные сообщества. Активно осваивает и антропогенно трансформированные и искусственные экотопы (пруды, водохранилища, выработанные карьеры, придорожные обводненные участки). Чаще других видов рогозов поселяется на глубоководных участках водоемов, произрастая на глубине до 1 м.

T. latifolia – еще один широко распространенный в регионе вид, в большей степени предпочитающий более мелководные участки трансформированных и искусственных водоемов, по сравнению с предыдущим видом. Заселяет прибрежные участки прудов и водохранилищ, мелиоративные каналы, дренажные каналы, придорожные лужи. Этот вид является обычным обитателем естественных обводненных и заболоченных местообитаний в лесах и на лугах, часто встречается на обводненных болотах, вдоль рек и ручьев.

T. elata – вид, заметно тяготеющий к искусственным и антропогенно трансформированным экотопам. Его характерными местами обитания являются мелководья обводненных карьеров и придорожные лужи. Реже рогоз высокий встречается по мелководьям прудов и водохранилищ. Является видом пионерных стадий сукцессии. В регионе не редок, однако его распространение должно быть уточнено, так как исследователями он чаще всего указывается как *T. latifolia*.

T. intermedia также исследователи часто не отличают от *T. latifolia*, поэтому его распространение в регионе нуждается в тщательной проверке. По-видимому, вид встречается не часто. Рогоз промежуточный предпочитает прибрежные мелководья водоемов и водотоков, часто имеющих определенную степень нарушенности. Встречается также во временных обводненных местообитаниях (лужи, кюветы, сырые понижения).

T. incana предположительно является гибридом между видами своей секции, возможно, *T. elata* и *T. shuttleworthi* Koch et Sonderi, о чем свидетельствует нестабильность его морфологических признаков. В Западной Сибири встречается нередко, но, по-видимому, северная граница его ареала не выходит за пределы таежной зоны. Произрастает как в естественных (обводненные болота), так и искусственных (придорожные лужи, каналы) местообитаниях, причем в последних часто формирует монодоминантные сообщества. Вместе с тем, не выдерживает конкуренции с более мощными влаголюбивыми видами, в связи с чем заселяет сырые и обводненные экотопы лишь на первых стадиях восстановительных сукцессий.

T. laxmannii – некрупное, изящное растение преимущественно южного распространения. Хорошо выдерживает высокую минерализацию воды, что обуславливает его произрастание как в пресных водоемах, так и в составе растительности солоноватоводных экосистем. Эта же особенность позволяет растениям этого вида осваивать антропогенные местообитания с повышенной минерализацией субстрата (придорожные каналы и лужи, места свалок снега с городских улиц и другие антропогенно загрязненные и модифицированные экотопы), что дает возможность виду расширять ареал к северу, успешно выдерживая конкуренцию с гидрофильными гликофитами в соответствующих биотопах. Сложный в систематическом отношении вид, по-видимому, объединяющий несколько морфологически близких видов, а также включающий ряд внутривидовых таксонов. Так, А. Н. Красновой описаны две сибирские разновидности этого вида: *T. laxmannii* var. *turczaninovii* A. Krasnova и *T. laxmannii* var. *bungei* A. Krasnova (Краснова, Дурников, 2003), хорошо отличающиеся от типовой разновидности формой пестичного соцветия. Кроме того, в составе вида часто рассматривают *T. veresczaginii* Kryl. et Schischk., который считается эндемиком Западной Сибири (Краснова, 2011),

однако ареал и экологические предпочтения этого вида изучены недостаточно. Вышесказанное означает необходимость дальнейшего изучения представителей секции *Engleria* в целях установления ее объема для территории Западной Сибири.

T. × glauca – таксон гибридного происхождения, родительскими видами которого являются *T. linnaei* и *T. latifolia*. Предпочтительные места обитания вида – мелководья искусственных водных объектов (пруды, водохранилища, сбросные каналы ГРЭС), эфемерные водоемы. Распространение в регионе нуждается в уточнении.

Таким образом, анализ имеющихся данных по семейству Турфасеае с территории Западной Сибири подчеркивает необходимость проведения дополнительных более глубоких исследований в целях установления таксономического состава рогозовых в пределах рассматриваемой территории, распространения отдельных видов рогозов в регионе и их экологических предпочтений.

ЛИТЕРАТУРА

- Гребенюк А. В.** Семейство Турфасеае Juss. // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / Л. И. Малышев и др.; под ред. К. С. Байкова. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – С. 519–520.
- Ильминских Н. Г., Кобелева Е. И.** Редкости тобольской флоры // Вестник Курганского гос. ун-та. Серия «Естественные науки», 2015. – Вып. 7. – С. 50–51.
- Клоков В. М., Краснова А. Н.** Заметки об украинских рогозах // Укр. ботан. журн., 1972. – Т. 29, № 6. – С. 687–695.
- Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. – Рыбинск, 1999. – 200 с.
- Краснова А. Н.** К систематике секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. гидрофильного рода *Typha* L. // Биология внутренних вод, 2010. – Т. 3, № 3. – С. 26–30.
- Краснова А. Н.** Гидрофильный род рогоз (*Typha* L.) (в пределах бывшего СССР). – Ярославль, 2011. – 186 с.
- Краснова А. Н., Дурникин Д. А.** К систематике сибирских таксонов секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. рода *Typha* L. // Turczaninowia, 2003. – Т. 6, вып. 2. – С. 8–15.
- Леонова Т. Г.** Обзор видов рода *Typha* L. европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. 1976. – Т. 13. – С. 8–15.
- Леонова Т. Г.** Сем. Турфасеае Juss. – Рогозовые // Флора европейской части СССР / под ред. А. А. Фёдорова. Т. 4. – Л., 1979. – С. 326–330.
- Леонова Т. Г.** Порядок Рогозовые (Typhales) // Жизнь растений: В 6-ти т. Т. 6: Цветковые растения. Однодольные / Гл. ред. А. Л. Тахтаджян. – М., 1982. – С. 461–466.
- Мавродиев Е. В.** Морфолого-биологические особенности и изменчивость рогозов (*Typha* L.) России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1999. – 19 с.
- Мавродиев Е. В.** *Typha × smirnovii* E. Mavrodiev (*T. latifolia* L. s. str. × *T. laxmannii* Lepeschin) и некоторые другие гибридные рогозы территории юго-востока России. // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 2000. – Т. 105, вып. 4. – С. 65–69.
- Мавродиев Е. В.** *Rohrbachia* — новый род семейства Турфасеае // Бот. журн., 2001. – Т. 86, № 9. – С. 120–124.
- Мавродиев Е. В., Алексеев Ю. Е.** О диагностике и систематическом положении *Typha × glauca* Godron (*Typha angustifolia* L. × *T. latifolia* L.). // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 1998. – Т. 103, вып. 6. – С. 51–54.
- Мавродиев Е. В., Капитонова О. А.** Таксономический состав рогозовых (Турфасеае) флоры европейской части России // Новости сист. высш. раст., 2015. – Т. 46. – С. 5–24.
- Победимова Е. Г.** О новых видах рода *Typha* // Ботанические материалы Гербария БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. Т. XI / Под ред. Б. К. Шишкина. – М. – Л., 1949. – С. 3–17.
- Победимова Е. Г.** Новые виды Кавказской флоры // Ботанические материалы Гербария БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. Т. XII / Под ред. Б. К. Шишкина. – М. – Л., 1950. – С. 13–24.
- Распопов И. М., Панченков В. Г., Соловьёва В. В.** Сравнительный анализ водной флоры России и мира // Изв. Самар. науч. центра РАН, 2011. – Т. 13, № 1. – С. 16–27.
- Федченко Б. А.** Семейство рогозовые – Турфасеае J. St. Hil. // Флора СССР / гл. ред. В. Л. Комаров. Т. 1. – Л., 1934. – С. 209–216.
- Цвелёв Н. Н.** Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Новости сист. высш. раст., 1984. – Т. 21. – С. 232–242.
- Casper S. J., Krausch H.-D.** Pteridophyta und Anthophyta // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 23. Jena, 1980. – S. 91–100.
- Gèze J.-B.** Études botaniques et agronomiques sur les *Typha* et quelques autres plantes palustres. – Villefranche-de-Rouergue, 1912. – 174 p.
- Graebner P.** Typhaceae // Das Pfl anzenreich. H. 2 (IV. 8). – Leipzig, 1900. – S. 1–18.

- Kim C., Shin H., Choi H.-K.** A phonetic analysis of *Typha* in Korea and Far East Russia // Aquatic Botany, 2003. – Vol. 75. – P. 33–43.
- Kronfeld M.** Monographie der Gattung *Typha* Tourn. (*Typhinae* Agdh., Typhaceae Schur - Engl.). // Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1889. – Bd. 39. – S. 89–192.
- Kuehn M. M., Minor J. E., White B. N.** An examination of hybridization between the cattail species *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* using random amplified polymorphic DNA and chloroplast DNA markers // Molecular Ecology, 1999. – Vol. 8 (12). – P. 1981–1990.
- Kuehn M. M., White B. N.** Morphological analysis of genetically identified cattails *Typha latifolia*, *Typha angustifolia* and *Typha × glauca* // Can. J. Bot., 1999. – Vol. 77 (6). – P. 906–912.
- Müller-Doblies D.** Über die Verwandtschaft von *Typha* und *Sparganium* im Infloreszenz- und Blütenbau // Bot. Jahrbuch-er, 1970. – Bd. 89 (4). – S. 451–562.
- Riedl H.** Typhaceae // Flora Iranica. No. 71/30.1. – Graz, 1970. – S. 1–8.
- Smith S. G.** Experimental and natural hybrids in North American *Typha* (Typhaceae) // Amer. Midl. Naturalist, 1967. – Vol. 78, No. 2. – P. 257–287.
- Travis S. E., Marburger J.E., Windels S., Kubatova B.** Hybridization dynamics of invasive cattail (Typhaceae) stands in the Western Great Lakes Region of North America: a molecular analysis // Journal of Ecology, 2010. – Vol. 98. – P. 7–16.
- Vázquez F. M.** Revisión del género *Typha* Tourn. ex L. (Typhaceae), en Extremadura (España) // Fol. Bot. Extremad., 2012. – Vol. 6. – P. 5–17.

УДК 582.751.2:581.461

Методика изучения морфологии листовой пластинки у видов рода *Geranium* L. (Geraniaceae Juss.) для целей систематики

The study method of the morphology of leaf of the genus *Geranium* L. species (Geraniaceae Juss.) for the taxonomy

В. И. Трошкина

V. I. Troshkina

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск, 630090
E-mail: victoria_ivleva@rambler.ru

Реферат. Обсуждается методика изучения морфологии листовой пластинки у видов рода *Geranium* и возможность использования признаков листа для целей систематики. Показано, что такие признаки, как форма (общее очертание), глубина рассечённости листовой пластинки и ширина составляющих её частей, степень рассечённости, характер изрезанности краев, особенности опушения могут быть использованы для разграничения внутриродовых таксонов рода *Geranium*.

Summary. The technique of studying of the leaf morphology in species of the genus *Geranium* and the use of features of leaf for taxonomy purposes are discussed in the article. It is shown that such features as a form (general outline), the depth of dissection of the leaf and the width of its constituent parts, the degree of dissection, the character of irregularity of edges, pubescence may be used for determination of the taxa of the genus *Geranium*.

Впервые морфологические признаки листа в систематике рода *Geranium* L. начал использовать К. Линней. Для каждого вида он охарактеризовал морфологию листовой пластинки. В большинстве случаев она сводится к описанию формы, степени рассечённости листовой пластинки и характера изрезанности краев долей. Например, для вида *G. sylvaticum* L. характеристика листовой пластинки выглядит следующим образом: “foliis peltatis inciso-serratis”, что означает «листья щитовидные [похожие на щит], надрезано-пильчатые» (Linnaeus, 1753). Признаки листовой пластинки в систематике рода использовали также А. Р. Де Кандолле (1824), С. Ф. Ledebour (1831, 1842), Г. Koch (1837).

Отечественные исследователи XX века также применяли в систематике рода признаки строения листовой пластинки. Так, Л.П. Сергиевская (1934) использовала признаки: размер листовой пластинки, ширину долей и долек, глубину рассечённости листа при характеристике сибирских видов рода *Geranium*.

Е. Г. Бобров (1949) при составлении ключа по роду *Geranium* использовал следующие морфологические особенности: общее очертание, глубину и степень рассечённости, характер изрезанности краев, форму долей и долек, иногда характер опушения листа. Н. Н. Цвелёв (1996) для разграничения некоторых видов приводит следующие признаки листовой пластинки: листорасположение, степень и глубину рассечённости листа, форму долей. Г. А. Пешкова (1996) при составлении ключа разграничивала некоторые виды, используя для характеристики степень и глубину рассечённости, форму долей и долек листа. В ряде случаев описывала опушение.

По мнению Д. Ю. Цыреновой (2007), расчленённость листовой пластинки прикорневых и нижних стеблевых листьев имеет таксономическое значение. Все, изученные ею амурские виды рода *Geranium*, достаточно чётко различаются расчленённостью листьев. При составлении ключа Цыренова указывала на различия в количестве долей, глубине рассечённости и форме долей, характере изрезанности краев долей. В ряде случаев для разграничения видов использовался также признак опушения листовой пластинки.

Во “Flora of China” Xu L., С. Aedo (2008) при составлении ключа для определения видов использовали признаки листорасположения, количества листовых сегментов, различия в размерах.

Во всех вышеперечисленных трудах признаки листовой пластинки использовались в контексте общих исследований. Специальных работ по изучению морфологии листовой пластинки у видов рода *Geranium* не проводилось.

Для того, чтобы понять, насколько морфологические признаки листовой пластинки можно использовать в систематике рода *Geranium*, нами были проведены исследования морфологии листьев видов из разных секций с помощью программы для получения и обработки изображений «SIAMS Photolab» с дополнительным модулем «Морфометрический анализ листьев растений». Сухие листья помещались в сканирующий аппарат, затем производилось сканирование. Для анализа брали нижние стеблевые листья от 10 до 50 для каждого вида. При изучении морфологии долей и сегментов листьев учитывались в большинстве случаев центральные доли/сегменты.

У видов рода *Geranium* умеренной зоны Евразии можно выделить несколько основных типов формы листовой пластинки: округлая, почковидная, пятиугольная, почковидно-округлая (округло-почковидная), округло-пятиугольная (пятиугольно-округлая), угловато-округлая, угловато-почковидно-округлая (Бобров, 1949).

Округлая форма листовой пластинки наблюдается у видов: *G. collinum* Steph. ex Willd., *G. saxatile* (Kar. et Kir.) Vved., *G. pusillum* Burm., *G. transversale* Kar. et Kir. (почти округлая) и др. Почковидная форма листа характерна для видов: *G. sieboldii* Maxim., *G. gracile* Ledeb. и др. Пятиугольная – для видов *G. divaricatum* Ehrh., *G. sibiricum* L. (рис. 2, 2) и др.

Почковидно-округлая форма отмечена для видов: *G. sylvaticum* L. (рис. 1, 1), *G. pratense* L., *G. transbaicalicum* Serg., *G. wlassowianum* Fisch. ex Link, *G. maximowiczii* Regel et Maack, *G. pyrenaicum* Burm., *G. dahuricum* DC., *G. soboliferum* Kom., *G. molle* L. (округло-почковидная), *G. krylovii* Tzvelev (округло-почковидная, рис. 2, 8), *G. bohemicum* L. (округло-почковидная) и др.

Округло-пятиугольная форма листовой пластинки наблюдается у видов *G. schrenkianum* Trautv. (рис. 2, 1), *G. rectum* Trautv. (пятиугольно-округлая, рис. 2, 6) и др. Угловато-округлая – у видов *G. pseudosibiricum* J. Mayer (рис. 1, 2), *G. asiaticum* Serg. и др. Угловато-почковидно-округлая – у видов *G. eriostemon* Fisch. ex DC., *G. phaeum* L. и др.

Также виды разделяются на три группы по размерам листовых пластинок.

К первой группе относятся виды с листьями до 6 (7) см шириной: *G. collinum*, *G. saxatile*, *G. pyrenaicum*, *G. pusillum*, *G. rotundifolium* L., *G. divaricatum*, *G. sibiricum*, *G. bohemicum* и др.

Ко второй группе относятся виды с шириной листовой пластинки от 5 до 10 (12) см: *G. pratense*, *G. affine* Ledeb., *G. transbaicalicum*, *G. asiaticum*, *G. eriostemon*, *G. erianthum* DC. и др.

К третьей группе принадлежат виды с широкой листовой пластинкой – от (6)10 до 20 см: *G. sylvaticum*, *G. albiflorum* Ledeb., *G. psilostemon* Ledeb. и др.

Согласно литературным данным (Бобров, 1949; Новосёлова, 1998; Цыренова, 2007), а также нашим исследованиям, признаки листовой пластинки могут считаться диагностическими на видовом уровне. Типы вырезных листовых пластинок различаются в зависимости от глубины и формы надразов. При глубине надразов, заходящих дальше половины полупластинки, последние называются раздельными, а вырезанные участки – долями. При глубине надразов, доходящих до (или почти до) основания полупластинки (или до средней жилки), листья называются рассечёнными, а отдельные участки листа – сегментами (Федоров и др., 1956). Согласно этим определениям, листья видов рода *Geranium*, произрастающих в умеренной зоне, имеют сегменты, либо доли.

Приведём примеры описаний листовых пластинок некоторых видов рода *Geranium*, произрастающих на территории Алтайской горной страны.

Секция *Geranium* Knuth

G. sylvaticum. Листовые пластинки почковидно-округлой формы, 6–17 см шир., разделены на 5–7 широкоромбических неглубоко перистонадрезанных или крупнозубчатых долей. Опушение на верхней стороне листа прижато-волосистое, с нижней стороны – только по жилкам (рис. 1, 1).

G. krylovii. Листовые пластинки округло-почковидной формы, от 3 до 15 см шир., разделённые на 5–7 ромбических надрезано-зубчатых долей (рис. 2, 8). Опушение на верхней стороне листа рассеянное, из прижатых коротких нежелезистых волосков, на нижней стороне – листья голые или с редкими короткими нежелезистыми волосками по жилкам.

G. pseudosibiricum. Листовые пластинки имеют угловато-округлую формы, 3–5 см шир., глубоко почти до основания пяти-семи (редко девяти)-рассеченные на широко-ромбические сегменты, в свою очередь перистонадрезанные на узкие линейно-ланцетные сегментики. Нижние сегментики обычно имеют по (1)2–3 зубца с каждой стороны. Волоски на верхней стороне листа расположены упорядоченно (создается впе-

чатление прямых рядов), они короткие, прижатые, слегка изогнутые или прямые, нежелезистые, с нижней стороны расположены рассеянно, более длинные, дугообразно изогнутые, нежелезистые, по жилкам более густые (рис. 1, 2).

G. rectum. Листовые пластинки пятиугольно-округлые, до 10 см шир., на три четверти разделены на 5 широкоромбических долей, в верхней половине надрезанных на заострённо-зубчатые дольки (рис. 2, б). Опушение на верхней стороне листа из прижатых нежелезистых редких волосков (иногда отсутствует), на нижней стороне – из волосков такого же типа, расположенных равномерно по всей поверхности.

Секция *Recurvata* (Knuth) Novosselova

G. pratense. Листовые пластинки почковидно-округлые, 6–15 см шир., разделены на 5–7 широкоромбических долей. Доли в верхней половине глубоко перистонадрезанные на ланцетные островатые дольки (рис. 2, 5). Опушение верхней стороны листа из слегка изогнутых, вверх направленных нежелезистых волосков, на нижней стороне листа – из волосков того же типа, главным образом, по жилкам.

Секция *Trygonium* Dumort.

G. schrenkianum. Листовые пластинки округло-пятиугольной формы, до 3 см шир., разделены на 5–7 узко-ромбических долей, неглубоко надрезанных на короткие закруглённые дольки (рис. 2, 4). Опушение верхней стороны листа из прижатых, вверх направленных, нежелезистых волосков, на нижней стороне листа из волосков такого же типа, только по жилкам.

Секция *Bohemica* Tzvelev

G. bohemicum. Листовые пластинки округло-почковидной формы, 2–6 см шир., разделены на 5–7 дельтовидных долей, надрезанных на закруглённые зубцы (рис. 2, 1). Опушение на верхней стороне из нежелезистых прижатых, вверх направленных, мягких волосков, на нижней стороне опушен волосками такого же типа, главным образом, по жилкам. Этот вид встречается на Урале, приведен для сравнения.

Секция *Orientalia* (Tzyren.) Novosselova

G. sibiricum. Листовые пластинки пятиугольной формы, разделены на 3–5 ромбических долей, в верхней половине неправильно остро или туповато перистонадрезанные (рис. 2, 2). Опушены на верхней стороне листа короткими прижатыми, вверх направленными, нежелезистыми волосками, на нижней стороне – волосками такого же типа, только по жилкам.

Секция *Tuberosa* Koch ex Reiche

G. transversale. Листовые пластинки почти округлые, до 5 см шир., разделенные на 7–9 продолговато-клиновидных узких сегментов, двух-трехнадрезанных на короткие, продолговато-линейные, заострён-

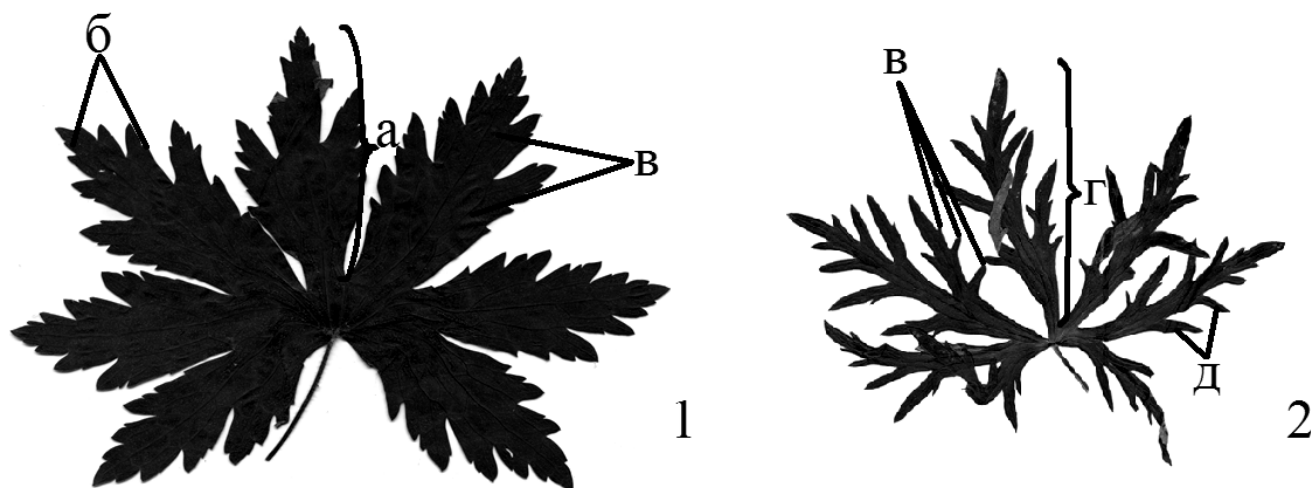


Рис. 1. Морфологическое строение листа видов рода *Geranium*: 1 – *G. sylvaticum*; 2 – *G. pseudosibiricum*: а – доля, б – дольки, в – зубцы, г – сегмент, д – сегментик.

ные, избегающие сегментики (рис. 2, 3). Сегменты верхних стеблевых листьев линейные. Опушение на верхней стороне состоит из прижатых, вверх направленных, нежелезистых волосков, на нижней стороне в основании листовой пластинки опушение довольно густое, из длинных нежелезистых волосков, постепенно к краю сегментов становящихся редкими и короткими.

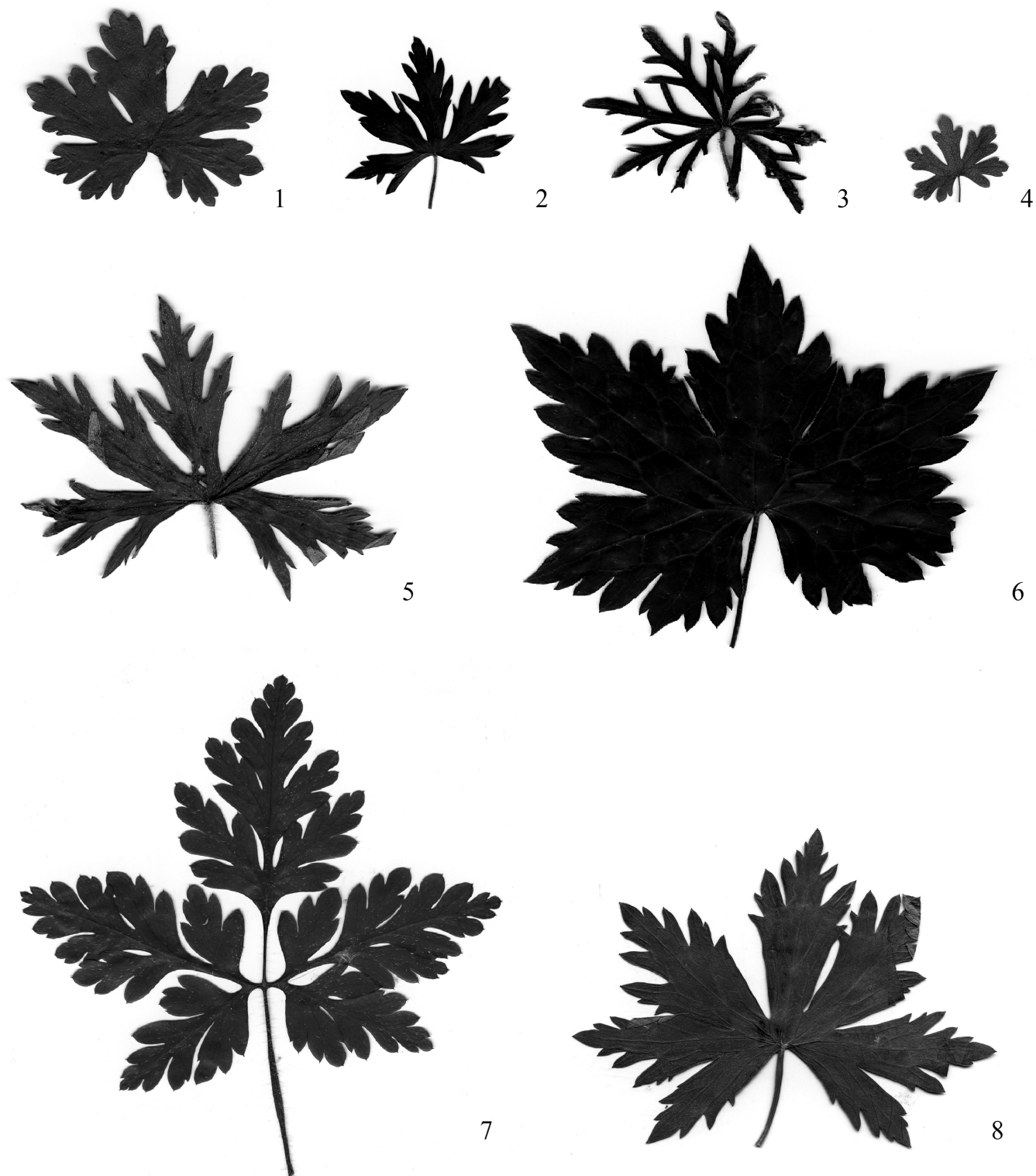


Рис. 2. Листовые пластинки видов рода *Geranium*: 1 – *G. bohemicum*; 2 – *G. sibiricum*; 3 – *G. transversale*; 4 – *G. schrenkianum*; 5 – *G. pratense*; 6 – *G. rectum*; 7 – *G. robertianum*; 8 – *G. krylovii*.

Подрод *Robertium* (Picard) Rouy et Fouc., секция *Ruberta* Dumort.

G. robertianum. Листовые пластинки в очертании пятиугольные, рассечённые до основания на 5 долей, сидящих на заметных черешках, доли почти дважды перистые, глубоко перисто-рассечённые на цельные или надрезано-зубчатые дольки (рис. 2, 7). Опушение с обеих сторон из редких прижатых, реже отстоящих, длинных, уплощенных нежелезистых, волосков.

Применение методики изучения листовой пластинки у видов рода *Geranium* показало, что такие признаки, как форма (общее очертание), глубина рассечённости листовой пластинки и ширина составляющих её частей, степень рассечённости, характер изрезанности краев, опушение могут быть использованы для разграничения внутривидовых таксонов рода *Geranium*.

Для изученных видов рода *Geranium*, произрастающих на территории Алтайской горной страны, характерно семь основных типов формы (очертания) листовых пластинок. Этот признак может быть использован для характеристики секций. Признаки: глубина рассечённости листовой пластинки и ширина составляющих её частей, степень рассечённости и характер изрезанности краев, могут применяться для характеристики видов. Признаки опушения листовой пластинки могут быть использованы только как дополнительные в комплексе с другими диагностическими признаками.

Благодарности

Морфологические исследования проведены на оптическом оборудовании Carl Zeiss в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований, проект № 15-29-02429.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е. Г., Введенский А. И.** Сем. Geraniaceae // Флора СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 14. – С. 1–72.
- Новосёлова М. С.** Виды подрода *Robertium* рода *Geranium* (Geraniaceae) во флоре Кавказа // Бот. журн., 1998. – Т. 83, № 3. – С. 120–126.
- Пешикова Г. А.** Сем. Geraniaceae // Флора Сибири: Geraniaceae-Cornaceae. – Новосибирск, 1996. – Т. 10. – С. 8–22.
- Фёдоров А. А., Кирпичников М. Э. Артюшенко З. Т.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. – М.-Л., 1956. – 304 с.
- Цвелёв Н. Н.** Сем. Geraniaceae Juss. – Гераниевые // Флора Восточной Европы. – СПб., 1996. – Т. 9. – С. 370–388.
- Цыренова Д. Ю.** Герани (*Geranium*, Geraniaceae) в бассейне Амура. Систематика, распространение, филогения. – Хабаровск: Изд-во ДВГТУ, 2007. – 182 с.
- De Candolle A. P.** *Geranium* // Prodr. systematis naturalis regni vegetabilis. – Parisiis, 1824. – Pars. 1. – P. 639–644.
- Koch G. D. J.** Ord. Geraniaceae // Synopsis Florae Germanicae et Helveticae, ex hibens stirpes phanerogamas rite cognitae, quae in Germania, Helvetica, Borussia et Istria. – Francofurti ad Moenum, 1837. – P. 137–142.
- Ledebour C. F.** Fam. Geraniaceae // Flora Rossica. – Stuttgart, 1842. – Vol. 2. – S. 459–480.
- Ledebour C. F.** *Geranium* // Flora Altaica. – Berolini, 1831. – Vol. 3. – S. 227–233.
- Xu L., Aedo C.** Geraniaceae // Flora of China. – Beijing, St. Louis, 2008. – Vol. 11. – P. 7–30.

УДК 582.536.31(571.1/.5)

Морфолого-анатомические и молекулярно-генетические особенности видов *Stuckenia* (Potamogetonaceae) юга Сибири

Morphological, anatomical and molecular genetic features of *Stuckenia* species (Potamogetonaceae) in the south of Siberia

Л. М. Киприянова¹, А. А. Бобров²

L. M. Kipriyanova, A. A. Bobrov

¹Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирский филиал, Россия, 630090, г. Новосибирск, Морской пр-т, 2. E-mail: kibr@iwep.nsc.ru

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок. E-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

Реферат. Рассмотрены морфолого-анатомические и молекулярно-генетические особенности представителей рода *Stuckenia* (Potamogetonaceae) юга Сибири, с особым вниманием к группе *S. pectinata* (*S. pectinata*, *S. macrocarpa*, *S. chakassiensis*). *S. chakassiensis* характеризуется наличием субэпидермальных пучков механической ткани в листьях. *S. chakassiensis*, *S. macrocarpa* и *S. pectinata* различаются по анатомическому строению стебля, а *S. chakassiensis* отличается также по морфологии клубней. Обнаружен внутривидовой полиморфизм по ITS (внутренний транскрибируемый спейсер рибосомальной РНК) у *S. pectinata* (7 замен) и *S. vaginata* (2). Отмечены межвидовые различия у *S. chakassiensis* и *S. pectinata* (3 замены), *S. macrocarpa* и *S. pectinata* (2), *S. chakassiensis* и *S. macrocarpa* (1). По морфолого-анатомическим и молекулярно-генетическим особенностям *S. chakassiensis* и *S. macrocarpa* должны рассматриваться как вполне самостоятельные виды. Наличие в Центральной Азии почти всех известных видов *Stuckenia*, а также характерных только для этой территории *S. chakassiensis* и *S. macrocarpa* могут свидетельствовать, что именно этот регион является центром разнообразия группы.

Summary. Morphological, anatomical and molecular genetic features of representatives of genus *Stuckenia* (Potamogetonaceae) in the south of Siberia were considered with special attention to the group of *S. pectinata* (*S. pectinata*, *S. macrocarpa*, *S. chakassiensis*). *S. chakassiensis* is characterized by presence of subepidermal bundles of mechanical tissue in leaves. *S. chakassiensis*, *S. macrocarpa* and *S. pectinata* differs by stem anatomy structure, and *S. chakassiensis* also by morphology of tubers. Intraspecific polymorphism of ITS1–ITS2 region of the nuclear ribosomal genes was found in *S. pectinata* (7 substitutions) and *S. vaginata* (2). Interspecific differences were observed in *S. chakassiensis* and *S. pectinata* (3 substitutions), *S. macrocarpa* and *S. pectinata* (2), *S. chakassiensis* and *S. macrocarpa* (1). Based on morphological-anatomical and molecular genetic features *S. chakassiensis* and *S. macrocarpa* should be treated as separate species. The presence in Central Asia almost all known species of *Stuckenia*, also *S. chakassiensis* and *S. macrocarpa* characteristic only for the territory can be evidence that this region is a center of diversity of the group.

Род *Stuckenia* Börner (Potamogetonaceae Dumort.) в южной Сибири представлен *S. chakassiensis* (Kaschina) Klinkova, *S. macrocarpa* (Dobroch.) Tzvelev, *S. pectinata* (L.) Börner, которые являются массовыми видами в водных объектах юга Западной Сибири (Киприянова, 2005, 2007, 2010), а также *S. filiformis* (Pers.) Holub, характерным для рек и слабоминерализованных озёр преимущественно горных районов (Кашина, 1988; Чепинога, 2015), и *S. vaginata* (Turcz.) Holub, обычным видом озёр на юге Восточной Сибири (Чепинога, 2015). *S. chakassiensis* и *S. macrocarpa* являются спорными таксонами. Так, одни исследователи принимают *S. chakassiensis* (Волобаев, 1991, 1993; Цвелев, 1999) и *S. macrocarpa* (Лисицына, Папченков, 2000; Kaplan, 2008), другие не признают первый (Kaplan, 2008), или оба вида (Свириденко, 2000).

Цель работы: сопоставить морфолого-анатомические особенности и молекулярно-генетические данные (участок ITS ядерной ДНК) для представителей рода *Stuckenia* с особым вниманием к группе *S. pectinata* (*S. pectinata*, *S. macrocarpa*, *S. chakassiensis*).

Основные исследования и сбор гербарного материала рассматриваемых видов *Stuckenia* выполнены с 2001 по 2015 г. в различных водных объектах, отличающихся по гидрологическим и гидрохимическим ха-

рактикам. Особенности анатомического строения стебля исследованы по традиционной схеме (Wieg-
leb, 1990; Wiegleb, Kaplan, 1998).

Для выделения ДНК использовали методику S. Rogers, A. Bendich (1985) с адаптацией для выделе-
ния нуклеиновых кислот из гербарных образцов рдестов. Число изученных нами образцов: *S. chakassiensis*
(6), *S. macrocarpa* (6), *S. pectinata* (10), *S. vaginata* (2). Кроме того, были использованы образцы из GenBank.
Филогенетическое дерево было построено с помощью метода ближайшего соседа (Saitou, Nei, 1987). Эво-
люционные анализы и дендрограммы были выполнены в программе MEGA 6 (Tamura et al., 2013).

О морфологии и анатомии видов рода *Stuckenia*

Среди видов *Stuckenia* в южной Сибири наиболее надёжно отличаются *S. filiformis* и *S. vaginata*. Для
обоих характерны тупые, округлые, реже острые на верхушке листья, мелкие плоды (до 3 мм дл.) без но-
сика. Первый имеет очень характерные сросшиеся на 1/2–2/3 дл. листовые влагалища, второй – крупные
нижние влагалища (в 2 и более раза шире стебля), сильно разветвлённый стебель (из узла отходит 2–5 ве-
точек). *S. chakassiensis*, *S. macrocarpa*, *S. pectinata* имеют острые или остроконечные на верхушке листья,
крупные плоды (более 3 мм дл.) с заметным носиком. Для *S. macrocarpa* характерны крупные плоды (более
4,5 мм дл.), относительно короткие и широкие листья, формирующие плотные кистевидные образования в
терминальной части боковых побегов из-за очень коротких междоузлий и соответственно большой массы
листьев. Поэтому хорошо развитые растения *S. macrocarpa* вполне надёжно различаются с *S. pectinata* по
характерному облику. Сложнее дело обстоит с *S. chakassiensis*. В первую очередь вид характеризуется бо-
лее жёсткими и тёмными по цвету листьями, чем у *S. pectinata*. В отличие от *S. macrocarpa* и *S. pectinata*, у
S. chakassiensis присутствует чёткий анатомический признак – наличие субэпидермальных пучков механи-
ческой ткани в листьях, обуславливающих консистенцию и цвет. Для точного определения следует рассмо-
треть под лупой или микроскопом тонкие поперечные срезы листовой пластинки на предмет наличия тяжёлой
механической ткани.

П. А. Волобаев (1993) указывает и на некоторые другие морфологические отличия, такие как длина
носика плода ($1,04 \pm 0,14$ мм у *S. chakassiensis*, $0,67 \pm 0,09$ мм у *S. pectinata*) и базальная высота эндокарпа
($1,00 \pm 0,14$ мм у *S. chakassiensis*, $1,42 \pm 0,14$ мм у *S. pectinata*). Разница в базальной высоте эндокарпа (высо-
та основания в 10 % вентральной длины) выражается в заметной визуальной клиновидности основания эндо-
карпа у *S. chakassiensis*. Другие морфологические признаки, такие, например, как длина листа, работающие
на небольшой выборке (в китайских популяциях *S. chakassiensis* имел большую длину листа по сравнению
с *S. pectinata*), размываются на большой выборке.

В систематике рдестов хорошим дополнительным признаком является анатомическое строение сте-
бля (Wiegleb, 1990; Wiegleb, Kaplan, 1998). Собственно для видов *Stuckenia* он раньше не анализировался.
При изучении хорошо развитых типичных образцов *S. chakassiensis*, *S. macrocarpa* и *S. pectinata* нами об-
наружены некоторые отличия. По типу стели и форме клеток эндодермиса *S. chakassiensis* и *S. macrocarpa*
оказались более близкими друг другу, чем к *S. pectinata*. В то же время двуслойный псевдогиподермис на-
блюдался только у *S. chakassiensis*, однослойный – у остальных видов.

Получены данные о морфологических особенностях клубня *S. chakassiensis* (Лапиров, Киприянова,
2015). У *S. chakassiensis* первый разросшийся метамер клубня, как правило, значительно перекрывает вто-
рой, иногда полностью его закрывая, что обычно не характерно для других видов рода *Stuckenia*. Проме-
ры клубней из нескольких сибирских популяций показали достоверные отличия между *S. chakassiensis* и *S.*
pectinata по длине, ширине и массе клубня. У *S. chakassiensis* они существенно мельче: длина их составляет
 $1,26 \pm 0,20$ см, ширина – $0,73 \pm 0,10$ см, масса сырого клубня – $0,44 \pm 0,17$ г, в то время как длина клубней *S.*
pectinata $2,31 \pm 0,57$ см, а ширина – $1,07 \pm 0,21$ см, масса клубня – $1,21 \pm 0,51$ г. Полученные данные о разли-
чии морфометрических показателей *S. chakassiensis* и *S. pectinata*, в особенности качественные различия в
строении клубней, могут служить дополнительным аргументом в пользу принятия *S. chakassiensis*.

Молекулярно-генетические особенности видов рода *Stuckenia*

Анализ данных по району ITS1-ITS2 ядерных рибосомальных генов показывает наличие у *S. pectinata*
внутривидового полиморфизма по этому участку генома. Популяции *S. pectinata*, определённые по морфо-
логическим и анатомическим признакам, оказались в 2 разных кластерах, отличающихся друг от друга 7 за-
менами, что существенно для рода *Stuckenia*, поскольку даже между «хорошими», принятыми видами раз-
личий может не быть или они могут составлять всего лишь 1 замену, как в случае с парой *S. filiformis* и *S.*

vaginata (McMullan et al., 2011), имеющей чёткие морфологические различия. По этому маркеру идентичны образцы из Астраханской и Ярославской областей, США, а также заимствованные в GenBank образцы из Великобритании и Нидерландов, которые образуют кластер б.-м. типичной *S. pectinata*. Другой кластер образуют образцы *S. pectinata* из Новосибирского вдхр. и Магаданской обл., а также взятые из GenBank последовательности из Архангельской обл. и Индии. Причем нуклеотиды этих 7 замен, характерных для второго кластера, идентичны нуклеотидам *S. filiformis* и *S. vaginata*.

Кроме того, отмечены некоторые другие особенности. Популяции *Stuckenia* из солоноватых озёр Новосибирской обл., попавшие в первый кластер, отличаются от типичной формы крупным размером, наличием широких влагалищ, внешне растения «имитируют» по ряду признаков *S. vaginata*. Отметим, что в оз. Куклей Новосибирской обл. обнаружена популяция *S. pectinata*, имеющая гибридный характер. В 2 из 7 обнаруженных замен, по которым различаются кластеры, наблюдались парные нуклеотиды. Известно, что у гибридов происходит наследование ядерной ДНК от обоих родительских видов (аддитивность ITS). Образцы из Рыбинского вдхр. Ярославской обл. характеризуются четырьмя такими парными нуклеотидами. Эти исключения могут показывать факт гибридизации обнаруженных риботипов *S. pectinata*.

S. macrocarpa отличается от типичной *S. pectinata* 2 заменами. Образцы *S. chakassiensis* образовали отдельный кластер, близкий к первому кластеру *S. pectinata*, и отличаются 3 заменами. Это хорошее различие, характерное, например, также для пары *S. amblyophylla* и *S. vaginata*. Только 1 замена отличает *S. chakassiensis* от *S. macrocarpa*.

Обнаруженный внутри- и межвидовой полиморфизм по ITS1-ITS2 району ядерных рибосомальных генов в целом согласуются с данными по северо-западной Европе (McMullan et al., 2011). Авторы наблюдали внутривидовой полиморфизм у *S. pectinata*, но его не было у большинства других видов (*S. filiformis*, *S. vaginata*) и гибридов (*S. × bottnica* (Hagstr.) Holub. (*S. pectinata* × *S. vaginata*), *S. × fennica* (Hagstr.) Holub. (*S. filiformis* × *S. vaginata*), *S. × suecica* (K. Richt.) Holub. (*S. filiformis* × *S. pectinata*)). Однако, в отличие от них, нами обнаружен внутривидовой полиморфизм у *S. vaginata* (2 замены).

По-видимому, *S. pectinata* и *S. vaginata* – относительно старые виды, для генома которых характерны выраженные внутривидовые и межвидовые различия. В то время как *S. chakassiensis* и *S. macrocarpa* – относительно молодые таксоны, не имеющие пока больших отличий по стандартному для молекулярной систематики району ядерных генов. Но, учитывая небольшую вариабельность по этому маркеру у *Stuckenia*, отличия двух последних таксонов от *S. pectinata* достаточно значимые.

Учитывая имеющиеся морфолого-анатомические и молекулярно-генетические особенности, на наш взгляд, *S. chakassiensis* и *S. macrocarpa* должны рассматриваться как вполне самостоятельные виды.

S. chakassiensis, по имеющимся на настоящий момент данным, встречается в Южной Сибири, Северном Казахстане, Северном Китае, Монголии, редок на юге Восточной Европы: в Волгоградской обл. (Флора Нижнего Поволжья, 2006, Красная..., 2006), на Кавказе (Цвелев, 1990). Обитает в континентальных солоноватых и соленых озерах.

Благодарности

Авторы выражают признательность А. В. Мглинцу (ИЦиГ СО РАН) за предоставленные в ходе работ по гранту РФФИ молекулярно-генетические данные. Секвенирование проводилось в ЦКП «Геномика» СО РАН (Новосибирск). Работы выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 13-04-02055-а, 13-04-10168-к, 14-04-10164-к, 15-29-02498-офи_м).

ЛИТЕРАТУРА

- Волобаев П. А. О двух таксонах рода *Potamogeton* L. из Сибири // Сиб. биол. журн., 1991. – Вып. 5. – С. 75–76.
Волобаев П. А. О двух таксонах рода *Potamogeton* L. из Сибири II. *Potamogeton chakassiensis* (Kaschina) Volob. // Сиб. биол. журн., 1993. – Вып. 3. – С. 51–59.
Киприянова Л. М. Состав и экология видов рода *Potamogeton* (Potamogetonaceae) в лесостепных и степных озерах Новосибирской области // Бот. журн., 2007. – Т. 92, № 11. – С. 1706–1716.
Киприянова Л. М. Современное состояние водной и прибрежно-водной растительности Чановской системы озер // Сиб. экол. журн., 2005. – Т. 12, № 2. – С. 201–213.
Киприянова Л. М. Ценозы высших растений // Биоразнообразие Карасукско-Бурлинского региона (Западная Сибирь). – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. – С. 84–104.
Красная книга Волгоградской области. Т. 2. Растения и грибы. – Волгоград: «Волгоград», 2006. – 236 с.

Лапиров А. Г., Киприянова Л. М. О морфологии клубней представителей рода *Stuckenia* // Гидрботаника 2015: Материалы VIII Всерос. конф. с междунар. участием по водным макрофитам (п. Борок, 16–20 октября 2015 г.). – Ярославль, 2015. – С. 168–171.

Лисицына Л. И., Панченков В. Г. Флора водоемов России. Определитель сосудистых растений. – М.: Наука, 2000. – 237 с.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. – Омск: ОмГПУ, 2000. – 196 с.

Цвелев Н. Н. О некоторых новых для Кавказа видах растений // Новости сист. высш. раст., 1990. – Т. 27. – С. 179–183.

Цвелев Н. Н. Об объеме и номенклатуре некоторых родов сосудистых растений европейской России // Бот. журн., 1999. – Т. 84, № 7. – С. 109–118.

Чепинога В. В. Флора и растительность водоёмов Байкальской Сибири. – Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2015. – 468 с.

Флора Нижнего Поволжья. Т. 1. – М.: КМК, 2006. – 434 с.

Kaplan Z. A taxonomic revision of *Stuckenia* (Potamogetonaceae) in Asia, with notes on the diversity and variation of the genus on a worldwide scale // Folia Geobot., 2008. – Vol. 43, – P. 159–234. doi: 10.1007/s12224-008-9010-0.

McMullan J., Gornall R., Preston C. ITS rDNA polymorphism among species and hybrids of *Potamogeton* subgenus *Coleogeton* (Potamogetonaceae) in north-western Europe // New J. Bot., 2011. – Vol. 1, No. 2. – P. 111–115. doi: 10.1179/204234811X13194453002788.

Rogers S. O., Bendich A. J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // Pl. Mol. Biol., 1985. – Vol. 5, No. 2. – P. 69–76.

Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol., 1987. – Vol. 4, No. 4. – P. 406–425.

Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Kumar S. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol., 2013. – Vol. 30, No. 12. – P. 2725–2729. doi: 10.1093/molbev/mst197.

Wiegand G. The importance of stem anatomical characters for the systematics of the genus *Potamogeton* L. // Flora, 1990. – Vol. 184, No. 3. – P. 197–208.

Wiegand G., Kaplan Z. An account of the species of *Potamogeton* L. (Potamogetonaceae) // Folia Geobot., 1998. – Vol. 33, No. 3. – P. 241–316.

УДК 582.948

Древнесредиземноморские элементы в секциях *Mediterraneae* и *Alpestris* рода *Myosotis* (Boraginaceae)

Ancient Mediterranean elements in the sections *Mediterraneae* and *Alpestris* of genus *Myosotis* (Boraginaceae)

О. Д. Никифорова

O. D. Nikiforova

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090
E-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

Реферат. Обсуждается генезис секций *Mediterraneae* O.D. Nikif. и *Alpestris* (T.N. Pop.) O.D. Nikif. рода *Myosotis* L. (Boraginaceae). В эволюционной линии (филии) *Mediterraneae* – *Alpestris* первоначальными и более древними являются виды древнесредиземноморской секции *Mediterraneae*, которые в наибольшей степени проявляют морфологические признаки рода *Exarrhena* R. Br., генетически связанного с южноафриканской флорой Вельвичии в понимании М. Г. Попова. Морфологические признаки чашечки южносибирских видов секции *Alpestris* – *M. chakassica* O.D. Nikif. и *M. schmakovii* O.D. Nikif. показывают, что в предыдущую геологическую эпоху на территории Сибири произрастали виды рода *Myosotis* древнесредиземноморского генезиса.

Summary. The genesis of sections *Mediterranean* O.D. Nikif. and *Alpestris* (T.N. Pop.) O.D. Nikif. of genus *Myosotis* L. (Boraginaceae) is discussed. In evolutionary line (phylia) *Mediterranean* – *Alpestris* the species of Ancient Mediterranean section *Mediterranean* are original and more ancient. They show more morphological characteristics of genus *Exarrhena* R. Br., which is genetically linked to the South African flora *Welwitschia* in M. G. Popov's understanding. Calyx morphological characteristics of the South Siberian species of *Alpestris* section – *M. chakassica* O.D. Nikif. and *M. schmakovii* O.D. Nikif. show that in the previous geological era in Siberia species of Old Mediterranean origin were growing.

Материалом для исследования видов рода *Myosotis* L. послужили гербарные коллекции крупнейших гербариев России (LE, NSK, NS, ALTB, ТК). Особое значение имели типовые материалы региональных гербариев Сибири, где хранятся типовые образцы *Myosotis austrosibirica* O.D. Nikif., holotypus: «Восточный Саян, хр. Удинский, истоки р. Иссыг-Суг; в гольцовом поясе, 2050 м над у. м., в лишайниковой тундре, 15 VII 1961, № 265, Л. Малышев», NSK0000181; *M. asiatica* (Vestergr.) Schischk. et Serg., neotypus: «Красноярский край, Таймырский р-н [п-ов], Диксонский р-н, окр. устья Бол. Боотаконга, осоково-моховое болото, 27.07.1985, № 746, С. Бубнова», NSK0000712 (Никифорова, 2009: 31); *M. chakassica* O.D. Nikif., holotypus: «Хакасия, Алтайский р-н, окрест. дер. Лукьяновка, степь, северо-восточный склон, 26 VII 1968, Н. Логутенко, Н. Деморенко», NS0000063; *M. schmakovii* O.D. Nikif., holotypus: «Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, плоскогорье Укок, лев. берег р. Ак-Алаха, напротив устья р. Калгуты, 49°22' с. ш. 87°38' в. д., 21 VIII 1998, АЮК, № 2335, Р. В. Камелин, А. И. Шмаков, С. Смирнов, С. Дьяченко, Д. Тихонов, Е. Антонюк» (ALTB) и *M. imitata* Serg., holotypus: «Prov. Tomsk, prope pag. Vuczкова, 25 VI 1890, fl., P.N. Krylov» (TK).

Под древнесредиземноморским элементом мы понимаем элемент флоры, представленный таксоном любого ранга (вид, секция, род, семейство), который сформировался в области Древнего Средиземья и в настоящее время сохранившийся на ее территории.

Впервые понятие «флора Средиземноморской области» ввел А. Энглер (Engler, 1881). В дальнейшем наш соотечественник, выдающийся ботанико-географ, систематик и флорогенетик М.Г. Попов (1929, 1940, 1950, 1958, 1963, 1983 и др.) значительно расширил территориальные границы области и доказал, что Центральноазиатская область Энглера является частью огромной территории, которую он назвал «областью Древнего Средиземья», по месту исчезнувшего древнего Средиземного моря – Тетис.

По его мнению, «Область Древнего Средиземья тянется в широтном направлении на протяжении 9000 км от Марокко и Испании, т. е. от Атлантического океана, по южной Европе и Северной Африке, охватывая здесь современное Средиземное море – остаток Тетиса; далее на восток продолжается по Передней [Юго-Западной] и Средней Азии, имея южной границей хребет Западные Гималаи, а затем уходит в Монго-

лию и Северный Китай (по р. Хуанхе) до меридионального хребта Большого Хингана, не доходя до Тихого океана всего каких-нибудь 1000 км» (Попов, 1963: 47).

Формирование флоры области Древнего Средиземья началось с конца третичного периода, когда в связи с орографическими изменениями поверхности Земли освободились громадные площади суши, одновременно здесь поднялись горные системы Гималая, Тянь-Шаня, Гиндукуша и другие.

Освободившаяся из под вод территория Древнего Средиземья заселялась с двух различных сторон, из двух различных источников – со стороны флоры Гингко (палеогеновая арктотретичная) и со стороны флоры Вельвичии (палеогеновая южноафриканская), поэтому эта обширнейшая территория, была ареной образования новых неогеновых таксонов гибридной природы.

М. Г. Попов (1929) блестяще доказал гибридное происхождение древнесредиземноморского рода *Cicer* L., так как одна часть секций рода проявляет признаки арктотретичного гингковского рода *Vicia* L., а другая – рода *Ononis* L., родственные связи которого уходят в южноафриканскую ксерофитную флору. Он отмечал: «что для всех средиземноморских циклов характерно наличие родственных групп в Южном полушарии, особенно в Капской области Африканского континента, затем в их ареале появляется более или менее широкий разрыв, соответствующий Тропической Африке и снова они встречаются лишь в северной части Африканского континента или даже прямо в Европе или Передней Азии» (Попов, 1958: 209).

Изучая морфологическую структуру бореального рода *Myosotis*, мы также доказали его гибридную природу (Никифорова, 2000 а,б, 2002, 2016). Из схемы видно (рис. 1), что для бореального рода *Myosotis* палеогеновые роды *Trigonotis* Stev. и *Exarrhena* явились предковыми или родительскими таксонами, от которых в неогене, следующую геологическую эпоху, он получил и наследовал признаки этих родов, которые в настоящее время имеют секционный ранг.

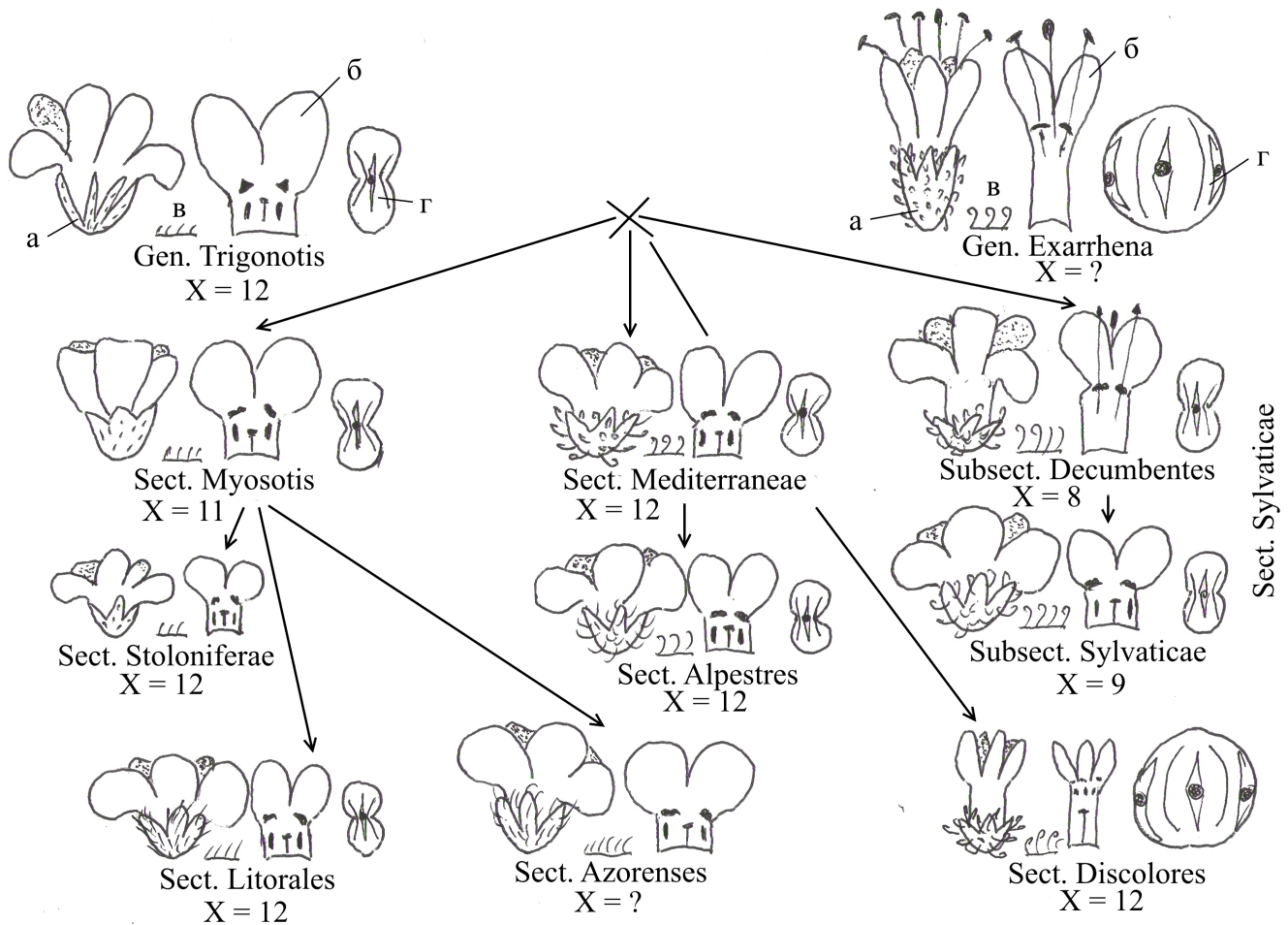


Рис. 1. Распределение морфологических признаков в секциях рода *Myosotis* в результате гибридизации родов *Trigonotis* и *Exarrhena*. а – чашечка; б – венчик; в – форма волосков на чашечке; г – форма пыльцевого зерна; X – основное число хромосом; × – знак гибридизации.

Опушение чашечки короткими прямыми прижатыми волосками у видов секций *Myosotis* и *Stoloniferae* O.D. Nikif. показывает родственные связи рода *Myosotis* с арктотретичным восточноазиатско-гималайским родом *Trigonotis*, а крючковатые оттопыренные волоски у видов секций *Discolores* O.D. Nikif., *Mediterraneae* O.D. Nikif. и *Sylvaticae* (Popov ex Riedl) Tzvelev – явное и близкое родство с австрало-новозеландским родом Южного полушария – *Exarrhena* R. Br., через который проявляются генетические связи с южноафриканской флорой Вельвичии в понимании Попова (1929, 1958).

В наиболее полной мере признаки рода *Exarrhena* отражены у видов древнесредиземноморской секции *Mediterraneae*, насчитывающей около 11 видов. Ареал секции ограничен восточной частью северного Средиземья, Балканским п-овом, Юго-Западной Азией, северная граница проходит по Крымскому п-ову, где произрастает единственный вид секции *M. lithospermifolia* (Willd.) Hornem. (рис. 2). Наибольшее разнообразие видов представлено на Кавказе, здесь встречаются 5 видов секции, при этом 2 вида *M. radix-palaris* Khokhr. и *M. kolakovskiyi* Khokhr. являются аджаро-лазистанскими эндемиками.

Виды секции *Mediterraneae* имеют ксероморфный облик, листья, стебли и плодоножки густо опушены седоватыми, прижатыми, полуприжатыми или оттопыренными волосками, чашечка опушена крючковатыми, полукрючковатыми и прямыми оттопыренными волосками. Эремы узкоэллиптические, килеватые, ареола широкоэллиптическая, расположена ближе к брюшной стороне, с длинными или короткими боковыми кавеями.

По экологии они преимущественно мезоксерофиты, предпочитают южные щебнистые солнечные склоны лесного пояса (*M. radix-palaris*, *M. lithospermifolia*, *M. densiflora* C. Koch) или обитают близ снеж-

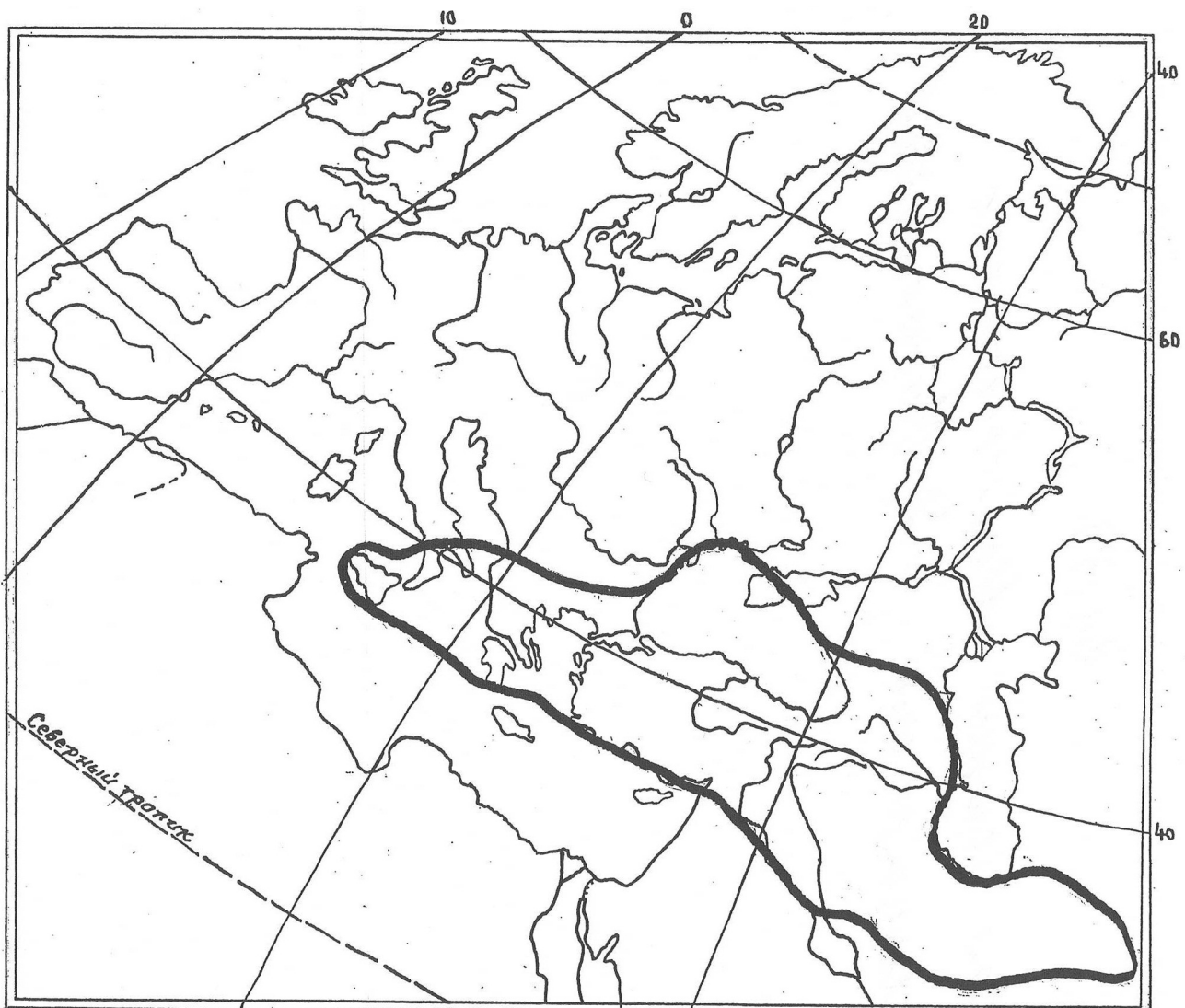


Рис. 2. Ареал секции *Mediterraneae*.

ников субальпийского и альпийского поясов (*M. olympica* Boiss.). Их экология и биология показывают, что виды секции *Mediterraneae* развивались в климате, отличном от бореального. Например, автор вида *M. radix-palaris*, А.П. Хохряков (1989, 1993), отмечал, что этот вид имеет особый цикл развития, он зацветает уже в конце зимы (конце февраля), полного цветения достигает в конце марта-начале апреля, к середине лета цветоносные стебли уже полностью засыхают. Зелеными остаются только розеточные листья новых цветоносных побегов, которые начнут развитие в конце следующей зимы. У *M. radix-palaris* длинное утолщенное шнуровидное «стержневое» корневище, которое характерно для видов рода *Exarrhena*.

В роде *Myosotis* ботаники долгое время не могли вычленить древнесредиземноморский элемент, так как его виды по опушению чашечки сходны с видами секции *Sylvaticae*, а по ксерофитному облику и жизненной форме – с бореальными видами секции *Alpestres*. Наглядным тому примером может служить тьянь-шаньский вид *M. kamelinii* O.D. Nikif., описанный мною (Никифорова, 2003). В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (ЛЕ) одни исследователи определяли его как *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. из-за наличия крючковатых волосков на чашечке, другие – как *M. alpestris*, по наличию утолщенного корневища и многочисленных розеточных вегетативных побегов. Нами выявлено, что древнесредиземноморские виды отличаются от *M. sylvatica* и родственных ему видов морфологией эремов. У видов секции *Sylvaticae* ареола эремов почковидная, а в секциях *Mediterraneae* и *Alpestres* она эллиптическая с боковыми кавеями. Наличие крючковатых волосков на чашечке, особенно у ее основания, отличает *M. kamelinii* от видов секции *Alpestres*, у которых чашечка опушена прямыми полуприжатыми и серповидными волосками (рис. 3, 4).

Изучение генезиса рода *Myosotis* позволило сделать заключение, что в результате гибридизации палеогеновых родов сформировались 3 главные самостоятельные эволюционные филии (Никифорова, 2000 а, б). На схеме (рис. 1) показано, что в филии *Mediterraneae* – *Alpestres* первоначально сформировались виды секции *Mediterraneae*, поэтому они являются более древними, макротермными элементами, сохранившимися в настоящее время как реликты в области Древнего Средиземья. Когда климат на Земле становился суровее, первые макротермные элементы вымирали, а на их основе шло формирование бореальных, в основном полиплоидных и слабо отграниченных рас секции *Alpestres*, приспособленных к наиболее суровым экологическим условиям.

Важно отметить, что с запада на восток количество видов древнесредиземноморского генезиса значительно уменьшается, при этом в западной части ареала у видов *M. densiflora*, *M. lithospermifolia*, *M. armata*



Рис. 3. Форма и опушение чашечки некоторых видов секций *Mediterraneae*, *Alpestres* и *Sylvaticae*. 1 – *M. lithospermifolia*; 2 – *M. kamelinii*; 3 – *M. heteropoda*; 4 – *M. austrosibirica*; 5 – *M. schmakovii*; 6 – *M. imitata* Serg.; 7 – *M. rivularis*; 8 – *M. sachalinensis* Popov; 9 – *M. krylovii* Serg. 1, 2, 3 – виды секции *Mediterraneae*. 4, 5, 6 – виды секции *Alpestres*. 7, 8, 9 – виды секции *Sylvaticae*.

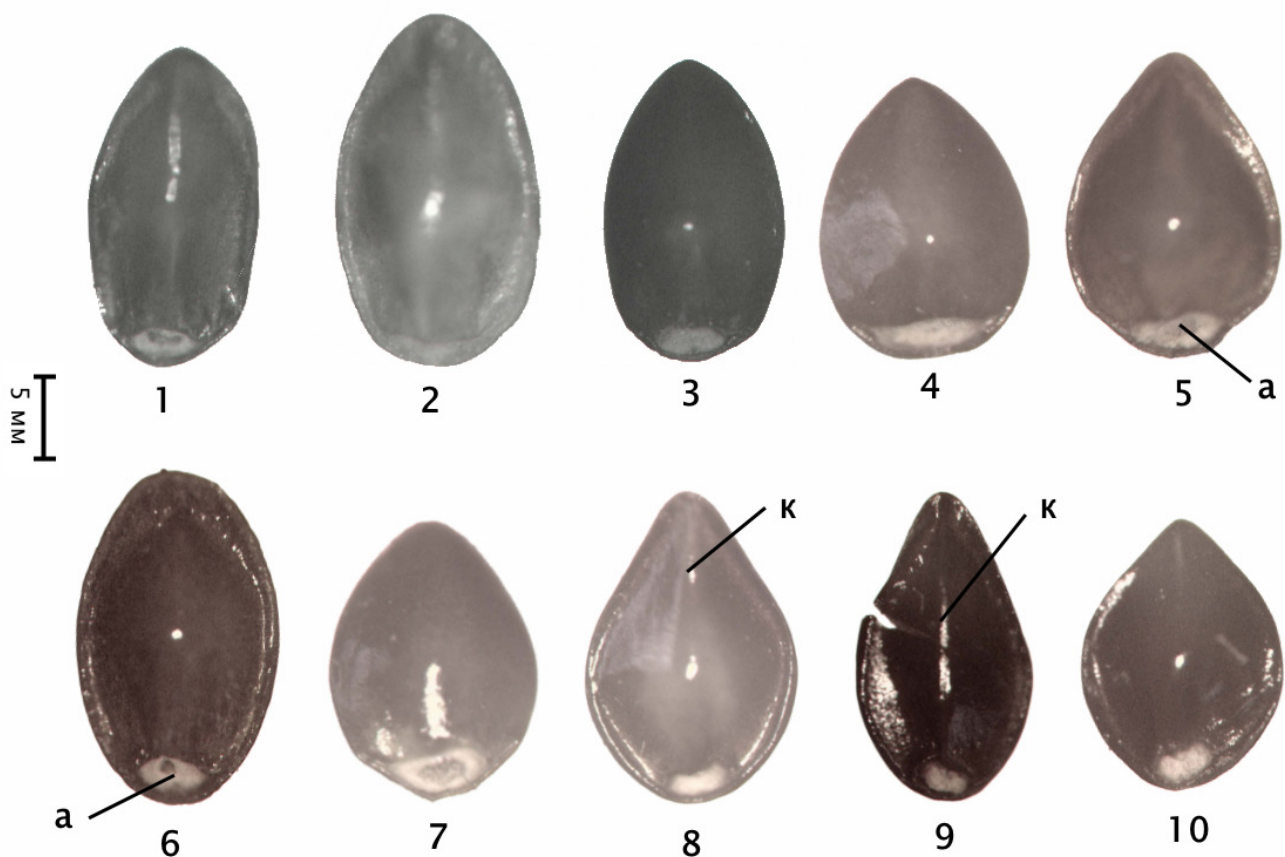


Рис. 4. Форма эремов и ареолы некоторых видов секций *Mediterraneae*, *Alpestris* и *Sylvaticae*. 1 – *M. lithospermifolia*; 2 – *M. kamelinii*; 3 – *radix-palaris*; 4 – *M. baicalensis* O.D. Nikif.; 5 – *M. chakassica*; 6 – *M. suaveolens*; 7 – *M. imitata*; 8 – *M. sylvatica*; 9 – *M. sajanensis* O.D. Nikif.; 10 – *M. pseudovariabilis* Popov. 1, 2, 3 – виды секции *Mediterraneae*. 4, 5, 6, 7 – виды секции *Alpestris*. 8, 9, 10 – виды секции *Sylvaticae*.

Vestergren и др. крючковатые волоски на чашечке многочисленные, грубые и заметно утолщаются по мере отцветания. В восточной части ареала виды отличаются наличием немногочисленных крючковатых и полукрючковатых волосков на чашечке. Например, у тянь-шаньского вида *M. kamelinii* крючковатые волоски хорошо выражены только в нижней части чашечки и на плодоножках (Никифорова, 2003).

Таким образом, виды секции *Alpestris* являются приемниками, т. е. эволюционным продолжением секции *Mediterraneae*. Секция *Alpestris* насчитывает 22 вида, большая часть которых является горными альпийскими, горностепными и лесостепными видами, широко распространенными в Северном полушарии (Никифорова, 2000 г).

В отличие от секции *Mediterraneae* у видов секции *Alpestris* чашечка опушена прямыми прижатыми или серповидными волосками, у некоторых видов в опушении присутствуют единичные крючковатые волоски.

Следует отметить, что в секцию *Alpestris* включены 3 вида (*M. suaveolens* Waldst. et Kit., *M. gallica* Vestergren и *M. daralaghezica* T.N. Pop.), которые произрастают в пределах Древнего Средиземья. С одной стороны, по наличию единичных крючковатых и полукрючковатых волосков они сближаются с видами секции *Mediterraneae*, а по форме ареолы эремов (широко эллиптическая или почти округлая без выраженных кавей) отличаются от видов секции *Alpestris* и *Mediterraneae*, у которых ареолы эллиптические с короткими или длинными кавеями. Эти виды определены в самостоятельную подсекцию *Suaveolentes* O.D. Nikif., занимающую промежуточное положение между секциями *Alpestris* и *Mediterraneae* (Никифорова, 2001). К этой же группе родства можно отнести два южносибирских вида – *M. chakassica* O.D. Nikif. и *M. schmakovii* O.D. Nikif.

M. chakassica встречается в горных степях Хакасии, по щебнистым склонам. В отличие от других сибирских видов ряда *Alpestris* у *M. chakassica* ареола округлая, с малозаметными боковыми кавеями, у остальных сибирских видов ряда *Alpestris* она обычно эллиптическая с резко выраженными боковыми каве-

ями. Кроме того, он хорошо отличается короткими, полуприжатыми к оси соцветия (цвето)-плодоножками, а у других видов они отклоненные. По признакам эремов и опушению чашечки близок к средиземноморскому виду – *M. suaveolens*.

M. schmakovii O.D. Nikif. – высокогорный вид, произрастающий, большей частью, в Центральном и Юго-Восточном Алтае. Наиболее широко распространен на хребтах, где выражен высокогорный пояс с горнотундровой растительностью: Северо-Чуйский, Южно-Чуйский, Сумультинский, Курайский, Сайлюгем, Чихачева, Цаган-Шибету, Монгольский Алтай и плато Укок. В западной части Алтайской горной страны, даже на высокогорных субальпийских лугах *M. schmakovii* отсутствует (Никифорова, 2010). По наличию крючковатых волосков на чашечке он сближается с тянь-шаньским высокогорным видом *M. kamelinii*, от которого существенно отличается длиной плодоножек и формой чашечки. От высокогорного саянского вида *M. austrosibirica* – ксероморфным обликом, формой дерновины и опушением чашечки. У *M. austrosibirica* чашечка опушена только прямыми и серповидными волосками, крючковатые волоски отсутствуют. Более подробно морфологические особенности *M. schmakovii* обсуждаются в статье (Никифорова, 2010).

По наличию на территории Южной Сибири двух видов секции *Alpestres*, у которых явно проявляются крючковатые волоски на чашечке, можно предположить, что в предыдущую геологическую эпоху здесь произрастали виды рода *Myosotis* древнесредиземноморского генезиса.

Р. В. Камелин (1998) на территории Алтайской горной страны вычленил древнесредиземноморский элемент и на многочисленных примерах показал, что здесь получили развитие как его лесные типы, так и еще достаточно близкие к ним дубравные «кверцетальные», а также пра-шибляковые элементы. На Алтае, по всей вероятности, древнесредиземноморские виды рода *Myosotis* входили в состав древних «кверцетальных» и пра-шибляковых растительных группировок, которые в настоящее время наиболее полно сохранились в Закавказье и на Балканах. На их основе в горах Алтая формировались бореальные расы, которые осваивали новые высокогорные ниши. Экология и морфология высокогорного алтайского вида *M. schmakovii* доказывает данное предположение.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке фонда Andrew W. Mellon Foundation (грант № 41300650) и гранта РФФИ (проект № 15-29-02429).

ЛИТЕРАТУРА

- Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). – Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 1998. – 239 с.
- Никифорова О. Д. Бореальные секции рода *Myosotis* L. и их генезис // Turczaninowia, 2000 а. – Т. 3, вып. 1. – С. 5–24.
- Никифорова О. Д. Междовая интрогрессивная гибридизация в семействе Boraginaceae: роды *Trigonotis* Stev. и *Myosotis* L. // Krylovia, 2000 б. – Т. 2, № 1. – С. 17–25.
- Никифорова О. Д. Сибирские виды секции *Alpestres* рода *Myosotis* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2000. – Т. 85, № 1. – С. 140–148.
- Никифорова О. Д. Система рода *Myosotis* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2001. – Т. 86, № 12. – С. 77–86.
- Никифорова О. Д. Фенотипическая структура рода *Myosotis* L. (Boraginaceae) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам I междунар. научн.-практ. конф. (26–28 ноября 2002 г., Барнаул). – Барнаул: Концепт, 2002. – С. 115–118.
- Никифорова О. Д. Новый вид рода *Myosotis* (Boraginaceae) из Средней Азии // Бот. журн., 2003. – Т. 88, № 5. – С. 148–151.
- Никифорова О. Д. Конспект видов родов *Myosotis* и *Strophostoma* (Boraginaceae) Азиатской России // Растительный мир Азиатской России, 2009. – № 2 (4). – С. 22–35.
- Никифорова О. Д. Новые таксоны рода *Myosotis* (Boraginaceae) с Алтая // Turczaninowia, 2010. – Т. 13, вып. 1. – С. 103–112.
- Попов М. Г. Род *Cicer* и его виды. К проблеме происхождения средиземноморской флоры. Опыт морфологической и географической монографии // Тр. прикл. бот. ген. сел. – Л., 1929. – Т. 21, № 1. – С. 3–240.
- Попов М. Г. Опыт монографии рода *Eremostachys* Vge. // Новые мем. Моск. об-ва исп. прир. – М., 1940. – Т. 19. – 166 с.
- Попов М. Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. Т. 1. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 70–108.
- Попов М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Избранные сочинения. – Ашхабад: Изд-во АН ТаджССР, 1958. – С. 182–241.
- Попов М. Г. Основы флорогенетики. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 135 с.

Попов М. Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избранные труды в 2-х ч. Ч. 2. – Киев: Наукова думка, 1983. – 477 с.

Хохряков А. П. Новые виды растений с Кавказа // Бюл. Главн. ботан. сада АН СССР, 1989. Вып. 152. – С. 58–63.

Хохряков А. П. О некоторых видах незабудок (*Myosotis* L., Boraginaceae) флоры Кавказа // Новости сист. высш. раст. – СПб.: Наука, 1993. – Т. 29. – С. 110–116.

Engler A. Über die morphologischen Verhältnisse und die geographische und angestorbene Anacardiaceae // Bot. Jahrb., 1881. – № 1. – P. 365–427.

ФЛОРА ЮЖНОЙ СИБИРИ, МОНГОЛИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

УДК 581.95:582.572.225(571.150)

Заметки к распространению *Allium pumilum* Vved., *A. amphibolum* Ledeb. и *A. vodopjanovae* N. Friesen в Алтайском крае

Notes to distribution of *Allium pumilum* Vved., *A. amphibolum* Ledeb. and *A. vodopjanovae* N. Friesen in Altai krai

Т. А. Синицына

T. A. Sinitsyna

Южно-Сибирский ботанический сад АлтГУ, г. Барнаул, пр. Ленина, 61, 656049, e-mail: t.sinitsyna@list.ru

Реферат. В статье приводятся новые сведения о распространении видов *Allium pumilum* Vved., *A. amphibolum* Ledeb. и *A. vodopjanovae* N. Friesen в Алтайском крае, а также их общее распространение, приведены точечные карты ареалов видов.

Summary. There is information about distribution of *Allium pumilum* Vved., *A. amphibolum* Ledeb. and *A. vodopjanovae* N. Friesen in Altai krai in the article. The article presents the total distribution of these species and the point maps of areas of distribution of issued species.

В ходе ревизии гербарных сборов, хранящихся в гербарии Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (АЛТВ), были выявлены новые места произрастания видов *Allium pumilum* Vved., *A. amphibolum* Ledeb. и *A. vodopjanovae* N. Friesen на территории Алтайского края. Карты ареалов видов были построены с использованием литературных данных и материалов гербариев АЛТВ (г. Барнаул), NS, NSK (г. Новосибирск), MW (г. Москва).

A. pumilum и *A. amphibolum* входят в состав секции *Reticulato-bulbosa* Kamelin, которая характеризуется коническими луковичками, сидящими на горизонтальном или восходящем корневище и покрытыми сероватыми грубо-сетчатыми волокнистыми оболочками. Вместе *A. bogdoicolum* Regel они образуют группу близкородственных таксонов, относительно хорошо обособленных, и являются представителями одного полиплоидного ряда: *A. pumilum* $2n = 16$, *A. bogdoicolum* $2n = 32$, *A. amphibolum* $2n = 48$. *A. pumilum* и *A. amphibolum* достаточно хорошо отличаются как морфологически (*A. pumilum* более низкорослый (до 15 см), с линейными, серповидно изогнутыми листьями, шиловидными, цельными тычинками равными между собой, без расширения в нижней части у тычинок внутреннего круга, равным околоцветнику столбиком с головчатым рыльцем, в отличие от более высокого (20–30 см), *A. amphibolum* с тычинками наружными шиловидными, внутренними при основании расширенными, с одним зубчиком с каждой стороны, с выдающимся из околоцветника столбиком и неутолщенным рыльцем), так и экологически: *A. pumilum* обитает в щебнистых дриадовых тундрах и на криофитных остепненных лугах альпийского пояса, *A. amphibolum* – на скалах и каменистых склонах в высокогорьях и верхней части лесного пояса (Фризен, 1988).

Allium pumilum Vved. 1934, Bull. Univ. Asiae Centr. 19: 121. – *Allium amphibolum* var. *edentulum* Kryl. 1912, Фл. Алт. 6: 1382; Крылов, 1929, Фл. Зап. Сиб. 3: 625. – Лук малорослый, карликовый.

Долгое время после описания вид считался узколокальным эндемиком Алтая (описан с плато Укок), но после обширного флористического изучения Алтая был обнаружен на близлежащих к плато Укок хребтах и в Монгольском Алтае (Фризен, 1988). Однако для территории Алтайского края вид не приводился (Красников, 2003; Силантьева, 2006; Красная книга..., 2006; Фризен, 2008).

Для флоры Западной Сибири П. Н. Крылов (1912, 1929) указывал *Allium amphibolum*, для которого он привел 2 разновидности: var. *edentulum* – низкая форма (5–20 см выс.) с тычинками при основании без зубчиков, и var. *bidentatum* – более высокорослое растение, с нитями внутренних тычинок с 2, реже с 1 заостренным зубчиком. По всей видимости, первая разновидность впоследствии была описана как *Allium*

pumilum, хотя А. И. Введенский (1934) не указывает ее в первоописании и сближает *A. pumilum* с другими видами – с *A. polyrrhizum* Turcz., *A. bidentatum* Fisch. и *A. bellulum* Prokh., несмотря на более головчатый зонтик и достаточно отличающиеся оболочки лукович *A. pumilum*.

Для первой разновидности П. Н. Крылов (1912) приводит следующее распространение: Коргонский белок, г. Саптан, Котандинский перевал, верховья р. Карагема прит. Аргута, верх. р. Чулышмана, Курайский хр., Чуйские белки, Чуйская степь, плоскогорье Укок. Также первая форма приводится для Семипалатинской губ. – на Крестовой горе в Ивановском белке близ Риддерского рудника, на Нарымском хребте близ Катон-Карагая в верх. р. Сорной и Уш-Кунгоя, между верх. р. Кара-Кабы и р. Бухтармой на перевале Тарбагатай.

В синонимах ко второй разновидности П. Н. Крылов (1912) указывал *Allium amphibolum*, описанный К. Ледебуром (Ledebour, 1830) с рр. Чарыш и Керлык, в горах около Риддерска и распространенный на территории Республики Алтай (в басс. рр. Башкауса и Чулышмана, в Чуйских белках в верх. Джелтыс-Коля, Шавлы, у оз. Кара-коля, на Катунских белках в верх. р. Катунь, верх. р. Ясатера, на плоскогорье Укок). Общее распространение вида *sensu lato* – Саур, Сев. Монголия (Крылов, 1929).

В дальнейшем распространение на территории Алтайского края (Коргонский хр.) указывалось лишь для *A. amphibolum* s. str. (Фризен, 1987, 1988; Красников, 2003). Вид был приведен для флоры Тигирекского хр. – междуречье рр. Правая и Левая Иня, подножье г. Шумишка (Уварова, 2003), но затем образец был переопределен монографом рода Н. Фризен, как *A. amphibolum* (Красная книга..., 2006). В переиздании «Конспекта флоры Алтайского края» (Силантьева, 2013) *A. pumilum* уже приводится для Коргонского хр. со ссылкой на П. Н. Крылова (1929).

Новые сведения о распространении вида в Алтайском крае:

«Чарышский р-н, СВ макросклон г. Королевский белок, 51°06' с. ш. 83°45' в. д., альпийский луг. 28.06.1998. собр. Чусовлянов Д. В., опр. Фризен Н. В. 25.05.2011»; «Чарышский р-н, Коргонский хр., Моховой белок близ устья вершины 2220,1. 51°02' с. ш. 83°44' в. д. 27.06.2008. Шмаков А. И. и др.» (АЛТВ!).

Таким образом, *A. pumilum* распространен на следующей территории (рис. 1): Россия: Алтайский край (Коргонский хр.); Республика Алтай (плато Укок, верховья рек Кокузек (Южно-Чуйский хр.), Аксай (хр. Сайлюгем), Костахта (хр. Теректинский), Банная (хр. Холзун)); Республика Тыва (р. Барлык (хр. Цаган-Шибэту), хр. Перевальный, верх. р. Шиоп-Хем (хр. Шапшальский) (Котухов и др., 2006); Вост. Казахстан (Ивановский хр., Ульбинский хр., верховье р. Бухтарма) (Котухов и др., 2006); Монголия: Кобдоский аймак (Фризен, 1987; Friesen, 1995).

A. amphibolum Ledeb. 1830, Fl. Alt. 2: 5. – Лук сомнительный.

Редкий вид на территории Алтайского края, занесен в Красную книгу Алтайского края, категория 3б (Уварова, Костюков, 2006). На территории края указывался в Чарышском и Змеиногорском р-нах (Тигирекский хр.) (Красников, 2003; Красная книга..., 2006; Силантьева, 2006, 2013; Уварова и др., 2008) и для верх. р. Сентелек (Красная книга..., 2006).

Новые места нахождения в Алтайском крае:

«Чарышский р-н, сев. с. Покровка, верш. 877,3 м, 51°09'38" с. ш. 83°41'37" в. д. 23.06.2008. Шмаков и др. Опр. Н. Фризен 2010»; «Зап. Алтай, Змеиногорский р-н, гора Сев. Камень, 51°05'30" с. ш. 82°28' в. д. 20.06.1999. Р. В. Камелин и др. Опр. Н. Фризен»; «Солонешенский р-н, вершина г. Аскаты в верх. р. Шинок, 51°24' с. ш. 84°33' в. д. 21.07.1996. Р. В. Камелин и др. Опр. Н. Фризен» (АЛТВ!).

Общее распространение (рис. 1): Россия: Алтайский край (Чарышский, Змеиногорский, Солонешенский р-ны); Республика Алтай, Республика Тыва (Фризен, 1987); Вост. Казахстан (Алтай) (Котухов, 2005); Монголия: Баян-Ульгийский, Баянхонгорский, Гоби-Алтайский, Убсунурский, Кобдоский, Уверхангайский аймаки; Китай: Зап. Синцзянь (Фризен, 1988; Xu, Kamelin, 2000).

A. vodopjanovae N. Friesen, 1985, Бот. журн. 70, 9: 1247. – Лук Водопьяновой.

Вид входит в состав южносибирско-монгольской секции *Tenuissima* (Tzag.) P. Hanelt. Редкий вид для Алтайского края, указывался во «Флоре Башчелакского хребта» (Стрельникова, 2010), в Солонешенском и Чарышском р-нах (Красников, 2003). Рекомендован на включение в новое издание Красной книги Алтайского края в 2016 году.

Места распространения в Алтайском крае:

«Алтайский р-н, лев. бер. р. Катунь напротив с. Союзга, 51°53' с. ш. 85°49' в. д. склон вост. экспоз. 19.06.1993. Р. В. Камелин и др. Опр. Н. Фризен 05.2007»; «Чарышский р-н, 3 км ЮВ с. Тулата, известняки,

51°17' с.ш. 83°28' в. д., 08.07.1994. Р. В. Камелин и др. Опр. Н. Фризен 05.2007»; «Чарышский р-н, окр. с. Сентелек, 3 км вверх по лев. бер. р. Сентелек, 51°12' с. ш. 83°42' в.д., склон южн. экспозиции. 20.05.1996. А. И. Шамаков и др. Опр. Н. Фризен»; «Усть-Калманский р-н, сев. отроги Башчелакского хребта, 3 км южнее с. Новокалманка, прав. бер. р. Калманка, 51°55' с. ш. 83°22' в. д. 27.06.1998. Р. В. Камелин и др. Опр. Н. Фризен»; «Усть-Калманский р-н, 2 км южнее с. Новокалманка, правый берег р. Калманка, остепненный склон юго-западной экспозиции, на скалах. 16.06.2000. Жихарева О. Н., Стась Е. Ю. Опр. Н. Фризен 05.2007»; «Целинный р-н, окр. с. Победа, 5 км ниже по р. Чумыш, 53°09' с. ш. 86°00' в. д. Н = 190 м, южн. склон долины р. Чумыш. Выходы хлорит-серицитовых сланцев. Каменистая степь. 09.09.2000. И. М. Красноборов и др. Опр. Н. Фризен 05.2010»; «Солонешенский р-н, 4 км вверх по прав. бер. р. Ануй от с. Березовка, 51°48'27,7'' с. ш. 84°03'49,4'' в. д. 295 м, степные и каменистые склоны, заросли кустарников. 01.06.2007. А. И. Шамаков и др. Опр. Н. Фризен 26.11.2012»; «Солонешенский р-н, прав. бер. р. Ануй ниже устья руч. Филаткин, южн. макросклон верш. 1104,2 м, 51°25' с. ш. 84°39' в. д. 11.07.2008. А. И. Шамаков и др.» (АЛТВ!).

Общее распространение (рис. 2): Россия: Алтайский край (Алтайский, Чарышский, Усть-Калманский, Солонешенский, Целинный р-ны), Республика Алтай, Республика Тыва, Красноярский край, Кемеровская обл., Республика Бурятия; Вост. Казахстан; Монголия (Фризен, 1988, 1995).

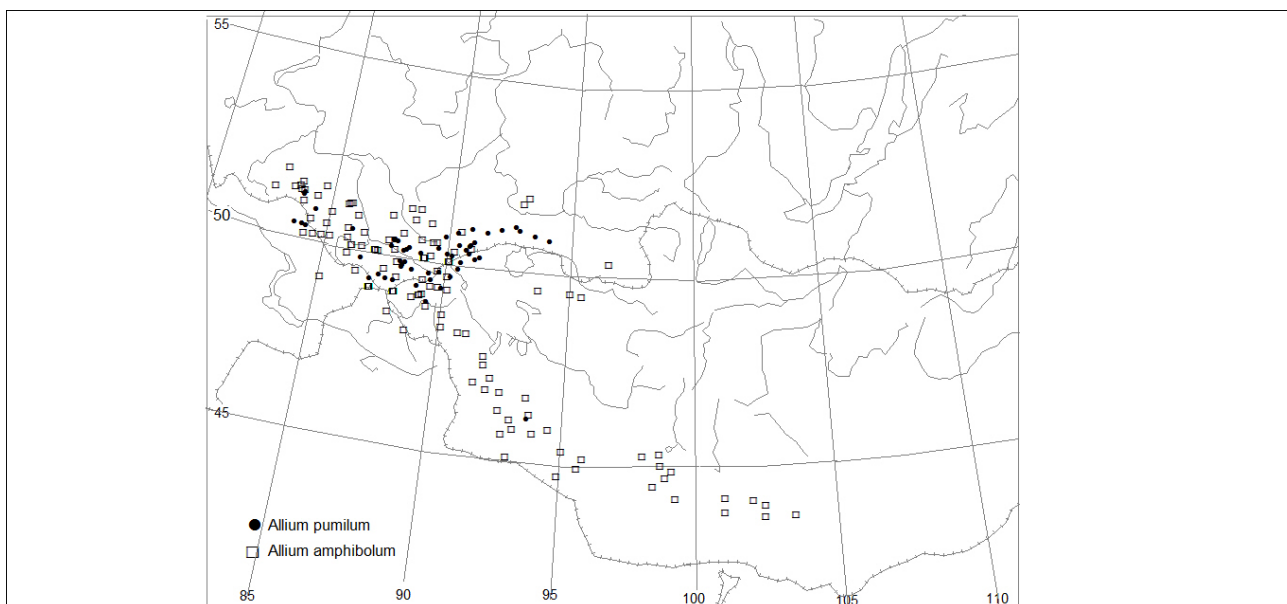


Рис 1. Ареалы *Allium pumilum*, *A. amphibolum*.

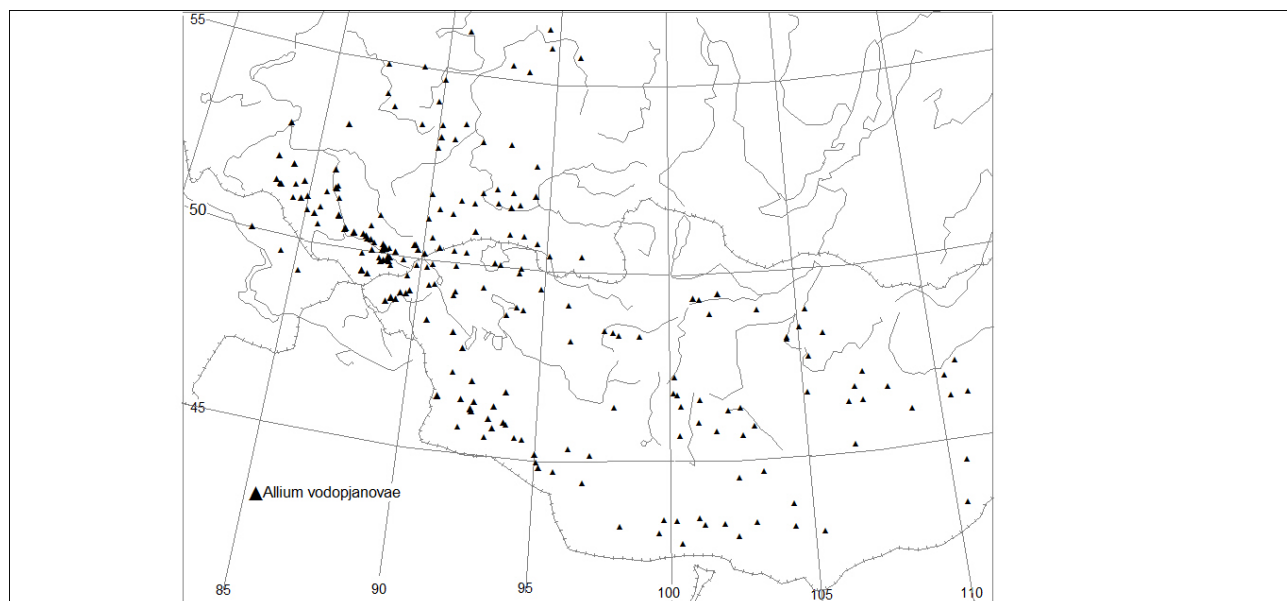


Рис. 2. Ареал *Allium vodopjanovae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский А. И.** Descriptiones Alliorum novorum // Бюллетень Среднеазиатского государственного университета / Под ред. П. А. Баранова. – Ташкент: Изд-во Среднеаз. госуд. ун-та, 1934. – Вып. 19. – С. 121.
- Красников А. А.** Сем. Луковые – Alliaceae // Определитель растений Алтайского края / Отв. ред. И. М. Красноборов. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «ГЕО», 2003. – С. 491–495.
- Котухов Ю. А.** Список сосудистых растений Казахского Алтая // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. – 2005. – Вып. 11. – С. 11–83.
- Котухов Ю. А., Данилова А. Н., Ануфриева О. А.** Современное состояние популяций редких и исчезающих растений Восточного Казахстана. Отв. ред. Л. М. Грудзинская, А. А. Иващенко. – Казахстан, Алматы, Tethys, 2006. – 176 с.
- Красная книга Алтайского края. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений / Администрация Алтайского края. Департамент по охране окружающей среды. Алтайский государственный университет. Науч. ред. чл.-корр. РАН Р. В. Камелин, д. б. н. А. И. Шмаков. – Барнаул: ОАО «ИПП „Алтай“», 2006. – 262 с.
- Крылов П. Н.** Флора Алтая и Томской губернии. VI. Turphaceae – Suringaceae. – Томск, 1912. – С. 1254–1534.
- Крылов П. Н.** *Allium* L. Лук // Флора Западной Сибири. Вып. 3. Suringaceae – Orchidaceae. – Изд. Томского отд. РБО, 1929. – С. 602–633.
- Стрельникова Т. О.** Флора Башчелакского хребта. – Новосибирск: Гео, 2010. – 224 с.
- Силантьева М. М.** Конспект флоры Алтайского края: монография. – Барнаул: изд-во Алт. ун-та, 2006. – 392 с.
- Силантьева М. М.** Конспект флоры Алтайского края (2-е изд., перераб. и дополн.). – Барнаул: изд-во Алт. ун-та, 2013. – 520 с.
- Уварова О. В.** Дополнение к конспекту Тигирекского хребта // Флора и растительность Алтая, 2003. – Т. 8. – С. 188–205.
- Уварова О. В., Куцев М. Г., Шмаков А. И., Смирнов С. В., Костюков С. А., Белкин Д. Л.** Флора и растительность заказника «Чарышский» // Флора и растительность Алтая, 2008. – Т. 12. – С. 5–270.
- Фризен Н. В.** *Allium* L. – Лук // Флора Сибири / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. – Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1987. – Т. 4 – С. 55–96.
- Фризен Н. В.** Луковые Сибири (систематика, кариология, хорология). – Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1988. – 185 с.
- Фризен Н. В.** Сем. Луковые – Alliaceae // Красная книга Российской федерации (растения) / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М., 2008. – С. 45.
- Friesen N.** The genus *Allium* L. in the flora of Mongolia // Feddes Repert., 1995. – No. 106, 1–2. – P. 59–81.
- Ledebour C. F.** Flora Altaica. Т. 2. – Berolini, 1830. – P. 5.
- Xu J., Kamelin R. V.** *Allium* L. // Flora of China, 2000. – Т. 24. – P. 165–202.

УДК 581.95(571.150)

Инвазивная активность адвентивных видов растений на территории правобережья р. Оби (Алтайский край)

Invasive activity of adventitious plant species in the right bank of the r. Ob' (Altai territory)

Н. В. Овчарова¹, Т. А. Терёхина²

N. V. Ovcharova, T. A. Terekhina

Алтайский государственный университет, 656049, г. Барнаул, пр. Ленина, 61, ovcharova_n_w@mail.ru

Реферат. В статье приводятся результаты полевых геоботанических и флористических работ, проводимых на территории правобережья р. Оби (Алтайский край). Выявлены наиболее широко распространенные и агрессивные адвентивные виды растений с учетом их встречаемости и вредоносности для растительного покрова и человека.

Summary. The article presents the results of field geobotanical and floristic work carried out on the territory of the right bank of the river Ob' (Altai Territory). We revealed the most widespread and aggressive species based on their propagation and damage to vegetation and human.

Адвенты являются неотъемлемой частью любой флоры и играют большую роль в её формировании. Залежи, особенно начальные этапы восстановления залежных сообществ подходят для расселения адвентов. Адвентивная фракция залежных сообществ представлена большинством видов неагрессивных адвентов, но среди них встречаются и особо вредоносные адвентивные сорные растения. В связи с этим была выделена группа карантинных видов.

Характерной особенностью эволюции биосферы под антропогенным воздействием является изменение видового состава биоты. В отношении растительного мира этот процесс, с одной стороны, обуславливается сознательным, планомерным обогащением флор новыми интродуцированными растениями, а с другой, происходит непрерывное спонтанное внедрение новых адвентивных видов растений (Миркин, 1984; Бурда, 1991; Терёхина, 2000; Москаленко, 2001; Соколова, 2003; Абрамова, 2007; Овчарова, Терёхина, 2010, 2011; Виноградова, Майоров, Нотов, 2011).

Под адвентивными следует понимать растения, появление которых в изучаемой области явилось следствием антропогенного влияния на флору и не связано с процессом естественного флорогенеза (Вынаев, Третьяков, 1979; Туганаев, Пузырев, 1988). Теоретические аспекты происхождения адвентивных растений и особенности их расселения по земному шару рассмотрены Т. Н. Ульяновой (1991) в работе, посвященной географическим истокам адвентивных растений.

Карантинными сорными растениями считаются особо вредоносные адвентивные сорные растения, отсутствующие на территории страны или распространенные в ограниченном ареале, и регулируемые специальными мерами (Москаленко, 2001).

Учитывая особенности Алтайского края, где, прежде всего, развиты аграрный и туристический сектор, следует отметить, что инвазивные виды поселяются на антропогенно нарушенных местообитаниях. К этим типам местообитаний относятся обочины дорог, пастбища, берега рек и озер, залежи, поля и вырубки, т. е. такие места, которые наиболее часто посещаются человеком. Имеющиеся во флоре края адвенты уже приносят значительные проблемы. Это циклахена дурнишниковидная, активно распространяющаяся по предгорьям Алтая. Амброзия полыннолистная, обитающая в окрестностях г. Бийска. Клен ясенелистный, заполонивший обочины дорог, лесные вырубки, поймы рек. Золотарник канадский, пришедший на пастбищные угодья в Бийском районе. Видов адвентов в Алтайском крае насчитывается более 300, но наиболее опасных значительно меньше. Эти виды вызывают аллергические реакции у людей, их не поедает скот. Они очень активно расселяются, и потому все это может привести к ухудшению экологической ситуации в регионе и отрицательно сказаться на аграрном секторе и туристической отрасли.

Возможно появление на территории края борщевика Сосновского, который по непроверенным данным он уже у нас появился, а это растение в данное время является «бичом» в Европейской части России и принимаемые меры борьбы с этим растением дают незначительные результаты.

В последние десятилетия интерес к заносным и синантропным растениям постоянно растет. За рубежом, где растительный покров индустриально развитых стран уже давно подвергается более сильному влиянию человека, флора и растительность городов, где доля адвентивных видов наиболее высока, исследованы во многих странах. Наиболее полное и последовательное изучение проведено в Польше, где городская флора была предметом обсуждения на нескольких симпозиумах и конференциях. Для таких крупных зарубежных городов, как Лондон, Прага, Братислава, Будапешт, Дели и др., составлены полные флористические списки. Наряду с составлением списков, зарубежные исследователи активно разрабатывают и более частные вопросы, такие как формирование списков адвентивной флоры, флоры отдельных типов синантропных местообитаний (товарных станций, портовых хозяйств, свалок, железных дорог, засоленных местообитаний, улиц, обочин дорог, скверов, старинных крепостных стен, валов, заброшенных поместий), состав отдельных систематических групп в городах (манжетки, злаки и др.), регистрация появления и исчезновения отдельных синантропных видов в городах.

Высокий теоретический и методический уровень и многоплановость работ зарубежных исследователей адвентивной и синантропной флоры, позволяют им приступить к решению сложных задач общего и комплексного характера, таких как:

1. Динамика флоры под воздействием урбанизации (исторический анализ флоры).
2. Качественные особенности процесса синантропизации растительного покрова в неодинаковых условиях урбанизации.

В нашей стране исследований, посвященных адвентивной флоре регионов, достаточно много, но сосредоточены они, в большинстве своем, в европейской части как наиболее изученной в ботаническом отношении. Составлены конспекты адвентивных видов, постоянно публикуются новые находки. Одни исследователи ограничиваются лишь сведениями о находках и распространении видов, другие проводят анализ флоры, классифицируя виды по способу и времени иммиграции, степени натурализации. Целенаправленного изучения адвентивного компонента флоры в сибирском регионе еще не проводилось, хотя уровень антропогенного влияния на флору достаточно высок.

Изучение адвентивных растений проводилось на территории правобережья р. Оби (Алтайский край). Среди растений-космополитов, расселяющихся по всему земному шару и отмеченных на залежах Алтайского края относятся следующие виды сорняков: марь белая (*Chenopodium album* L.), звездчатка средняя (*Stellaria media* (L.) Vill.), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski.), горец птичий (*Polygonum aviculare* L.), амарант запрокинутый (*Amaranthus retroflexus* L.).

Согласно «Перечню вредителей, возбудителей болезней растений, сорняков, имеющих карантинное значение для Российской Федерации» (1999) к ограниченно распространенным на территории РФ относятся: *Ambrosia artemisiifolia* L., *A. trifida* L., *A. psilostachya* DC, *Acroptilon repens* DC, *Solanum rostratum* Dum., *S. triflorum* Nutt., *Cuscuta* sp. sp., *Cenchrus pauciflorus* Benth.

На залежах правобережья р. Оби Алтайского края нами были обнаружены карантинные виды *Ambrosia artemisiifolia* L., *Solanum rostratum* Dum., являющиеся выходцами из Северной Америки.

Амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia*) является особенно агрессивным адвентивным видом. Происходит из Северной Америки. Распространена: Европа, Азия (Корея, Япония, Казахстан), Америка (Гваделупа, Канада, Куба, Мартиника, Мексика, США, Аргентина, Боливия, Парагвай, Уругвай, Перу, Чили), Африка (острова Мадейра и Мадагаскар) (Дмитриев и др., 1994).

В Российскую Федерацию семена ее проникли в начале XX века с различными грузами через черноморские порты. В 1918 году С.Г. Колмаков отмечает первые находки вблизи Ставрополя и примерно в эти же годы сорняк зарегистрирован в Краснодарском крае (Васильев, 1958). В годы Великой Отечественной войны амброзия не только существенно расширила свой ареал, но и стала произрастать плотными очагами, осваивая нарушенные местообитания. Распространение сорняка в послевоенные годы носит характер экологического взрыва (Дмитриев и др., 1994; Абрамова, 1997).

Развитая мощная корневая система позволяет амброзии поглощать влагу и питательные вещества из почвы; корни могут достигать в глубину 3,5 м. Она способна выносить длительное подтопление, образуя при этом придаточные корни, отрастает после многочисленных скашиваний, что позволяет ей бурно развиваться после сенокоса при отсутствии конкуренции со стороны других растений. Из всех карантинных сор-

няков, имеющих ограниченное распространение на территории РФ, амброзия имеет наивысшие показатели по пластичности, конкурентоспособности на нарушенных местообитаниях, плодовитости. Амброзия, выделяя горькие вещества и эфирные масла, аллелопатически подавляет другие растения (Марьюшкина, 1982).

Для амброзии характерна очень высокая семенная продуктивность; в среднем хорошо развитые экземпляры дают 30–40 тыс. семян, отдельные до 80–100 тыс. Семена молочной и восковой спелости могут дозревать и давать полноценные всходы. Запасы семян в почве очень велики (до 26 тыс./м²), семена сохраняют всхожесть до 40 лет (Grocker, 1938; Bazzaz, 1970).

Амброзия полыннолистная обнаружена нами в 2011 г. в Бийском районе Алтайского края в окрестностях села Большеугренево. Очаг площадью около 5 гектаров местами имеет очень высокую плотность. Численность амброзии в 2002 г. достигала 680 экземпляров на гектар, с проективным покрытием до 95 % (Мишина, Терехина, 2002). Предполагается, что семена этого растения попали на ферму около 17 лет назад с соевым шротом с Дальнего Востока. Вероятно, недостаточная степень измельчения и пропаривание шрота перед скармливанием крупному рогатому скоту позволила семенам амброзии сохранить всхожесть. В настоящее время амброзия, осваивая новые территории, заходит в сосновый лес.

Таким образом, амброзия широко внедрилась в естественные и искусственные растительные группировки благодаря своей высокой биологической пластичности и может образовывать моновидовые заросли.

Паслен колючий (клювовидный) (*Solanum rostratum* Dum.) происходит из Северной Америки. Распространен: Европа (Австрия, Болгария, Германия, Дания, Словакия, Чехия, Югославия, Азербайджан, Молдова, Украина, Россия), Азия (Казахстан), Америка (Канада, Мексика, США), Австралия, Африка (ЮАР) (Справочник по карантинным..., 1997).

В России впервые обнаружен в 1918 г., распространен в Краснодарском, Ставропольском краях, Ростовской области. Засоряет пропашные и яровые зерновые культуры, особенно обилен на плодородных землях огородов и садов; встречается на лугах, пастбищах, вдоль дорог и на других необрабатываемых землях (Справочник по карантинным..., 1997).

Паслен колючий имеет деревянистый стебель, сильно ветвящийся; длина его в зависимости от условий роста 30–100 см, диаметр куста 70 см. На одном растении может образовываться до 180 ягод, а в каждой ягоде содержится в среднем до 70 семян (Пояркова, 1955). Паслен колючий размножается семенами. В зависимости от условий роста на одном растении их может образовываться от 200 до 8 000, а на отдельных, особенно хорошо развитых растениях – до 50 000 семян (Москаленко, 2001).

У паслена колючего очень ярко выражена способность к отращиванию после скашивания, которая проявляется в период с фазы ветвления до созревания. Семена сорняка сохраняют всхожесть в течение 10 лет. Мощные растения паслена угнетают и заглушают посевы культурных растений. При сильном засорении наблюдается полная их гибель. Растения скот не поедает из-за сильной опушенности и колючек, которые, попадая в сено и солому, повреждают полость рта и желудочно-кишечный тракт животных. Этот вид нежелателен на полях еще и потому, что он является кормовым растением для колорадского жука и на нем развиваются болезни картофеля и томатов. Паслен клювовидный распространяется с семенным материалом, сеном, продовольственным и фуражным зерном, транспортными средствами (Справочник по карантинным..., 1997).

В 1989 г. паслен колючий был обнаружен в Алтайском крае в окрестностях г. Бийска на полях овощных культур, куда был завезен с семенами сои из Китая. Карантинной инспекцией очаг был уничтожен.

Меры, предпринимаемые службой карантина растений, предотвращают появление новых очагов в ранее свободных регионах, но очень трудно остановить разрастание уже имеющихся очагов, так как разнос семян происходит и естественными путями: ветром, тальными водами весной, с водой по рекам и оврагам, птицами, животными. И чем выше плотность популяции сорняка в очаге, тем интенсивнее будет идти его расширение. В ближайшие годы тенденция роста очагов карантинных сорняков, видимо, сохранится (Сметник, 1999).

Необходимость изучения адвентивного элемента флоры связана не только со значительным распространением его в нашей природной зоне, но и с тем, что виды, ограниченно распространенные на территории РФ, причиняют сельскому хозяйству ощутимый вред, они опасны для домашних животных и здоровья человека.

Впервые для района правобережья р. Оби («Приобские боры и Бийская лесостепь» по ботанико-географическому районированию М.М. Силантьевой (2006)) отмечены виды: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Iva xanthifolia* Nutt., *Onopordum acanthium* L., *Solanum rostratum* Dun., *Vicia angustifolia* L.

На основе классификации, предложенной А. Thellung (1918, 1919), подходы которого освещены в работе В.В. Туганаева, А.Н. Пузырева (1988) адвентивные виды, встреченные на исследованной территории, мы распределили по способу иммиграции:

Ксенофиты (Кс) – виды, случайно занесенные во флору человеком в результате хозяйственной деятельности. Таких видов зарегистрировано 47 (79,7 %), например, *Sinapis arvensis*, *Camelina microcarpa*, *Psammophylliella muralis*, *Conyza canadensis*, *Lotus ucranicus*, *Centaurea cyanus*, *Onopordum acanthium*, *Echinochloa crusgalli*, *Setaria pumila* и др.

Эргазиофиты (Эфф) – растения, дичающие из культуры, и способные удержаться во флоре без участия человека. Эта группа представлена 10 видами (16,9 %): *Brassica napus*, *Knautia arvensis*, *Amoria hybrida*, *Acer negundo*, *Avena sativa*, *Panicum miliaceum*, *Solidago canadensis* и др.

Аколютофиты (Акл) – виды, расселившиеся в результате нарушения человеком естественного растительного покрова и встречающиеся на вторичных местообитаниях. К ним относятся *Fallopia convolvulus*, *Polygonum aviculare*.

Преобладающая группа видов-ксенофитов характеризуется скачкообразной иммиграцией в места, далеко удаленные от основного ареала распространения с низкой степенью натурализации. Распространение ксенофитов в сообществе происходит быстрее, и они не образуют сплошного фона (как аколютофиты), что четко прослеживается в исследуемой флоре восстанавливающихся растительных сообществ.

На основе классификации J. Kohnas (1968), использованной в работе В.В. Туганаева, А.Н. Пузырева (1988), нами выделены виды по способу натурализации:

Эпекофиты (Эп) – заносные виды растений, активно расселяющиеся на нарушенных местообитаниях и участвующие в сложении рудеральных и сегетальных фитоценозов. Таких видов зарегистрировано 36 (61,0 %) (табл.), например, *Stellaria media*, *Viola arvensis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Lepidium ruderales*, *Oenothera biennis*, *Trifolium arvense*, *Arctium minus*, *Coniza canadensis*, *Setaria pumila* и др.

Таблица

Соотношение адвентивных видов в сообществах залежей по способу натурализации и иммиграции

№	Группа видов по способу	Количество видов	% от общего числа видов адвентивной фракции
	иммиграции:		
1	Ксенофиты	47	79,7
2	Эргазиофиты	10	16,9
3	Аколютофиты	2	3,4
	Итого:	59	100
	натурализации:		
4	Эпекофиты	36	61,0
5	Эфемерофиты	6	10,2
6	Агриофиты	17	28,8
	Итого:	59	100

Эфемерофиты (Эф) – заносные виды, которые существуют на данной территории благодаря регулярному заносу их зачатков (10,2 %). Представлены видами: *Brassica napus*, *Avena sativa*, *Triticum durum* и др.

Агриофиты (Агр) – заносные виды, ставшие компонентами естественных сообществ. Отмечается 17 видов (28,8 %): *Psammophylliella muralis*, *Potentilla norvegica*, *Lotus ucranicus*, *Amoria hybrida*, *Galium mollugo*, *Conium maculatum*, *Cichorium intybus*, *Echium vulgare*, *Solidago canadensis* и др.

В целом число адвентивных видов в нарушенных флорах земного шара, в том числе и Алтайского края, как правило, возрастает. Они захватывают огромные территории, образуя одновидовые заросли и блокируя ход сукцессионного процесса. В итоге адвентивные виды не только становятся злостными сегетальными сорняками нового региона, но и отрицательно влияют на сохранение биоразнообразия в его флоре, замещая растения-апофиты (Ульянова, 2005).

Адвентивные растения характеризуются такими эколого-биологическими свойствами, как высокая плодовитость, растянутые сроки цветения и диссеминации, способность семян хранить всхожесть в течение десятилетий, низкая требовательность к богатству почвы, гало-, термо-, ксеро-, гидро-, антропоустойчивость (Маренчук, Дударь, 2007). Некоторые виды однолетних растений (в т. ч. и заносных) реагируют на

увеличение популяционной плотности ускорением развития, хорошо приспособлены к напряженной внутривидовой конкуренции и образуют в природе «зарослевые» популяции. К таковым относятся *Cannabis ruderalis*, *Polygonum aviculare*, *Acer negundo*, зарегистрированные нами на ключевых залежных участках.

Флора Алтайского края насчитывает 2188 видов, адвентивные растения составляют 300 видов (Силантьева, 2008), большая часть которых попала на территорию края в отдаленные исторические времена и относится к группе археофитов. В залежных фитоценозах нами выделено 13 таких видов (21,7 %). Другие попали недавно и активно захватывают фитоценотическое пространство, относясь к группе неофитов. К таким видам можно отнести клен американский, эхиноцистис лопастной, ячмень гривастый и другие (46 видов, 78,3 %). В большинстве случаев это растения, пришедшие к нам из Северной Америки и Средней Азии. Некоторые виды являются особенно агрессивными, вытесняя аборигенные виды с естественных и нарушенных местообитаний.

Анализ видового состава основных засорителей сельскохозяйственных культур, в значительной мере влияющих на снижение урожая, показывает, что большая часть так называемых злостных, но не карантинных засорителей являются заносными видами во флоре России и сопредельных государств. На территории Алтайского края это – *Amaranthus retroflexus*, *Echinochloa crusgalli*, *Setaria viridis*, *S. glauca*, *Conyza canadensis* и мн. др.

Существуют заносные виды, которые еще не стали злостными сегетальными растениями, хотя уже встречаются единично в посевах, имея тенденцию к чрезвычайно быстрому занятию рудеральных местообитаний, к числу которых относится ячмень гривастый (*Hordeum jubatum*).

Иногда заносные растения оказываются очень вредными для здоровья человека, вызывая в момент цветения аллергические заболевания от большого количества пыльцы, находящейся в воздухе. К таким растениям относятся *Ambrosia artemisiifolia*, *Amaranthus albus*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Plantago lanceolata*, *Cannabis ruderalis*, *Chamomilla suaveolens* (Гандалипова, 2001).

Среди адвентивных видов имеются растения, ядовитые как для животных, так и для человека (*Conium maculatum*, *Solanum rostratum*). Многие из них механически повреждают полость рта и пищеварительных органов животных, засоряют и портят качество шерсти, молока и мяса. Это *Trifolium arvense* (клевер пашенный), *Hordeum jubatum* (ячмень гривастый) и др.

Таким образом, адвентивная фракция залежных сообществ правобережья р. Оби Алтайского края включает 59 видов из 21 семейства. Наибольшее число видов в сем. Asteraceae – 13, Brassicaceae – 8, Poaceae – 8, Fabaceae – 7.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №16-44-220304.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Л. М.** *Ambrosia artemisiifolia* и *Ambrosia trifida* (Asteraceae) на юго-западе Республики Башкортостан // Бот. журн., 1997. – Т. 82, № 1. – С. 66.
- Абрамова Л. М.** Синантропная растительность и её отражение в синтаксономии // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. I часть. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. – С. 6–10.
- Бурда Р. И.** Антропогенная трансформация флоры. – Киев: Наукова думка, 1991. – 168 с.
- Васильев Д. С.** Амброзия полыннолистная и меры борьбы с ней. – Краснодар: Кн. изд-во, 1958. – 84 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хотов А. А.** Чёрная книга флоры Тверского региона. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 292 с.
- Вынаев Г. В., Третьяков Д. И.** О классификации антропофитов и новых для флоры БССР интродуцированных видов растений // Ботаника. – Минск, 1979. – Вып. 21. – С. 62–74.
- Гандалипова Э. И.** Растения Республики Башкортостан, вызывающие поллиноз // Вестник Башкирского университета, 2001. – № 3. – С. 42–44.
- Дмитриев А. В., Абрамов Н. В., Миминзон И. В., Папченков В. Г., Пузырев А. Н., Раков Н. С., Силаева Т. В.** О распространении *Ambrosia artemisiifolia* в Волжско-Камском регионе // Бот. журн. 1994. – Т. 79, № 1. – С. 79–83.
- Маренчук Ю. А., Дударь Ю. А.** Антропофиты Ставрополя (проблема, кадастр, понятийный аппарат). – Ставрополь: Изд-во СГУ, 2007. – 198 с.
- Марьюшкина В. Я.** Агрофитоценологические особенности амброзии полыннолистной // Докл. АН УССР. Сер. Биол. 1982. – № 6. – С. 63–65.
- Миркин Б. М.** Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. Геоботаника. М.: «ВИНИТИ», 1984. – Т. 5. – С. 139–208.

- Мишина И. А., Терехина Т. А.** Агрессивность новых видов сорных растений в Алтайском крае // Альманах «АГРО XXI. Современное растениеводство России: практика и научные достижения». 2002. – № 7–12. – С. 15–19.
- Москаленко Г. П.** Карантинные сорные растения России. 2001. – 279 с.
- Овчарова Н. В., Терехина Т. А.** Изменение видового состава суходольных лугов при восстановительных сукцессиях // Флора и растительность антропогенно нарушенных территорий: сборник научных трудов Кемеровского отделения РБО / Под ред. А. Н. Куприянова. – Кемерово: «Ирбис», 2010. – Вып. 6. – С. 31–34.
- Овчарова Н. В., Терехина Т. А.** Динамика растительности на антропогенно нарушенных сообществах Алтайского края // Развитие геоботаники: история и современность: сб. материалов конф. – СПб., 2011. – С. 87.
- Пояркова А. И.** Сем. Пасленовые – Solanaceae // Флора СССР в 30 т. – Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 22. – С. 1–177.
- Силантьева М. М.** Конспект флоры Алтайского края: монография. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2006. – 392 с.
- Силантьева М. М.** Флора Алтайского края: анализ и история формирования: Автореф. дис... док. биол. наук. – Новосибирск, 2008. – 35 с.
- Сметник А. С.** Научное обоснование карантинных мероприятий // Защита и карантин растений, 1999. – № 6. – С. 8–10.
- Соколова Г. Г.** Антропогенная трансформация растительности степной и лесостепной зон Алтайского края: Монография. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2003. – 155 с.
- Справочник по карантинным сорным растениям // Инструкции и методические материалы. – Новосибирск: ЦЕ-РИС, 1997. – 104 с.
- Терехина Т. А.** Антропогенные фитосистемы. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2000. – 250 с.
- Туганаев В. В., Пузырев А. Н.** Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. – Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1988. – 128 с.
- Ульянова Т. Н.** Сорные растения во флоре России и сопредельных государств. – Барнаул: Изд-во “АзБука”, 2005. – 297 с.
- Ульянова Т. Н.** Географические истоки адвентивных растений в сегетальной флоре СССР // Сборник науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции / Проблемы эволюции, популяционной изменчивости и систематики растений. – Л., 1991. – Т. 139. – С. 126–132.
- Bazzaz F. A.** Secondary dormancy in the seeds of the common ragweed *Ambrosia artemisiifolia* // Bull. Torrey Bot. Club., 1970. – Vol. 97, No. 5. – P. 302–305.
- Grocker W.** Life – span of seeds // Bot. Rev., 1938. – Vol. 4. – P. 235–274.
- Kornas J.** A geographical-historical classification of synantropic plants // Mater. Zakl. Fitosoc. Stos. VW. Warszawa-Bialowiera, 1968. – Vol. 25. – S. 33–41.
- Thellung A.** Zur Terminologie der Adventiv- und Ruderalfloristik // Allg. Bot. Zschr., 1918–1919. – No. 24/25. – P. 36–42.

УДК: 581.9(470.32)

**Флора травянистых растительных сообществ
Национального парка «Чикой» в бассейне р. Аца**
**Flora of herbaceous plant communities of the National Park
“Chikoy” in the Atsa river basin**

В. П. Макаров¹, А. Д. Неслухов², Л. Н. Пак¹, Т. В. Желибо¹, Е. А. Банщикова¹

V. P. Makarov, A. D. Nesluhov, L. N. Pak, T. W. Zhelibo, E. A. Banshchikova

¹ *Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, 672014, Чита, ул. Недорезова, 16а
E-mail: vm2853@mai.ru, pak_lar@bk.ru, zhelibo@mail.ru, kait1986@mail.ru*

² *Национальный парк «Чикой», 673060, Забайкальский край, Красночикоийский район, с. Красный Чикой, ул. Первомайская, 1
E-mail: npchikoi@yandex.ru*

Реферат. В статье приводятся сведения о составе флоры степных и луговых сообществ Национального парка «Чикой» в бассейне р. Аца. Указывается наличие охраняемых, кормовых, лекарственных и декоративных видов растений. Дается информация о состоянии травянистых сообществ, а также рекомендации по их использованию и охране.

Summary. The article presents the information on the composition of the flora of steppe and meadow communities of the National Park “Chikoy” in the basin of the Atsa river. The presence of protected, forage, medicinal and ornamental plant species is shown. The status of grasslands, as well as recommendations for their use and protection is given.

Введение

В соответствии с постановлением Правительства Российской Федерации от 28 февраля 2014 года № 158 в Красночикоийском р-не Забайкальского края создан национальный парк «Чикой» на землях лесного фонда общей площадью 666 467,73 га.

Национальный парк «Чикой» создан в целях сохранения уникальных природных комплексов в верховьях реки Чикой – эталонных экосистем кедровых лесов и южно-сибирской тайги, с элементами горных степей и альпийских лугов. Территория национального парка входит в границы Байкальской природной территории.

Травянистые сообщества (степи и луга) расположены преимущественно в районе нижнего течения реки Аца. Луга представлены пойменными разнотравными лугами. Степи расположены на крутых каменистых южных склонах в окружении лесных сообществ. Такие сообщества ряд авторов называет степоидами или бурами.

Исследования травянистых сообществ (лугов и степей) в бассейне р. Аца, на территории Национального парка «Чикой» проведены на основании хозяйственного договора между Национальным парком «Чикой» и Институтом природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН (ИПРЭК СО РАН).

Цель выполнения работы – инвентаризация флоры травянистых сообществ, с выделением местобитаний редких и охраняемых видов растений. Такая работа проведена впервые. Знания о составе флоры и растительности необходимы для охраны территории парка, правильной организации использования территории в рекреационных и туристических целях, а также мониторинга изменения растительных сообществ.

Методика работы

Исследование растительного покрова проведено в июле и августе 2015 года маршрутным рекогносцировочным методом. Площадь относительно однородных по составу и структуре луговых сообществ находилась в пределах 0,3–0,7 км², степных – 0,1–0,4 км². Для выяснения структуры и флористического состава фитоценозов применялся метод пробных площадей (Ярошенко, 1969; Вальтер, 1982). Сделано описание 5-ти контуров луговых сообществ и 2-х контуров степных сообществ. Учет флористического состава травянистых сообществ проводился путем обхода однородного контура и описания на нем состава флоры на 5–7

пробных площадях 100 м². Для уточнения видов растений в лабораторных условиях собран гербарий. Для оценки проективного покрытия использовали шкалу проективного покрытия Браун-Бланке.

Помимо характеристики растительности фиксировались характер рельефа, экспозиция и крутизна склонов, условия увлажнения, высота над уровнем моря, координаты пробных площадей по прибору GPS и другие показатели. Особое внимание уделялось выявлению охраняемых и редких видов растений. Для определения растений использовали Флору Сибири (Флора Сибири, 1899–2003). Всего во флоре луговых сообществ выявлено 97 видов высших сосудистых растений, в степных сообществах – 56 видов растений.

Результаты исследований

Характеристика района исследований

Река Аца берёт начало на склонах Яблонового хребта. Протяженность реки составляет 90 км. Площадь её бассейна насчитывает 2050 км² (рис.).

По геоботаническому районированию СССР (Геоботаническое районирование..., 1947) район исследований входит в состав Евразийской хвойнолесной (таежной) области, Восточно-Сибирской подобласти светлохвойных лесов и Средне-Сибирской провинции, характеризующейся господством лиственницы с большей или меньшей примесью сосны. В пределах этой провинции заметную роль играют и темнохвойные породы, в особенности кедр, реже пихта. Однако светлохвойные леса в этой провинции преобладают по площади и занимают пониженные равнинные территории и нижний пояс в горах.

По природному районированию Читинской области район исследований входит в состав Хэнтэйско-таежного и предгорье-горного района природного округа Хэнтэй-Чикойское нагорье (Типы местности..., 1961).

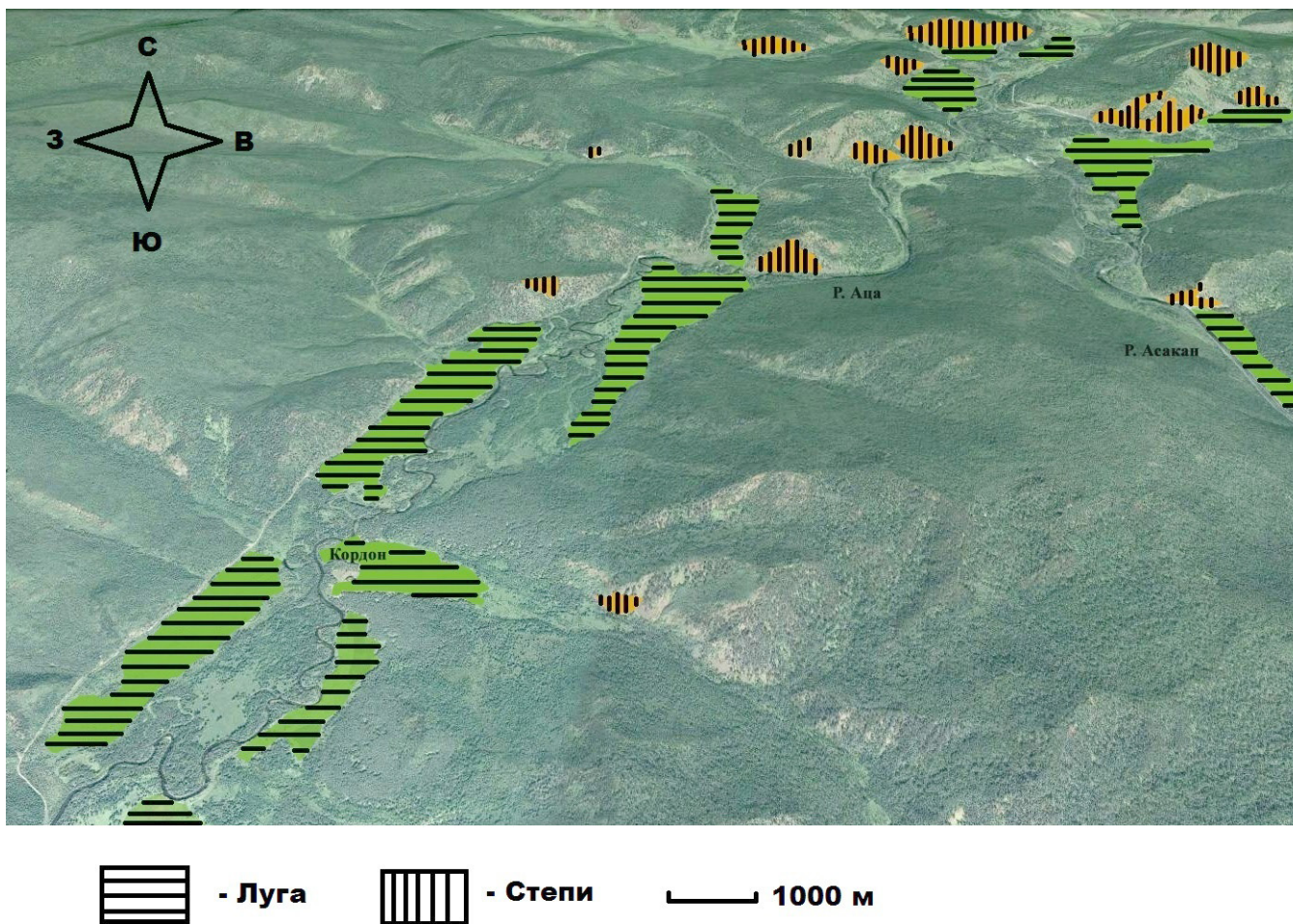


Рис. Размещение луговых и степных сообществ в бассейне р. Аца.

В Хэнтэй-Чикойском нагорье основным типом растительности являются леса, значительно распространены подгольцовое редколесье и гольцы. Нижние части склонов заняты лиственничной тайгой с подлеском из рододендрона даурского и багульниковым покровом. Леса с травяным покровом встречаются лишь на сухих южных склонах, где отмечаются также лугово-степные лужайки – убуры. На более высоких частях хребтов (в среднем с высоты 1200–1300 м) и в более влажных местообитаниях, лиственничники сменяются кедрово-лиственничными лесами. Чисто кедровые леса встречаются довольно редко на верхнем пределе горной тайги и во влажных местах.

Хэнтэйский таежный и предгольцово-гольцовый район расположен в центре Хэнтэй-Чикойского нагорья. Основными орографическими единицами этой части нагорья являются хребты Хэнтэй, Даурский и Черского, ориентированные с запада – юго-запада на восток – северо-восток. Основные территории расположены на высотном поясе 1500–2000 м.

Основные территории заняты горной тайгой, предгольцовым редколесьем и гольцами. Горная тайга расположена до высоты 1700–1800 м над ур. м. Верхние части хребтов с высоты 1800 м занимает предгольцовое редколесье, которое свыше 1900–2000 м сменяется гольцами.

Нижние части склонов заняты лиственнично-сосновой, сосново-лиственничной и лиственничной тайгой. В южной части района, на склонах ориентированных на юг, среди лиственнично-сосновой и сосново-лиственничной тайги с травяным покровом и рододендроновым подлеском часто встречаются лугово-степные лужайки. На склонах северной экспозиции преобладает сосново-лиственничная и лиственничная тайга с рододендроном даурским и багульником болотным. Для более высоких частей тайги характерны кедрово-лиственничные, лиственнично-кедровые и кедровые леса с ольховником в подлеске и баданом в травяно-кустарничковом покрове. Предгольцовое редколесье лиственничное и кедровое. Для гольцов типичны труднопроходимые заросли кедрового стланика (Типы местности..., 1961).

Луга в бассейне р. Аца расположены в пойме реки, на высоте 875–880 м над ур. м. Распространены осоково-разнотравные пойменные луга. Доминантами в травяном покрове являются *Carex lanceolata* и *Poa pratensis*. Закустаренность исследованных лугов незначительна, на части площади наблюдались следы сенокосения и выпаса лошадей. Часть лугов распахана для посева кормовых культур (овса). Из кустарников наиболее часто встречается таволга иволистная (*Spiraea salicifolia*), реже береза кустарниковая (*Betula fruticosa*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*) и шиповник иглистый (*Rosa acicularis*). Проективное покрытие кустарников не превышает 10 %. Средняя высота 0,7–0,8 м.

Проективное покрытие травостоя от 80 до 100 %. Средняя высота 50–60 см. Средняя урожайность сена около 8–10 ц/га.

Характерными, травянистыми видами с незначительным проективным покрытием в луговом травостое являются: *Achillea asiatica* Serg., *A. inundata* Kondr., *A. millefolium*, *Aconitum barbatum* Pers., *A. subglandulosum* Rapaics, *A. turczaninowii* Worosch., *Aconogonon angustifolium* (Pall.) Hara, *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Allium maximowiczii* Regel., *Alopecurus pratensis* L., *Anemone sylvestris* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Artemisia commutata* Bess., *A. integrifolia* L., *Aster alpinus* L., *Astragalus adsurgens* Pallas, *Bupleurum bicaule* Helm., *Calamagrostis macilentata* (Griseb.) Litv., *Campanula glomerata* L., *Carex lanceolata* Boott, *C. rhyngchopysa* C.A.Meyer., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Comarum palustre* L., *Dasystephana macropphylla* (Pallas) Zuev, *Delphinium cheilanthum* Fischer, *D. grandiflorum* L., *Dianthus superbus* L. s.str., *Elymus sibiricus* L., *Equisetum palustre* L., *E. pratense* Ehrh., *Eriophorum russeolum* Fries, *Filipendula palmate* (Pallas) Maxim., *F. ulmaria* (L.) Maxim, *Fragaria orientalis* Losinsk., *Galium aparine* L., *G. boreale* L., *Gentianella acuta* (Michaux) Hiit., *Geranium transbaicalicum* Serg., *Geranium vlassovianum* Fisch. ex Link., *Geum aleppicum* Jacq., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Inula salicina* L., *Lupinaster pentaphyllus* Moench, *Parnassia palustris* L., *Pedicularis rubens* Stephan ex Willd., *Plantago media* L., *Poa pratensis* L., *P. subfastigiata* (Trin.) Prob., *Polemonium racemosum* (Regel) Kitamura, *Potentilla anserina* L., *P. fragarioides* L., *Ptarmica acuminata* Ledeb., *Ranunculus repens* L., *R. sceleratus* L., *Rhinanthus aestivalis* (N. Zinger) Schischkin et Serg., *Rhodiola rosea* L., *Rumex acetosa* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Scorzonera radiata* Fisch., *Scutellaria galericulata* L., *Sedum pallescens* Freyn., *Silene repens* Patr., *Sium suave* Walter, *Stellaria crassifolia* Ehrh., *Tanacetum vulgare* Fisch. ex DC., *Taraxacum officinale* Wigg. s. l., *Thalictrum simplex* L., *Trollius vicarius* Sipl., *Urtica angustifolia* Fisch. ex Hornem., *Veronica longifolia* L., *Vicia cracca* L., *Vicia unijuga* A. Br.

Редко с малым покрытием встречаются такие виды как: *Artemisia tanacetifolia* L., *Asmoria repens* (L.) C. Presl., *Campanula turczaninowii* Fed., *Dracocephalum pinnatum* L., *Erigeron acris* L., *Euphrasia maximowiczii* Wettst., *Festuca rubra* L., *Halenia corniculata* (L.) Cornaz., *Hedysarum alpinum* L., *Helictotrichon schellianum*

(Hackel) Kitag., *Hypericum attenuatum* Choisy, *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawler, *Persicaria lapathifolia* (L.) S. F. Gray, *Phlomis tuberosa* L., *Rubus saxatilis* L., *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh., *Scutellaria ikonnikovii* Juz. Всего выявлено около 100 видов травянистых растений.

Многие растения обладают хорошими кормовыми, лекарственными и декоративными свойствами. Например, хорошими кормовыми растениями являются растения из семейства бобовые: горошки мышиный (*Vicia cracca*), однопарный (*Vicia unijuga*) и приятный (*Vicia amoena*), клевер ползучий (*Asmoria repens*) и клевер люпиновый, астрагал приподнимающийся (*Astragalus adsurgens*); семейства злаковые: лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*), мятлики луговой (*Poa pratensis*), узколистный (*Poa angustifolia*) и широкометельчатый (*Poa subfastigiata*), овсяница красная (*Festuca rubra*), пырейник сибирский (*Elymus sibiricus*) и ряда растений из других ботанических семейств, например гречишных, розовых и крапивных.

Традиционно используются в народной и официальной медицине белозор болотный (*Parnassia palustris*), володушка козелецелистная (*Bupleurum scorzonerifolium*), галения рогатая, девясил иволистный (*Inula salicina*), зверобой оттянутый (*Hypericum attenuatum*), зопник клубневой (*Phlomis tuberosa*), кровохлебка лекарственная, лабазники дланевидный (*Filipendula palmate*) и вязолистный (*Filipendula ulmaria*), пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare*), подмаренники настоящий (*Galium verum*) и северный (*Galium boreale*), родиола розовая (*Rhodiola rosea*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*) и другие растения (Телятьев, 1985).

Высокими декоративными свойствами обладают борцы бородатый (*Aconitum barbatum*), железистый (*Aconitum subglandulosum*) и Турчанинова (*Aconitum turczaninowii*), бузульник Фишера (*Ligularia fischeri*), вероника длиннолистная (*Veronica longifolia*), гвоздика пышная (*Dianthus superbus*), жарок замещающий (*Trollius vicarius*), зверобой оттянутый, колокольчики скученный (*Campanula glomerata*) и Турчанинова (*Campanula turczaninowii*), копеечник альпийский (*Hedysarum alpinum*), лилия пенсильванская (*Lilium pensylvanicum*) и некоторые другие. Из числа «краснокнижных» растений на лугах отмечены лилия пенсильванская и родиола розовая (Об утверждении перечня объектов..., 2010).

Луговые сообщества в бассейне р. Аца занимают относительно малые площади по отношению к площади лесов, однако их значение для сохранения разнообразия флоры велико. В различное время вегетации они создают разнообразные красочные аспекты, привлекательные для туристических групп. Посещение таких красивых мест может быть включено в туристические маршруты. Кроме того, луга могут использоваться для выпаса, а в зимнее время для организации подкормки диких животных.

Степи в бассейне р. Аца занимают крутые южные склоны, преимущественно в нижнем течении реки. Фрагменты степных сообществ находятся также среди разнотравных сосняков. Обычно в составе флоры степей находятся древесные растения, такие как вяз приземистый (*Ulmus pumila*), кизильник черноплодный (*Cotoneaster melanocarpus*), смородина таранушка (*Ribes diacantha*), таволга средняя (*Spiraea media*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*), а также подрост осины (*Populus tremula*). Проективное покрытие кустарников менее 5 %, средняя высота ильма, осины достигает 2–3 м, кустарников около 0,6–1,0 м.

На изучаемой территории распространены осоково-разнотравные горные степи. В составе травостоя доминирует *Carex pediformis* С. А. Meyer. Проективное покрытие травяного покрова находится в пределах 50–80 %, средняя высота 50–70 см. Характерными, травянистыми видами с незначительным проективным покрытием в степных сообществах являются: *Adenophora rupestris* Reverd, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertner, *Allium senescens* L. s. str., *A. tenuissimum* L., *Amblynotus rupestris* (Pallas ex Georgi) M. Popov ex Serg., *Artemisia anethifolia* Web. ex Stechm., *Artemisia frigida* Willd., *A. gmelinii* Web. ex Stechm., *A. scoparia* Waldst. et Kit., *A. sericea* Web. ex Stechm., *Bistorta alopecuroides* (Turcz. ex Meissn.) Kom., *Bupleurum scorzonerifolium* Willd., *Carex pediformis* С.А. Meyer, *Chamaerhodos erecta* (Laxm.) Bunge, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., *Hemerocallis minor* Miller, *Heteropappus altaicus* Koroljuk subsp. nov., *Leontopodium leontopodioides* (Willd.) Beauverd, *Lespedeza juncea* (L. fil.) Pers., *Lilium pumilum* DC., *Orostachis malacophylla* (Pallas) Fish., *Patrinia rupestris* (Pallas) Duf., *Persicaria scabra* (Moench) Mold., *Polygala tenuifolia* Willd., *Polygonatum odoratum* (Miller) Druce, *Potentilla acaulis* L., *Pulsatilla tenuiloba* (Turcz.) Juz., *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC., *Rheum rhabarbarum* L., *Scorzonera austriaca* Willd., *Sedum aizoon* L., *Thalictrum squarrosum* Stephan ex Willd., *Thymus dahuricus* Serg., *Veronica incana* L., *Vicia popovii* Nikiforova, *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br., *Youngia tenuifolia* (Turcz.) Ledeb.

Редко с малым покрытием встречаются такие растения как: *Festuca lenensis* Drobov, *Rhodococcum vitis-idaea* L. s. str., *Schizonepeta multifida* (L.) Briq.

Характерными видами с широкой экологической амплитудой, встречающимися как в луговых так в степных сообществах, являются: *Rosa acicularis* Lind., *Allium splendens* Willd. ex Schultes et Schultes fil., *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht., *Pulsatilla multifida* (G. Pritzel) Juz., *Vicia amoena* Fischer.

Хорошим кормовым качеством в степных сообществах обладают житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum*), змеевка растопыренная (*Cleistogenes squarrosa*), мятлик узколистый, овсяница ленская (*Festuca lenensis*), горошки приятный и Попова (*Vicia popovii*), леспедеца ситниковая (*Lespedeza juncea*).

Травостой включает ряд лекарственных растений, таких как володушка козлецелистная, гвоздика разноцветная, истод тонколистый, лук стареющий, очиток живучий, патриния скальная, прострел многонадрезный (*Pulsatilla multifida*), тимьян даурский и другие.

К растениям высокодекоративным можно отнести таволгу среднюю, красоднев малый, лилию карликовую, бубенчик скальный (*Adenophora rupestris*), гвоздику разноцветную и некоторые др.

В составе степных сообществ находятся растения, включенные в перечень объектов растительного мира, занесенных в красную книгу Забайкальского края. Это красоднев малый и лилия карликовая (Об утверждении перечня объектов..., 2010).

Степи, располагаясь на крутых склонах, малодоступны для посещения туристами, однако создают в комплексе с лесными и луговыми растительными сообществами привлекательный ландшафт. В степных сообществах произрастают растения, которые поедают различные дикие животные Парка, возможно, оказывающие на них лечебное действие. Обнаруживается множество следов выкапывания растений животными, например, луковичных (лук, красоднев, лилия).

Мероприятия по сохранению травянистых сообществ (лугов и степей) должны включать защиту их от пожаров, при воздействии которых погибают однолетние растения, почки возобновления многолетних видов, семена, тем самым обедняется видовое разнообразие. При необходимости сенокошения на лугах нужно предусмотреть периодичность и оптимальную высоту скашивания, с тем, чтобы обеспечить семенное возобновление растений.

Общепринятая практика времени скашивания – фаза начала цветения, когда наблюдается максимальное содержание в траве питательных веществ. Второй укос, для исключения ослабления растений, в условиях Забайкалья не рекомендуется проводить. Для обсеменения растений нужно в течение 1–3 лет исключить скашивание травы. Важно также оптимизировать дорожную сеть, проходящую через луговые сообщества, бороться с возможным проявлением эрозионных процессов на крутых склонах.

Заключение

В результате исследования растительного покрова бассейна р. Аца выявлены флористический состав лугов и степей, растения, включенные в Красную книгу Забайкальского края, а также растения, имеющие кормовое, лекарственное и декоративное значение. Общее состояние степных и луговых сообществ хорошее. Рациональное природопользование, оптимальный режим сенокошения и охрана территории парка позволят и в дальнейшем сохранить в хорошем состоянии растительный покров травянистых сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

- Вальтер Г.** Общая геоботаника. – М.: Изд-во Мир, 1982. – 264 с.
Геоботаническое районирование СССР / Е. М. Лавренко (ред.). – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. – 152 с.
Об утверждении перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Забайкальского края: Постановление правительства Забайкальского края от 16 февраля 2010 года № 52 // Азия-Экспресс, 2010. – № 13.
Телятьев В. В. Полезные растения Центральной Сибири. – Иркутск, Восточно-Сибирское книжное изд-во, 1985. – 383 с.
Типы местности и природное районирование Читинской области. – М.: Изд-во Академии наук, 1961. – 157 с.
Флора Сибири в 14 т. – Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН, 1988–2003.
Ярошенко П. Д. Геоботаника. – М.: Просвещение, 1969. – 200 с.

УДК 582.26+582.259(571.151)

Фитопланктон пелагиали и одного из крупных притоков Телецкого озера в период летнего нагревания

Phytoplankton of a pelagic zone and one of the large tributaries of Lake Teletskoye during the period of summer heat

Е. Ю. Митрофанова

E. Yu. Mitrofanova

Институт водных и экологических проблем СО РАН, ул. Молодежная, 1, г. Барнаул, 656038. E-mail: emit@iwep.ru

Реферат. В работе приведены результаты исследования фитопланктона поверхностного слоя пелагиали Телецкого озера и приустьевой зоны одного из его крупных притоков восточного побережья, р. Кокши, в период летнего нагревания 2013 г. Выявлено, что фитопланктон в притоке менее разнообразный по составу и не оказывает существенного влияния на состав водорослей пелагиали озера.

Summary. The results of studying phytoplankton in the surface layer of Lake Teletskoye pelagic and Kokshi River mouth zone – one of the largest tributary in the east coast, during the summer heat in 2013. It was revealed that the phytoplankton in the river is less diverse in composition and has no significant influence on the phytoplankton of the lake pelagic zone.

Введение

Большие по площади и глубокие озера отличаются наличием разнообразных биотопов, что обуславливает развитие богатого водорослевого населения. Существенные отличия можно найти в составе фитопланктона литорали и пелагиали, а также водорослей, приносимых в озеро притоками. В крупных заливах озер такие отличия бывают особенно ощутимы из-за сглаживания здесь ветро-волновой нагрузки, вследствие чего на таких участках возможно «сосредоточение жизни» (Зарубина и др., 2005). В отличие от защищенной литорали заливов открытая литораль озера более подвержена действию волн, индуцированных как естественными (ветер), так и факторами антропогенного характера (судоходство), которое особенно развито на крупных озерах (Hofmann et al., 2011). Значительное число притоков водоема и большая площадь водосборного бассейна могут оказывать влияние на состав водорослей планктона замыкающего водоема. Особенно это относится к крупным интерзональным озерам, водосборные площади которых расположены в нескольких географических зонах. В приустьевой части такие притоки, если они берут начало в горной местности и имеют большие уклоны, как правило, протекают по широким долинам, отчего происходит снижение скорости течения и заиливания некоторых участков русла. Это приводит к разнообразию местообитаний для развития водорослей и большему влиянию фитопланктона реки на состав и обилие водорослей в озере. Если приток образует дельту, то условия для развития водорослей здесь могут иметь еще более значимые отличия, как от остальных притоков водоема, так и пелагиали озера ввиду различий по температуре, прозрачности, а также обеспеченности биогенами. Примером является р. Селенга в Байкале. Этот самый крупный приток Байкала с обширной дельтой, фитопланктон которой оказывает значительное влияние на планктон прилегающих участков Селенгинского мелководья (Вотинцев и др., 1963) и, как следствие, на фитопланктон открытого Байкала. В тоже время, фитопланктон небольших по протяженности горных притоков озера, как правило, является не собственно потамопланктоном и «продуктом» реки, водоросли попадают в речной поток из водоемов водосборного бассейна или из береговых обрастаний, т.е. при разрушении сообществ фитоперифитона. Причем замыкающего водоема по бурным горным потокам могут «достичь» немногие представители водорослей. Большинство же из них, особенно клетки с мягкими оболочками, разрушаются. Большую сохранность имеют клетки с кремнистыми образованиями – панцирями, домиками и чешуйками, что характерно для диатомовых и золотистых водорослей. Вследствие крайне низкого разнообразия и обилие водорослей в горных водотоках и разрушения водорослей по пути до замыкающего водоема значительного влияния на альгоценозы последнего может и не быть.

Целью настоящего исследования стало изучение состава фитопланктона р. Кокши в приустьевой зоне в сравнении его с таковым в пелагиали Телецкого озера в период летнего нагревания 2013 г. и выявление влияния фитопланктона данного водотока на состав водорослей планктона пелагиали. Река Кокши по расходам воды относится к одному из самых крупных после главного притока Телецкого озера – р. Чулышман. Поводом для данного исследования послужило изучение состава stomatocyst золотистых водорослей в обрастаниях на камнях в устье р. Кокши в 2011 г. Тогда был выявлен очень разнообразный и оригинальный состав stomatocyst по сравнению с другими притоками озера и его пелагиалью. Золотистые (*Chrysophyta*) водоросли являются обязательным компонентом планктона и перифитона холодноводных водоемов. Наряду с вегетативными клетками в планктоне и перифитоне обязательно присутствуют их покоящиеся стадии, или stomatocysts. Они разнообразны по форме, размерам и наличию образований на поверхности (шпильки, гребни и др.). Как отмечают (Heikki, 1993), большое разнообразие stomatocyst в водоемах более обусловлено различными факторами среды, которые оказывали влияние на клетку в момент цистообразования. Поэтому можно предположить, что условия в устье р. Кокши несколько отличаются от приустьевых участков других притоков Телецкого озера.

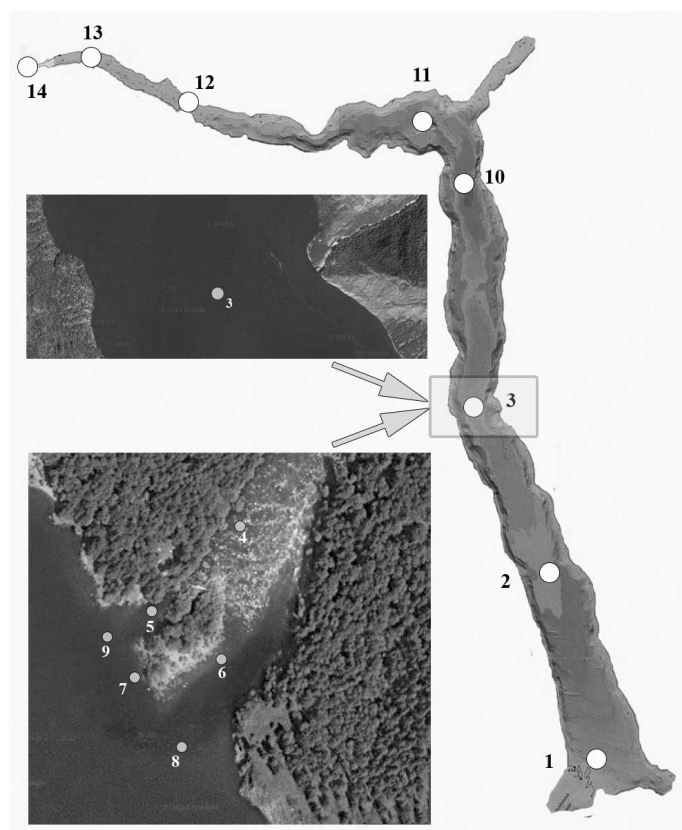


Рис. 1. Карта-схема Телецкого озера и спутниковые снимки его притока, р. Кокши с указанием точек отбора в июле 2013 г., в пелагиали: 1 – Чулышман, 2 – Челюш, 3 – Кокши, 10 – Корбу, 11 – Яйлю, 12 – Самыш, 13 – в районе Каменного залива; в притоке, р. Кокши: 4 – в реке до острова, 300 м до устья, 5 – правый рукав реки, 50 м до устья, 6 – левый рукав реки, 50 м до устья, 7 – озеро напротив острова, 8 – озеро в устье левого рукава, 9 – озеро в устье правого рукава; 14 – исток р. Бии.

сти р. Кокши (ст. 4–9) и истоке р. Бии (ст. 14) во время комплексной экспедиции 24–26 июля 2013 г. (см. рис. 1). В р. Кокши пробы отбирали выше острова (ст. 4), в двух ее рукавах (ст. 5 и 6), в устье рукавов (ст. 8 и 9) и в озере у острова (ст. 7). Обработка произведена по стандартным гидробиологическим методам (Руководство по..., 1992). Эколого-географические характеристики водорослей приведены по С.С. Бариновой с соавт.

Материалы и методы

Объект наших исследований – Телецкое озеро (51°31'45"N и 87°42'53"E) – глубокий водоем на юге Западной Сибири. Озеро расположено в северо-восточной части Горного Алтая на высоте 434 м (рис. 1). Длина – 77,8 км, максимальная ширина – 5,2 км, максимальная глубина – 323,3 м (Selegei et al., 2001). Озеро относится к котловинным озерам тектонического происхождения. Его котловина состоит из южной меридиональной (длина около 48 км) и северной широтной (30 км) частей (Селегей, Селегей, 1978). Открытые пелагиальные участки занимают большую часть акватории озера, в то время как литораль в озере развита слабо. Ее площадь с глубинами до 10 м составляет 7,8 % площади дна озера (Яныгина и др., 2007). Водосборный бассейн озера площадью 20400 км² протянулся с юго-востока на северо-запад на 235 км. В озеро впадает около 70 рек и более 150 временных водотоков, вытекает одна р. Бия. Река Кокши, впадающая в озеро на восточной стороне примерно на середине меридиональной части, относится к наиболее крупным притокам озера. Длина ее 37 км, площадь водосбора 456 км², что составляет 2,2 % от общей площади водосборного бассейна озера (Селегей, Селегей, 1978). Отличительной особенностью данного притока является заболоченность территории его водосбора, особенно в нижнем течении, и большая приустьевая зона с валунно-песчаным островом в дельте, на котором произрастают сосны.

Пробы фитопланктона были отобраны в поверхностном слое пелагиали Телецкого озера на семи станциях (ст. 1–3, 10–13), в приустьевой части р. Кокши (ст. 4–9) и истоке р. Бии (ст. 14) во время комплексной экспедиции 24–26 июля 2013 г. (см. рис. 1).

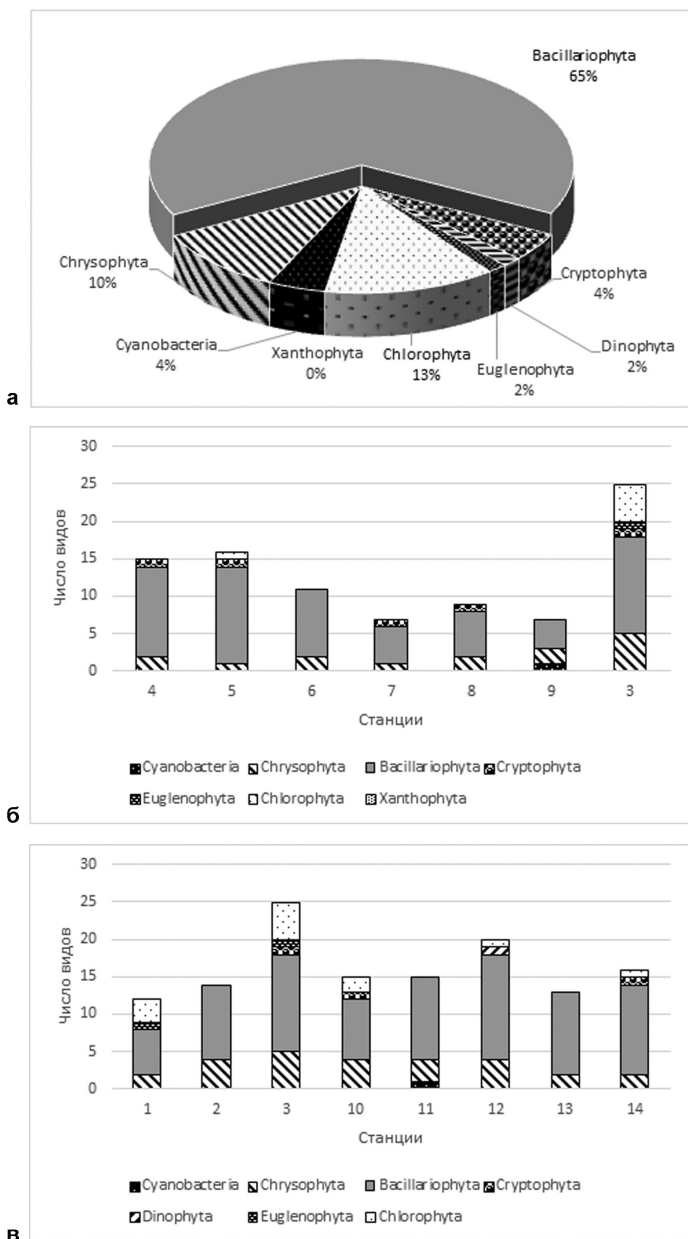


Рис. 2. Состав фитопланктона, выявленный: а) в целом для Телецкого озера и приустьевой части р. Кокши, %; б) в р. Кокши и в) пелагиали озера, число видов, 24–26 июля 2013 г.

Ранее при изучении проб планктона с помощью СЭМ и ТЭМ было установлено, что из этой группы в озере встречаются *Cyclotella delicatula* Genkal и *Stephanodiscus minutulus* (Kützing) Cleve et Möller (Genkal, Митрофанова, 1995), позднее к ним добавили еще *S. makarovaе* Genkal и *Stephanocostis chanthaicus* Genkal et Kuzmina, причем они отмечены в летнем фитопланктоне озера в соотношении 6,0:3,5:2,6:1,0 (Mitrofanova, 2011). Из среднеразмерной группы одноклеточных центрических диатомей в фитопланктоне озера в июле развивались *Cyclotella ocellata* Pantocsek emend. Genkal et Popovskaya (на ст. 11) и *Handmannia comta* (Ehrenberg) Kociolek et Khursevich emend. Genkal (= *C. radiosa* (Grunow) Lemmermann) (на ст. 3). Представитель крупных центрических диатомей с размерами от 25–30 до 40 мкм – *Puncticulata bodanica* (Grunow in Schneider) Näkansson (= *Cyclotella bodanica* Eulenstein) – встречалась в пелагиали напротив устья р. Кокши (ст. 3) и широтной части озера (ст. 11–13). В речном планктоне р. Кокши эти крупные и среднеразмерные одноклеточные центрические диатомей не отмечены. Из колониальных центрических диатомей планкто-бентосный вид *Melosira varians* Agardh была встречена лишь в речной пробе выше острова (ст. 4). Истинно планктонный вид *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Haworth emend. Genkal был приурочен к пелагиали озера, разви-

(2006). Для оценки степени сходства состава водорослей по различным станциям реки и озера определены «попарные меры включения» (Андреев, 1980).

Результаты

В конце июля в фитопланктоне поверхностного слоя пелагиали озера и р. Кокши было выявлено 69 видов (75 разновидностей и форм) водорослей из восьми отделов с преобладанием диатомовых: *Cyanobacteria* – 3 вида, *Chrysophyta* – 7, *Bacillariophyta* – 45, *Cryptophyta* – 3, *Dinophyta* – 1, *Euglenophyta* – 1, *Chlorophyta* – 9 и неопределенный до вида представитель *Xanthophyta* (рис. 2а). Истинно планктонных представителей среди выявленного состава водорослей обнаружено было почти в два раза меньше, чем обитателей дна и обрастаний – 28,9 и 44,9 %, соответственно. При выделении пелагиальных проб и таковых, отобранных в устье р. Кокши по прилагаемой схеме (см. рис. 1), отмечены отличия в составе и количестве видов водорослей разных отделов. Максимальное число видов выявлено в фитопланктоне пелагиали озера напротив устья р. Кокши – 25 видов (рис. 2б, ст. 3). На остальных участках пелагиали число видов варьировало от 12 до 16. Непосредственно в р. Кокши (ст. 4–6) разнообразие фитопланктона было невысоким – 11–16 видов, и особенно низким в зоне смешения речных и озерных вод (ст. 7–9) – 7–9 видов (рис. 2в). Диатомовые водоросли преобладали по количеству видов на каждой станции. Если в пелагиали озера доля их в общем числе видов изменялась в значительных пределах и составляла 50,0–84,6 %, в реке, напротив, была довольно высокой и примерно одинаковой на всех станциях – от 80,0 до 81,8 %, то в зоне смешения озерных и речных вод диапазон ее изменения был близок к таковому в озере – 57,1–71,4 %.

Среди диатомей во всех пробах встречены мелкоклеточные центрические водоросли (диаметр 4–6 мкм), не различимые в световой микро-

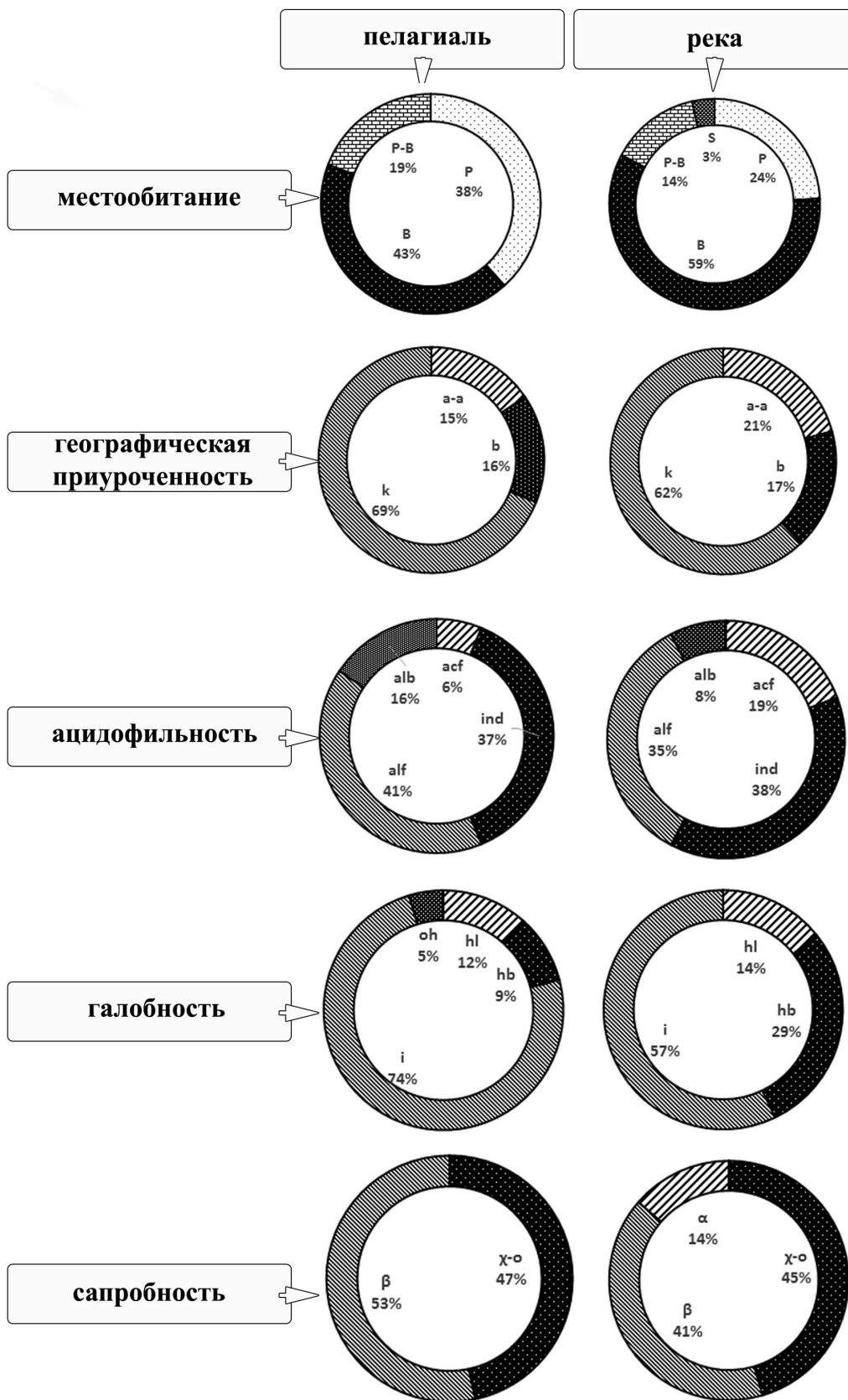


Рис. 3. Эколого-географическая характеристика водорослей планктона пелагиали и р. Кокши 24–26 июля 2013 г., доля от общего числа видов с известной характеристикой: P – планктон, B – бентос и перифитон, P-B – планкто-бентосные виды, а-а – аркто-альпийские виды, b – бореальные, k – космополиты, alb – алкалибионты, alf – алкалифилы, ind – индифференты, acf – ацидофилы, oh – олигогалобы, hl – галофилы, hb – галофилы, i – индифференты, χ-ο – ксено-олиго-сапробы, β – бетамезосапробы, α – альфамезосапробы.

ваясь в южной меридиональной части озера (ст. 1–3) и был отмечен истоке р. Бия (ст. 14), что может свидетельствовать о ее развитии в пелагиали широтной части. Еще один планктонный вид *A. alpigena* (Grunow) Krammer встретился в зоне смешения вод р. Кокши и озера (ст. 9), а также на севере меридиональной (ст. 10) и во всей широтной части (ст. 11–13). Этот вид требует уточнения с помощью СЭМ, так как это может быть низкоцилиндрическая форма *A. subarctica*, как это было отмечено для байкальского планктона (Поповская и др., 2002). Из пеннатных диатомей наиболее часто встречался *Achnantheidium minurissimum* (Kützing) Czarneski – почти на каждой станции, как в реке и зоне смешения озерных и речных вод (ст. 4–8), так и пелагиали северной части и истоке р. Бии (ст. 10–14). Почти с такой же встречаемостью были такие виды, как *Diatoma hiemale* var. *mesodon* и *Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick, причем ранее выделяемая его разновидность – *H. arcus* var. *amphioxys* (Rabenhorst) Patrick – была отмечена только в двух речных пробах (ст. 4–5). Кроме того, часто встречались мелкоклеточные виды р. *Fragilaria*.

Второй значимой группой фитопланктоне по числу видов были золотистые водоросли. В пелагиали доля их участия в составе фитопланктона составляла 12,5–28,6 %, в реке – 6,3–18,2 %, в зоне смешения озерных и речных вод – 14,3–28,6 %. В каждой пробе были найдены стоматоцисты золотистых водорослей разных морфотипов и почти в каждой – сферические домики мелкоклеточного *Chrysococcus rufescens* Klebs. На некоторых пелагиальных станциях в составе фитопланктона обнаружены зеленые водоросли, которые составляли 25,5 % (ст. 1), 20,0 (ст. 3), 13,3 (ст. 10), 5,0 (ст. 12) и 6,3 % (ст. 14) от общего состава. В основном это были хлорококковые водоросли – *Monoraphidium arcuatum* (Korshikov) Hindák, *M. contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová, *Scenedesmus acutiformis* Schröd, *Tetrastrum triangulare* (Chodat) Komárek, *Crucigenia tetrapedia* (Kirchner) Kuntze и др. Остальные отделы водорослей встречались единичными видами. Интересно, что летний доминант планктона криптофит *Chroomonas acuta* Utermöl, в это время в поверхностном слое пелагиали встретился лишь в напротив устья р. Кокши (ст. 3) и был отмечен в истоке р. Бии (ст. 14). Имея жгутики и возможность изменять активно свое положение в пространстве, вероятно, *Ch. acuta* мог мигрировать в более глубокие слои воды, более благоприятные для него по освещенности. Также, он был отмечен в двух речных пробах (ст. 4 и 5).

Сравнение таксономического состава фитопланктона на станциях р. Кокши, зоны смешения озерных и речных вод и пелагиали напротив устья между собой показало, что состав фитопланктона в реке на верхней по течению ст. 4 имеет оригинальный характер – в его состав входят как водоросли близлежащих ниже по течению ст. 5 и 6 (на 50–59 %), так и водоросли станций, расположенных в зоне смешения озерных и речных вод (50–89 %). Такой же обособленной станцией по составу фитопланктона является и пелагиальная станция напротив устья р. Кокши. В состав фитопланктона пелагиали на этом участке озера входят как водоросли зоны смешения речных и озерных вод (на 50–59 %), так и водоросли из левого рукава реки (на 50–59 %). Наиболее банальным является состав фитопланктона в устье левого рукава реки, водоросли которого входят в состав как фитопланктона вышележащих станций (на 60–89 %), так и пелагиали в этом районе (на 50–59 %), а в него входят водоросли из зоны смешения речных и озерных вод (на 50–89 %). При сравнении состава фитопланктона пелагиали озера в целом можно отметить, что четко выделяется фитопланктон пелагиали южной меридиональной части озера и его широтной составляющей. Наиболее банальным является состав фитопланктона в пелагиали Чулышмана (ст. 1), водоросли которого входят в состав как близкорасположенных вниз по течению ст. 2 (на 50–59 %) и особенно – ст. 3 (на 70–79 %), так и станции в широтной части озера – напротив устья р. Самыш (ст. 12, на 50–59 %) и в истоке р. Бии (ст. 14, на 50–59 %). Фитопланктон в пелагиали напротив устья р. Кокши (ст. 3) из всех пелагиальных станций выделяется наиболее оригинальным составом – водоросли с других участков озера входят в состав этого фитопланктона на 70–79 %. В истоке р. Бии (ст. 14) тоже отмечен оригинальный состав фитопланктона, но с меньшими значениями мер включения – 50–69 %.

Эколого-географический анализ состава водорослей планктона пелагиали озера и р. Кокши показал, что по приуроченности водорослей к местообитанию большинство относится к обитателям дна и обрастающих (44,9 %); по географической приуроченности большее число видов (62,3 %) принадлежит к широко распространенным, или космополитам; по отношению к солености преобладают индифференты (56,5 %); по отношению к органическому загрязнению наиболее представлены β-мезосапробионты (31,9 %); среди видов-индикаторов рН среды преобладают индифференты (30,4 %) и алкалофильные виды (23,1 %). При анализе состава водорослей пелагиали озера и реки можно отметить, что в фитопланктоне пелагиали по местообитанию больше выявлено планктонных видов, а в фитопланктоне реки встречаются преимущественно бентосные виды (рис. 3). По географической приуроченности и в пелагиали, и в реке преобладают космопо-

литы, доля аркто-альпийских и бореальных видов выше в реке. В речном фитопланктоне больше видов-ацидофилов и индифферентов, а также галофобов и галофилов, в то время, как только в пелагиали встречаются олигогалобы. Из видов-индикаторов сапробности только в реке встречены α -мезосапробионты и по сравнению с пелагиалию снижены доли ксено-олигосапробов и бетамезосапробов.

Обсуждение

Известно, что чем крупнее приток, больше площадь его водосборного бассейна, меньшие уклоны местности и ниже скорость течения, а устье представлено дельтой, тем большее влияние планктон реки может оказывать на фитопланктон основного водоема. Влияние реки сказывается не только на видовом разнообразии фитопланктона на прилегающих к устью мелководьях, но и на количестве водорослей в толще воды. Так, например, самый крупный приток Байкала, р. Селенга с ее обширной дельтой, имея довольно разнообразный видовой состав (120 форм) и сравнительно высокое количественное развитие фитопланктона (максимальная численность свыше 2 млн кл./л, биомасса около 1 г/м³), оказывает значительное влияние на планктон прилегающих участков Селенгинского мелководья (Вотинцев и др., 1963). Влияние реки сказывается не только на увеличении числа видов, но и на динамике численности отдельных представителей планктона. В свою очередь, фитопланктон Селенгинского мелководья с его богатым видовым составом и значительным количественным обилием оказывает влияние и на планктон открытого Байкала, прилегающего к мелководным участкам дельты р. Селенги. Но не все притоки могут так обогащать озерный планктон, только наиболее крупные с развитым руслом и поймой. Например, в Ладожском озере три наиболее крупных притока – реки Свирь, Вуокса и Волхов, сток которых составляет около 80 % суммарного речного стока в озеро (Ладожское озеро..., 2002), в нижнем течении имеют разнообразный (176 таксонов рангом ниже рода) и обильный (до 2,69 мг/л) летний фитопланктон (Павлова и др., 2015). Этот планктон оказывает значительное влияние на озерный, так как, в приустьевых участках рек выявлено наибольшее таксономическое разнообразие фитопланктона озера (Ладожское озеро..., 2002). Для горного оз. Севан отмечают, что одни его притоки несут более разнообразный по составу фитопланктон и обогащают планктон открытого озера, в то время как в других планктон намного беднее озерного (Овсепян и др., 2013). Авторы с помощью индекса сходства Жаккара выявили незначительное сходство фитопланктонных сообществ в озере и его основных притоках, при этом доминантные виды притоков оказывают совсем несущественное влияние на формирование качественного состава фитопланктона оз. Севан.

Изучение фитопланктона в пелагиали Телецкого озера и одном из его крупных притоков восточного побережья меридиональной части выявило совсем незначительное влияние водорослей планктона реки на фитопланктон открытого озера. Качественный состав водорослей планктона открытой части озера разнообразнее, чем в притоке. В планктоне пелагиали выявлена большая доля планктонных форм по сравнению с таковой в притоке, что может свидетельствовать о преобладающей роли пелагиали в формировании собственно планктона озера. В фитопланктоне притока значительная роль отводится водорослям дна и обрастаний, которые, вероятно, попали в речной поток из обрастаний на камнях (преобладающий тип грунтов в р. Кокши), заболоченных территорий выше по течению (большая доля ацидофилов в составе фитопланктона реки) и пойменных водоемов. По географической приуроченности и в пелагиали, и реке преобладают космополиты, но доля аркто-альпийских и бореальных видов в реке выше, на что влияет, вероятно, водосборный бассейн притока, расположенный в субальпийском и лесном поясах (средняя высота водосбора составляет 1540 м над ур. м. (Селегей, Селегей, 1978)). Сравнение таксономического состава фитопланктона на разных станциях р. Кокши, зоны смешения озерных и речных вод и пелагиали напротив устья и всего озера между собой показало, как сходство, так и значительные отличия разных станций, расположенных в непосредственной близости друг от друга и на удалении. С использованием мер включения было показано, что в целом фитопланктон изучаемого притока имеет несколько обособленный характер, в то время как состав фитопланктона пелагиали напротив устья р. Кокши во многом отражает таковой пелагиали южной меридиональной части, а состав фитопланктона в истоке р. Бии является индикатором состояния фитопланктона северной широтной части озера, а не всего водоема. Морфометрическое деление водоема на две неравнозначные части, широтную и меридиональную, отражается и в качественном составе фитопланктона озера.

Следует отметить, что, с одной стороны, фитопланктон в р. Кокши не является каким-то особенным и оригинальным по составу и количеству видов водорослей, и, как следствие, не оказывает значительного влияния на фитопланктон близлежащей пелагиали озера, но с другой – здесь был выявлен разнообразный и оригинальный состав стоматоцист золотистых водорослей. В июле 2011 г. при исследовании обрастаний с

камней в приустьевой зоне этого притока с помощью СЭМ Hitachi S-3400N было найдено 159 стоматоцист, относящиеся к 15 морфотипам. Большинство стоматоцист было с рельефным рисунком и имело различные выросты, некоторые морфотипы были неправильной формы. Ранее в планктоне и бентосе Телецкого озера многие из них не были найдены (Баженова и др., 2012). При этом один морфотип не упоминается в Атласе цист золотистых водорослей, известных для современных альгоценозов и донных отложений Байкала (Фирсова, Лихошвай, 2006), но приводится для лесных отложений бассейна р. Лены (Gilbert et al., 1997). При сравнении состава стоматоцист перифитона в устье р. Кокши и планктона пелагиали напротив устья данного водотока были отмечены только два схожих морфотипа, т. е. цисты в фитоперифитоне были значительно разнообразнее и оригинальнее по составу, чем в планктоне. Гидрохимические данные, полученные параллельно с пробами планктона и перифитона в 2011 г., специфических особенностей данного водотока по сравнению с остальными участками озерной литорали и пелагиали не выявили. Концентрации ионов фосфора, кремния, фтора, хлора и сульфат-иона не выходили за пределы средних значений для озера в этот срок отбора (табл.). Только концентрация нитрат-иона в устье р. Кокши превысила среднюю для озера величину в момент отбора – 2,80 и $1,48 \pm 0,15$ мг/л, соответственно. Преобладание нитрат-ионов указывает на протекание в водах озера интенсивных процессов нитрификации в условиях избыточного кислородного насыщения. В пелагиали Кокши в этот же период выявлено превышение среднего значения для озера только по сульфат-иону. В июле 2013 г. в пелагиали Кокши отмечено незначительное превышение от средних значений по озерам для фтора, хлора и сульфат-иона. Сульфаты являются индикаторами как естественных процессов в водоеме, когда они в незначительных концентрациях накапливаются в процессе отмирания организмов и окисления наземных и водных веществ растительного и животного происхождения, так и антропогенного загрязнения. Но Телецкое озеро расположено в труднодоступном районе Горного Алтая, половина его акватории и большая часть водосборного бассейна находится в составе Алтайского государственного биосферного заповедника, на территории которого исключена всякая хозяйственная деятельность. Содержание сульфатов в воде Телецкого озера на два порядка ниже, чем санитарная норма для рыбохозяйственного производства, которая составляет 100 мг/дм^3 , и ниже фоновых значений, принятых для Байкала – $5,5 \text{ мг/дм}^3$ (Грачев, 2001). Поэтому превышение от средних значений по озерам концентраций сульфат-ионов еще не может служить объяснением как более оригинального состава стоматоцист, так и в целом фитопланктона. Вероятно, местные локальные факторы могут влиять на состав стоматоцист в фитоперифитоне, а гидродинамический фактор – большой сток воды (Селегей, Селегей, 1978) и высокая скорость течения могут оказывать существенное влияние на обеднение состава и обилия водорослей планктона р. Кокши и уменьшать воздействие в целом на планктон пелагиали озера.

Таблица

Биогенный и минеральный состав воды в Телецком озере

	Si	F ⁻	Cl ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	SO ₄ ²⁻
12–14 июля 2011 г.						
р. Кокши, устье	2,11	0,053	0,15	2,80	0,003	1,59
Кокши, пелагиаль	2,21	0,093	0,59	0,87	0,002	3,53
Пределы для озера	1,49–4,80	0,054–0,11	0,059–1,87	0,47–4,62	0,001–0,072	1,31–4,64
Среднее для озера	$2,67 \pm 0,09$	$0,07 \pm 0,003$	$0,61 \pm 0,05$	$1,48 \pm 0,15$	$0,01 \pm 0,003$	$3,39 \pm 0,11$
24–26 июля 2013 г.						
Кокши, пелагиаль	2,76	0,06	0,33	0,49	<0,01	3,19
Пределы для озера	2,73–4,46	0,03–0,10	0,05–0,38	0,35–0,75	< 0,01	1,05–3,62
Среднее для озера	$3,14 \pm 0,19$	$0,058 \pm 0,005$	$0,28 \pm 0,04$	$0,50 \pm 0,03$	< 0,01	$2,28 \pm 0,24$

Заключение

В фитопланктоне пелагиали и приустьевой зоны р. Кокши, одного из крупных притоков восточного побережья меридиональной части Телецкого озера, в период летнего нагревания 2013 г. обнаружено 69 видов водорослей из восьми отделов. Планктон пелагиали озера по составу и количеству видов водорослей богаче, чем речной. Анализ распределения водорослей по акватории водоема показал, что во всех изученных районах озера диатомовые преобладают по числу видов, составляя в пелагиали 50,0–84,6 % от общего количества видов, реке – 80,0–81,8 и зоне смешения озерных и речных вод – 57,1–71,4 %. С помощью мер включения выявлено, что фитопланктон притока не оказывает существенного влияния на состав водорослей пелагиали озера.

Благодарности

Автор признателен сотрудникам Лаборатории водной экологии и Лаборатории гидрологии и математического моделирования ИВЭП СО РАН за помощь при отборе проб, сотрудникам ХАЦ ИВЭП СО РАН Е.И. Третьяковой, А. Б. Соколовой, А. Н. Эйрих за предоставление данных химического анализа проб воды.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В. Л.** Классификационные построения в экологии и систематике. – М.: Наука, 1980. – 142 с.
- Баженова О. П., Митрофанова Е. Ю., Шаховал В. Е.** Стоматоцисты хризофитовых водорослей из водных объектов Омского Прииртышья и озера Телецкого (Горный Алтай, Россия) // Сиб. эколог. журн., 2012. – № 4. – С. 571–578.
- Барина С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В.** Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. – Тель Авив, 2006. – 498 с.
- Вотинцев К. К., Поповская Г. И., Мазенова Г. Ф.** Физико-химический режим и жизнь планктона Селенгинского района озера Байкал // Тр. ЛИНа. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – Т. 7, № 27. – 321 с.
- Генкал С. И., Митрофанова Е. Ю.** Материалы к флоре Bacillariophyta Телецкого озера (Алтайский край, Россия) // Альгология, 1995. – Т. 5, № 4. – С. 375–377.
- Грачев М. А.** О современном состоянии экологической системы озера Байкал. – Иркутск: ЛИН СО РАН, 2001. – 156 с.
- Зарубина Е. Ю., Яныгина Л. В., Бурмистрова О. С., Митрофанова Е. Ю., Ким Г. В., Котовщиков А. В., Крылова Е. Н., Ковешников М. И.** Литоральные биоценозы как один из факторов устойчивости экосистемы Телецкого озера // Ползуновский вестник, 2005. – № 4(2). – С. 201–207.
- Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. – СПб: Наука, 2002. – 327 с.
- Митрофанова Е. Ю.** Разнообразие центральных диатомовых водорослей в фитопланктоне как один из факторов и индикаторов устойчивости экосистемы глубокого олиготрофного озера (на примере оз. Телецкое, Горный Алтай, Россия) // Экология, 2011. – № 3. – С. 233–236.
- Овсепян А. А., Хачикян Т. Г., Гамбарян Л. Р., Мартиросян А. Е.** Особенности качественной структуры фитопланктонного сообщества озера Севан и его водосборного бассейна // Изв. аграрной науки, 2013. – Т. 11, № 1. – С. 1–10.
- Павлова О. А., Афанасьева А. Л., Станиславская Е. В.** Сообщества фитопланктона основных притоков Ладожского общества летом 2014 г. // Изв. Сам. науч. центра РАН, 2015. – Т. 17, № 6. – С. 135–139.
- Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В.** Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: Атлас-определитель. – Новосибирск: Наука, 2002. – 168 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 318 с.
- Селегей В. С., Селегей Т. С.** Телецкое озеро. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – 142 с.
- Фирсова А. Д., Лихошвай Е. В.** Атлас цист хризофитовых водорослей озера Байкал. – Новосибирск: Наука, 2006. – 148 с.
- Яныгина Л. В., Ковешников М. И., Крылова Е. Н., Марусин К. В.** Пространственное распределение зообентоса Телецкого озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы III Междунар. науч. конф. (17–22 сентября 2007 г., Минск) – Минск: Изд. центр БГУ, 2007. – С. 274.
- Gilbert S., Zeeb B. A., Smol J. P.** Chrysophyte stomatocyst flora from a forest peat core in the Lena River Region, north-eastern Siberia // Nova Hedwigia, 1997. – Vol. 64. – P. 311–352.
- Heikki S.** Reply to Sandgren and Smol: further discussion on chrysophyte cyst taxonomy // J. of Paleolimnology, 1993. – No. 9. – P. 63–68.
- Hofmann H., Lorke A., Peeters F.** Wind and ship wave-induced resuspension in the littoral zone of a large lake // Water Resources Research, 2011. – Vol. 47, No. 9. – P. W09505

УДК 582.28/.4:581.95(574)

Виды грибов и грибоподобных организмов Алтая, новые для территории Казахстана

Altai species of fungi and fungal-like organisms, new for the territory of Kazakhstan

Е. В. Рахимова, Г. А. Нам, Б. Д. Ермакова, А. М. Асылбек, Н. Жахан, Ж. М. Такиева

E. V. Rakhimova, G. A. Nam, B. D. Yermekova, A. M. Assylbek, N. Zhakhan, Zh. M. Takiyeva

Институт ботаники и фитоинтродукции, ул. Тимирязева 36 Д, Алматы, 050040, Казахстан. E-mail: evrakhim@mail.ru

Реферат. Приведены описания и фотографии семи видов грибов Алтая, новых для территории Казахстана: *Leveillula papilionacearum* (Kom.) U. Braun, *Uromyces chesneyae* Tranzschel & Erem., *Puccinia glechomatis* DC., *P. nardosmiae* Ellis & Everh., *Kabatia mirabilis* Bubák, *Peronospora ribicola* J. Schröt. и *Cystoderma amianthinum* (Scop.) Fayod. Три из них относятся к ржавчинным грибам, по одному – к мучнисторосеяным, целомицетным, агарикоидным грибам и грибоподобным организмам.

Summary. Descriptions and photographs of five species of fungi from Altai, new for Kazakhstan: *Leveillula papilionacearum* (Kom.) U. Braun, *Uromyces chesneyae* Tranzschel & Erem., *Puccinia glechomatis* DC., *P. nardosmiae* Ellis & Everh., *Kabatia mirabilis* Bubák, *Peronospora ribicola* J. Schröt. and *Cystoderma amianthinum* (Scop.) Fayod. are presented. Three of them belong to the rust fungi, one – to powdery mildews, Coelomycetes, Agaricomycetes and fungal-like organisms.

Согласно последним данным, на территории Казахстанского Алтая было выявлено 1464 вида и форм грибов, относящихся к 381 роду, 107 семействам, 46 порядкам и 9 классам (Нам и др., 2011). Однако этот список не учитывает произошедших к настоящему времени таксономических изменений в царстве грибов и является далеко не полным, так как в нем отсутствуют сборы из некоторых районов Алтая. В последние годы, при реализации научного проекта «Инвентаризация микобиоты и альгофлоры Алтайской горной страны», выполненного в рамках программно-целевого финансирования по научно-технической программе «Международные научно-технические программы и проекты на 2013–2015 годы», проведено микологическое обследование значительной территории Казахстанского Алтая, по результатам которого опубликован ряд статей, посвященных ревизии видового разнообразия грибов ряда локальных районов Алтая (Рахимова и др., 2014; 2015б; 2015в; 2015г). На территории Катон-Карагайского национального парка были обнаружены три вида ржавчинных грибов, новых для Казахстана: *Puccinia calthae* Link на *Caltha palustris* L., *Uredinopsis macrosperma* (Cooke) Magnus на *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn и *Uromyces lineolatus* (Desm.) J. Schröt. на *Scirpus sylvaticus* L. (Рахимова и др., 2015а). В предлагаемой статье описываются еще 7 видов грибов и грибоподобных организмов, впервые обнаруженных в Алтае и являющихся новыми для территории Казахстана.

Материалом для статьи послужили собственные сборы авторов из районов исследований. Названия видов грибов и авторы приведены в соответствии с базой данных Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>), названия питающих растений – согласно Плантариум, определителю растений on-line (www.plantarium.ru). Для всех видов, впервые обнаруженных в Казахстане, приведены оригинальные описания и точки конкретных местонахождений (с указанием даты сбора и фамилии коллектора).

На территории Тарбагатай впервые обнаружена ржавчина на майкарагане, реликте палеогеновых лесов, образующем один из вариантов кустарниковых степей (Бызова, 1983). Возбудителем является представитель ржавчинных грибов *Uromyces chesneyae* Tranzschel & Erem. Спермогонии и эции неизвестны. Урединии и телии на обеих сторонах листа *Calophaca soongorica* Kar. & Kir. (*C. hovenii* Schrenk), на черешках, мелкие, рассеянные или сливающиеся, бурые, порошачие. Урединиоспоры округлые или эллипсоидальные (рис. 1), (20–27 x 20–24) мкм, оболочка 1,5–2,5 мкм толщиной, желто-бурая, редко-шиповатая. Телиоспоры одноклетные, округлые или эллипсоидальные, (19–26 x 17–20) мкм, оболочка желто-бурая, бородавчатая (бородавочки расположены продольными рядами), ножка тонкая, обламывающаяся. Гриб отмечен в следу-

ющем местообитании: ВКО, Урджарский р-н, южный макросклон хр. Западный Тарбагатай, в 7,8 км юго-западнее п. Таскескен, т. 1а, выс. 553 м над ур. м., N47°20.378', E80°68.995', 19.08.2015, Н. Жахан.

До недавнего времени на *Calophaca soongorica* были обнаружены всего два вида паразитных грибов: возбудитель септориоза *Septoria calophacae* Vasyag. и мучнисторосяной гриб *Leveillula taurica* f. *calophacae* Golovin (Бызова, 1983). Последний вид, являющийся, по мнению З. М. Бызовой (1983), эндемичным для Казахстана, некоторое время считался спорным, однако в настоящее время он отнесен к *Leveillula papilionacearum* (Kom.) U. Braun (Braun, Cook, 2012). Мицелий гриба двух типов: эпифитный и эндофитный, формирует белые, часто плотные пятна на поверхности листьев и стеблей. Первичные конидии эллипсоидально-яйцевидные, или почти цилиндрические с коническим апексом, (45–60 x 15–20) мкм. Вторичные конидии удлинненно-эллипсоидальные, (40–50 x 12–18) мкм. Клейстотеции диаметром 130–200 мкм, погружены в переплетения гиф мицелия. Клетки перидия неправильной формы, отростки многочисленные. Сумки многочисленные (до 50) (рис. 2), эллипсоидально-цилиндрические, (75–100 x 30–40) мкм, двуспоровые. Аскоспоры эллипсоидально-яйцевидные, (30–40 x 15–20) мкм, бесцветные. В Казахстане гриб отмечен в двух точках: Восточно-Казахстанская область, Урджарский р-н, по дороге из г. Аягуз в пос. Урджар, степь, 04.08.1954, М.П. Васягина; там же, хр. Тарбагатай, окрестности пос. Сегизбай, выс. 725 м над ур. м., N47°31.174', E81°06.863', 11.07.2008, Е. В. Рахимова.

На территории Маркакольского заповедника на листьях белокопытника впервые обнаружен возбудитель ржавчины *Puccinia nardosmiae* Ellis & Everh. Телии на нижней стороне листовой пластинки *Petasites rubellus* (J.F. Gmel.) J. Toman, многочисленные, расположенные в группах по кругу, порошачие, темно-бурые. Телиоспоры эллипсоидальные или продолговатые, (25–30 x 15–20) мкм, на вершине закругленные или конусовидно-вытянутые (рис. 3), у основания чаще округлые, у перегородки без перетяжки или слегка перетянутые, оболочка светло-бурая, гладкая, ножка бесцветная, короткая, очень ломкая. Пока известна только одно местообитание гриба: ВКО, Куршимский р-н, хр Асутау, Маркакольский государственный природный заповедник, в 5 км от пос. Урункай в сторону пос. Акжайляу (Успенка), т. 70, выс. 1641 м над ур. м., N48°43'40.6", E086°00'22.9", 03.08.2014, А. М. Асылбек. До настоящего времени на белокопытнике в Казахстане отмечали только урединию и телиостадии гриба *Coleosporium tussilaginis* (Pers.) Lév.

Впервые *Puccinia glechomatis* DC. на будре обнаружена 04.08.2014 в Куршимском р-не, хр. Нарын, возле пос. Каинды, пойма р. Каинды, т. 81, выс. 429 м над ур. м., E48°50'20.6", E83°32'40.2". К сожалению, гербарный образец был утерян. Однако вид был повторно найден в Катон-Карагайском национальном парке, возле пос. Берель, т. 131, выс. 1177 м над ур. м., N49°21'50.8", E86°26'57.8", 11.08.2015, Е. В. Рахимова. Спермогонии, эции и урединии у *Puccinia glechomatis* отсутствуют. Телии на нижней стороне листа *Glechoma hederacea* L., округлые, точечные, расположенными по кругу группами, темно-коричневые. Телиоспоры двуклетные, эллипсоидальные, продолговатые или овальные, (35–40 x 15–20) мкм, у перегородки без пере-

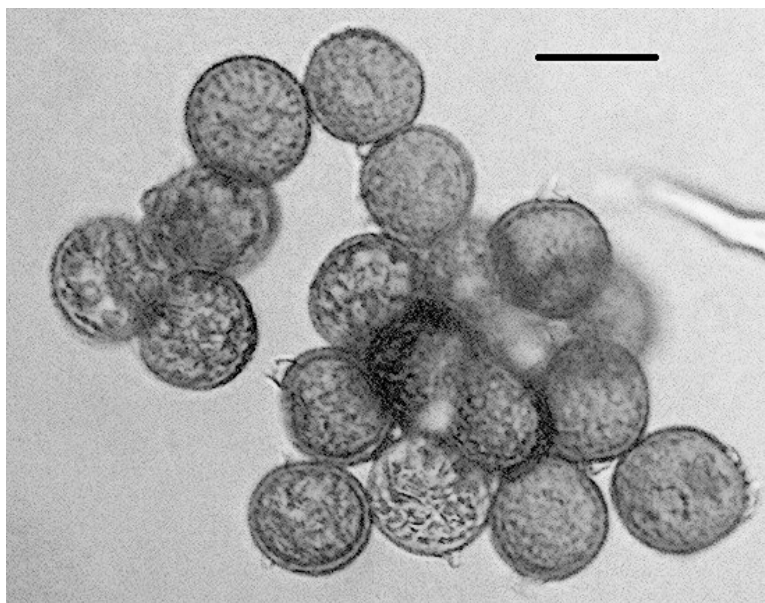


Рис. 1. Урединиоспоры *Uromyces chesneyae*, шкала 20 мкм.

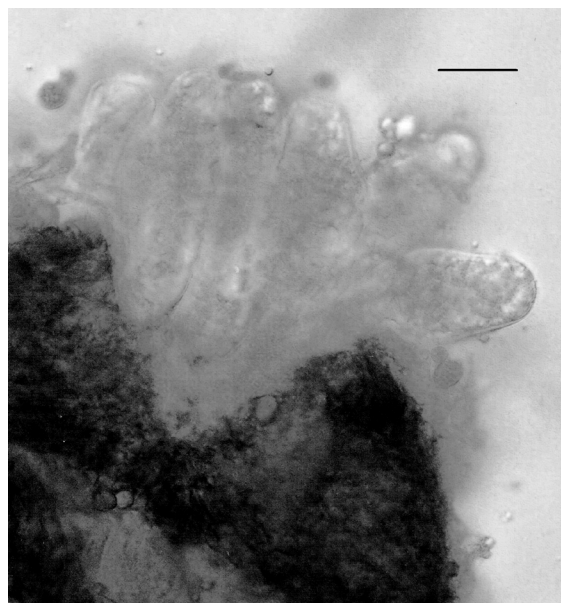


Рис. 2. Выход сумок из клейстотеция *Leveillula papilionacearum*, шкала 30 мкм.

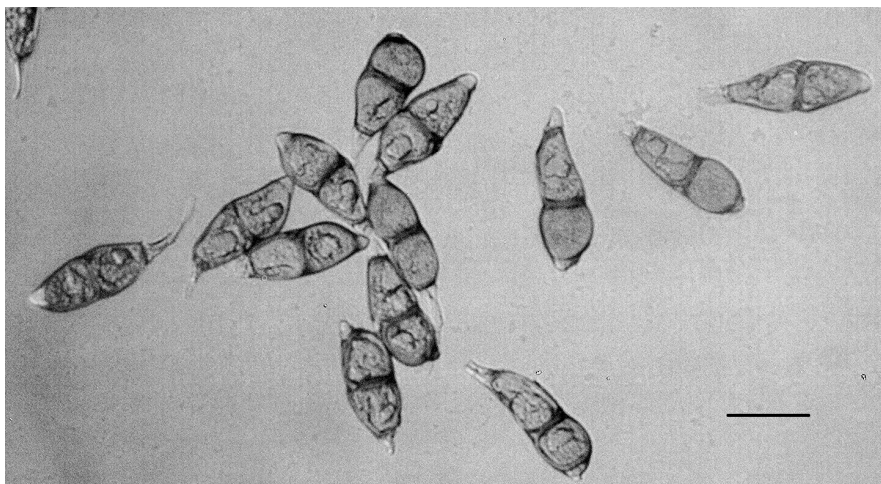


Рис. 3. Телиоспоры *Puccinia nardosmiae*, шкала 40 мкм.

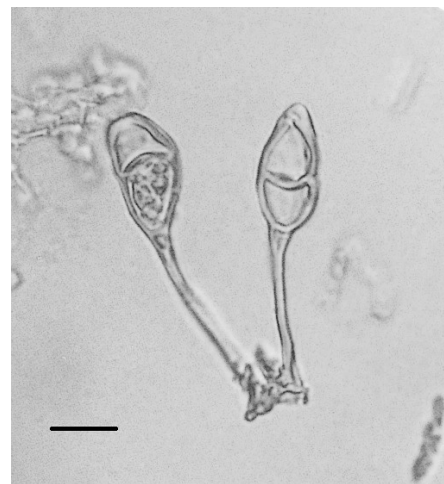


Рис. 4. Телиоспоры *Puccinia glechomatis*, шкала 20 мкм.

тяжки или слабо-перетянутые, на вершине конусовидно-вытянутые, оболочка коричневая, на вершине утолщенная до 7 мкм, гладкая, ножка длиннее споры, бесцветная, прочная (рис. 4). Мезоспоры редкие.

На территории Катон-Карагайского национального парка (ВКО, хр. Листвяга, Катон-Карагайский национальный парк, Рахмановские ключи, т. 313, выс. 1809 м над ур. м., N49°32'22.3", E86°29'31.9", 24.07.2014, Г. А. Нам) впервые обнаружена *Cystoderma amianthinum* (Scop.) Fayod. Гриб характеризуется небольшой шляпкой (2–5 см в диаметре), у молодых экземпляров она коническая или полушаровидная, у взрослых – плоско-выпуклая или плоская с бугорком в центральной части. Край шляпки бахромчатый, подвернутый или выпрямленный, иногда загнутый вверх. Цвет шляпки варьирует от бледно-рыжевато-коричневого до охристо-желтого, поверхность у молодых экземпляров зернисто-мучнистая, с хлопьевидными остатками покрывала по краю, у зрелых и старых экземпляров – сухая, радиально-морщинистая или складчатая. Пластинки густые, неравные, приросшие к ножке, белые, впоследствии кремовые или охряно-желтоватые. Ножка размерами (3–7 x 0,5–0,9) см, обычно цилиндрическая, у зрелых экземпляров полая, волокнистая. Кольцо часто отсутствует. Мякоть беловато-желтоватая, с невыраженным мучным вкусом и плесневым запахом. Споры эллипсоидальные, (4–7 x 3–4) мкм, гладкие, бесцветные. Споровый порошок белый или желтоватый. Гриб относится к подстилочным сапротрофам и считается малоизвестным съедобным (четвертой категории).

На территории Казахского Алтая различные виды смородины страдают в основном от ржавчины. В Катон-Карагайском национальном парке впервые обнаружен грибоподобный организм *Peronospora ribicola* J. Schröt. – на *Ribes hispidulum* (Jancz.) Pojark., ВКО, Катон-Карагайский р-н, Катон-Карагайский национальный парк, в 6 км от п. Урыль в сторону п. Берель, т. 129, выс. 1055 м над ур. м., N49°18'02.2", E86°20'03.0", 11.08.2015, А. К. Жиенбеков. На листьях смородины сверху появляются угловатые пятна, ограниченные жилками, бледные, затем темнеющие, снизу на них имеется беловатый налет, состоящий из пучков спорангиеносцев, выступающих из устьиц. Спорангиеносцы бесцветные, ветвящиеся под почти прямыми углами, несущие на концах овальные спорангии (рис. 5). Вероятнее всего, *Peronospora ribicola* встречается чаще, но не собирается коллекторами, поскольку беловатый налет, расположенный на нижней стороне листовой пластинки, слабо заметен.

В 2014 г. при обработке гербария был обнаружен целомицетный гриб *Kabatia mirabilis* Bubák (*Kabatia mirabilis* Bubak var. *mirabilis*) на пораженных листьях жимолости. Гриб упоминался нами в сводке по Юго-Западному Алтаю (Рахимова и др., 2015в), но без описания и указания конкретного местонахождения. Пятна поражения на живых листьях одиночные, редкие, в основном небольшие (1–3 мм), изредка – более крупные, угловатые или неправильные, светлые, беловатые, желто-бурые или охряные, иногда с темно-коричневой каймой. Под увеличением на пятнах (с верхней стороны листовой пластинки) заметны редкие темные точки конидиом. Конидиомы светлоокрашенные. Конидии одноклеточные или с 1 (2) перегородкой, серповидно согнутые (рис. 6), с шиловидным верхним концом, (35,0 ± 7,8 x 9,0 ± 2,5) мкм, основная (первая снизу) перегородка на расстоянии 13,0 ± 4,9 мкм от апикальной точки конидии. Гриб отмечен на *Lonicera altaica* Pall. В следующих местообитаниях: ВКО, Катон-Карагайский национальный парк, Рахмановские

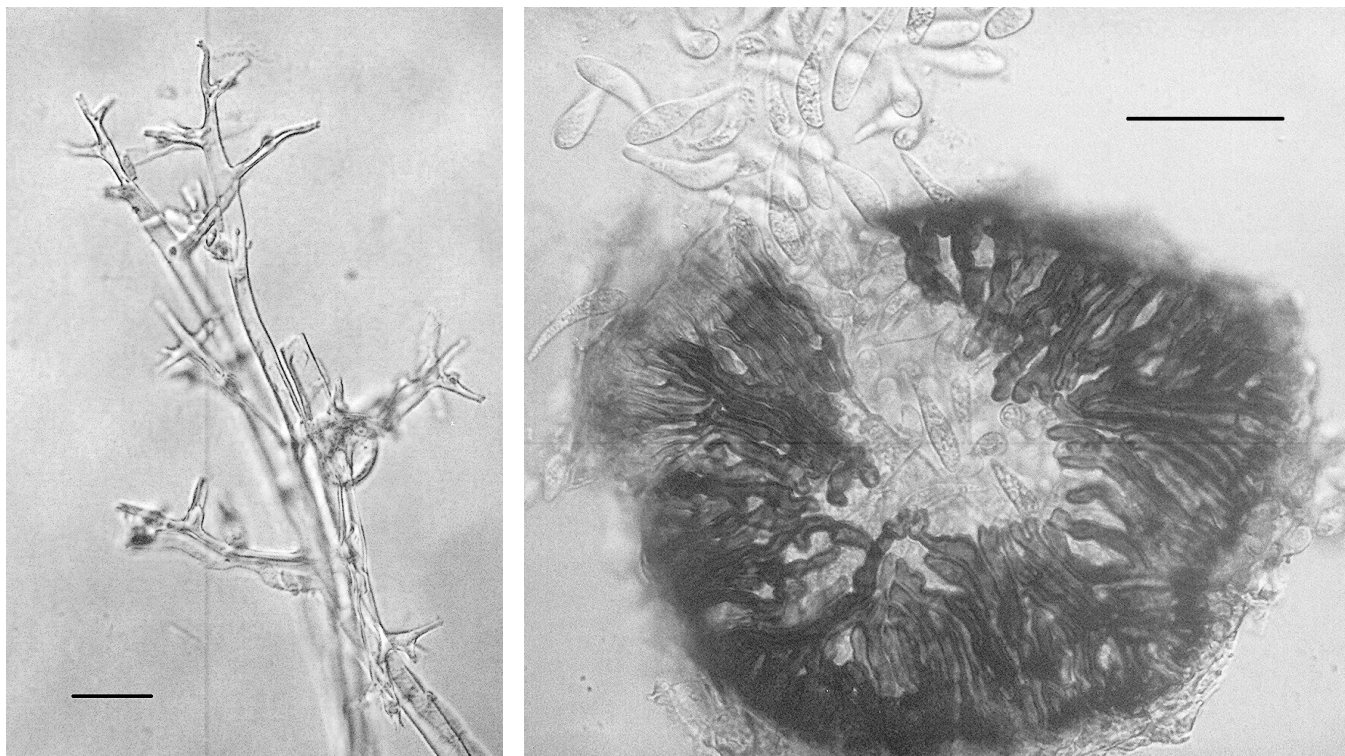


Рис. 5. Спорангиеносцы *Peronospora ribicola*, шкала 25 мкм. Рис. 6. Конидиома и конидии *Kabatia mirabilis*, шкала 35 мкм.

ключи, вертолетная площадка, т. 314, выс. 1795 м над ур. м., N49°32'14.9", E86°29'35.9", 24.07.2014, Г. А. Нам; там же, т. 310, выс. 1803 м над ур. м., N49°32'20.1", E86°29'36.4", 23.07.2014, У. К. Джетигонова.

Согласно литературным данным (Мельник, 1997) 7 из 10 видов рода *Kabatia* являются редкими для территории России. Что касается Казахстана, то вид *Kabatia periclymeni* с двумя вариациями: *K. periclymeni* (Desm.) M. Morelet var. *periclymeni* и *K. periclymeni* (Desm.) M. Morelet var. *xylostei* (Pass.) Sutton впервые был отмечен на юго-востоке Казахстана, в Заилийском Алатау: на живых листьях *Lonicera stenantha* Rojark. (Калымбетов, 1969) и *Lonicera sp.* (Калымбетов, 1969; Рахимова, Нам, 2013) и в Северном Казахстане на *Lonicera tatarica* L. (Бызова и др., 1970). Представитель того же рода *Kabatia persica* впервые обнаружен в 2013 году, при микологическом обследовании хребтов Каратау и Киргизский Алатау (Асылбек, Рахимова, 2014).

ЛИТЕРАТУРА

Асылбек А. М., Рахимова Е. В. Первая находка целомицетного гриба *Kabatia persica* (Petr.) Sutton в Казахстане // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы III (V) Всероссийской молодежной конференции с участием иностранных ученых. – 2014. – С. 43–44.

Бызова З. М. Микробиоты на некоторых реликтовых кустарниках // Ботанические материалы гербария Института ботаники АН КазССР. – Алма-Ата, 1983. – Вып. 13. – С. 89–91.

Бызова З. М., Васягина М. П., Деева Н. Г., Калымбетов Б. К., Писарева Н. Ф., Шварцман С. Р. Флора споровых растений Казахстана. Т. 5. Несовершенные грибы. Кн. 3. Сферопсидные. – Алма-Ата, 1970. – 557 с.

Калымбетов Б. К. Микологическая флора Заилийского Алатау (Северный Тянь-Шань). – Алма-Ата, 1969. – 470 с.

Мельник В. А. Определитель грибов России. Класс *Coelomycetes*. Редкие и малоизвестные виды. – СПб., 1997. – Вып. 1. – 281 с.

Рахимова Е. В., Нам Г. А. *Kabatia periclymeni* (Desm.) M. Morelet в Казахстане // Поиск. Сер. естеств. и техн. наук., 2013. – № 1(2). – С. 291–294.

Рахимова Е. В., Нам Г. А., Ермекова Б. Д., Абиев С. А., Джетигонова У. К., Есенгулова Б. Ж. Ключ для определения ржавчинных грибов Казахстана // Turczaninowia, 2015a. – Т. 18, вып. 3. – С. 5–65.

Рахимова Е. В., Нам Г. А., Ермекова Б. Д., Джетигонова У. К. Итоги и перспективы изучения микобиоты Казахстанского Алтая (хребты Калба, Тарбагатай, Саур, Манрак) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы Тринадцатой междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул, 2014. – С. 165–171.

Рахимова Е. В., Нам Г. А., Ермекова Б. Д., Джетигенова У. К., Есенгулова Б. Ж., Асылбек А. М. Ревизия видового разнообразия грибов Маркакольского заповедника // Горные экосистемы Южной Сибири: Тр. Тигирекского заповедника, 2015б. – Вып. 7. – С. 201–209.

Рахимова Е. В., Нам Г. А., Ермекова Б. Д., Джетигенова У. К., Есенгулова Б. Ж., Жахан Н. Инвентаризация микобиоты Юго-Западного Алтая (в пределах Казахстана) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы Четырнадцатой междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул, 2015в. – С. 22–35.

Рахимова Е. В., Нам Г. А., Ермекова Б. Д., Джетигенова У. К., Жахан Н., Джунусканова Б. Е. Инвентаризация микобиоты Западно-Алтайского заповедника // Актуальные вопросы сохранения биологического разнообразия. Интродукция растений: Материалы Междунар. конф., посвящ. 80-летию Алтайского ботанического сада. – Риддер, 2015. – С. 220–225.

Braun U., Cook R. T. A. Taxonomic manual of the Erysiphales (powdery mildews). – RBC-KNAW Fungal biodiversity centre. – Utrecht, the Netherland, 2012. – 707 с.

Index Fungorum, база данных (<http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>) (Дата обращения: 15.02.2016).

Plantarium, определитель растений on-line (www.plantarium.ru) (Дата обращения: 15.02.2016).

УДК 582.29(571.65)

Своеобразие лишенофлоры Северного Охотоморья: специфичные и редкие виды

Originality of the lichen flora of Northern Okhotomorye (Region of the northern coast of the Sea of Okhotsk): specific and rare species

Е. В. Желудева¹, Т. В. Макрый²

E. V. Rakhimova, G. A. Nam, B. D. Yermekova, A. M. Assylbek, N. Zhakhan, Zh. M. Takiyeva

¹ Институт биологических проблем севера ДВО РАН, ул. Портовая, 18, Магадан, 685000, e-mail: elena.zheludeva.88@mail.ru

² Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, e-mail: makry@nsu.ru

Реферат. Обсуждаются особенности лишенофлоры Северного Охотоморья (Магаданская обл.). Всего выявлено 28 видов с ограниченными ареалами, определяющих специфику флоры: 16 видов – амфиберингийских, 7 – восточноазиатских, 4 – азиатско-североамериканских, 1 вид – североазиатский. Среди амфиберингийских видов преобладают лишайники, обитающие на почве (11) и камнях (5 видов), тогда как все восточноазиатские и азиатско-североамериканские лишайники – эпифиты. Отличительные черты лишенофлоры Северного Охотоморья четко выявляются при сравнении ее с флорой лишайников континентальной части Магаданской области: почти все амфиберингийские виды, за исключением двух, встречаются в континентальной части, тогда как восточноазиатские и азиатско-североамериканские виды ограничены Северным Охотоморьем. Наиболее узкие ареалы имеют *Cetraria kamczatica* Savicz, *Cladonia boryi* Tuck., *Alectoria lata* (Taylor) Lindsay, *Hypogymnia sachalinensis* Tchabanenko et Mc Cune и *H. bullata* Rass. Своеобразие лишенофлоры определяется также наличием в ней редких реликтовых видов, имеющих широкие дизъюнктивные ареалы: *Pseudocyphellaria crocata* (L.) Vain., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *L. scrobiculata* (Scop.) P. Gaertn, *Leptogium cyanescens* (Pers.) Korb., *Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis, *Phaeophyscia adiastrata* (Essl.) Essl., *Fuscopannaria ahlneri* (P. M. Jørg.) P. M. Jørg.

Summary. Peculiarities of the lichen flora of Northern Okhotomorye (Magadan Region) are discussed. Altogether 28 species with limited distribution, determining the specificity of flora, have been revealed, including amphi-Beringian (16), East Asian (7), Asian-North American (4) and North East Asian (1) species. Lichen inhabiting on soil (11) and stones (5) predominates among amphi-Beringian species, whereas all East Asian and Asian-North American species are epiphytes. The distinctive features of lichen flora of Northern Okhotomorye clearly reveal themselves when comparing this flora with the lichen flora of the continental part of the Magadan Region: almost all amphi-Beringian species, except two, occur in the continental part, whereas the East Asian and Asian-North American species are limited to the northern coast of the Sea of Okhotsk. *Cetraria kamczatica* Savicz, *Cladonia boryi* Tuck., *Alectoria lata* (Taylor) Lindsay, *Hypogymnia sachalinensis* Tchabanenko et Mc Cune and *H. bullata* Rass. have the narrowest distribution. The originality of lichen flora is determined also by the presence of rare relic species with wide disjunctive areas: *Pseudocyphellaria crocata* (L.) Vain., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *L. scrobiculata* (Scop.) P. Gaertn, *Leptogium cyanescens* (Pers.) Korb., *Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis, *Phaeophyscia adiastrata* (Essl.) Essl., *Fuscopannaria ahlneri* (P. M. Jørg.) P. M. Jørg.

Одной из важных задач изучения флоры лишайников является выяснение ее ареалогической структуры, а также особенностей поведения видов, их активности и экологической приуроченности. Это позволяет понять особенности лишенофлоры, пути ее становления.

Своеобразие любой лишенофлоры определяется наличием в ней реликтовых видов и видов с ограниченными ареалами. Больше всего видов с ограниченными ареалами известно в тропических островных лишенофлорах, характеризующихся высокой степенью автохтонности. В континентальных лишенофлорах Голарктики участие видов с ограниченными ареалами, специфичных для этих флор, незначительно, или их просто нет. Большую часть таких лишенофлор составляют виды с широкими голарктическими ареалами; специфика этих флор крайне низка. Более интересными представляются горные лишенофлоры или находящиеся на границе флористических областей.

Северное Охотоморье – весьма своеобразная в природном отношении территория Магаданской области, охватывающая побережье Охотского моря и отделенная от внутренних материковых районов горны-

ми массивами Колымо-Охотского водораздела (рис.).

По климатическому районированию Б. П. Алисова (1956), все североохотское побережье входит в Тихоокеанскую лесную область умеренного пояса, где климат слагается под влиянием циклонической деятельности Охотского моря. Главными климатообразующими факторами являются циркуляционные атмосферные процессы, обусловленные взаимодействием Азиатского антициклона и Тихоокеанских циклонов, а также близость холодного моря и горный рельеф территории. Прибрежные районы характеризуются муссонным климатом, а именно продолжительной, относительно теплой, снежной зимой и прохладным летом с сильными ветрами и туманами.

В плане изучения лишенофлоры Северное Охотоморье представляет особый интерес. Если для континентальной части Магаданской области характерны горно-таежные и гольцовые ландшафты с типичными для них растительными сообществами: высокогорными (каменистые пустыни, горные тундры, заросли кедрового стланика) и горно-таежными (лиственничные и каменноберезовые леса и редколесья), то здесь (в Охотоморье) имеются незначительные по площади низинные участки. Узкой полосой они тянутся вдоль всего побережья Охотского моря, кроме того на самом юге региона расположена Кава-Тауйская равнина, а на п-ове Пьягина – Ямская низменность, по которой протекает р. Яма. Эти территории характеризуются бо-

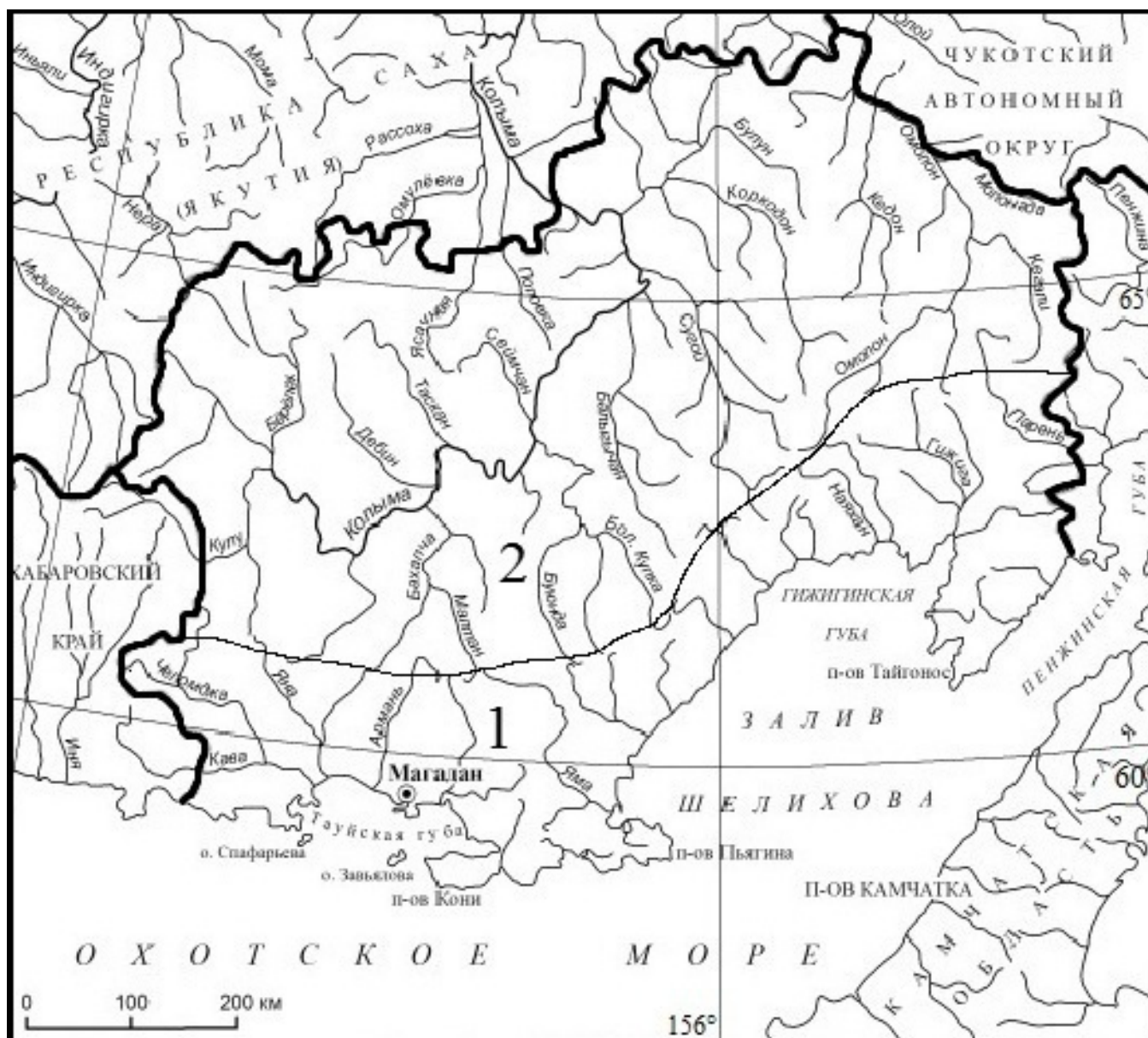


Рис. Карта Магаданской области: 1 – Северное Охотоморье, 2 – континентальная часть.

лее мягким климатом. Большие площади здесь занимают болота и луга, по долинам крупных рек широко распространены пойменные тополево-чозениевые и смешанные леса и рощи, а по р. Яма кроме того смешанные елово-лиственничные (с реликтовой елью *Picea obovata* Ledeb.) леса. Особый интерес представляют открытые группировки растений на приморских скалах.

До начала XXI века знания о лишайниках Магаданской области ограничивались сведениями с Верхнеколымского нагорья (Андреев, 1978; Журбенко, 2003; Королев, Толпышева, 1980; Котлов, 1993, 1995, 2004; Naugan, Timdal, 1994, Timdal, 1993). Для побережья Охотского моря до недавнего времени имелись лишь отрывочные данные (Локинская, 1966, 1970; Окснер, Блюм, 1971; Лейто и др., 1991; Davydov, Zhurbenko, 2008). В настоящее время Е. В. Желудевой начато планомерное изучение лишайнофлоры Северного Охотоморья (Желудева, 2012, 2015; Макрый, Желудева, 2012).

Настоящая работа выполнена на основании полевых наблюдений Е. В. Желудевой в Северном Охотоморье, а также данных, полученных в результате обработки собранных ею гербарных материалов, определенных ею лично и совместно с Т. В. Макрый.

В настоящее время для территории Магаданской области известно 434 вида лишайников, для континентальной части – 364, для Северного Охотоморья – 205 видов, причем 70 видов обнаружены только на побережье Охотского моря.

В составе лишайнофлоры Северного Охотоморья на настоящий момент выявлено 28 видов с ограниченными ареалами: восточноазиатским, северовосточноазиатским, амфиберингийским, азиатско-североамериканским (табл. 1).

Восточноазиатский ареал имеют 7 видов. Это преимущественно неморальные и горно-бореальные лишайники, связанные с влажными хвойно-широколиственными и хвойными лесами, где основными экотопами выступают стволы деревьев и кустарников. К этой группе видов относятся *Evernia esorediosa*, виды *Hypogymnia*, *Parmelia asiatica* и *Physciella denigrata*.

Parmelia asiatica – довольно распространенный на территории Северного Охотоморья вид, встречающийся по всему побережью (от Кава-Челомджинского участка заповедника «Магаданский» в Ольском р-не до окрестностей пос. Арестово в Северо-Эвенском р-не). Так же, как на Камчатке и в Байкальской Сибири (Lishtva et al., 2013), в Северном Охотоморье лишайник имеет иную экологическую приуроченность, чем в Китае, откуда описан. Здесь он встречается в пойменных лиственнично-березовых, чозениево-ольховых лесах, зарослях ольховника (душекии) и сосновых посадках, на коре различных деревьев: лиственницы, березы, рябины, чозении, душекии и кедрового стланика, тогда как в Китае обитает во влажных рододендроновых лесах в верхнем лесном поясе (2490 м над ур. м.), на рододендроне.

Evernia esorediosa – довольно обычный, часто встречающийся на территории Магаданской области вид, известный как в континентальной части, так и на побережье, обитающий преимущественно в лиственничных и смешанных лесах исключительно на веточках лиственницы, и образующий весьма обильные образования, заметные издали. Подобные условия типичны для него на всем протяжении ареала.

Виды *Hypogymnia bullata*, *H. subduplicata*, *H. submundata* и *H. sachalinensis*, широко распространенные на юге Дальнего Востока, в Магаданской области не менее активны. Они встречаются по всему побережью (от крайних точек Ольского р-на до окрест. пос. Эвенск в Северо-Эвенском р-не), обитают в характерных для них экотопах: долинных смешанных, лиственничных и елово-лиственничных лесах, а также в зарослях кедрового стланика и лиственничных редианах с тундровым покровом. *Hypogymnia bullata*, тяготеющая к коре кедрового стланика на большей части своего ареала, на территории Северного Охотоморья довольно часто встречается на коре и веточках лиственницы. Кроме того, на о. Спафарьева и в долине р. Кава была найдена на коре душекии в березово-лиственничном лесу и зарослях кедрового стланика с лиственницей на склоне сопки.

Наибольшую активность проявляет в регионе вид *H. sachalinensis*, типичным субстратом для которого является кора лиственницы. Также он отмечен на веточках багульника (в окрестностях города Магадан) и коре березы шерстистой (в каменноберезняке на острове Спафарьева). Кроме того вид был обнаружен на ветках лиственниц в олиготрофных болотах (Ольский р-н, заповедник «Магаданский»). Важно отметить, что виды *Hypogymnia* встречаются только на островах и побережье Охотского моря, доходя до Охотско-Колымского водораздела, дальше Ольского плато (верховья реки Ола) вглубь континента не встречаются.

Одним из редких видов, имеющих широкий восточноазиатский (азиатский) ареал, является *Physciella denigrata*. Он известен на юге Дальнего Востока и в Китае, в горах Юж. Сибири и на юге Якутии, а также на Северном Кавказе. Это типичный неморальный лишайник, обитающий на коре лиственных деревьев в ши-

Таблица 1

Характер распределения лишайников с ограниченными ареалами в Северном Охотоморье

Вид	Экологическая приуроченность вида								
	Субстрат			Экотоп					
	Д	К	П	Лесной пояс			Высокогорья		
				Б	ДЛ	ЛЛ	КС	КР	ГТ
с амфиберингийским ареалом									
<i>Arctocetraria andrejevii</i> (Oxner) Kärnefelt et A. Thell	–	–	+	–	–	+	–	+	+
<i>A. nigricascens</i> (Nyl.) Kärnefelt et A. Thell	+	–	+	–	–	–	+	+	+
<i>Asahinea chrysantha</i> (Tuck.) W.L. Culb. et C.F. Culb.	–	+	–	–	–	+	+	+	+
<i>A. scholanderi</i> (Llano) W. L. Culb. et C. F. Culb.	–	+	–	–	–	+	+	+	+
<i>Cetraria kamczatica</i> Savicz	–	–	+	–	–	–	–	–	+
<i>C. laevigata</i> Rass.	–	–	+	+	–	+	+	+	+
<i>Cladonia alaskana</i> A. Evans	–	–	+	–	–	–	–	–	+
<i>Cl. boryi</i> Tuck.	–	–	+	–	–	+	–	+	+
<i>Cl. kanewskii</i> Oxner	–	–	+	–	–	–	–	–	+
<i>Cl. nipponica</i> Asahina	–	–	+	+	–	+	–	+	+
<i>Flavocetraria minuscula</i> (Elenkin et Savicz) Ahti, Poryadina et Zhurb.	–	–	+	–	–	+	–	–	–
<i>Lasallia caroliniana</i> (Tuck.) E. A. Davydov	–	+	–	–	–	+	+	+	+
<i>Masonhalea richardsonii</i> (Hook.) Kärnefelt	–	–	+	–	–	+	–	–	+
<i>Ramalina almquistii</i> Vain.	–	–	+	–	–	–	–	–	+
<i>Stereocaulon apocalypticum</i> Nyl.	–	+	–	–	–	–	+	+	–
<i>Umbilicaria muhlenbergii</i> (Ach.) Tuck.	–	+	–	–	–	+	–	–	+
с азиатско-североамериканским ареалом									
<i>Alectoria lata</i> (Taylor) Lindsay	+	–	–	+	–	+	–	–	–
<i>Myelochroa metarevoluta</i> (Asah.) Elix et Hale	+	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Parmelia fertilis</i> Müll. Arg.	+	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>P. squarrosa</i> Hale	+	–	–	–	+	+	–	–	–
с восточноазиатским ареалом									
<i>Evernia esorediosa</i> (Müll. Arg.) Du Rietz	+	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Hypogymnia bullata</i> Rass.	+	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>H. sachalinensis</i> Tchabanenko et Mc Cune	+	–	–	+	+	+	–	–	–
<i>H. subduplicata</i> (Rass.) Rass.	+	+	–	–	+	+	+	–	–
<i>H. submundata</i> (Oxner) Rass.	+	–	–	–	+	+	+	–	–
<i>Parmelia asiatica</i> A. Crespo et Divakar	+	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>Physciella denigrata</i> (Hue) Essl.	+	–	–	–	+	–	–	–	–
с северо-восточноазиатским ареалом									
<i>Stereocaulon wrightii</i> Tuck.	–	+	–	–	–	+	+	+	–

Примечание. Д – древесный субстрат, К – каменистый субстрат, П – почва; Б – олиготрофные болота, ДЛ – долинные смешанные леса, ЛЛ – лиственничные леса, КС – заросли кедрового стланика, КР – каменные россыпи, ГТ – горные тундры.

роколиственных и хвойно-широколиственных, а в Сибири в долинных лесах. В Северном Охотоморье вид выявлен в долине р. Тауй (Ольский р-н).

Таким образом, все 7 восточноазиатских лишайников – эпифиты, причем виды *Hypogymnia*, *Parmelia asiatica* и *Evernia esorediosa* – это лишайники хвойных лесов, в отличие от *Physciella denigrata*. Последний вид имеет самый широкий с обширными дизъюнкциями ареал от Тихого океана до Сев. Кавказа, а виды *Hypogymnia* – напротив более ограничены в своем распространении: *H. submundata* и *H. subduplicata* кроме Дальнего Востока встречаются в качестве реликтов в Прибайкалье (Макрый, 2002, 2008), а *H. sachalinensis* и *H. bullata* ограничены только притихоокеанскими районами, являясь океаническими видами. [Самые вос-

точные известные местонахождения *H. sachalinensis* – заповедник Бастак (Еврейская авт. обл.) (Скирина, 2007).] Эти виды имеют самые узкие ареалы, но при этом показывают высокую ценотическую активность.

Единственным видом, имеющим **северовосточноазиатский ареал**, является арктоальпийский эпилитный лишайник *Stereocaulon wrightii*, довольно широко распространенный на севере Дальнего Востока и в горах Восточной Сибири до Прибайкалья. На побережье Охотского моря он отмечен по всему побережью: на каменных россыпях сев. склона г. Англия и окрестностях Вархаламских озер (Северо-Эвенский р-н), в зарослях кедрового стланика на вершине сопки в окрест. пос. Гадля и на п-ове Кони в районе мыса Плоский. Вид достаточно обычен в континентальной части Магаданской области (Королев, Толпышева, 1980).

Группа лишайников с **азиатско-североамериканским ареалом** немногочисленна, всего 4 вида. *Parmelia fertilis* и *P. squarrosa*, широко распространенные на юге Дальнего Востока и в наиболее влажных и теплых горных лесах Прибайкалья, в Северном Охотоморье также довольно обычны. Они обитают в долинах рек в различных типах леса, на коре душекии, черемухи, лиственницы и ели. В континентальной части области виды не отмечены.

Myelochroa metarevoluta – редкий лишайник, связанный в своем распространении в основном с хвойно-широколиственными лесами. В России он распространен в Приморском крае и Амурской области, а также отмечен в наиболее влажных горных районах Байкальской Сибири – в Юго-Восточном Прибайкалье и Восточном Саяне. В Северном Охотоморье вид обнаружен в зарослях душекии в долине р. Гижига. Местонахождение это самое северное, на 10°-15° севернее всех ранее известных.

Наиболее интересным азиатско-североамериканским лишайником в лишайнофлоре Северного Охотоморья несомненно является вид *Alectoria lata*, имеющий самый узкий ареал. В Азии лишайник встречается на севере Сихотэ-Алиня (в пределах Хабаровского края), на Сахалине, Кунашире, Японских о-вах, в Сев. Америке в узкой полосе средней части тихоокеанского побережья – от границы Канады до Калифорнии (Brodo et al., 2001). На территории Северного Охотоморья *Alectoria lata* отмечен только в качестве эпифита, исключительно в лиственничных лесах и редколесьях. Этот вид тяготеет к узкой полосе побережья, где наиболее всего сказывается влияние моря. Благоприятные условия для *Alectoria lata* складываются в окрест. г. Магадана, где постоянные туманы создают высокую влажность. Наибольшее обилие лишайника наблюдалось на сопке в бухте Нагаева, где на стволах и ветках лиственниц по краю верхового олиготрофного болота лишайник образует объёмные зеленовато-черные «шапки» от чего деревья смотрятся взъерошенными.

Все 4 вида с азиатско-североамериканским ареалом являются эпифитами, хотя некоторые виды склонны к переходу на каменистый субстрат, например *Alectoria lata* в Сев. Америке (Brodo et al., 2001) и на юге Дальнего Востока (Чабаненко, 2002).

Самая многочисленная группа – это лишайники с **амфиберингийским ареалом**, 16 видов. Из них только 5 – эпилиты, представители семейств *Parmeliaceae*, *Umbilicariaceae*, *Stereocaulaceae*, тогда как 11 видов обитают на почве (один также на веточках кустарников), это в большинстве своем кладонии и цетрариоидные лишайники.

Среди амфиберингийских видов лишь 3 являются строго аркто-альпийскими, не спускающимися в нижние пояса гор. Это *Cetraria kamczatica*, чрезвычайно редкий вид с очень узким ареалом, а также *Masonhalea richardsonii* и *Stereocaulon apocalypticum* – виды с широкими ареалами, доходящие до гор Южной Сибири, местами весьма массовые. Еще 2 аркто-альпийских вида – представители рода *Arctocetraria* – имеют в Арктике широкое, почти циркумполярное распространение, но отсутствуют в горах Вост. Сибири. Ареалы этих видов простираются на юг вдоль берега Охотского моря до Сахалина и Сихотэ-Алиня, где обитают даже в качестве «сниженных альпийцев» на приморских олиготрофных болотах (Чабаненко, 2002). Остальные виды имеют более или менее широкие амфиберингийские ареалы, охватывающие горы Восточной Сибири. Большинство из них доходят до гор Южной Сибири, и достаточно активны на всем протяжении ареала, как в высокогорных экотопах, так и в горно-таежных, встречаясь даже в сосновых лесах. Самые узкие ареалы среди амфиберингийских видов имеют *Cetraria kamczatica* и *Cladonia boryi*.

В Северном Охотоморье большинство видов с амфиберингийскими ареалами встречаются как в высокогорьях, так и в более мягких условиях в лесном поясе. Такие виды как *Cladonia nipponica*, *Arctocetraria andrejevii* были отмечены на олиготрофных болотах в нижнем течении р. Яны (Ольский р-н). Интересно, что *A. nigricascens* в исследуемом регионе обычно встречается на почве, лишь один раз вид отмечен на голубике (на о. Завьялова), тогда как по литературным данным вид чаще обитает в качестве эпифита на веточках ерника и других кустарников. Большинство видов, за исключением *Cetraria kamczatica* и *Ramalina almqvistii*, встречаются в континентальной части Магаданской области и довольно обычны там (табл. 2).

Таблица 2

Встречаемость лишайников с ограниченными ареалами в Северном Охотоморье и Континентальной части Магаданской области, а также в смежных регионах

Вид	Встречаемость в Магаданской области		Встречаемость в смежных регионах					
	Континентальная часть	Северное Охотоморье	Чукотский авт. округ	Камчатский край: Камчатка	Хабаровский край	Приморский край	Сахалинская обл.	Япония
с амфиберингийским ареалом								
<i>Arctocetraria andrejevii</i>	+	+	+	+	+	–	+	–
<i>A. nigricascens</i>	+	+	+	+	+	+	+	–
<i>Asahinea chrysantha</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. scholanderi</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cetraria kamczatica</i>	+	+	+	+	–	–	–	–
<i>C. laevigata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cladonia alaskana</i>	+	+	+	+	+	+	–	–
<i>Cl. boryi</i>	+	+	+	+	+	–	+	–
<i>Cl. kanewskii</i>	+	+	+	+	+	–	+	+
<i>Cl. nipponica</i>	+	+	+	+	–	+	+	+
<i>Flavocetraria minuscula</i>	–	+	+	+	+	–	–	–
<i>Lasallia caroliniana</i>	+	+	–	+	+	+	+	+
<i>Masonhalea richardsonii</i>	+	+	+	+	–	–	–	–
<i>Ramalina almquistii</i>	–	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stereocaulon apocalypticum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Umbilicaria muhlenbergii</i>	+	+	+	+	+	+	–	+
с восточноазиатским ареалом								
<i>Evernia esorediosa</i>	+	+	–	+	–	+	–	+
<i>Hypogymnia bullata</i>	–	+	–	+	–	+	+	–
<i>H. sachalinensis</i>	–	+	–	–	+	+	+	+
<i>H. subduplicata</i>	–	+	–	+	–	+	+	–
<i>H. submundata</i>	–	+	–	–	–	+	+	+
<i>Parmelia asiatica</i>	–	+	–	+	–	–	–	–
<i>Physciella denigrata</i>	–	+	–	+	+	+	+	+
<u>с азиатско-североамериканским ареалом</u>								
<i>Alectoria lata</i>	–	+	–	–	+	–	+	+
<i>Myelochroa metarevoluta</i>	–	+	–	–	–	+	–	+
<i>Parmelia fertilis</i>	–	+	–	+	+	+	+	+
<i>P. squarrosa</i>	–	+	–	+	+	+	+	+
<u>с северо-восточноазиатским ареалом</u>								
<i>Stereocaulon wrightii</i>	+	+	+	–	+	+	–	+

Примечание. Таблица составлена по оригинальным и литературным данным (Королев, Толпышева, 1980; Котлов, 1993, 1995, 2004; Чабаненко, 2002; Harada. 2004; и др.).

Таким образом, в лишайнофлоре Северного Охотоморья всего выявлено 28 видов с ограниченными ареалами, которые определяют специфику лишайнофлоры. Наиболее узкие ареалы имеют азиатско-североамериканский горно-бореальный лишайник *Alectoria lata*, восточно-азиатские горно-бореальные виды *Hypogymnia sachalinensis* и *H. bullata*, а также амфиберингийские аркто-альпийские лишайники *Cetraria kamczatica* и *Cladonia boryi*. Все эти виды можно охарактеризовать как океанические, очень требовательны к высокой влажности воздуха.

Своеобразие лишайнофлоры Северного Охотоморья особенно четко выявляется при сравнении ее с флорой лишайников континентальной части Магаданской области и флорами сопредельных территорий

(табл. 2). Если почти все амфиберингийские виды, за исключением двух, встречаются в континентальной части, то восточноазиатские и азиатско-североамериканские виды напротив, ограничены, лишь, Северным Охотоморьем.

Кроме видов с ограниченными ареалами, своеобразие лишенофлоре придают редкие реликтовые виды, такие как *Pseudocyphellaria crocata* (L.) Vain., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *L. scrobiculata* (Scop.) P. Gaertn., *Leptogium cyanescens* (Pers.) Körb., *Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis, имеющие широкие мультирегиональные ареалы, охватывающие северное и южное полушария, а также *Phaeophyscia adiastrala* (Essl.) Essl. с африкано-азиатско-североамериканским распространением и *Fuscopannaria ahlneri* (P. M. Jørg.) P. M. Jørg. с голарктическим ареалом. Эти виды характеризуются ареалами с обширными дизъюнкциями. Все они обитают только в узкой полосе морского побережья Северного Охотоморья в особых экотопах, в долинах рек и на прибрежных скалах.

ЛИТЕРАТУРА

- Алисов Б. П.** Климат СССР. – М.: МГУ, 1956. – 128 с.
- Андреев М. П.** Лишайники стационара «Абориген» (Тенькинский район, Магаданской области) // Бот. журн., 1978. – Т. 63, № 11. – С. 1626–1632.
- Желудева Е. В.** Первые данные о лишайниках Ямского участка заповедника «Магаданский» // Вестник СВНЦ ДВО РАН, 2012. – № 3. – С. 28–31.
- Желудева Е. В.** Новые виды лишайников Магаданской области из Северо-Восточного Приохотья // Turczaninowia, 2015. – Т. 18, вып. 4. – С. 5–15.
- Журбенко М. П.** Новые и редкие виды лишайников (Lichenes) из Республики Саха-Якутия и Магаданской области // Бот. журн., 2003. – Т. 88, № 1. – С. 111–117.
- Королев Ю. Б., Толпышева Т. Ю.** Очерк флоры лишайников стационара «Контакт» (Верхнеколымское нагорье) // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука, 1980. – Т. 17. – С. 137–149.
- Котлов Ю. В.** Флористическая и ландшафтно-экологическая структура лишайникового покрова стационара «Контакт» // Комплексные экологические исследования на стационаре «Контакт». – Владивосток: Дальнаука, 1993. – С. 63–95.
- Котлов Ю. В.** Материалы к лишенофлоре Верхнеколымского нагорья // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука, 1995. – Т. 30. – С. 66–72.
- Котлов Ю. В.** Лишайниковая синузия // Ландшафтно-экологическая структура биоты стационара «Контакт» (Северо-Восток России). – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2004. – С. 49–53.
- Лейто А., Мянд Р., Оя Т., Паль Я., Тальви Т.** Исследования экосистем полуострова Кони (Магаданский заповедник). – Таллин, 1991. – 224 с.
- Локинская М. А.** Лишайники Магаданской области // Краеведческие записки Областного краеведческого музея. – Магадан, 1966. – Вып. 6. – С. 135–149.
- Локинская М. А.** Наиболее распространенные виды лишайников на Северо-Востоке СССР // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск: Наука, 1970. – С. 233–245.
- Макрый Т. В.** Гипогимния чистоватая – *Nurogymnia submundata* // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. – 2-е изд. – Новосибирск: Наука, 2002. – С. 278.
- Макрый Т. В.** Глава 4. Лишайники // Споровые растения Прибайкальского национального парка. – Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2008. – С. 113–259.
- Макрый Т. В., Желудева Е. В.** Новые и редкие лишайники для Магаданской области // Turczaninowia, 2012. – Т. 15, вып. 3. – С. 40–44.
- Окснер А. Н., Блюм О. Б.** К флоре лишайников Советского Дальнего Востока. I. Сем. *Peltigeraceae* // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука, 1971. – Т. 8. – С. 249–263.
- Скирина И. Ф.** Лишайники // Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак». – Владивосток: Дальнаука, 2007. – С. 209–260.
- Чабаненко С. И.** Конспект флоры лишайников юга российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 232 с.
- Brodo I. M., Sharnoff S. D., Sharnoff S.** Lichens of North America. New Haven – London: Yale University Press, 2001. – 795 p.
- Davydov E. A., Zhurbenko M. P.** Contribution to Umbilicariaceae (lichenized Ascomycota) studies in Russia. I. Mainly arctic species // Herzogia, 2008. – Vol. 21. – P. 157–166.
- Narada H., Okamoto T., Yoshimura I.** A checklist of lichens and lichen-allies of Japan // Lichenology, 2004. – Vol. 2, No. 2. – P. 47–165.

Haugan R., Tindal E. Tephromela perlata and T. talayana, with notes on the T. aglaea-complex // Graphis Scripta, 1994. – Vol. 6(1). – P. 17–26.

Lishtva A. V., Himelbrant D. E., Stepanchikova I. S. Parmelia asiatica (Parmeliaceae): the first record for the lichen flora of Russia // Новости сист. низш. раст., 2013. – Т. 47. – С. 225–229.

Tindal E. Miriquidica ventosa comb. nov., a Rediscovered lichen // The Bryologist, 1993. – Vol. 96(4). – P. 616–618.

УДК 581.9:581.527.4(574.31)

К оценке современного видового состава эндемичных растений флоры Карагандинской области

To the evaluation of specific diversity of endemic plants of Karagandy Region's flora

М. Ю. Ишмуратова, С. У. Тлеукунова, А. Ш. Додонова, Е. А. Гаврилькова

M. Yu. Ishmuratova, S. U. Tleukenova, A. Sh. Dodonova, H. A. Gavrilkova

Карагандинский государственный университет имени академика Е.А. Букетова. E-mail: margarita.ishmur@mail.ru

Реферат. Проведена оценка современного видового состава эндемичных растений флоры Карагандинской области (Центральный Казахстан). Общий состав эндемичных растений составляет 116 видов из 57 родов и 21 семейства. Наибольшее число видов сосредоточено в семействах Asteraceae, Brassicaceae, Boraginaceae, Fabaceae. Доминирующими родами являются *Artemisia*, *Lappula*, *Silene*, *Astragalus*, *Zygophyllum*. Осуществлено ранжирование растений по жизненным формам, экологическим группам и степени распространенности.

Summary. The evaluation of modern specific diversity of endemic plants of Karagandy region's flora (the Central Kazakhstan) was conducted. The common composition of endemic plants includes 116 species from 57 genes and 21 families. The most amounts of species belong to Asteraceae, Brassicaceae, Boraginaceae, Fabaceae families. The dominant genera are *Artemisia*, *Lappula*, *Silene*, *Astragalus*, *Zygophyllum*. The ranking of plants on life forms, ecological groups and spreading degree was realized.

Введение

Подчеркивая важность проблемы сохранения биоразнообразия необходимо отметить, что Казахстан расположен в центре Евразии с площадью, занимающей девятое место в мире, и располагает почти всеми типами ландшафтов, существующих на земном шаре. Такое разнообразие ландшафтов, а также наличие морей и озер определяют богатейшее разнообразие животного и растительного мира Казахстана. В республике 14 % флоры (около 700 видов) принадлежит к эндемичным видам (Байтенов, 2001; Красная книга Казахстана, 2014), которые, как правило, оказываются наиболее уязвимыми, так как имеют небольшие природные ареалы обитания.

Работы по сохранению редких, исчезающих и эндемичных видов растений в природе и культуре представлены по Казахстану (Растения природной флоры Казахстана в интродукции, 1990; Котухов и др., 2006; Котухов и др., 2009; Ивлев, 2012; Кокорева и др., 2013). Однако исследования охватывают отдельные регионы, и, в основном, направлены на интродукционные исследования.

Целью настоящего исследования являлось изучение распространения и видового состава эндемичных растений флоры Карагандинской области (Центральный Казахстан).

Материалы и методы

Объектами исследований являлись природные популяции эндемичных видов растений флоры Центрального Казахстана.

Предварительный анализ видового разнообразия и распространения эндемичных видов растений на территории Карагандинской области осуществляли на основании литературных данных (Баймухамбетова, 1985; Анапиев, 1996; Аманов, 2009; Ишмуратова и др., 2009; Тлеукунова и др., 2010; Куприянов, 2010а, 2010б; Куприянов и др., 2010; Куприянов, 2013; Куприянов и др., 2013; Эбель и др., 2013; Курт и др., 2014), анализа имеющихся гербарных материалов (гербарные фонды АО «Международный научно-производственный холдинг «Фитохимия», Карагандинский государственный университет им. Е.А. Букетова, Жезказганский университет им. О.А. Байконурова, Жезказганский ботанический сад, ГУ «Буйратауский государственный национальный природный парк»), уточнение видового состава и ареалов – по результатам собственных многолетних полевых обследований (1998–2015 гг.).

Определение растений и выделение эндемиков проводили по «Флоре Казахстана» (1956–1966), «Определителя растений Каркаралинского национального парка» (Куприянов и др., 2009). Названия таксоном и систематика видов приведены в соответствии со справочником С. К. Черепанова (1995).

Для изучаемых видов растений отмечали жизненные формы и экологическая приуроченность. Жизненные формы выявляли согласно методике И.Г. Серебрякова (1964). Выделение отделов основано на структуре надземных осей (древесные, полудревесные и травянистые растения), типов по относительной длительности жизни растений в целом – одно-, дву- и многолетние. Экологические группы выделяли по отношению к условиям увлажнения (Одум, 1986).

Обсуждение результатов

Территория Центрального Казахстана (далее ЦК), Карагандинская область расположена в пределах континентальной Западно-Сибирской степной зоны и занимает срединное положение в республике, граница на севере с Акмолинской и Павлодарской, северо-западе – Кустанайской, востоке – Восточно-Казахстанской, на юге – Жамбылской и Южно-Казахстанской, на юго-западе – Кызыл-Ординской областями. Площадь региона составляет 428 тысяч км². Территория вытянута с севера на юг на 1300 км, с востока на запад на 700 км (Максутова и др., 2005). На территории Центрального Казахстана располагаются следующие флористические округа: Западный мелкосопочник, Восточный мелкосопочник, Улытау, Каркаралинский, Бетпақдала.

Отрицательные стороны географического положения Карагандинской области (Джаналиева и др., 1998) выражаются в засушливости климата, малом количестве осадков. Общим и типичным признаком для климата Республики и, в частности, Карагандинской области, является материковый режим температуры воздуха, для которого характерна большая контрастность, резкие сезонные и межгодовые колебания.

Предварительный анализ флоры Карагандинской области (Центральный Казахстан) показал произрастание 101 вида эндемичных растений, относящихся к 50 родам и 18 семействам (Флора Казахстана, 1956–1966).

На основании собственных полевых исследований, литературных источников и гербарных материалов проведено уточнение распространение видов по территории Карагандинской области, составлен современный список эндемичных видов растений Центрального Казахстана (табл.).

Таблица

Таксономический состав эндемичных растений Карагандинской области (Центральный Казахстан)

Семейство	Число родов	% от общего числа родов	Число видов	% от общего числа видов
Alliaceae	1	1,7	2	1,7
Apiaceae	3	5,2	6	5,1
Arcynaceae	1	1,7	1	0,9
Asteraceae	16	28,1	28	24,1
Berberidaceae	1	1,7	1	0,9
Boraginaceae	4	7,0	10	8,6
Betulaceae	1	1,7	1	0,9
Brassicaceae	6	10,5	10	8,6
Caryophyllaceae	1	1,7	6	5,1
Chenopodiaceae	3	5,2	5	4,3
Euphorbiaceae	1	1,7	4	3,5
Fabaceae	5	8,7	18	15,5
Iridaceae	1	1,7	1	0,9
Lamiaceae	3	5,2	6	5,1
Limoniaceae	1	1,7	2	1,7
Papaveraceae	1	1,7	1	0,9
Poaceae	2	3,5	2	1,7
Polygonaceae	2	3,5	3	2,6
Rosaceae	2	6,5	2	1,7
Scrophulariaceae	1	1,7	2	1,7
Zygophyllaceae	1	1,7	5	4,3
Total: 21	57	100	116	100

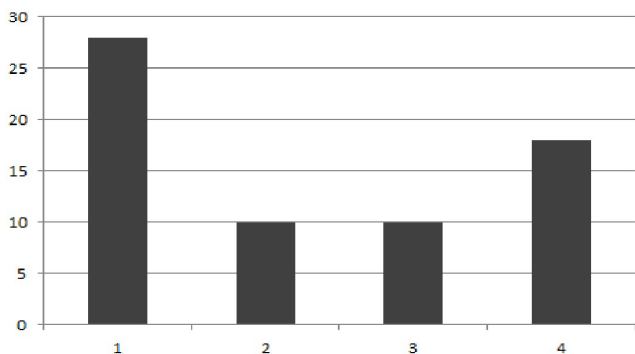


Рис. 1. Количественный состав эндемичных видов растений в доминирующих семействах флоры Карагандинской области: 1 – Asteraceae, 2 – Brassicaceae, 3 – Boraginaceae, 4 – Fabaceae.

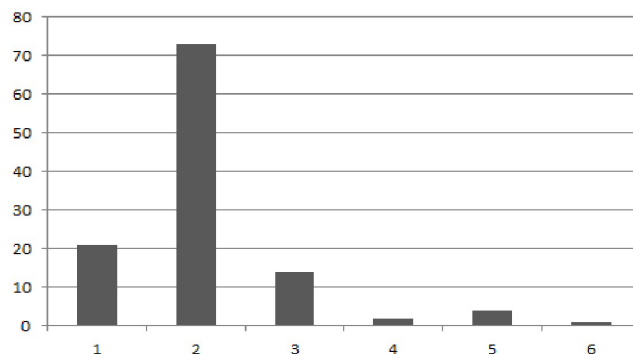


Рис. 2. Жизненные формы эндемичных растений флоры Карагандинской области (Центральный Казахстан): 1 – малолетники, 2 – многолетники, 3 – полукустарнички, 4 – кустарнички, 5 – кустарники, 6 – дерево.

Общий видовой состав эндемичных растений составляет 116 видов из 57 родов и 21 семейства. Наибольшее число видов сосредоточено в семействах Asteraceae, Brassicaceae, Boraginaceae, Fabaceae (рис. 1).

Крупнейшие роды, содержание наибольшее число эндемичных видов растений – *Artemisia* (8), *Lappula* (6), *Silene* (6), *Astragalus* (10), *Zygophyllum* (5).

Анализ жизненных форм позволил выявить 6 групп: малолетники, многолетники, полукустарнички, полукустарники, кустарники и деревья (рис. 2).

Наибольшее число видов сосредоточено среди травянистых многолетников – 73, вторую позицию занимают – малолетники (21 вид), третью – полукустарнички (14 видов). Последнее место принадлежит деревьям – 1 вид.

Анализ эндемичных растений по экологическим группам по отношению к условиям увлажнения позволил выявить 5 групп: ксерофиты, мезофиты, гигрофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты. Наибольшее число видов отнесено к группе ксерофитов – 87 видов, на втором месте мезоксерофиты – 13 видов, на третьем – мезофиты с 10 видами (рис. 3). Наименьшее число видов сосредоточено в группе гигрофитов – 1.

По итогам состояния популяций все выявленные эндемичные виды были разбиты на 3 категории:

1. Растения широко-распространенные, хорошо возобновляющиеся семенным или вегетативным путем, слабо подвержены антропогенному прессу, поэтому их состояние не требует специальных мер по охране – 38 видов. Регулярный мониторинг состояния популяций.

К ним отнесены такие эндемичные растения, как *Medicago trautvetteri*, *Hyssopus macranthus* and *Serratula dissecta*.

2. Растения, распространенные спорадично, умеренно возобновляющиеся семенным или вегетативным путем – 62 вида. Семеношение не регулярное. Возможен усиленный антропогенный пресс из-за хозяйственных или декоративных характеристик вида. Необходимо ограничить хозяйственную деятельность

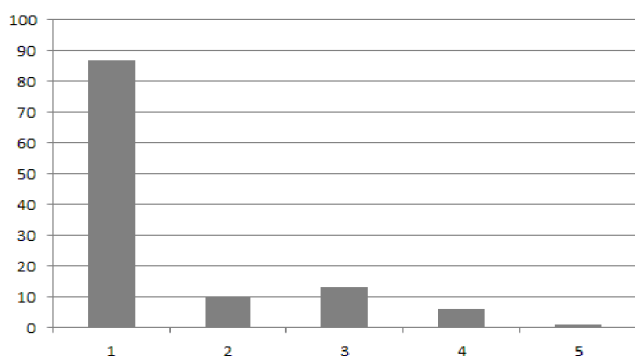


Рис. 3. Соотношение эндемичных видов растений флоры Карагандинской области по экологическим группам: 1 – ксерофиты, 2 – мезофиты, 3 – мезоксерофиты, 4 – ксеромезофиты, 5 – гигрофиты.

(выпас скота, сенокосы) на территориях с данным видом. Регулярный сезонный мониторинг состояния ценопопуляций. Желательно сохранение вида не только *ex situ*, но и введение в культуру, внедрение в банки семян для сохранения генетического потенциала.

Это следующие эндемичные растения: ирис кровависто-красный, смолевка цельнолепестная, щавель Комарова.

3 Редко встречающиеся виды растений – 15 видов. Популяции плохо конкурируют с другими видами, не регулярное и слабое семеношение. Популяции имеют тенденцию к сокращению ареала и старению. Растения могут подвергаться значительному антропогенному прессу.

Необходимо запретить хозяйственную деятельность (выпас скота, сенокосы) на территориях с данными видами. Регулярный сезонный мониторинг состояния ценопопуляций. Введение в культуру, внедрение в банки семян для сохранения генетического потенциала. Необходима разработка комплекса мероприятий по реинтродукции видов. Среди данной группы – мак тоненький и астрагал однопарый.

Заключение

Таким образом, уточнен видовой состав эндемичных видов растений на территории Центрального Казахстана, проведено ранжирование растений по жизненным формам, экологическим группам и степени распространенности.

Полученные могут использоваться для мониторинга окружающей среды и разработки мероприятий по охране эндемиков на территории государственных национальных природных парков.

Исследования выполнены в рамках грантового проекта КН МОН РК «Изучение современного состояния популяций эндемичных растений Северного и Центрального Казахстана и разработка методов сохранения генетического материала».

ЛИТЕРАТУРА

- Аманов С. Б.** К распространению эндемиков на территории Карагандинской области // Вестник КарГУ, серия биология, география, медицина, 2009. – № 1 (53). – С. 25–31.
- Анапиев И. М.** Эндемичные, реликтовые и редкие виды растений Центрального Казахстана и их охрана // Современные проблемы экологии Центрального Казахстана: Сб. науч. тр. – Караганда, 1996. – С. 103–107.
- Баймухамбетова Ж. К.** Заметки об эндемичных видах Центрального Казахстана // Ботанические материалы гербария Института ботаники АН КазССР. – 1985. – Вып. 14. – С. 13–16.
- Байтенов М. С.** Флора Казахстана. Т. 2: Родовой комплекс флоры. – Алматы: Гылым, 2001. – 280 с.
- Джаналиева К. М., Будникова Т. И., Веселов Е. Н.** и др. Физическая география Республики Казахстан. – Алматы: Казак университеті, 1998. – 266 с.
- Ивлев В. И.** Интродукция редких и исчезающих растений в Центральном Казахстане. Опыт, оценка, анализ. – Saarbrücken: Lap Lambert Academic Publishing, 2012. – 120 с.
- Ишмуратова М. Ю., Тлеуменова С. У.** О сосудистых растениях флоры Центрального Казахстана // Вестник КарГУ, серия биология, медицина, география, 2009. – № 4. – С. 9–20.
- Кокорева И. И., Отрадных И. Г., Съедина И. А., Лысенко В. В.** Редкие виды растений Северного Тянь-Шаня (популяции, морфология, онтогенез, возобновление). – Алматы, 2013. – 208 с.
- Котухов Ю. А., Данилова А. Н., Ануфриева О. А.** Современное состояние популяций редких и исчезающих растений Восточного Казахстана. Т. 1. – Алматы: Изд-во Тетрис, 2006. – 176 с.
- Котухов Ю. А., Данилова А. Н., Ануфриева О. А.** Современное состояние популяций редких и исчезающих растений Восточного Казахстана. Т. 2. – Алматы: Изд-во Тетрис, 2009. – 140 с.
- Красная книга Казахстана. Т. 2. Растения (под ред. И.О. Байтулина). – Астана: Изд-во ИБФ, 2014. – 452 с.
- Куприянов А. Н., Хрусталева И. А., Манаков Ю. А., Адекенов С. М.** Определитель сосудистых растений Каркаралинского национального парка. – Кемерово: КРЭОО Ирбис, 2009. – 276 с.
- Куприянов А. Н., Хрусталева И. А.** Флора горы Бектауата (Центральный Казахстан) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана, 2010. – Вып. 10. – С. 25–36.
- Куприянов А. Н.** Новый вид *Hieracium bectauatensis* Кург. из Центрального Казахстана // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова ТГУ. – Томск, 2010а. – Вып. 102. – С. 1–3.
- Куприянов А. Н.** Новый вид *Hieracium* L. (*Asteraceae*) из Центрального Казахстана // Систематические заметки по материалам гербария им. П.Н. Крылова, 2010б. – Т. 102. – С. 1–3.
- Куприянов А. Н.** Заметка об эндемике Центрального Казахстана - *Artemisia hippolyti* Butk // Turczaninowia, 2013. – Т. 16, вып. 4. – С. 12–15.
- Куприянов А. Н., Королюк Е. Н.** *Galatella bectauatense* Кург. - новый вид из Центрального Казахстана // Turczaninowia, 2013. – Т. 16, вып. 3. – С. 15–18.
- Курт А. Х., Матвеев А. Н., Ишмуратова М. Ю.** Эндемики гор Улытау // Проба пера: Сб. науч. ст. по материалам XI междунар. науч.-исслед. конф. (24 декабря, 2014, Новосибирск). – Новосибирск, 2014. – С. 15–19.
- Максимова П. А., Дюсекеева Ш. Е., Кулмаганбетова А. О.** Физическая география Карагандинской области. – Караганда, 2005. – 59 с.
- Одум Ю.** Экология. – М.: Мир, 1986. – 248 с.
- Растения природной флоры Казахстана в интродукции (справочник). – Алма-Ата: Гылым, 1990. – 288 с.
- Серебряков И. Г.** Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника, Т. 3. – М.-Л.: Наука, 1964. – С. 146–205.

Тлеуменова С. У., Ишмуратова М. Ю. Анализ флоры гор Каркаралы // Вестник КарГУ, серия биология, медицина, география, 2010. – № 2. – С. 33–39.

Эбель А. Л., Куприянов А. Н. Заметка об эндемике Центрального Казахстана – желтушнике казахстанском (*Erysimum kazachstanicus* Wotsch.) // Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета, 2013. – № 107. – С. 15–18.

Флора Казахстана. – Алма-Ата, 1956–1966. Т. 1–9.

Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). – Cambridge: Cambridge University press, 1995. – 516 p.

УДК 582.952.6(235.222)

Состав видов рода *Euphrasia* (Orobanchaceae) Алтайской горной страны

The composition of the species of the genus *Euphrasia* (Orobanchaceae) in Altai Mountains

П. А. Косачев, М. А. Вайц

P. A. Kosachev, M. A. Vaits

Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61, Барнаул, 656049, Россия. E-mail: pakosachev@yandex.ru

Реферат. В сообщении представлен видовой состав рода *Euphrasia* во флоре Алтайской горной страны. Один вид (*E. schischkinii* Serg.) эндемичен для территории Алтая, еще три вида – субэндемики, встречающиеся в Южной Сибири и Монголии. Показано видовое разнообразие очанок на территории Евразии.

Summary. The report presented the species composition of the genus *Euphrasia* of the flora of Altai Mountains. One species (*E. schischkinii* Serg.) is endemic to the territory of Altai, three species are subendemics found in southern Siberia and Mongolia. The diversity of *Euphrasia* species in Eurasia is shown.

Очанки – многолетние или однолетние полупаразитические травы со слабо развитыми корнями и гаусториями из сем. Orobanchaceae Vent. Характеризуются супротивными цельными зубчатыми листьями, двугубым венчиком с узкой трубкой и висячими семенами с сильно выступающими беловатыми продольными ребрами. Около 350 видов во внетропических областях обоих полушарий, исключая Южную Африку, отчасти также в горных районах тропиков (Fischer, 2004).

Род *Euphrasia* L., вероятно, ведет свое начало от древнесредиземноморских ксерофилизированных представителей (эфемероидов) рода *Pedicularis* (Попов, 1963). Первичные или осенние расы этого рода, вероятно, являются третичными. Как было показано в работе Г. Л. Гусаровой с соавторами (Gussarova et al., 2008), очанки произошли примерно 11–8 млн. лет назад на территории Евразии. Происхождение сезонного диморфизма, триморфизма и плеоморфизма связано с послеледниковыми изменениями в природе (Говорухин, 1965). Из этого можно сделать вывод о сравнительно молодом возрасте весенних и летних рас в роде *Euphrasia*. Многие виды этого рода и сейчас находятся в стадии активного видообразования, слабо дифференцированы друг от друга.

Наибольшее число видов сконцентрировано в Европе, а также в Западных Гималаях, Тянь-Шане-Памиро-Алае и в горах Алтая и Южной Сибири (рис.). Как указывал Н. Н. Цвелев (1981), виды Южного полушария заслуживают выделения в особые роды. Но молекулярные исследования подчеркивают их положение в границах рода (Gussarova et al., 2008).

Исследование сибирских очанок фактически было начато лишь в 30-е гг. XX века усилиями Л. П. Сергиевской (1935, 1939, 1964). Ею приводятся девять видов для Алтая, из них три описаны впервые (*E. altaica* Serg., *E. schischkinii* Serg., *E. krylovii* Serg.). Из 9 видов очанок Алтайской горной страны (АГС) один вид является эндемичным (*E. schischkinii*). Три вида ограничены горами Южной Сибири и Монголии (*E. altaica*, *E. krylovii*, *E. syreitschikovii* Govor. ex Pavl.), что отражает автохтонные тенденции в формировании видового состава очанок АГС. Два вида происходят из горных систем Джунгарского Алатау и Тянь-Шаня (*E. regelii* Wettst. (*E. krassnovii*), *E. drosophylla* Juz.). Остальные три вида являются широко распространенными растениями: евразийские – *E. hirtella* Jord. ex Reut., *E. pectinata* Ten., евро-сибирский – *E. stricta* D. Wolff ex J.F. Lehm.

Очанки – сложная группа. Для выявления видового состава и происхождения на Алтае, и в целом в Сибири, конечно же, требуется проведение тщательного исследования. Наше предварительное изучение ядерной ДНК (ITS) показало, что европейские и сибирские популяции одного вида имели отличий больше, чем разные виды сибирских популяций (Косачев, Куцев, не опубликовано). Поэтому в дальнейшем мы постараемся провести разностороннее исследование с помощью молекулярно-генетических методов.

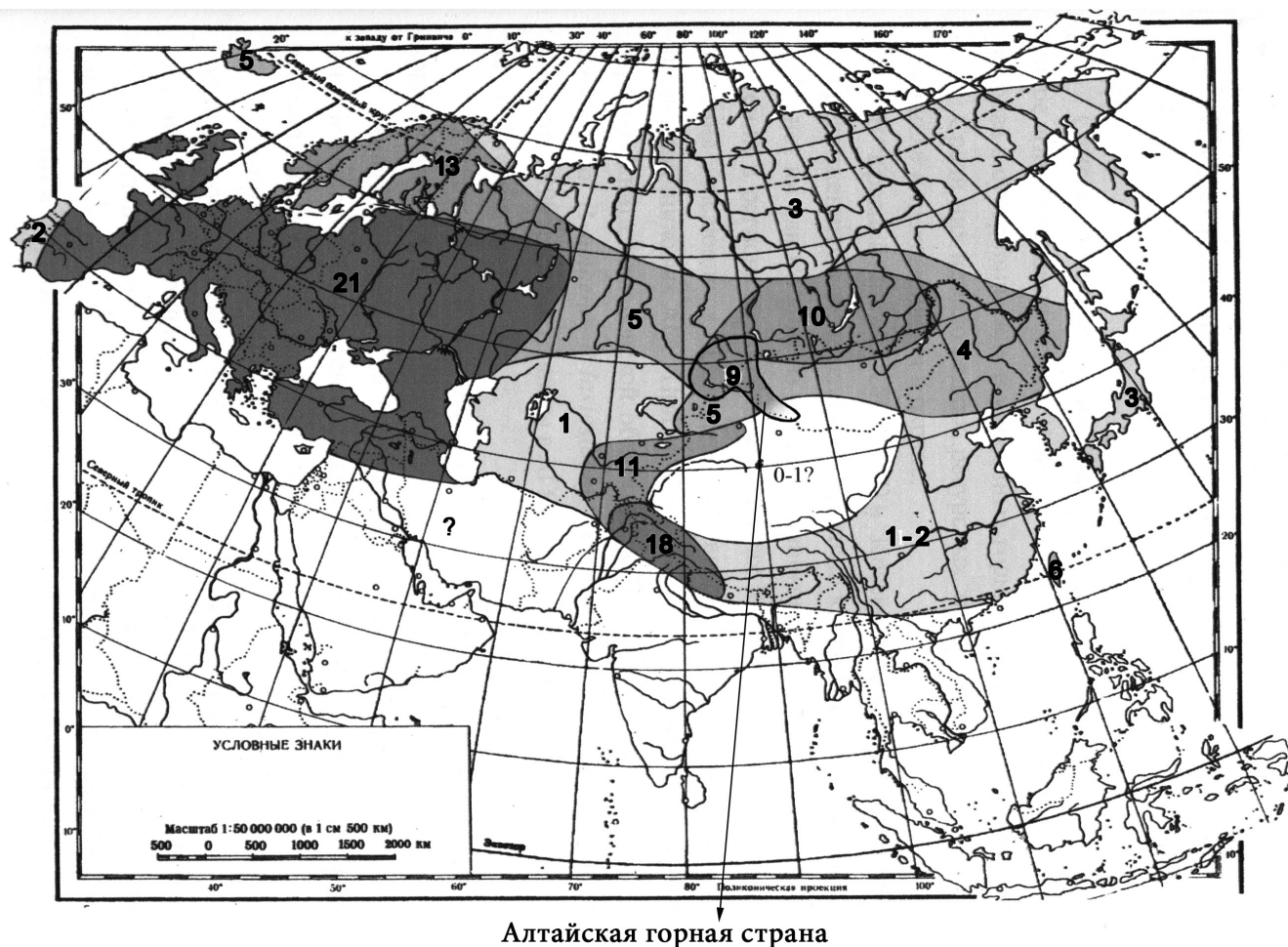


Рис. Ареал рода *Euphrasia* L. и распространение видов на территории Евразии.

ЛИТЕРАТУРА

- Говорухин В. С.** К вариационной систематике некоторых таврических норичниковых – Rhinanthoideae Wettst. // Труды МОИП, 1965. – Т. 13. – С. 25–33.
- Попов М. Г.** Основы флорогенетики. – М.: АН СССР, 1963. – 135 с.
- Сергиевская Л. П.** Западно-Сибирские представители рода *Euphrasia* L. // Труды Биолог. Научно-Исслед. Института. – Томск, 1935. – Т. 1. – С. 66–93.
- Сергиевская Л. П.** Род Очанка – *Euphrasia* L. // Флора Западной Сибири. – Томск: Красное Знамя, 1939. – Т. 10. – С. 2474–2487.
- Сергиевская Л. П.** Флора Западной Сибири. – Томск, 1964. – Т. 12, ч. 2. – С. 3445–3453.
- Целев Н. Н.** Род Очанка – *Euphrasia* L. // Флора европейской части СССР. Т. 5. – Л.: Наука, 1981. – С. 268–281.
- Fisher E.** Scrophulariaceae / Kadereit, J.W. (Ed.), The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 7. Flowering Plants. Dicotyledons: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). – Berlin: Springer-Verlag, 2004. – P. 333–432.
- Gussarova G., Popp M., Vitek E., Brochmann Ch.** Molecular phylogeny and biogeography of the bipolar *Euphrasia* (Orobanchaceae): Recent radiations in an old genus // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2008. – Vol. 48. – P. 444–460.

УДК 581.524.34 (235.216.3)

Типы антропогенных нарушений растительного покрова ущелий Мерке и Каракыстак западной части Кыргызского Алатау (Северный Тянь-Шань)

The types of anthropogenic disturbance of vegetative cover of the Merke and Karakystak gorges of the western part of the Kyrgyz Alatau (northern Tien Shan)

Н. В. Нелина, Г. М. Кудабаяева, М. П. Данилов, П. В. Веселова

N. V. Nelina, G. M. Kudabayeva, M. P. Danilov, P. V. Vesselova

*Институт ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК, 050040, Республика Казахстан, г. Алматы ул. Тимирязева 36 Д
E-mail: kgm_anita@mail.ru; michaelpetrovich@mail.ru; pol_yes@mail.ru*

Реферат. В статье приведены факторы антропогенных нарушений на территории двух ущелий хр. Кыргызского Алатау: Мерке и Каракыстак. На фоне интенсификации антропогенной нагрузки показано современное состояние растительности, результаты трансформации видового состава. Выявлен перечень наиболее активных сорных видов, отмеченных в обоих ущельях.

Summary. The types of anthropogenic disturbance of vegetative cover of the Merke and Karakystak gorges of the western part of the Kyrgyz Alatau (northern Tien Shan). The factors of anthropogenic disturbances in the territory of two gorges of the Kyrgyz Alatau ridge, Merke and Karakystak, are presented in this article. Against the background of anthropogenic stress intensification the current state of the vegetation and results of the transformation of species composition are shown. The list of the most active weed species identified in both gorges is revealed.

Кыргызский Алатау (хр. Александровский) относится к горной структуре Северного Тянь-Шаня (Шульц, 1948; Рубцов, 1956). Он простирается между реками Чу и Таласом до озера Иссык-Куль. Протяженность хребта 360 км, ширина 30–40 км (Шлыгин, 1971). Исследования проводились на казахстанской территории хребта – западной оконечности Кыргызского Алатау, на его северном макросклоне. Район уникален по ландшафтному и биологическому разнообразию. Флора региона представляет большой интерес как хозяйственному, так и в научной отношении. Кыргызский Алатау находится на стыке Центрального, Северного и Западного Тянь-Шаня и совмещает по флоре и растительности их особенности (Никитина, 1962). Обследованные в западной части хребта (казахстанской части) ущелья рек Мерке и Каракыстак наиболее интересны в ботаническом отношении и богаты по флористическому составу. Однако за последние годы флора и растительность ущелий претерпели значительные антропогенные изменения.

Интенсивное комплексное использование (высокогорные пастбища, сенокосные угодья, развитое животноводство, а также использование в качестве зоны отдыха) территории Меркенского и Луговского районов Жамбылской области, обусловило за последние годы значительные антропогенные изменения флоры и растительности ущелий.

Нарушенность растительного и почвенного покрова территории Кыргызского Алатау, на которой проводились исследования, обусловлена сельскохозяйственными и техногенными факторами. Она проявляется в виде:

- 1 – площадной деградации почвенно-растительного покрова под воздействием выпаса;
- 2 – локально-площадной под воздействием агро-ирригационного фактора;
- 3 – локальной в результате строительства населенных пунктов, промышленных объектов, животноводческих ферм;
- 4 – линейной – под влиянием дорожной сети, линий коммуникации, каналов, дамб и т. п.

Основными видами антропогенной нарушенности территории Меркенского и Луговского районов Жамбылской области являются: техногенные механические нарушения, загрязнение различными отходами строительства, пастбищная деградация, дорожная дигрессия, эрозия и дифляция почв, затопление или наоборот осушение почв, а также нерегламентированное использование в качестве зоны отдыха.

Антропогенное воздействие на растительный покров неизбежно приводит к нарушению устойчивости коренных сообществ, смене флористического состава, формированию производных сообществ.

В настоящее время происходит активизация антропогенного прессинга территории (застройка природных территорий, эксплуатация промышленных объектов, вырубка лесов, освоение новых земель под фермерские хозяйства, усиливающаяся селитебная и рекреационная нагрузки, применение химикатов и загрязнение промышленными выбросами и транспортом).

Подгорные равнины обследованных территорий ущелий рек и Мерке, и Каракыстак издавна использовались под поливное земледелие и садоводство. При нехватке водных ресурсов здесь используется богарное возделывание зерновых культур. В результате возникли крупные оазисы с преобладанием по площади огородов, посевов зерновых культур, садов и виноградников. Естественной коренной растительности практически не осталось.

Первоначальный облик растительного покрова на окультуренных пространствах подгорных равнин невозможно установить даже теоретически. В лучшем случае мы имеем здесь лишь фрагменты естественной растительности в виде степных участков, остатков пустынной растительности, заросли кустарников и приречные тугайные сообщества. На месте заброшенных сельскохозяйственных земель сформировалась вторичная растительность залежей и пустырей, которая состоит из группировок сорных, в основном сеgetальных и рудеральных видов. Среди сорняков посевов назовем *Acroptilon repens*, *A. australe*, *Sonchus arvensis*, *Cirsium setosum*, *Lactuca tatarica*, *L. serriola*, *Malva pusilla*, *Dodartia orientalis*, *Artemisia annua*, *Echinochloa crusgalli*, виды *Brassica*, *Sinapis arvensis* и др. Кроме того, некоторые представители природной флоры способны увеличивать свое обилие на месте уничтоженной естественной растительности.

На заброшенных полях и огородах, а также рудеральных местообитаниях формируются группировки *Onopordon acanthium*, *Papaver pavoninum*, *Roemeria refracta*, *Ceratocarpus utriculosus*, *Chenopodium album*, бурьянные заросли *Cannabis ruderalis* и полыней (*Artemisia absinthium*, *Artemisia sieversiana*). Из представителей аборигенной флоры, на залежах развиваются группировки *Verbascum songaricum*, *Artemisia serotina*, *Delphinium biternatum*, некоторых видов *Cousinia*, характерных для подгорных равнин Киргизского и Таласского Алатау. На участках залежных земель отмечаются различные стадии восстановления: от однолетних до корневищных и полынных стадий.

Обширную территорию предгорного плато ущелья Каракыстак занимают действующее предприятие по выработке камня и щебня, а также уже выработанный карьер, занимающий площадь в несколько километров, глубиной до 3–5 м. Почвенный плодородный слой совершенно отсутствует. По щебнистой поверхности пробиваются отдельными особями или небольшими группировками *Alyssum desertorum*, *Xanthium strumarium*, *Ceratocarpus arenarius*, *Centaurea squarrosa*, *Peganum harmala* и др.

Одним из основных антропогенных факторов деградации экосистем территорий высокогорий ущелий Мерке и Каракыстак являются перевыпас скота и техногенная эксплуатация земель. Чрезмерный выпас приводит к сбитости пастбищ, снижению проективного покрытия, смене травостоя, в результате которого кормовые виды (злаки, полыни) замещаются сорными и малоценными по своим кормовым качествам.

В недалеком прошлом (в советский период) интенсивное развитие скотоводства в Республике способствовало увеличению пастбищных нагрузок без учета фактических возможностей пастбищ. Средняя нагрузка на высокогорные пастбища в этот период составляла 14–17 голов на га. Продолжительность периода выпаса в зависимости от погодных условий изменялась от 2,5 до 4,5 месяцев (Стогова, 1999). Бессистемный выпас усугублял состояние пастбищ.

Ярким примером дигрессивной сукцессии при нерегламентированной пастьбе на высокогорных пастбищах может служить образование тырловых участков (мест стоянок) – небольших (примерно 500 м²) территорий, покрытых слоем навоза до 10–15 см. Растительность на этих участках полностью отсутствует не только в результате длительного и многократного нахождения большой массы скота на сравнительно небольшом участке, но и за счет отравления поверхности почвы продуктами жизнедеятельности животных, главным образом, нитратами. На тырлах в течение нескольких лет произрастание высших сосудистых растений невозможно до тех пор, пока не произойдет частичное выветривание и смывание вредных для жизни веществ.

Относительное восстановление естественной растительности на месте стоянок скота происходит в течении ряда лет в результате последовательной смены стадий экологической сукцессии. Различные стадии зарастания тырл можно наблюдать по всему Киргизскому Алатау – от пионерных группировок сорняков до естественных фитоценозов со следами перевыпаса. В зависимости от конкретных эколого-географических условий набор пионеров зарастания тырл может быть различным.

В условиях высокогорий ущелья Каракыстак зарастающие тырла имеют проективное покрытие от 70 до 100 %. Отдельные тырловые участки представлены в основном двумя видами – *Veronica argute-serrata* Regel et Schmalh. (образующую «ковровое покрытие») и отдельными особями или группировками роскошных экземпляров *Potentilla asiatica* (Th. Wolf) Juz.

На участках последующих стадий восстановления растительность представлена уже большим количеством видов: добавляются мятлик луговой – *Poa alpina* L., пастушья сумка – *Capsella bursa pastoris* L., зопник горолюбивый – *Phlomis oreophila* Kar. et Kir., асперуга простертая – *Asperugo procumbens* L., лютик Альберта – *Ranunculus alberti* Regel et Schmalh., глухая крапива – *Lamium album* L., марь белая – *Chenopodium album* L., одуванчик джунгарский – *Taraxacum songoricum* Schischk., горец птичий – *Polygonum aviculare* L. Таким образом, состав рудеральных видов может служить показателем возраста зарастания тырла.

Количество видов растений в тырловом сообществе колеблется по годам. Нами в 2015 г. выявлено всего 12 видов, тогда как на условно-коренном участке зарегистрировано около 20, составляющих луговую растительность по северному склону (N42°39'22.4» E073°01'04.1»; высота 2827 м над ур. м.). Встречаются тырловые участки, заросшие всего одним видом – пустырником *Leonurus turkestanica* с проективным покрытием до 80–90 %.

На высоте около 2500 м в долине ручья, впадающего в р. Каракыстак, располагаются жилые постройки и фермы, стоянки скота – овец, лошадей и коров. Ложбина долины полностью выбита скотом. Западный склон порос полынью – эстрагоном и образует вторичное сообщество, представляющее собой одну из стадий пастбищной дигрессии. Полынь-эстрагон с покрытием 30% создает темно-зеленый аспект на светло-буrom фоне сезонно выгоревших горных степей. Количество видов в сообществе – 10. Видовой состав обеднен в 2–3 раза и 40 % его составляют виды рудеральной флоры с эффектом доминирования.

На данном участке наблюдается террасирование и тропинчатость склонов как результат пастбищного сбоя.

Прочно господствует на отдельных участках перевыпаса ценопопуляции дескурайнии Софии (*Descurania sophia*) и ярутки полевой (*Thlaspi arvense*), образующие отдельные фитоценозы.

Долина реки Каракыстак (верховье), так называемый «верхний Каракыстак», – довольно посещаемое и привлекательное место для любителей охоты. В результате создается сеть временных нерегламентированных дорожных маршрутов для проникновения на новые недоступные участки в объезд имеющихся, что наносит урон почвенно-растительному покрову (дорожная дигрессия).

Вследствие интенсивной эксплуатации (особенно за последние 10–15 лет) изменился ландшафт ущелья Мерке. В предыдущие 80–90 годы в ущелье практически было только одно строение – это санаторий «Мерке», недалеко от него располагались неорганизованные лечебные ванны для желающих лечиться в радоновых источниках, а также здания ГЭС-1,2. В настоящее время почти на протяжении 8–10 км расположились частные домостроения, магазинчики, гостиницы, кафе, частные домики и т.д. Строительство бурно продолжается. Строительный мусор в лучшем случае утилизируется на своей территории, в худшем – вывозится вглубь ущелья. Некоторые территории на несколько километров огорожены и не доступны. Земли распроданы и отданы в аренду частным собственникам, которые и ведут себя соответственно, т.е. хозяевами. Ко всем участкам подведены коммуникации жизнеобеспечения (свет, вода), но единой канализационной системы не существует. Промежуточные территории между строениями заняты неорганизованными «зонами отдыха», соответственно совершенно не оборудованные для отдыха и для утилизации бытового мусора. Отдыхающие и туристы сопровождают свой отдых приготовлением пищи на огне – разводят костры, что представляет опасность в виде возможных пожаров. Естественно, все это преобразует ландшафт ущелья.

В настоящее время селитебная нагрузка увеличилась почти вдвое. Кроме построек частных владельцев, в ущелье установлена погранзаезда со всеми военными коммуникациями, дополнительными площадями для прохождения учений и специальными ограждениями, препятствиями (искусственные насыпи камня и щебня).

Целостность ущелья нарушает водовод постройки 60 годов прошлого столетия, протянувшийся на значительное расстояние вглубь ущелья, местами он оголен, местами полностью разрушен, заменен участками оголённых труб.

Обследуемая территория ущелья реки Каракыстак также за последние годы претерпела изменения. Все те же «дворцовые» постройки при въезде в ущелье, частные дома отдыха, разрешающие посещение территории за определенную плату. Проложены новые дороги уже по склонам ущелья для объезда строительных объектов. Все устье ущелья перегорожено и огорожено неприглядным забором на несколько киломе-

тров. На этой территории в 100 га выкуплено здание бывшей ГЭС, перестроено, а участок поймы засажен садом.

По всей длине от плотины тянутся параллельно два водовода – один старый открытый, бетонированный и параллельно ему проложили огромную металлическую трубу диаметром около метра. Через эту двойную преграду (водовод-трубу) из-за ее огромных размеров невозможен переход с одного склона на другой ни животным на водопой, ни людям к реке в пойме. Вся территория захлавлена бытовыми и пищевыми отходами. Следы кострищ, порубок видны повсюду.

Красочный ландшафт ущелья р. Мерке, богатство растительного покрова, а также доступность территории обуславливают массовое неорганизованное посещение ущелья туристами и группами отдыхающих санатория, а также большим количеством людей из близлежащих сел, что создает большую нагрузку на растительной и почвенный покровы. В весеннее время – это сбор красивоцветущих видов на букеты из тюльпанов, крокусов и других. В летнее время – сбор корней, плодов и целых растений в качестве лекарственного сырья, а также необоснованное массовое посещение так называемой пещеры (на самом деле отработанная штольня) в ущелье реки Мерке. А ведь это место (пещера) расположена в уникальном месте. Здесь произрастает Каркас кавказский – *Celtis caucasica* Willd. – редкий, реликтовый вид древнесредиземноморской субтропической флоры эпохи палеогена, доминант особого флороцено типа – шибляка. Подтверждением тому может служить наличие представителей злаков, нередко доминирующих в южных степях и ксерофильных редколесьях, таких как *Elytrigia trichophora*, *Botriochloa ischaemum*, *Poa bulbosa*, *Phleum paniculatum* и др. Примером петрофитного разнотравья спутников каркаса служат *Rheum maximowiczii*, *Campanula alberti*, виды рода *Eremurus*. Самой большой экологической опасностью для сухих сообществ каркаса надо отнести лесные пожары. Вместе с тем, при неумеренном выпасе и туристической рекреации имеет место инвазия сорных элементов, таких как однолетние крестоцветные (*Camelina*, *Thlaspi*) и др.

Таким образом, практически по всей обследованной территории под влиянием антропогенных факторов почвенно-растительный покров подвергся различной степени трансформации. Выявлены основные типы антропогенных нарушений и места их локализации на территории ущелий Мерке и Каракыстак.

Проведенные исследования ущелий рек Мерке и Каракыстак в их пойменной части, где идет интенсивное строительство объектов, позволили выделить виды растений, активно расселяющихся и натурализующихся в нарушенных местообитаниях обоих ущелий: конопля посевная – *Cannabis sativa* L., крапива двудомная – *Urtica dioica* L., клен ясенелистный – *Acer negundo* L., недотрога мелкоцветковая – *Impatiens parviflora* L., повилика европейская – *Cuscuta europaea* L., остица простертая – *Asperugo procumbens* L., осот полевой – *Sonchus arvensis* L., дурнишник обыкновенный – *Xanthium strumarium* L., цикорий обыкновенный – *Cichorium intybus* L., горчак южный – *Acroptilon australe* Iljin, горчак ползучий – *Acroptilon repens* (L.) DC., *Cirsium vulgare* (Savi) Jen., василек растопыренный – *Centaurea squarrosa* Willd., горец птичий – *Polygonum aviculare* L., татарник колючий – *Onopordon acanthium* L.

Благодарности. Результаты, представленные в настоящей публикации, получены в рамках реализации грантового проекта МОН РК «Выявление корреляции видового состава флоры Киргизского Алатау в зависимости от антропогенной нагрузки».

ЛИТЕРАТУРА

- Шульц С. С. Анализ новейшей тектоники и рельеф Тянь-Шаня. – М.: ОГИЗ, 1948. – 223 с.
- Рубцов Н. И. Флора Северного Тянь-Шаня и ее географические связи // Бот. журн., 1956. – Т. 41, №1. – С. 23–42.
- Шлыгин А. Е. Основные черты геологического строения // Геология СССР. – М.: Недра, 1971. – Т. 40, кн. 1. – С. 23–29.
- Никитина Е. В. Флора и растительность пастбищ и сенокосов хребта Киргизский Алатау. – Фрунзе: Илим, 1962. – 284 с.
- Стогова Л. Л. Восстановление растительности высокогорных пастбищ в условиях изменившейся социально-экономической ситуации // Трансформация природных экосистем и их компонентов при опустынивании – Алматы, 1999. – С. 105–108.

УДК 581.93(235.216.3)

К видовому составу флоры ущелий Мерке и Каракыстак западной части Кыргызского Алатау

The species composition of the flora of the Merke and Karakystak gorges of the western part of the Kyrgyz Alatau

Н. В. Нелина, Г. М. Кудабаяева, С. К. Мухтубаяева, Б. К. Билибаева

N. V. Nelina, G. M. Kudabayeva, S. K. Mukhtubayeva, B. K. Bilibayeva

Институт ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК, 050040, Республика Казахстан, г. Алматы ул. Тимирязева 36 Д
E-mail: kgm_anita@mail.ru; mukhtubayeva@mail.ru; botik_86@mail.ru

Реферат. В статье представлен видовой состав двух ущелий Мерке и Каракыстак. Несмотря на географическую близость этих территорий Кыргызского Алатау, видовой состав флор имеет некоторые отличия не только в количественном выражении, но в таксономическом составе. Число видов общих для ущ. Мерке и Каракыстак – 72 из 44 семейств и 128 родов.

Summary. The species composition of the Merke and Karakystak gorges is presented in this article. Despite the geographical proximity of these territories of the Kyrgyz Alatau, the species composition has some differences, not only in quantitative expression, but in the taxonomic composition. The number of species which are common both for the Merke and Karakystak is presented by 72 species of 44 families and 128 genera.

Особенности географического положения Кыргызского Алатау, находящегося на стыке Центрального, Северного и Западного Тянь-Шаня, обуславливают специфичность его флоры и растительности (Никитина, 1962). Расположенные в западной (казахстанской) части хребта ущелья рек Мерке и Каракыстак наиболее интересны в ботаническом отношении и богаты по флористическому составу. Однако активное комплексное освоение территории (техногенные нарушения, пастбищная деградация, дорожная дигрессия, загрязнение отходами строительства, эрозия и дифляция почв, нерегламентированное использование в качестве зоны отдыха) оказывают крайне негативное влияние на состояние почвенно-растительного покрова.

Приводимый в данной статье список видов ущелий Мерке и Каракыстак составлен на основании собственных сборов гербарного материала и экспедиционных сборов последних лет.

Совокупный состав флоры ущелий рек Мерке и Каракыстак представлен 548 видами 298 родами 82 семействами (рис. 1), что составляет третью часть всей флоры западной оконечности Кыргызского Алатау, насчитывающего около 1500 видов.

Состав флоры ущелий рек Мерке и Каракыстак представлен следующими таксонами (для каждого вида указывается ущелье, в котором он был отмечен, где М. – виды, отмеченные в ущелье Мерке; К. – виды, представленные в ущелье Каракыстак; М., К. – виды, встречающиеся в обоих ущельях):

Aceraceae: *Acer semenovii* Regel et Herd. (М., К), *A. negundo* L. (М.)

Alliaceae: *Allium carolinianum* DC. (М.), *A. barzschewskii* Lypsky (М.), *A. coeruleum* Pall. (М.), *A. hymenorrhizum* Ledeb. (М.), *A. karataviense* Regel (М.), *A. atosaguineum* Schrenk (М., К), *A. leptomorphum* Vved. (М.), *A. dasyphyllum* Vved. (М.).

Amaranthaceae: *Amaranthus retroflexus* L. (К.)

Anacardiaceae: *Pistacia vera* L. (К.)

Apiaceae: *Conioselinum tataricum* Hoffm. (М.), *Eryngium karatavicum* Iljin (К.), *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm. (М., К.), *Aegopodium alpestre* Ledeb. (М.), *A. tatschikorum* Schischk. (М.), *Bupleurum aureum* Fisch. (М.), *B. longifolium* L. (М., К.), *B. rosulare* Korov. ex Pimen. et Sdobnina (М.), *Carum carvi* L. (М.), *Angelica deccurens* (Ledeb.) B.Fedtsch. (М., К.), *Pachypleurum alpinum* Ledeb. (К.), *Bunium setaceum* (Schrenk) H. Wolff (М.), *Seseli mucronatum* (Schrenk) M. Pimen. et Sdobnina (М.), *Ferula akitschkensis* B. Fedtsch. (М.), *F. dissecta* (Ledeb.) Ledeb. (М., К.), *Daucus carota* L. (М.), *Hymenolyma bupleuroides* (Schrenk) Korov. (М., К.), *Scandix stel-*

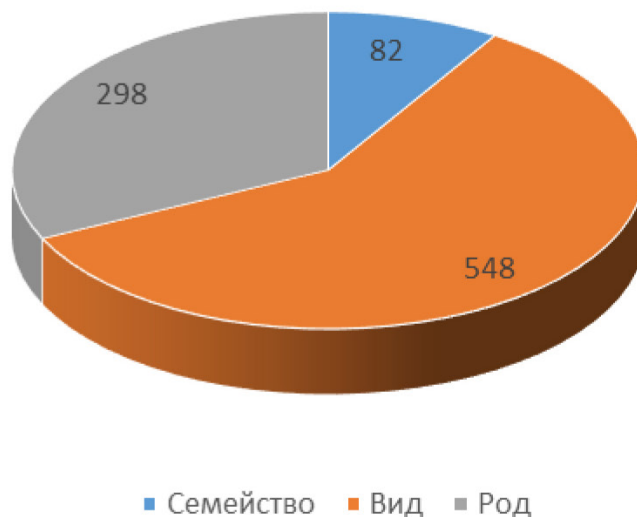


Рис. 1. Таксономический состав флоры ущелий Мерке и Каракыстак (западная часть Киргизского Алатау).

lata Banks et Soland. (M., K.), *Schrenkia involucrata* Regel et Schmalh. (K.), *Pastinacopsis glacialis* Golosk. (M.), *Sclerotiaria pentaceros* Korov. (M.)

Аросунаеае: *Apocynum lancifolium* (Russan.) Roberd. (K.)

Аспарагаеае: *Asparagus persicus* Baker (M.)

Асподелаеае: *Eremurus tianschanicus* Pazij et Vved. (M.), *E. altaicus* (Pall.) Stev. (M., K), *E. cristatus* Vved. (M., K), *E. robustus* (Regel) Regel (M.)

Асплениаеае: *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. (M.), *A. ruta-muraria* L. (M.), *Ceterach officinarum* Willd. (M.)

Астераеае: *Achillea filipendulina* Lam. (M.), *A. millefolium* L. (M.), *Acroptilon australe* Iljin (M., K.), *A. repens* (L.) DC. (K.), *Ajania fastigiata* (C. Winkl.) Poljak., (K.), *Alchemilla vulgaris* L. (K.), *Arctium tomentosum* Mill. (M., K.), *Artemisia absinthium* L. (M.), *A. borotalensis* Poljak. (K.), *A. dracunculus* L. (M., K.), *A. gmelinii* Web. (M.), *A. juncea* Kar. et Kir. (K.), *A. rupestris* L. (K.), *A. rutifolia* Steph. (M., K.), *A. santolinifolia* (Turcz. ex Pamp.) Krasch. (K.), *A. scoparia* Waldst. (K.), *A. serotina* Bunge (M., K.), *A. sublessingiana* Krasch. ex Poljak. (M., K.), *A. tianschanica* Krasch. (M., K.), *A. tournefortiana* Reichenb. (M.), *A. vulgaris* L. (M.), *Aster alpinus* L. (M.), *Centaurea ruthenica* Lam. (M., K.), *C. scabiosa* L. (M.), *C. squarrosa* Willd. (M., K.), *Cichorium intybus* L. (M., K.), *Cirsium arvense* (L.) Scop. (M.), *C. vulgare* (Savi) Ten. (M., K.), *Cousinia caespitosa* C. Winkl. (M., K.), *C. triflora* Schrenk (K.), *C. umbrosa* Bunge (K.), *Crepis reades* Schrenk (M.), *Crupina vulgaris* Kass. (K.), *Echinops chantavicus* Trautv. (M.), *Echinops ritro* L. (M., K.), *Erigeron eriocalyx* (Ledeb.) Vierh. (K.), *Filago arvensis* L. (M., K.), *Galinsoga parviflora* Cav. (K.), *Gnaphalium supinum* L. (M.), *Helichrysum maracandicum* M. Pop. ex Kirp. (M.), *Heteracia szovitsii* Fisch. et C. A. Mey. (M.), *Hieracium echioides* Lumn. (M.), *H. korshinskyi* Zahn (M.), *H. procerum* Fries (M.), *H. robustum* Fries (M.), *H. virosum* Pall. (M.), *Inula macrophylla* Kar. et Kir. (M., K.), *I. rhizocephala* Schrenk (K.), *Koelpinia linearis* Pall. (M., K.), *Krylovia limoniifolia* (Less.) Schischk. (M.), *Lactuca serriola* L. (M., K.), *Leontopodium ochroleucum* Beauverd (M., K.), *Ligularia alpigena* Pojark. (K.), *Onopordon acanthium* L. (M., K.), *Picris hieracioides* L. (M.), *Pyrethrum karelinii* Krasch. (K.), *Schmalhausenia nidulans* (Regel) Petrak (M., K.), *Scorzonera inconspicua* Lipsch. ex Pavl. (M.), *Senecio jacobaea* L. (M., K.), *Serratula alata-vica* C. A. Mey. (M.), *S. lyratifolia* Schrenk (M., K.), *Solidago virgaurea* L. (M., K.), *Tanacetum pseudoachillea* C. Winkl. (M.), *T. vulgare* L. (M.), *Taraxacum officinale* Wigg. (M., K.), *T. soongoricum* Schischk. (K.), *Tragopogon capitatus* S. Nikit. (M.), *Xanthium strumarium* L. (M., K.)

Атириаеае: *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. (M., K)

Бальсаминаеае: *Impatiens parviflora* DC. (M., K)

Берберидеаеае: *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. (M.), *B. integerrima* Bunge (M.), *B. oblonga* (Regel) C. K. Schneid. (K.)

Бетулаеае: *Betula tianschanica* Rupr. (M.), *B. pendula* Roth (M., K), *Populus nigra* L. (M., K), *P. talassica* Kom. (M., K)

Борагиниаеае: *Lithospermum officinale* L. (M., K.), *Buglossoides arvensis* (L.) Johnst. (M.), *Ulugbekia tschimganica* (B. Fedtsch.) Zak. (M.), *Onosma gmelinii* Ledeb. (M.), *O. trachycarpa* Levin. (M.), *Myosotis sparsis-*

flora Mikan ex Pohl (M., K.), *M. asiatica* (Vestergren) Schischk. & Serg. (K.), *Heterocarum subsessile* Vatke (M.), *Lappula microcarpa* (Ledeb.) Guerke (M.) *Echium vulgare* L. (M.), *Rochelia cardiosepala* Bunge (M., K.), *Asperugo procumbens* L. (K.)

Brassicaceae: *Alyssum turkestanicum* Regel & Schmalh. (M., K), *A. desertorum* Stapf. (M., K), *Brassica juncea* (L.) Czern. (M., K), *Cardaria repens* (Schrenk) Tarm. (M., K), *C. draba* (L.) Desv. (M., K), *Crambe kotchyana* Boiss. (M., K), *Cardamine impatiens* L. (M.), *Camelina microcarpa* Andr. (M., K), *Chorispora sibirica* (L.) DC. (K.), *Draba nemorosa* L. (K.), *Descurainia sophia* (L.) Webb (M., K), *Rorippa palustris* (L.) Bess. (K.), *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth (M.), *S. loeseli* L. (M., K), *Erysimum flavum* (Georgi) Bobr. (M.), *Meniocus linifolius* (Steph.) DC. (M.), *Thlaspi arvense* L. (M.), *Th. perfoliata* L. (K.), *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (M., K), *Campyloptera carnea* (Banks et Soland.) Botsch. et Vved. (M.), *Conringia clavata* Boiss. (M.), *Arabidopsis pumila* (Steph.) N. Busch (M.)

Campanulaceae: *Campanula alberti* Trautv. (M.), *Codonopsis clematidea* (Schrenk) Clarke (M., K.)

Cannabaceae: *Cannabis ruderalis* Janisch. (M.), *Cannabis sativa* L. (M.), *Humulus lupulus* L. (M.)

Caprifoliaceae: *Abelia corymbosa* Regel et Schmalh. (M., K.), *Lonicera sumilatrix* Pojark. (M.), *L. cinerea* Pojark. (M.), *L. semenivii* Regel (M.), *L. hispida* Pall. (M.), *L. karelinii* Bunge (M.), *L. tatarica* L. (M., K.), *L. nummulariifolia* Jaub. et Spach. (K.), *L. microphylla* Willd. (M.)

Caryophyllaceae: *Stellaria neglecta* Weihe (M.), *S. peduncularis* Bunge (K.), *S. palustris* Retz. (M.), *Cerastium cerastoides* (L.) Britt. (M., K), *C. lithospermifolium* Fisch. (M.), *C. pusillum* Ser. (M.), *Minuartia kryloviana* Schischk. (M.), *M. verna* (L.) Hiern (K.), *Arenaria serpyllifolia* L. (M.), *Silene kuschakewiczii* Regel et Schmalh. (M.), *S. brahuica* Boiss. (M.), *S. incurvifolia* Kar. et Kir. (K.), *S. graminifolia* Otth (M., K), *S. guntensis* B. Fedtsch. (M.), *Pleconax conoidea* (L.) Sourkova (K.), *Melandrium apetalum* (L.) Fenzl (M.), *Oberna behen* (L.) Ikonn. (M.), *Petrorhagia alpina* (Habl.) P. W. Ball et Heywood (M.), *Dianthus soongoricus* Schischk. (M.), *D. hoeltzeri* C. Winkl. (M., K), *Herniaria glabra* L. (K.)

Celastraceae: *Euonymus semenovii* Regel et Herd. (M., K)

Celtidaceae: *Celtis caucasica* Willd. (M., K)

Chenopodiaceae: *Chenopodium hybridum* L. (M.), *Ch. album* L. (M., K), *Ch. prostratum* Bunge (K.), *Atriplex tatarica* L. (M.), *Kochia prostrata* (L.) Schrad. (K.)

Cistaceae: *Helianthemum songaricum* Schrenk (M.)

Convolvulaceae: *Convolvulus pseudocantabrica* Schrenk (M., K.), *C. hirsutus* Bieb. (M., K.) *C. arvensis* L. (M., K.), *C. lineatus* L. (M.), *C. subhirsutus* Regel et Schmalh. (K.), *Calystegia sepium* (L.) R.Br. (M.)

Crassulaceae: *Rhodiola heterodonta* (Hook. fil. et Thoms.) Boriss. (M.), *Rh. kirilowii* (Regel) Maxim. (M.), *Rh. linearifolia* Boriss. (M., K), *Sedum ewersii* Ledeb. (M.), *S. alberti* Regel (M.), *Pseudosedum longidentatum* Boriss. (M.), *P. lieveni* (Ledeb.) Berger (K.), *Rosularia turkestanica* (Regel et C. Winkl.) Berger. (M.), *R. alpestris* (Kar. et Kir.) Boriss. (M.), *Clementsia semenovii* (Regel & Herd.) Boriss. (M., K)

Cucurbitaceae: *Bryonia alba* L. (M.)

Cupressaceae: *Juniperus sabina* L. (M.), *J. turkestanica* Kom. (M., K), *J. semiglobosa* Regel (M.), *J. pseudosabina* Fisch. et Mey. (M.)

Cuscutaceae: *Cuscuta epithimum* L. (M.), *C. monogyne* Vahl. (M.), *C. epilinum* Weihe (M.)

Cyperaceae: *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (M.), *Kobresia persica* Kuk. et Bornm. (M.), *K. humilis* (C.A.Mey. ex Trautv.) Serg. (M., K), *Carex polyphylla* Kar. et Kir. (M.), *C stenocarpa* Turcz. ex V. Krecz. (K.), *C. melanantha* C.A. Mey. (K.), *C. aneurocarpa* V. Krecz. (M.), *Carex turkestanica* Regel (M.)

Dipsacaceae: *Dipsacus azureus* Schrenk et Fisch. (K.)

Elaeagnaceae: *Hippophae rhamnoides* L. (M., K.)

Ephedraceae: *Ephedra intermedia* Schrenk et C.A. Mey. (M, K), *E. equisetina* Bunge (M, K)

Equisetaceae: *Equisetum ramosissimum* Desf. (M, K)

Euphorbaceae: *Euphorbia humifusa* Willd. (M.), *E. jaxartica* Prokh. (M., K), *E. pachyrrhiza* Kar. et Kir. (M., K), *E. falcata* L. (M.)

Fabaceae: *Medicago rigidula* (L.) All. (M., K), *M. minima* (L.) Grizeb. (M.), *M. sativa* L. (M., K), *M. falcata* L. (M.), *Melilotus officinalis* (L.) Pall. (M., K), *M. albus* Medik. (K.), *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. (K.), *G. glabra* L. (K.), *Alhagi kirghisorum* Schrenk (K.), *Lathyrus pratensis* L. (K.), *Trifolium repens* L. (M., K), *T. hybridum* L. (M., K), *Psoralea drupaceae* Bunge (M.), *Astragalus alpinus* L. (M.), *A. alatavicus* Kar. et Kir. (M.), *A. merkensis* R. Kom. et Kovalevsk. (M.), *Oxytropis immersa* (Baker.) Bunge (M.), *O. robusta* M. Pop. (M.), *Onobrychis tanaitica* Spreng (M.), *Vexibia alopecuroides* (L.) Yakovl. (K.), *Vicia tenuifolia* Roth (K.), *V. cracca* L. (M.)

- Fumariaceae: *Fumaria schleicheri* Soy. – Willem. (M., K), *Corydalis* sp. (M., K)
- Gentianaceae: *Gentiana barbata* Froel. (M.), *G. tianschanica* Rupr. (M.), *G. kaufmanniana* Regel et Schmalh. (M.), *G. algida* Pall. (M., K.), *G. olivieri* Griseb. (K.), *G. karelinii* Griseb. (M.)
- Geraniaceae: *Geranium divaricatum* Ehrh. (M., K), *G. collinum* Steph. (K.), *Erodium cicutarium* (L.) L Her. (M.)
- Grossulariaceae: *Ribes meyeri* Maxim. (M.), *R. janczewskii* Pojark (M., K), *R. saxatile* Pall. (M., K), *R. heterotrichum* C. A. Mey. (M.), *R. nigrum* L. (M.)
- Hypericaceae: *Hypericum scabrum* L. (M., K.), *H. hirsutum* L. (K.), *H. perforatum* L. (K.)
- Iridaceae: *Iris songarica* Schrenk (M.), *Juno orchioides* (Karr.) Vved. (M.), *Crocus alatavicus* Regel (M.)
- Ixioliriaceae: *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Herb. (M., K)
- Juglandaceae: *Juglans regia (fallax)* L. (M.)
- Juncaceae: *Juncus compressus* Jacq. (M.)
- Lamiaceae: *Leonurus turkestanicus* V. Krecz. et Kuprian. (M., K.), *Scutellaria popovii* Vved. (M.), *Nepe-ta cataria* L. (M., K.), *N. pannonica* L. (M., K.), *Mentha longifolia* (L.) Huds. (M.), *Dracocephalum integrifolium* Bunge (M.), *D. divesifolium* Rupr. (K.), *Eremostachys fetissovi* Regel (M., K.), *E. speciosa* Rupr. (M.), *Lagochilus tianschanicus* Pavl. (M.), *L. platycalyx* Schrenk et C. A. Mey. (M., K.), *Lamium album* L. (M.), *Marrubium vulgare* L. (K.), *Betonica foliosa* Rupr. (M., K.), *Phlomis oreophila* Kar. et Kir. (M., K.), *Salvia sclarea* L. (M., K.), *S. nemorosa* L. (K.) *S. deserta* Schang. (M., K.), *Siberitis montana* L. (K.), *Zizphora bungeana* Juz. (M., K.), *Z. clinopodioides* Lam. (K.), *Z. tenuior* L. (K.), *Antonina debilis* (Bunge) Vved. (M.), *Origanum vulgare* L. (M., K.), *O. ty-tanthum* Gontsch. (M.), *Thymus marschallianus* Willd. (M.), *Th. seravschanicum* Klok. (K.), *Lallemantia royleana* (Benth.) Benth. (K.)
- Liliaceae: *Gagea turkestanica* Pascher (M.), *Tulipa bifloriformis* Vved. (M.), *T. heterophylla* (Regel) Baker (K.), *T. kolpakowskiana* Regel (M.), *T. greigii* Regel (M., K), *T. zenaidae* Vved. (M.)
- Limoniaceae: *Limonium dichroanthum* (Rupr.) (K.), *Acanthalimon alatavicum* Bunge (K.)
- Linaceae: *Linum mesostylum* Juz. (M.)
- Lythraceae: *Lythrum salicaria* L. (M.)
- Malvaceae: *Alcea nudiflora* (Lindl.) Boiss. (M., K), *M. neglecta* Wallr. (M.), *M. pusilla* Smith (M.)
- Moraceae: *Morus* sp. (M.)
- Onagraceae: *Epilobium nervosum* Boiss. et Buhse (K.), *E. tianschanicum* Pavl. (M.), *E. tetragonum* L. (M.), *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop. (M.)
- Ophioglossaceae: *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (M.)
- Orchidaceae: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (M.)
- Paeoniaceae: *Paeonia anomala* L. (M., K), *P. intermedia* C. A. Mey. (K.)
- Papaveraceae: *Glaucium fimbrilligerum* Boiss. (M., K), *Papaver litwinowii* Fedde ex Bornm. (M.), *P. cro-ceum* Ledeb. (M., K), *P. pavoninum* Schrenk (M.)
- Peganaceae: *Peganum harmala* L. (M., K.)
- Plantaginaceae: *Plantago major* L. (M., K.), *P. arachnoidea* Schrenk (K.), *P. lanceolata* L. (M., K.), *P. de-pressa* Willd. ex Schleht. (M.)
- Poaceae: *Achnatherum caragana* (Trin.) Nevski (K.), *Agrostis aponicas* Roth (M., K.) *Alopecurus pratensis* L. (M., K.), *Anisantha tectorum* (L.) Nevski (M., K.), *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng (M., K.), *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. (M., K), *B. sylvaticum* (Huds.) Beauv. (M.), *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (M.), *Bromus aponicas* Thunb. (M., K), *B. danthoniae* Trin. (M., K), *B. tectorum* L. (M.) *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (K.), *Dactylis glomerata* L. (K.), *Elymus drobovii* (Nevski) Tzvel. (M.), *E. tianschanigenus* Czer. (M., K), *Elytrigia rep-ens* (L.) Nevski (M., K), *E. trychophora* (Link) Nevski (M., K), *Eragrostis cilianensis* All. Vign. – Lut. (K.), *Festuca gigantea* (L.) Vill. (M.), *F. kryloviana* Reverd. (K.), *F. valesiaca* Caud. (M., K), *Helictotrichon altaicum* Tzvel. (K.), *H. hookeri* (Scribn.) Henr. (M.), *H. pubescens* (Huds.) Pilg. (M., K.), *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link (K.), *H. leporinum* Link (M.), *Koeleria cristata* (L.) Pers. (M., K.), *Melica altissima* L. (M.), *M. inaequiglumis* Boiss. (M.), *M. jacquemontii* Decne. (M.), *M. transsilvanica* Schur (M., K.), *Milium effusum* L. (M.), *Phalaroides arundina-cea* (L.) Rauschert (M.), *Phleum alpinum* L. (M., K.), *P. paniculatum* Huds. (M., K.), *P. phleoides* (L.) Karst. (M.), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (M.), *Piptatherum vicarium* (Grig.) Roshev. (M., K.), *Poa alpine* L. (M., K), *P. annua* L. (K.), *P. bulbosa* L. (M., K), *P. litwinowiana* Ovcz. (M.), *P. nemoralis* L. (K.), *P. pratensis* L. (M., K), *P. relaxa* Ovcz. (K.), *P. sibirica* Roshev. (M.), *P. stepposa* (Kryl.) Roshev. (M.), *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf. (M.), *Sclerochloa dura* (L.) Beauv. (M.), *Setaria glauca* (L.) Beauv. (M., K.), *S. viridis* (L.) Beauv. (M.), *Stipa ca-*

pillata L. (M., K.), *S. caucasica* Schmalh. (M.), *S. kirghisorum* P. Smirn. (M., K.), *S. lessingiana* Trin. & Rupr. (K.), *S. orientalis* Trin. (K.), *Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski (M., K), *Trisetum altaicum* Roshev. (M.), *T. spicatum* (L.) K. Richt. (K.)

Polygalaceae: *Polygala hybrida* DC. (M.)

Polygonaceae: *Oxyria digyna* (L.) Hill. (M.), *Rumex crispus* L. (M., K), *R. aquaticus* L. (M.), *R. acetosa* L. (K.), *R. tianshanicus* Losinsk. (M.), *Rheum wittrockii* Lundstr. (M.), *Rh. maximowiczii* Losinsk. (M., K), *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch (M., K), *A. virgate* (Regel) Krasn. (K.), *A. laetevirens* (Ledeb.) Jaub. (K.), *A. pyrifolia* Bunge (M., K), *Polygonium aviculare* L. (M., K), *P. polycnemoides* Jaub. et Spach (M., K), *P. patulum* Bieb. (M., K), *P. viviparum* L. (K.), *P. alpinum* All. (M., K), *P. songaricum* Schrenk (M.), *P. nitens* (Fisch. et Mey.) V. Petrov (M., K), *Koenigia islandica* L. (M.)

Polypodiaceae: *Polypodium vulgare* L.

Primulaceae: *Primula algida* Adams (M., K.), *Androsace lehmanniana* Spreng. (M.), *A. lactiflora* Pall. (K.), *A. maxima* L. (K.), *Anagallis arvensis* L. (M.), *A. foemina* Mill. (M.)

Ranunculaceae: *Trollius altaicus* C. A. Mey. (M., K), *T. dschungaricus* Regel (M., K), *Shibateranthis longistipitata* (Regel) Hakai (M.), *Delphinium dasyanthum* Kar. et Kir. (M.), *D. longipedunculatum* Regel et Schmalh. (M.), *D. barbarum* Bunge (M.), *Adonis chrysocyathus* Hook. fil. et Thoms. (M.), *Aconitum leucostomum* Worosch. (M.), *A. rotundifolium* Kar. et Kir. (K.), *Anemone gortschakowii* Kar. et Kir. (M.), *Clematis songarica* Bunge (M., K), *C. glauca* Willd. (M.), *C. orientalis* L. (M., K), *Ceratocephalus testiculatus* (Crantz) Bess. (M., K), *Pulsatilla campanella* Fisch. (K.), *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge (M.), *Ranunculus altaicus* Laxm. (M., K), *R. regelianus* Ovcz. (M.), *Ranunculus alberti* Regel et Schmalh. (M., K), *Thalictrum collinum* Wallr. (M.) *Th. isopyroides* C. A. Mey. (M., K), *Th. minus* L. (M.)

Rhamnaceae: *Rhamnus cathartica* L. (M.), *Fragula alnus* Mill. (K.)

Rosaceae: *Spiraea lasiocarpa* Kat. et Kir. (M.), *S. hipericifolia* L. (M., K), *S. pilosa* Franch. (M., K), *Cotoneaster megalocarpa* M. Pop. (M., K), *C. olygantha* Pojark. (M.), *C. multiflora* Bunge (M.), *C. suavis* Pojark. (K.), *C. allochroa* Pojak. (M.), *C. uniflorus* Bunge (M.), *Armeniaca vulgaris* Lam. (M.), *Pyrus regelii* Rehder (M.), *P. communis* Rehd. (K.), *Hulthemia persica* (Michx. ex Juss.) Bornm. (K.), *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem. (M., K), *Sorbus tianschanica* Rupr. (M.), *Crataegus korolkowii* L. (M., K), *C. songorica* C. Koch (M.), *C. turkestanica* Pojark. (M., K), *Rubus saxatilis* L. (M., K), *R. idaeus* L. (M., K), *R. caesius* L. (M., K), *Potentilla orientalis* Juz. (M., K), *P. multifida* L. (M., K), *P. hololeuca* Boiss. ex Lehm. (M., K), *P. nivea* L. (K.), *P. impolita* Wahlenb. (M.), *P. gelida* C.A. Mey. (K.), *P. pamiroalaica* Juz. (M., K), *P. recta* L. (M., K), *P. reptans* L. (M.), *P. sericea* L. (K.), *P. asiatica* (Th. Wolf) Juz. (K.), *Geum urbanum* L. (M., K), *Poterium polygamum* Waldst. & Kit. (M., K), *Alchemilla sibirica* Zam. (M.), *A. cyrtopleura* Juz. (M.), *Sanguisorba alpina* Bunge (M.), *Rosa alberti* Regel (M.), *R. beggeriana* Schrenk (M., K), *R. fedtschenkoana* Regel (M.), *R. platyacantha* Schrenk (M., K), *R. laxa* Retz. (K.), *R. spinosissima* L. (M., K), *Prunus sogdiana* Vass. (K.), *Cerasus tianschanica* Pojark. (M., K)

Rubiaceae: *Callipeltis cucularis* (Jusl.) DC. (M.), *Galium aparine* L. (M.), *G. verum* L. (M., K.), *G. spurium* L. (M., K.), *G. tenuissimum* Bieb. (M., K.)

Rutaceae: *Haplophyllum latifolium* Kar. et Kir. (M.), *H. perfoliatum* Kar. et Kir. (M., K)

Salicaceae: *Salix cinerea* L. (M., K), *S. pycnostachya* Andress. (M., K), *S. triandra* L. (M., K), *S. alba* L. (M., K)

Sambucaceae: *Sambucus racemosa* L. (K.)

Saxifragaceae: *Saxifraga hirculus* L. (M.), *S. aberti* Regel et Schmalh. (M.), *Saxifraga sibirica* L. (M.)

Scrophulariaceae: *Verbascum songoricum* Schrenk (M.), *V. blattaria* L. (K.), *Euphrasia peduncularis* Juz. (M.), *Linaria trasiliensis* Kuprian. (M., K.), *Linaria popovii* Kuprian. (M.), *Dodartia orientalis* L. (M., K.), *Scrophularia altaica* Murr. (M.), *S. nodosa* L. (M.), *Scrophularia kirilloviana* Schischk. (K.), *Silene incurvifolia* Kar. et Kir. (M., K.), *Veronica serpyllifolia* L. (M.), *V. spuria* L. (M.), *V. porphyriana* Pavl. (M., K.), *V. polita* Fries (M.), *V. verana* L. (M., K.), *V. anagallis-aquatica* L. (M.), *V. beccabunga* L. (M.), *Pedicularis dolichorrhiza* Schrenk (M.), *P. rhinanthoides* Schrenk (K.)

Solanaceae: *Solanum kitagawae* Schonbek-Temesy (*S. dulcamara* L.) (M.)

Tamaricaceae: *Tamarix arceuthoides* Bunge (K.), *Myricaria alopecuroides* Schrenk (K.)

Thymelaeaceae: *Diarthron vesiculosum* C.A. Mey. (K.)

Typhaceae: *Typha latifolia* L. (M.), *T. laxmannii* Lepech. (M.)

Ulmaceae: *Ulmus laevis* Pall. (M., K), *Ulmus pumila* L. (M., K)

Urticaceae: *Urtica dioica* L. (M., K), *Parietaria serbica* Panc. (M., K), *P. micrantha* Ledeb. (M., K)

Valerianaceae: *Patrinia intermedia* (Horn.) Roem. et Schult. (M., K.), *Valerianella plagiostephana* Fisch. et C. A. Mey. (M.)

Viburnaceae: *Viburnum opulus* L. (M.)

Violaceae: *Viola rupestris* F.W. Schmidt. (M., K.), *Viola altaica* Ker.-Gawl. (M.)

Таким образом, в ущелье реки Мерке выявлено 445 видов из 75 семейств и 263 родов (рис. 2). Их составляют следующие основные таксономические группы: голосеменные – 13 видов (3 %) и покрытосеменные – 432 вида (97 %).

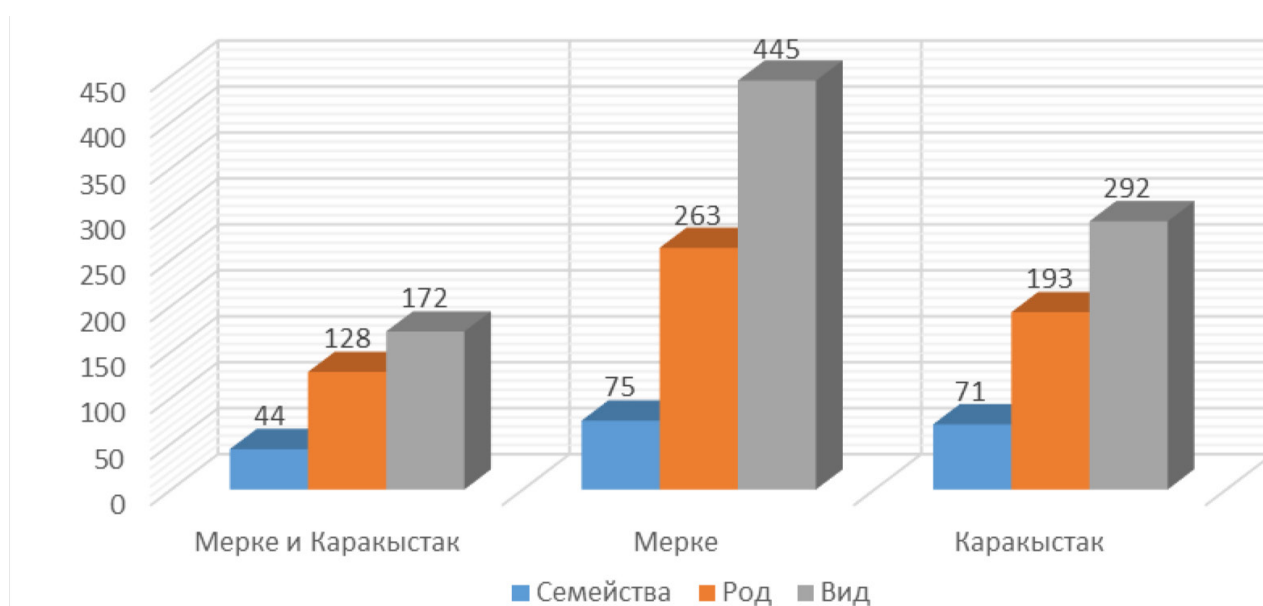


Рис. 2. Количественный состав видов и родов ущелий Мерке и Каракыстак, а также число общих для них таксономических групп.

Анализ систематической структуры флоры ущелья Мерке свидетельствует, что первая десятка семейств включает 255 видов, что составляет 57 % от общего числа видов. Самое крупное семейство *Asteraceae* (51 вид или 11 %), которое является и самым много родовым. Далее следуют семейства *Poaceae* (47 видов; 10,3 %) с 28 родами; *Rosaceae* (36; 7,9 %) – 15 родов; *Lamiaceae* (20; 4,3 %) – 16 родов. По числу видов оказались равными семейства *Apiaceae*, *Brassicaceae*, *Ranunculaceae* (18; 3,9 %). У первых двух число родов одинаковое – 14, а у последнего – 11. Имеют одинаковое число видов семейства *Fabaceae* и *Scrophulariaceae* (16; 3,5 %) с 9 и 8 родами соответственно. А также семейство *Caryophyllaceae* (15; 3,2 %) с 9 родами.

Систематический состав флоры ущелья Каракыстак представлен общим количеством видов – 292, 193 родами и 71 семейством (рис. 2). Основные таксономические группы: голосеменные – 5 видов (2 %), а покрытосеменные – 287 видов (98 %). Самыми крупными семействами, как и флоре Мерке, являются *Asteraceae* (42 вида; 14,3 %; 26 родов), *Poaceae* (36 видов, 12,3 %; 22 рода), *Rosaceae* (29 видов; 9,9 %, 15 родов), *Lamiaceae* (19 видов; 6,5 %; 15 родов). Далее следует семейство *Brassicaceae* (14 видов; 4,7 %; 12 родов), *Polygonaceae* (13 видов; 4,4 %; 5 родов). Одинаковое число видов имеют семейства *Ranunculaceae* и *Apiaceae* (9 видов; 3 %; 9 и 6 родов соответственно). Далее следует семейство *Scrophulariaceae* (8 видов; 2,7 %; 7 родов). Первая десятка семейств включает 195 видов, что составляет 66 % от всего видового состава ущелья Каракыстак.

Таким образом, относительная географическая близость расположения ущелий Мерке и Каракыстак обуславливают сходность сложения таксономического состава. В семейственном спектре для первых 4 семейств иерархическая последовательность расположения аналогична: *Asteraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Lamiaceae*. Для последующих семейств порядок расположения несколько нарушается.

Флора ущ. Каракыстак представлена несколько меньшим видовым составом (292 вида), тогда как флора ущ. Мерке имеет значительно большее количество видов – 445. Однако процентное участие видов первой десятки в сложении флоры ущ. Каракыстак значительно выше (66 %), чем во флоре ущ. Мерке

(57 %). Естественно, что и процентный вес участия отдельных семейств в сложении флоры ущелий разный. Если доля участия сем. Asteraceae во флоре ущ. Каракыстак равна 14,3 %, то во флоре ущ. Мерке составляет 11 %; Poaceae – 12,3 и 10,3 % соответственно; Rosaceae – 9,9 и 7,9 %; Lamiaceae – 6,5 и 4,3 %. Однако в ущ. Мерке заметна доля участия семейств Apiaceae, Brassicaceae, Ranunculaceae – по 3,9 %, тогда как во флоре ущ. Каракыстак эти семейства имеют более низкий процент участия.

Число видов общих для этих двух ущелий Мерке и Каракыстак насчитывает 72 вида из 44 семейств и 128 родов.

Результаты, представленные в настоящей публикации, получены в рамках реализации грантового проекта МОН РК «Выявление корреляции видового состава флоры Киргизского Алатау в зависимости от антропогенной нагрузки».

ЛИТЕРАТУРА

Никитина Е. В. Флора и растительность пастбищ и сенокосов хребта Киргизский Алатау. – Фрунзе: Илим, 1962. – 284 с.

УДК 528.29(571.54)

Предварительные данные о лишайнобиоте Тункинского национального парка Preliminary data about lichen biota of Tunkinskiy national park

Т. М. Харпухаева

T. M. Kharpukhaeva

ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, ул. Сахьяновой, 6, г. Улан-Удэ, Республика Бурятия
E-mail: takhar@mail.ru

Реферат. По предварительным данным для Тункинского национального парка приводится 180 видов лишайников. Первые сведения о лишайниках Тункинского района приведены А. А. Еленкиным (Еленкин, 1902). В Красную книгу Республики Бурятия (2013) занесены 14 видов, из них в Красную книгу РФ (2008) – 10. Только в Тункинском национальном парке обнаружены виды *Sticta limbata* (Sm.) Ach., *Scoliciosporum perpusillum* J. Lahm ex Körb., *Coenogonium pineti* (Ach.) Lücking & Lumbsch.

Summary. As a preliminary data, 180 lichen species are reported for Tunkinskiy national park. The first record of lichens from Tunkinskiy district was made by A.A. Elenkin (1902). Fourteen lichen species are included to the Red List of Buryatia (2013), and 10 of them also included to the Red List of Russian Federation (2008). Three species (*Sticta limbata* (Sm.) Ach., *Scoliciosporum perpusillum* J. Lahm ex Körb., *Coenogonium pineti* (Ach.) Lücking & Lumbsch) are new to Buryatia.

Тункинский национальный парк – первый в России опыт совмещения национального парка с границами всего административного района. Территория парка занимает Тункинскую долину и прилегающие к ней горные массивы Восточного Саяна и хребта Хамар-Дабан. Территория национального парка представляет собой горную местность с сильно пересеченным рельефом. Максимальная высота гор – 3491 метров над уровнем моря, минимальная – 668.

На всем протяжении с запада на восток Тункинскую впадину прорезает р. Иркут. Тункинская котловина является продолжением на запад Байкальской рифтовой зоны. Её длина с востока на запад составляет 190 км. С юга ограничена горами Хамар-Дабана и отрогами Хангарульского хребта, с севера – Тункинскими гольцами, с запада – юго-восточной цепью Большого Саяна. Разделена сужениями ложа реки Иркут на шесть отдельных впадин – Быстринскую, Торскую, собственно Тункинскую, Туранскую, Хойтогорскую и Мондинскую.

В 2014 г. были проведены исследования на хр. Тункинские гольцы, Восточный Саян (окрест. сел Монды, Тагархай (р. Бугатай), Аршан (р. Кынгарга)) и на хр. Хамар-Дабан (окрест. сел Зактуй, Торы (рч. Хэр-Горхон), Зун-Мурино (р. Зун-Мурэн) (рис.). А также присоединены сборы 2005 г. из дол. р. Большой Быстрой, хотя последняя не относится к Тункинскому району, но близка географически.

Первые сведения о лишайниках Тункинского района приведены А.А. Еленкиным (Еленкин, 1902), который собирал лишайники в окрестностях с. Нилова Пустынь и оз. Хубсугул. Отсылки на его сборы фигурируют в работах систематического характера (Голубкова, 1999). Ряд исследователей (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1999; Макрый, 2014) публиковали находки редких видов из окрестностях стационара СИФИБР СО РАН в дол. р. Маргасан, многие из этих данных отражены в Красной книге РБ (2013). Некоторые виды из окрест. с. Аршан опубликованы С. Э. Будаевой (1996). Всего в публикациях отражено более 50 видов.

Таким образом, предварительный список видов составил 180 лишайников, что не отражает богатства всей лишайнобиоты Тункинского р-на. Большинство обнаруженных видов относятся к голарктическим бореальным лишайникам, распространенных по всей территории Бурятии. В систематическом спектре ведущая роль принадлежит представителям семейств *Parmeliaceae* (40 видов), *Cladoniaceae* (33 вида), *Peltigeraceae* (14 видов).

В высокогорьях Восточного Саяна распространены лишайниковые тундры. На почве сообщества образуют *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal., *Bryocaulon divergens* (Ach.) Kärnefelt, *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer., *Cetraria odontella* (Ach.) Ach., *Asahinea chrysantha* (Tuck.) W.Culb. et C.Culb., *Vulpicida tilesii* (Ach.) J.-E. Mattson et Lai, *Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnefelt & Thell. На растительных остатках мож-

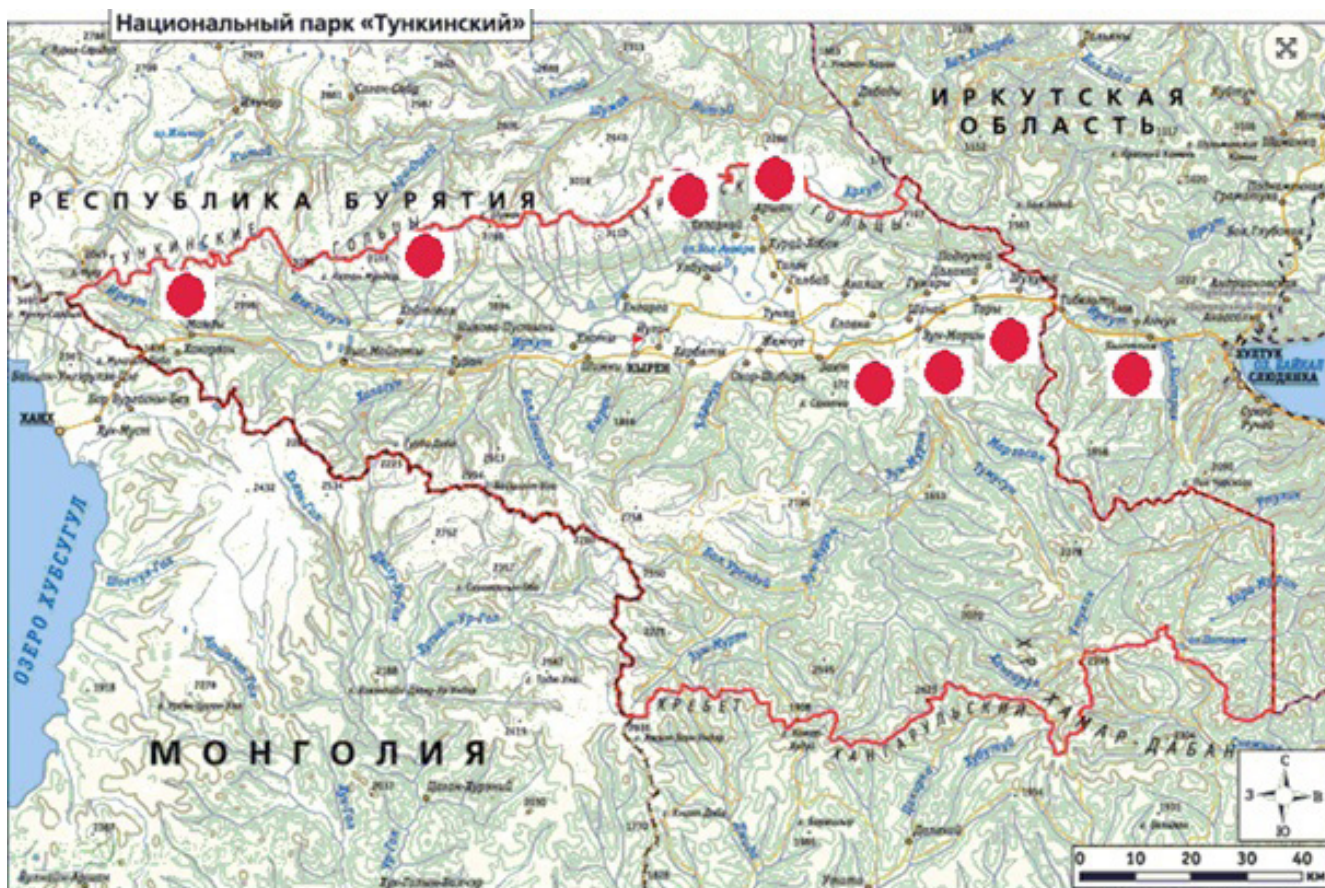


Рис. Тункинский национальный парк. Карта-схема.

но обнаружить *Pertusaria trochiscea* Norman., *Caloplaca ammiospila* (Wahlenb.) H. Olivier, *Rinodina turfacea* (Wahlenb.) Körb., *Lecidella wulfenii* (Hepp) Körb., *Epilichen scabrosus* (Ach.) Clem. ex Hafellner. На камнях обычны *Rhizocarpon alpicola* (Anzi) Rabenh., *Rh. badioatrum* (Flörke) Th. Fr., *Ophioparma ventosa* (L.) Norman, *Porpidia crustulata* (Ach.) Hertel & Knoph, *Acarospora nitrophila* H. Magn., *Brodoa intestiniformis* (Vill.) Goward, *Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale и многие другие.

На остепненных склонах преобладают эпилитные виды: *Anamylopsora pulcherrima* (Vain.) Timdal, *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman, *Xanthoparmelia stenophylla* (Ach.) Ahti & D. Hawksw. *X. conspersa* (Ehrh. ex Ach.) Hale, *Rhizoplaca chrysoleuca* (Sm.) Zopf, *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh., *Lecanora crustacea* (Savicz) Zahlbr.

В лесном поясе благодаря высотной поясности и котловинному эффекту наблюдается большое разнообразие фитоценозов: от гемибореальных сосновых остепненных лесов до горнотаежных светлохвойных лесов с лиственницей сибирской. В горных долинах встречаются темнохвойные леса из ели, кедра и пихты. Наиболее обычные лишайники: *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperorta*, *Melanelia olivacea*, *Tuckermannopsis ciliaris*, *Vulpicida pinastris*, *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, *Imshaugia aleurites*, *Usnea fragilescens* Hav. ex Lyng., *U. glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain., *U. lapponica* Vain., *Bryoria simplicior*, *Evernia mesomorpha*, *Lecanora symmicta*, которые встречаются на ветвях почти всех деревьев и кустарников. На основаниях стволов деревьев состав лишайников несколько другой – преобладают листоватые виды лишайников: *Vulpicida pinastris*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperorta* и эпигейные виды лишайников: *Cladonia coniocraea*, *C. cenotea*, *C. pyxidata*, *Lepraria cf. alpina* (Lesd.) Tretiach et Baruffo., *Peltigera collina* (Ach.) Schrad.

В таежных лесах на ветвях хвойных часто встречаются *Japewia tornöensis* (Nyl.) Tønberg, *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel, *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach., *L. pulicaris* (Pers.) Ach., *Rinodina laevigata* (Ach.) Malme, *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norm., *Nephromopsis laureri* (Kremp.) Kurok., *Nephroma helveticum* Ach., *N. isidiosum* (Nyl.) Gyeln., *Usnea cavernosa* Tuck., *U. dasypoga* (Ach.) Röhl. На ветвях елей обнаружены виды *Physciella melanchra* (Hue) Essl., *Physcia adscendens* H. Olivier, *Phaeophyscia pusilloides* (Zahlbr.) Essl., *Mela-*

nelixia albertana (Ahti) O. Blanco et al., *Xanthoria ulophyllodes* Räsänen. На валежнике часто встречаются *Chaenotheca chrysocephala* (Ach.) Th. Fr. *Xylographa parallela* (Ach.: Fr.) Behlen & Desberg.

Горные долины имеют собственный микроклимат – высокий уровень осадков и защищенность от холодных воздушных масс. Поэтому в таких долинах можно обнаружить многие неморальные виды: *Coccocarpia erythroxyli* (Spreng.) Swinscow et Krog (Макрый, 2003), *Coccocarpia palmicola* (Spreng.) Arv. et D. Galloway (Красная книга ..., 2013), *Nephromopsis komarovii* (Elenkin) J.C. Wei, *Pannaria conoplea* (Ach.) Bory, *Pyxine soreliata* (Ach.) Mont., *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. et C.F. Culb. и другие. Долина р. Маргасан может служить таким примером – микроклимат и разнообразие экотопов, в том числе скальные выступы, позволили обнаружить множество интересных и редких видов лишайников (*Phaeophyscia pyrrophora* (Poelt) D. D. Awasti et M. Joshi., *Leptogium asiaticum* P.M. Jørg., *L. hildenbrandii* (Garov.) Nyl., *Parmelina yalungana* (Zahlbr.) P. R. Nelson et Kepler.) (Макрый, 2002, 2008; Красная книга ..., 2013; Урбанавичюс И. Н., Урбанавичюс 1999а,б, 2000; Макрый 1999).

Только в Тункинском национальном парке обнаружены виды *Sticta limbata* (Sm.) Ach., *Scoliciosporum perpusillum* J. Lahm ex Körb. (Харпухаева, Урбанавичюс, 2015). Из окрест. с. Тагархай обнаружен вид *Coenogonium pineti* (Ach.) Lücking & Lumbsch (определение Л. Гагариной, БИН РАН).

В Красную книгу РБ (2013) занесены 14 видов: *Normandina pulchella* (Borrer) Nyl., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *L. retigera* (Bory) Trevis., *Nephromopsis komarovii*, *N. laureri* (Kremp.) Kurok., *Leptogium asiaticum*, *L. burnetii* C. W. Dodge, *L. hildenbrandii*, *Dendriscoaulon umhausense* (Auersw.) Degel., *Usnea longissima* Ach., *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog, *Pannaria conoplea*, *Pyxine soreliata*, *Phaeophyscia pyrrophora*, *Parmelina yalungana*, из них в Красную книгу РФ (2008) занесено 10 видов. Из числа этих видов можно выделить виды: *Parmelina yalungana*, *Leptogium asiaticum*, *Lobaria retigera*, которые в Байкальском регионе встречаются очень редко, ближайшие местонахождения – на хр. Хамар-Дабан.

Таким образом, даже по предварительным данным лишенобиота Тункинского национального парка представляется очень интересной и требует продолжения исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Будаева С. Э.** Лишайники лесов окрестностей курорта Аршан Тункинского национального парка // Состояние и проблемы особо охраняемых природных территорий Байкальского региона. – Улан-Удэ, 1996. – С. 95–97.
- Еленкин А. А.** Краткий предварительный отчет о споровых, собранных в Саянских горах летом 1902 г. // Известия Императорского С.-Петербургского Ботанического Сада. – СПб, 1902. – Вып. 2. – С. 218–220.
- Голубкова Н. С.** Виды рода *Mycobilimbia* Rehm. во флоре России // Новости сист. низш. раст. – СПб.: «Наука», 1999. – Т. 33. – С. 107–114.
- Красная книга Республики Бурятия. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 3-е изд. – Улан-Удэ: типография БНЦ СО РАН, 2013. – С. 355.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). Т. 2. – М.: Товарищество научных изданий, 2008. – 855 с.
- Макрый Т. В.** Род *Coccocarpia* Pers. в Байкальской Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы I Междунар. науч.-практ. конф. (23–25 августа, г. Барнаул). – Барнаул: АзБука, 2003. – С. 54–59.
- Макрый Т. В.** Лишайники рода *Sticta* (Lobariaceae) в России // Бот. журн., 2008. – Т. 93, № 2. – С. 304–316.
- Макрый Т. В.** Новый для России лишайник *Leptogium brebissonii* Mont. из Байкальской Сибири // Turczaninowia, 2002. – Т. 5, вып. 2. – С. 69–71.
- Макрый Т. В.** Мезофильные реликты в лишенофлоре Прибайкалья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: тезисы I Международной научно-практической конференции (26–28 ноября 2002 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2002. – С. 133.
- Урбанавичюс И. Н., Урбанавичюс Г. П.** Новые и редкие для Азии и России лишайники из Южного Прибайкалья // Бот. журн., 1999а. – Т. 84, № 7. – С. 129–133.
- Урбанавичюс И. Н., Урбанавичюс Г. П.** К флоре лишайников хребта Хамар-Дабан (южное Прибайкалье) // Новости систематики низших растений. – СПб.: Наука, 1999б. Т. 33. – С. 161–171.
- Урбанавичюс Г. П.** Ворсистые виды лишайников рода *Leptogium* (Ach.) Gray (Collematataceae, Ascomycota) в Сибири // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы II Российской науч. конфер. – Томск, 2000. – С. 147.
- Харпухаева Т. М., Урбанавичюс Г. П.** Находки новых и редких видов лишайников для Республики Бурятия // Бот. журн., 2015. – Т. 100, № 8. – С. 850–854.
- Макрый Т.** Lichenes from Baikal region (Siberia) new to Russia // Cryptogamie, Mycol., 1999. – Vol. 20 (4). – P. 329–334.

УДК 581.524/527:574(571.6)

Эволюция видов и ландшафтов как функция тектонических процессов и разномасштабной динамики климата

Evolution of species and landscapes as a function of tectonic processes and the different scale climate dynamics

В. М. Урусов¹, Л. И. Варченко²

V. M. Urusov, L. I. Varchenko

¹Дальневосточный федеральный университет, 690091, г. Владивосток, Океанский пр-т, 19. E-mail: semkin@mail.ru

²Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7

Реферат. Выявлена связь адаптивной и гибридогенной эволюции с морфоструктурным планом Земли, динамикой морфоструктур, тектоникой, зонами контакта глобального уровня, изоляцией и преимущественным выживанием новообразований, которые даже при грандиозном геологическом возрасте маркируют бывшие рефугиумы биоты.

Summary. Communication of adaptive and gibridogeny evolution with the morfostrukturny plan of Earth, dynamics morfostrukturny, tectonics, zones of contact of global level, isolation and a primary survival of new growths is revealed, which even at grandiose geological age mark former refugiuma of a biota.

Введение

Рассматривая узловые моменты эволюции флор и ландшафтов Дальнего Востока (Урусов, Врищ, Варченко, 2014), мы не могли не остановиться на роли зон контакта глобального уровня на макро- и микро-эволюционные процессы, зависящие не только от радиационного баланса, мозаики экотопов и общих характеристик макроклимата, химизма почвы и воздуха, напряжённости (стрессуемости) репродукционно-го процесса, механизмов популяционных волн, репродуктивной и физической изоляции (Урусов, Варченко, 2011) и географии эндемизма, обусловленной прежде всего положением древних высокогорий, древних и современных берегов морей и особо крупных водоёмов и водотоков.

Цель работы: очертить главные зоны видообразования и эндемизма и их связь с морфотектоникой «лика» Земли; оценить возможности и темп стрессуемой физиологии биоты высокогорий и побережья, подчеркнуть роль гибридообразования в системе стадиал-межстадиал.

Мы по-прежнему уверены в роли, даже ведущей роли разнопорядковых орографических комплексов (морфоструктур центрального типа, или МЦТ) Г. И. Худякова, А. П. Кулакова, С. М. Тащи (1980), А. П. Кулакова (1973, 1986) в результате адаптивной эволюции хотя бы потому, что они, во-первых, формируют надёжнейшую изоляцию новообразованных форм от родительских популяций хотя бы в процессе воздымания МЦТ в мезозое-кайнозое, во-вторых, обеспечивают надёжные пути расселения видов по воздымающимся горным системам или по краю аркто-монтанных пустынь, если идёт глобальное похолодание, по мостам суши, пульсирующим как из-за тектонических движений, так и при осыхании шельфа из-за колебания уровня Мирового океана, например, в ритме оледенений и межледниковий, в-третьих, формируют единства эволюционных процессов и их векторов хотя бы в зонах полярных Арктической и Антарктической МЦТ 1-го порядка, открытых Г. И. Худяковым (Худяков, 1988 и др.), основоположником геоморфологической школы Тихоокеанского института географии ДВО РАН, и МЦТ 1–2-го порядков Б. В. Ежова и В. Л. Андреева (1989). Это определяет главные черты и ареал Голарктического царства акад. А.Л. Тахтаджяна (1978) и структуру его флористических областей, усложнённую макропроцессами эволюции биоты в пределах МЦТ 2-го и 3-го порядков (Урусов, Врищ, Варченко, 2014) (рис. 1), что позволило нам существенно сдвинуть к северо-востоку границу Восточноазиатской флористической области и к северо-западу, северу и северо-востоку её Сахалино-Хоккайдской флористической провинции (рис. 2).

Материал и методика

Разделявший Лавразию и Гондвану в палеозое праокеан Тетис простирался от Атлантики до Тихого океана (570 – более 60 млн. л. н.). В палеогене и отчасти в неогене (67–30 млн. л. н.) северное побережье праокеана разделено поднятием хребтов Альпийско-Гималайского горного пояса, где разломы горных систем явились спусковым механизмом возникновения высокогорного эндмизма (Урусов, 1998), возраст которого мы неоднократно обсуждали (Урусов, 1988; Урусов, Лобанова, Варченко, 2007) хотя бы в связи с особой древностью пльоризональных эдификаторов в т. ч. из хвойных. Геологический возраст хвойных, уточнявшийся нами для ДВ в частности по палеоботаническим фототаблицам (т. е. ископаемым макрофоссилиям – работы Л. И. Фотьяновой, М. Я. Серовой, С. М. Тащи, А. Г. Аблаева, Н. Г. Мельникова, Г. М. Пименова) всерьёз анализировался до нас вовсе не автором блестящих обзоров англоязычных палеоботанических статей В. А. Красиловым (1977 и др.), а скорей только В. В. Татариновым (1992).

Для субрегиона юга Дальнего Востока России (ДВ) и сопредельных стран нами прослежено совпадение основных провинций флоры схемы акад. А. Л. Тахтаджяна (1978 и др.) и гигантских концентрических структур рельефа, открытых геоморфологической школой Тихоокеанского института географии ДВО РАН (Кулаков, 1986, 1998 и др.; Худяков, Кулаков, Тащи, 1980 и др.) и имеющих в т.ч. и более чем тысячекилометровые диаметры. В эпохи воздымания МЦТ их автохтонная биота более или менее интенсивно осваивает сопредельные территории, за миллионы лет продвигаясь и более чем на 1 тыс. км (рис. 3). Как в пределах гигантских морфоструктур 3-го порядка, так и в границах флористических провинций упрощение ландшафтов и экосистем и снижение биологического разнообразия наблюдается по направлению от периферии к центру даже в случае, если центры морфоструктур уже заняты окраинными морями, например, Охотским, Японским, Жёлтым. Однако на востоке и юго-востоке Азии это правило действует преимущественно

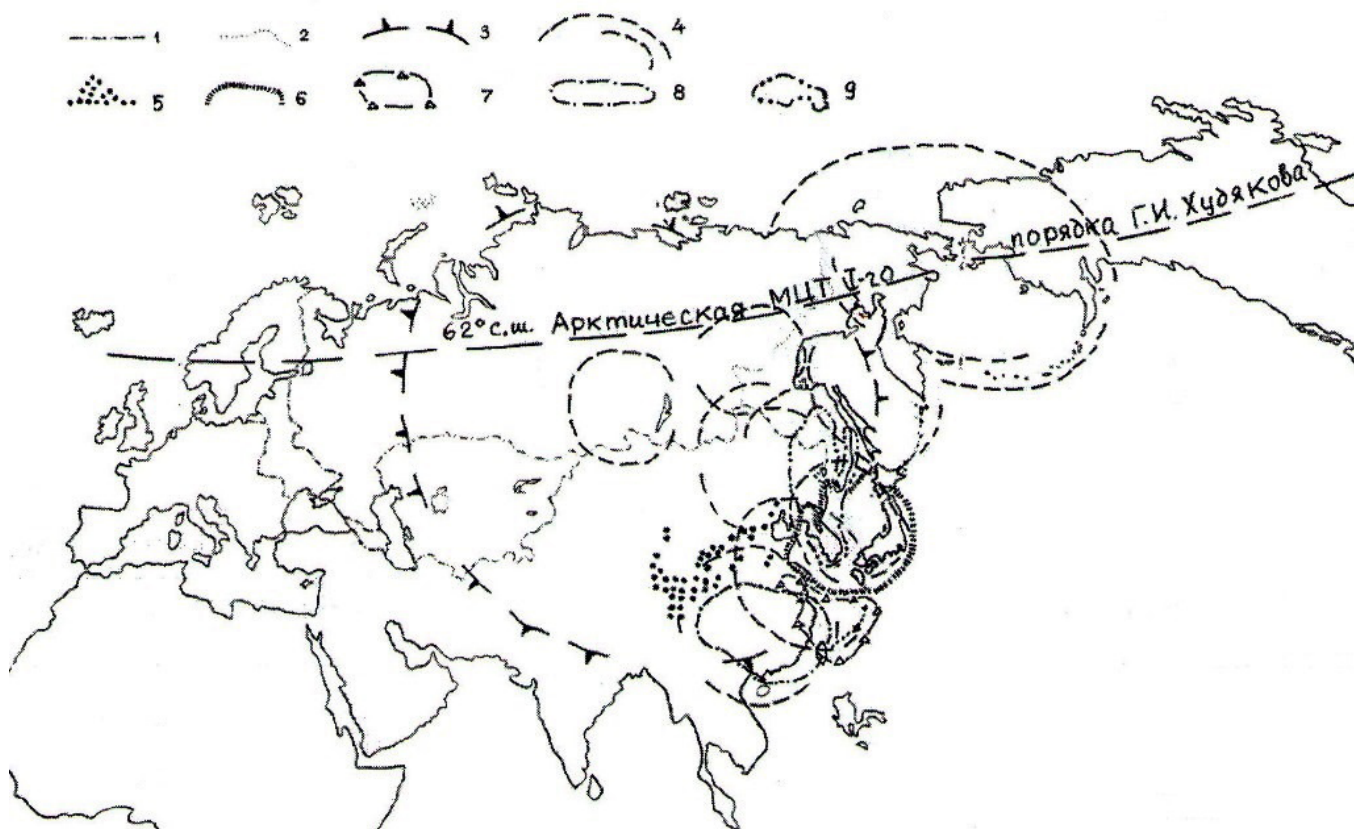


Рис. 1. Морфоструктуры центрального типа (МЦТ) 3-го порядка всё ещё определяют географию по крайней мере восточноазиатских сосен секции *Eurypitys* Sprach. Их современное разнообразие приурочено к Корейской и – в меньшей степени – Наньлинской, или Восточно-Китайской МЦТ. Судя по палеоботаническим материалам, до похолоданий антропогена эндемичные двухвойные сосны были характерны и МЦТ северной половины Дальнего Востока. Границы: 1 – России и бывшего СССР, 2 – ДВ, 3 – Азиатской МЦТ 2-го порядка, 4 – МЦТ 3-го порядка. Это Берингская, Охотская, Алданская, Ангарская, Амурская, Японская, Корейская, Наньлинская МЦТ. Ареалы сосен: 5 – *Pinus tabulaeformis*, 6 – *P. densiflora*, 7 – *P. luchuensis*, 8 – *P. massoniana*, 9 – *P. koraiensis*.

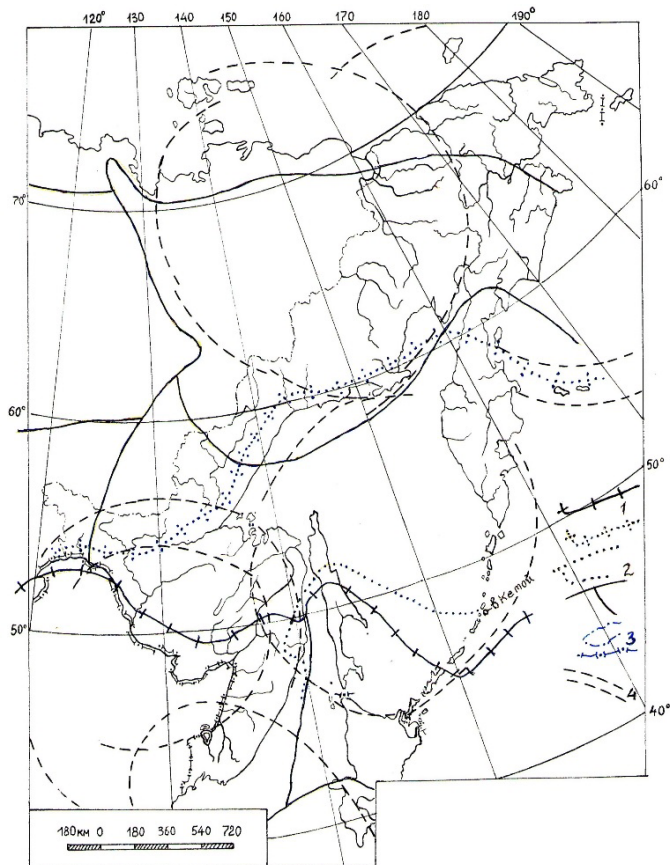


Рис. 2. Флористическое районирование акад. А.Л. Тахтаджяна – установлено нами – по крайней мере для Дальнего Востока России и соседних стран – это безусловно производное, или функция гигантских морфоструктур центрального типа (МЦТ) 3-го порядка Берингской на северо-востоке, Колымской, Охотской, Амурской, Японской. Границы флористических областей (1) и провинций (2) в виде сплошных линий по А.Л. Тахтаджяну и с нашими уточнениями в точечном варианте; Дальнего Востока и России (3), МЦТ 3-го порядка в разработке А.П. Кулакова (4).

нозелёных рододендронов, наконец, пихты сахалинской, по нашим данным, достаточно широко расселённой как в Сихотэ-Алине, так и – в виде изолятов и примеси к горным белопихтарникам, например, заповедника «Кедровая Падь» – в Восточно-Маньчжурских горах. Расширение ареала этого вообще-то гибридного таксона на запад – по крайней мере до второй половины плейстоцена – не может не совпадать с эпохами океанизации климата или межстадиалами. Мы находим этому косвенное подтверждение и в том, что тайга из пихты сахалинской в Ванинском и Советскогаванском р-нах Хабаровского края удалена от тайги собственно о-ва Сахалина не более чем на первые сотни км, которые вид мог преодолеть за 10–20 тыс. лет при возрасте северной части Татарского пролива, отчленяющего Сахалин не более 7 тыс. лет (Велижанин, 1976). Однако появление *Abies × sachalinensis* в Сихотэ-Алине скорее всего связано с ландшафтными перестройками более отдалённых эпох и побережьем к югу от современного пролива Невельского.

А теперь автохтонная растительность высокогорий ДВ, включающая эндемичные микробиоту (*Microbiota decussata*), стланиковый тис (*Taxus nana*), можжевельник, вернее сабину Саржента, мякюю цельнолистную, поповиокодонии Уемуры и узкоплодную, некоторые рододендроны, полыни, дендрантемы, бузульники, соссуреи, эдельвейсы и т. п. Во-первых, прослеживается связь эндемичных форм с морфоструктурами 4–5-го порядков, т. е. горными сооружениями диаметром от нескольких десятков до первых сотен км, во-вторых, их расселение в пределах генетически связанных горных сооружений, в-третьих, эндемы высокогорий обнаруживаются (даже постоянно) на низкогорных и прибрежных территориях ДВ, что связа-

но в направлении на запад: потому что западные зоны гигантских МЦТ потеряли биоту – во всех видах её организации – в большей мере, чем восточные зоны, в связи с более выраженным к центру материка глобальным иссушением и похолоданием в т.ч. в стадии квартера. Вот поэтому проблема охраны флористического богатства – преимущественно проблема востока и юго-юго-востока Амурской, Японской, Корейской и в меньшей мере Охотской МЦТ 3-го порядка. К ней, этой проблеме, мы надеемся вернуться в ближайшее время.

Итак, по периферии морфоструктур сложные лесные ландшафты и разнообразие высотных поясов растительности определяет самое высокое биоразнообразие целой флористической провинции, а в центре морфоструктуры располагаются предстепь, степь, даже содистые степи, на побережье морей – консолидированный супрали-торальный комплекс, в котором лугово-степные виды могут преобладать (Урусов, 1993), а уровень эндемизма у сосудистых растений – около 6 % и более – свидетельствует о длительной изоляции именно степей и предстепья внутри морфоструктур. Поэтому становится понятным ничтожный эндемизм флор Командор и Курил, которые являются не столько маркёрами погружившихся под уровень океана «мостов» суши, сколько остатками в древности непериферийных пространств древних морфоструктур (рис. 4).

Обсуждение результатов исследований

На ДВ автохтонными являются как ландшафты степей и лугостепей и ксеромезофильных лесов предгорий, как правило неморальных, так и ландшафты приокеанической тайги, маркируемой ареалами видов тиса, дуба, позднецветущих веч-

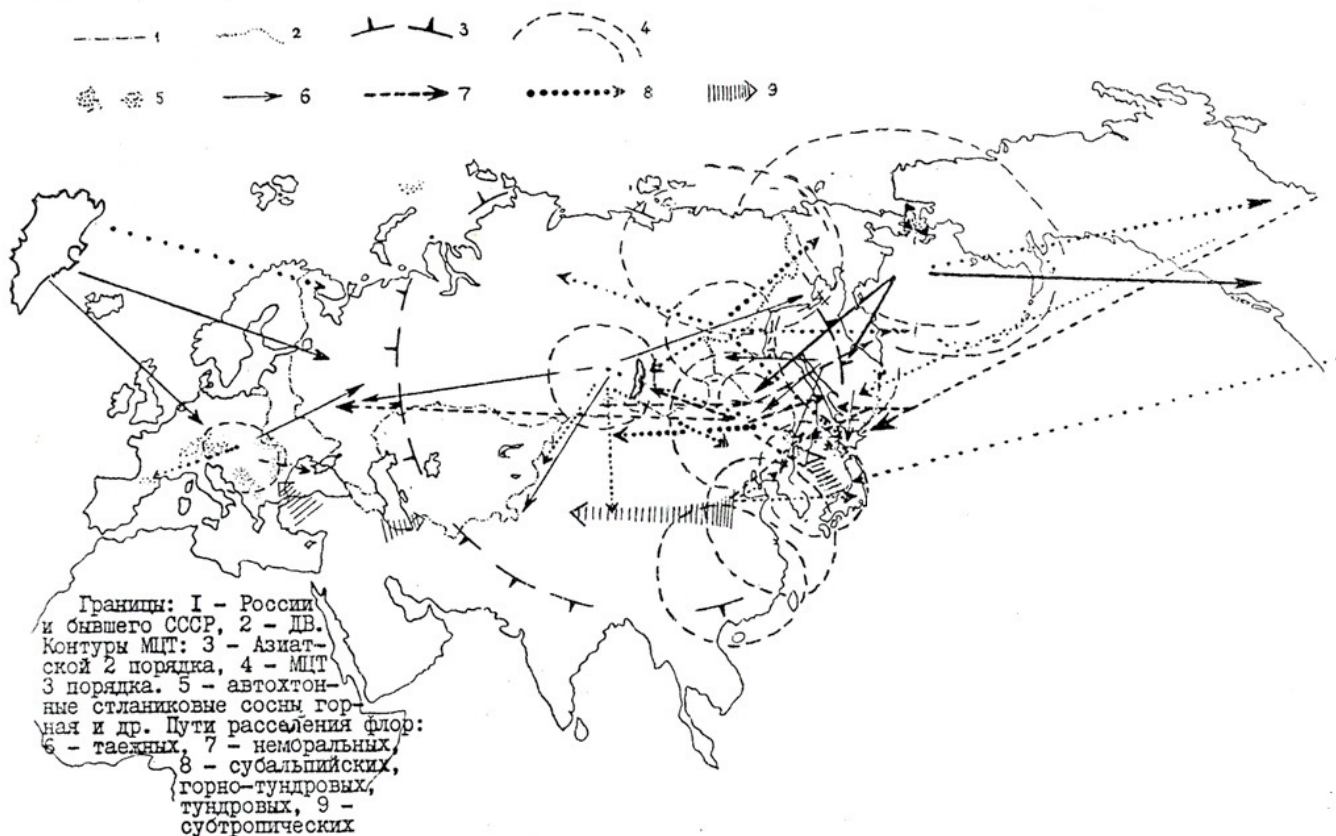


Рис. 3. Роль гигантских морфоструктур центрального типа (МЦТ) неравноценна в формировании ландшафтных флористических элементов. В зоне Гренландия-Скандинавия, в Ангарской, Берингийской, Охотской, в меньшей степени Амурской (Сунгарийской) МЦТ с мела по рубеж кайнозоя формируются таёжные флоры и во вторую очередь тундровые (вначале, возможно, по олигоцен тундровые флоры являются аркто-монтанными эндемичными). Яно-Колымская и Алданская МЦТ дали флоры субальпийцев и тундр, Амурская – неморальных лесов (в олигоцене-миоцене), Японская, Корейская, Восточно-Китайская МЦТ – субтропические флоры Восточной Азии (мел).

но не столько с их расселением сюда в стадиалы, сколько с особенностями тектоники (Урусов, 1979, 1996 и др.). Подчеркнём, что не имеющая распространителей её семян микробиота могла оказаться в низкогорной зоне Черниговского, Ольгинского, Дальнегорского районов Приморья только в связи с тектоническим погружением Сихотэ-Алиня. Точно то же установлено нами для видов-субальпийцев (сабина Саржента и др.) Сахалина и Курил, сменивших высокогорные экотопы на прибрежные дюны и скалы, ещё до последнего (ближайшего к квартеру) горообразования на юге Сахалинской области. Сползание дальневосточного края Азии под уровень океана началось как минимум в миоцене (Кулаков, 1973), в сумме к рубежу плейстоцена (700 тыс. л. н.) составила не менее 1,5 км при скорости погружения около 1 мм в год, но непосредственно перед плейстоценом ускорилось, а в районе теперь подводного хребта Витязь (зона Малых Курил) продолжилось и в голоцене (Сергеев, 1976). Вот поэтому поиск новых эндемиков – «старичков» скорее будет успешен на Джугджуре, Сихотэ-Алине, особенно Северном, в Восточно-Маньчжурских горах и на немногих древнейших блоках суши на Больших Курилах и Шикотане. Плиоцен – четвертичные эндемичные скорее тяготеют к побережьям, отчасти смешавшись с эндемиками высокогорий из-за неравномерного погружения блоков суши, например, в Ольгинском и Дальнегорском районах Приморья. Здесь на уровне региональных разломов древний субальпийский пояс сполз к морю (Атлас Приморского края, 1998, с. 16–17).

Обратимся к проблеме эндемизма и неоэндемиков Курил. Здесь, во-первых, интересны таксоны, сформировавшиеся в разделённых в древности высокогорьях (в т. ч. это относится к низкорослым курильским бамбукам), во-вторых, молодые узкоареальные таксоны, происходящие из ландшафтов нижнего уровня, объединявшихся или единых на начальных этапах четвертичных ротаций суши (например, акониты), в частности её тектонических воздыманий. Последние не свойственны о-ву Шикотан, Малым Курилам и подводному хребту Витязь в целом. В то же время биота Малых Курил не особо богата как наследница лишь около 8 тыс. л. назад снизившегося высокогорья.

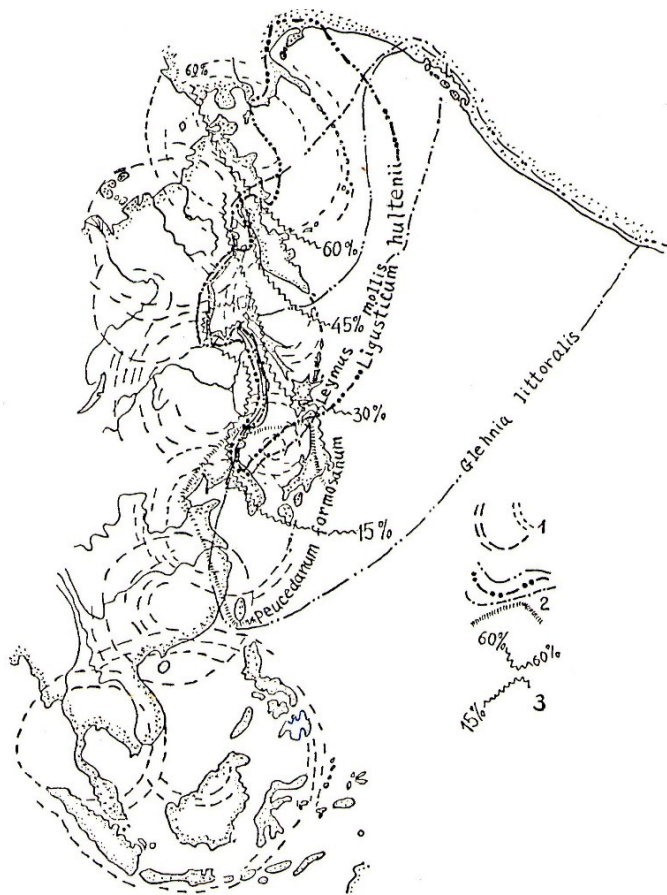


Рис. 4. Сосудистые растения экотопа супралиторали сформировались внутри ныне исчезнувших, затопленных морем блоков суши и расселялись на береговой периметр радиально из немногих генцентров: 1 – границы МЦТ 3-го порядка, 2 – ареалы супралиторальных форм и 3 – процент видов сосудистых растений в местных флорах, общих с Северной Америкой.

цию климата за 90–110 тыс. лет, которая оказалась «не по зубам» для слишком медленной адаптивной эволюции.

В Сихотэ-Алине высокогорная и горно-таёжная флоры совмещают черты собственно маньчжурской (*Microbiota decussata*, *Syringia wolfii*, *Bergenia pacifica* и т. д.) с некоторыми отголосками преодолённой сахалино-хоккайдской и даже колымской (*Taxus nana*, *Abies × sachalinensis*, *Klintonia udensis*, даже *Ilex rugose*, *Rhododendron brachycarpum*; массовый в центральной части на севере горной страны *Pinus pumila*, а также район Совгавани, где наряду с *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica*, *Schisandra chinensis* уцелели занимающие тысячи гектаров массивы *Abies × sachalinensis* с участием *A. mayriana*, *Lonicera sachalinensis*, *Vaccinium praestans*). Сахалино-Хоккайдские высокогорья и среднегорья несут собственно автохтонную флору тисовых стлаников и сазовников с клёном Чоноски, рододендромом Чоноски + обширную группу охотско-камчатских видов *Sorbus sambucifolia* + колымский *Pinus pumila* + гибриды охотско-камчатских и собственно японских стлаников (*Pinus pumila* × *P. parviflora* = *P. × pentaphylla*, *Juniperus formosana* × *J. sibirica* = *J. × nipponica*) и берёз (*Betula ermanii* × *B. costata* = *B. × ulmifolia*; *B. tauschii* × *B. maximovicziana*).

По И. Ю. Коропачинскому (1976) в арборифлоре Алтая и Саян (юг Западной Сибири) из 267 видов, включая 65–70 очень мелких, в гибридизации участвует 33 % (гибридируют представители 34 % семейств и 22 % родов. В.Н. Стародубцевым (1991) сходные данные получены для ветрениц, а нами для хвойных ДВ. Если вычленить древние сравнительно редкие гибриды, то квартал с его ротацией климата в системе стадиял-межстадиял и ландшафтными сдвигами на уровне гибридных таксонов и сингамеонов, во-первых, заменил адаптивную эволюцию гибридизацией и «интрогрессией» (Бобров, 1961, 1972 и др.), во-вторых, на уровне гибридных таксонов сохраняет гены преодолённых из-за климатических перестроек в т.ч. древней-

Маятник ландшафтных подвижек и смен в антропогене, в системе стадиял-межстадиял, безусловно, осложнил как ландшафтную ситуацию и структуру ландшафтов ДВ, так и структуру и состав экосистем, обеспечив в т.ч. экстразональность аркто-альпийцев и обширность послеледниковых ареалов циркумполярных и изолированных к эоцену (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007) елей-эупиций (рис. 5) и сосен рода *Pinus sylvestris* (рис. 6), получивших возможность закрепиться на иловатых и в особенности песчаных наносах после таяния льдов (Колесников, 1945, 1946), т. е. постгляциальных. Подчеркнём, что чередование оледенений – межледниковий не только замедляет и даже останавливает адаптивную эволюцию, но заменяет её гибридогенезом как при смещении вертикальных растительных зон при похолоданиях и потеплениях, так и при выходе ландшафтных экосистем из ледниковых рефугиумов, перекрывании их в зонах сближения МЦТ прежде всего 3-го порядка. Причём наблюдаются как относительно узкие – шириной до первых сотен км – зоны взаимодействия провинциальных флор в пределах подвижек границ флористических провинций – их маркируют в т.ч. субмеридиональные зоны гибридизации и интрогрессии (Бобров, 1978 и др.), например, у *Larix*, – так и протяжённые потоки инвазивных видов и флористических комплексов из Даурии к берегам Охотского и Японского морей, некие «трубы», проводящие степные формы из Забайкалья к океану, что, на наш взгляд особенно отчётливо в бассейнах рр. Амур и Раздольная. Интрогрессия и гибридизация, разумеется, являются ответом биоты на рота-

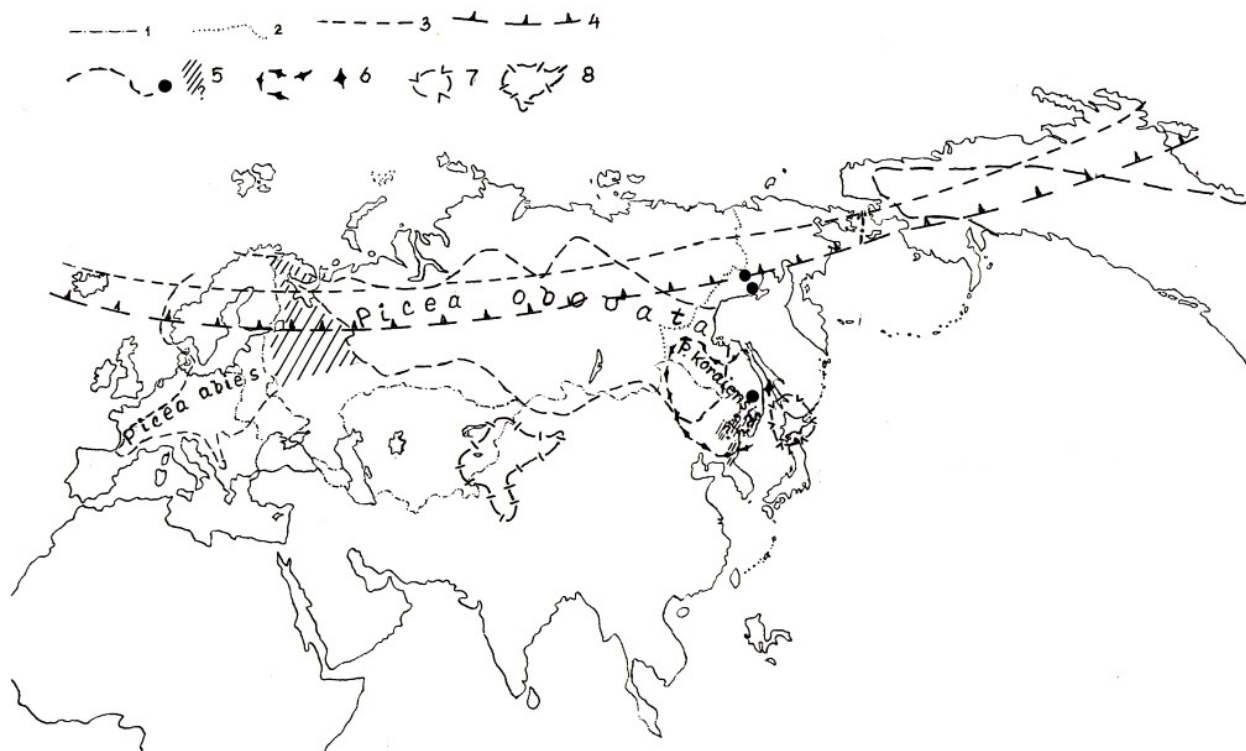


Рис. 5. Ели секции Еурисеа Евразии и Северной Америки, безусловно связанные с Арктической МЦТ Г.И. Худякова и деструкцией её лесных ландшафтов в т. ч. в зонах Гренландия-Англия, Камчатка – запад Аляски.

Границы бывшего СССР и России (1), Дальнего Востока без Якутии (2). Северный полярный круг – $66^{\circ}33'$ с. ш. (3), Арктическая МЦТ Г. И. Худякова – 62° с. ш. (4).

Ареалы елей секции Еурисеа Евразии и Северной Америки циркумполярного простираения в древности, включая ель сибирскую *Picea obovata* и её гибриды (5). Ели средних широт корейская *P. koraiensis* (6), Глена *P. glehnii* (7), Шренка *P. schrenkiana* (8).

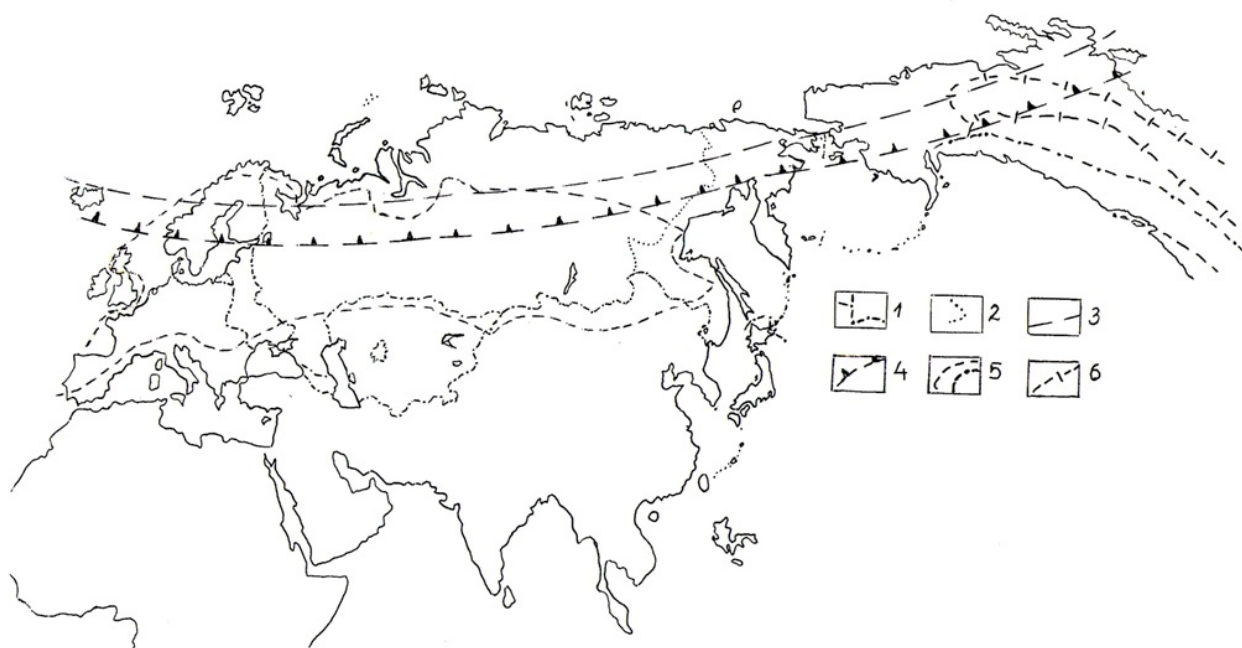


Рис. 6. Сосна обыкновенная и родственные ей сосны мелового гипоарктического генезиса изначально формировались в пределах Арктической МЦТ 1-го порядка Г. И. Худякова: 1 – границы России и бывшего СССР, 2 – Дальний Восток без Якутии, 3 – Северный полярный круг (65° с. ш.), 4 – Арктическая МЦТ. Ареалы сосен обыкновенной *Pinus sylvestris* (евразийский вид) и скрученной *P. contorta* (Северная Америка) – 5, сосны Муррея (*P. murrayana*) – 6.

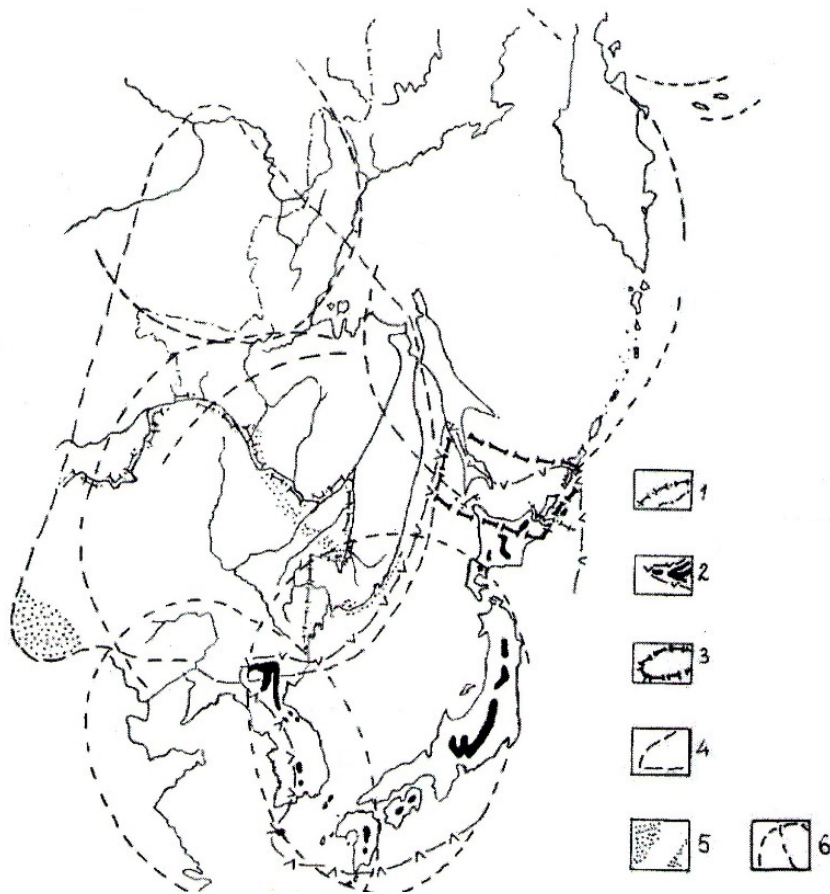


Рис. 7. Видовые ареалы сабиновых можжевельников Дальнего Востока, включая зарубежные страны.

1 – границы России и Дальнего Востока без Якутии; 2 – сабина Саржента *Sabina sargentii* и основные субальпы с её произрастанием; 3 – сниженные – прибрежных пляжей и морских террас – популяции сабины Саржента; 4 – сабина даурская *Sabina davurica*; 5 – распространение морского подвида сабины даурской *S. davurica* ssp. *maritima* и близких этому подвиду форм в общем ареале *S. davurica*.

вого предстепья, распространение которого по восток Сибири связано с миоценом. Некоторый обратный ход ландшафтных смен сейчас – свидетельство развития и углубления ситуации межстадиала.

На уровне научного предвиденья разработанная нами идея связки развития МЦТ и макромасштаба адаптивной эволюции предвосхищена М.Г. Поповым (1969 и др.), придававшим первостепенное значение возникновению зональных флор последовательно в высоких широтах со «спуском» их в низкоширотную зону. Однако М. Г. Попов ошибся хотя бы в том, что счёл арктическую флору наиболее молодой, а флорообразующий эффект МЦТ 3-го порядка, например, Ангарской, Охотской, Алданской, Японской и Корейской, разумеется, не мог и предвидеть.

Более чем тысячекilометровые в диаметре, МЦТ 3-го порядка крайне важны для понимания в т.ч. особенностей распределения высокогорных и береговых эндемов ДВ. Причём первые являются наиболее древними, например, меловая сабина Саржента (*Sabina sargentii*), маркирующая контур Японской МЦТ (рис. 7), мел-олигоценовая *Microbiota decussata*, обрамляющая восток Амурской МЦТ, характерная в результате тектонического прогиба всему периметру Охотского моря *Sorbus sambucifolia*, происходящая из позднего олигоцена – раннего миоцена. Перед нами ряд высокогорных и подгольцовых эндемов и близких к ним по компактности генерализованных ареалов видов, приуроченных как к верхнему пределу растительности, так и субальпийскому лесному поясу.

Амурская МЦТ в силу грандиозной площади образовала, с одной стороны, несколько групп высокогорных эндемов, из которых д. б. н. А. Е. Кожевников (2007) особо выделяет Буреинский генцентр и его Амгунь-Буреинскую подгруппу, в границах которых найдены или к которым тяготеют эндемичные роды,

ших макротермных форм. В данном контексте всё сказанное относится и к соседним с ДВ флорам Китая и Кореи.

Считаем, что все растительные сообщества, коренные для бассейна современного Охотского моря, являются по меньшей мере мезогигрофильными, а автохтонные степи древней суши Охотии выявляются не на уровне сообществ, а только их отдельных элементов. Охотия важна как родина пихты Майра, лиственницы камчатской, елей Глена и мелкосеменной, наконец, целого комплекса лизихитоновой тайги и сазовников. А вот бассейн Японского моря всё ещё сохраняет оригинальный степной по генезису комплекс древеснеющих трав, стебли которых живут 10–20 сезонов по крайней мере в их нижних 2/3. Значит – перед нами полукустарники, формирующие уникальное предстепье вокруг большей части периметра Японского моря – «гмелинополынные» В. П. Селедца (1981 и др.). Это, на наш взгляд, уравнивает Виталия Павловича с крупнейшими геоботаниками второй половины XX в., с той же Г. Э. Куренцовой (1962, 1973 и др.) или Б. П. Колесниковым (1956, 1969 и др.). Гмелинополынные – это форпост дубового, сосново-дубового и древесно-кустарникового предстепья, распространение которого по восток Сибири связано с миоценом. Некоторый обратный ход ландшафтных смен сейчас – свидетельство развития и углубления ситуации межстадиала.

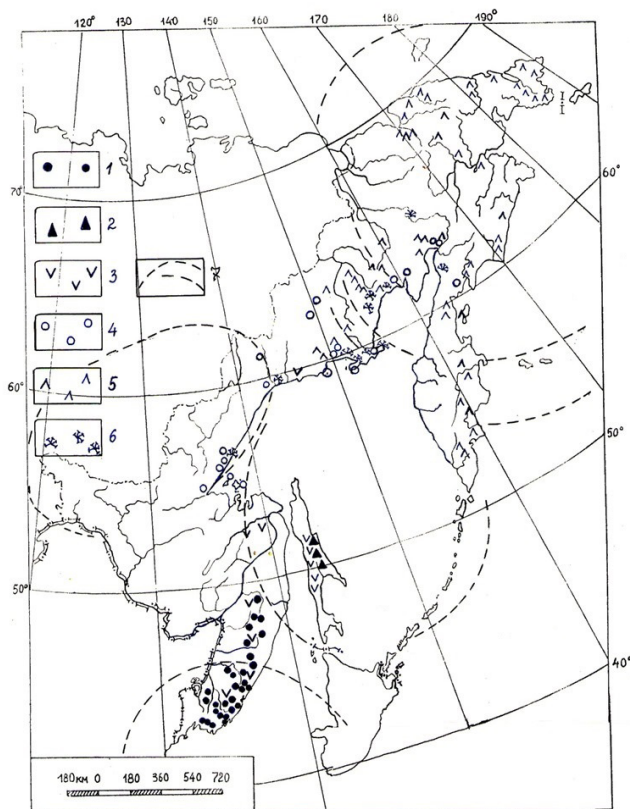


Рис. 8. Ареалы эндемичных для Дальнего Востока России родов сосудистых растений: 1 – микробиота, 2 – миакея, 3 – поповиокодония, 4 – астрокодон, 5 – эрмания, 6 – магадания, 7 – контуры МЦТ 3-го порядка.

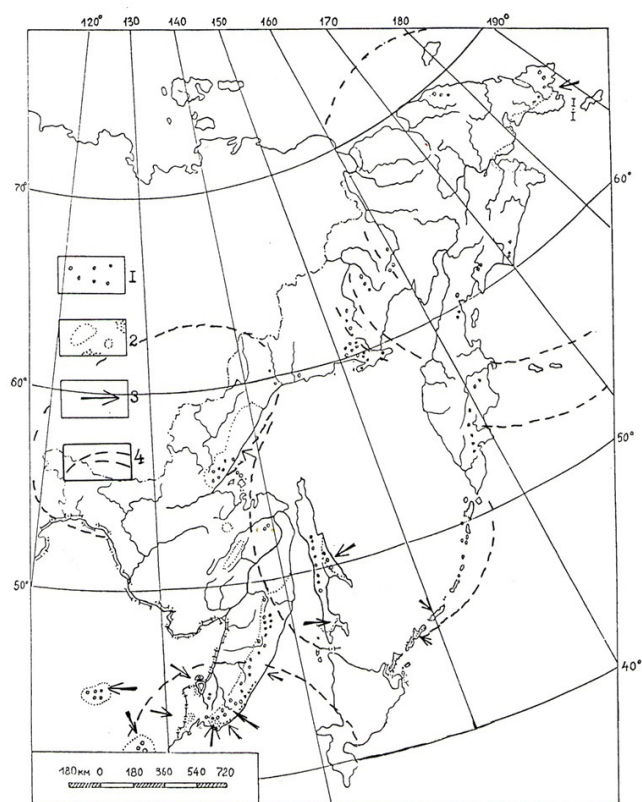


Рис. 9. Основные районы распространения на Дальнем Востоке эндемичных родов (I) и видов (2) сосудистых растений. 3 – зоны, перспективные на открытие новых эндемичных видов, 4 – контуры МЦТ 3-го порядка.

как *Astrocodon*, *Popoviocodonia*, *Acelidanthus*. Эндемичный сахалинский род *Miyakea* А. Е. Кожевников счёл маркером особой древности области горного сахалинского эндемизма, в которую сместились и молодые эндемичные роды *Acelidanthus* и *Popoviocodonia* (рис. 8).

К Сихотэ-Алинскому генцентру эндемизма мы относим микробиоту, душекию маньчжурскую *Duschekia mandshurica* всё-таки не идентичную рябине бузинолистной, *Sorbus schneideriana*, *Lonicera maximowiczii*, *Bergenia pacifica* и ещё целый ряд видов. Однако наиболее знаменитой насельницей данной МЦТ является низко-среднегорная сосна кедровая корейская *Pinus koraiensis*, обнимающая линейку достаточно тёплых и влажных макроклиматов с суммой активных температур 2–3 тыс. градусов Цельсия и не подходящая для культуры за пределами области маньчжурского муссонно-континентального климата (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007) в отличие от «корейки» *Abies holophylla* (Корейская МЦТ) и камчатско-сахалинской *A. gracilis*, пихте сахалинской *A. × sachalinensis* (= *A. nephrolepis* × *A. mayriana*) не тождественной (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007 и др.) (Охотская МЦТ А. П. Кулакова).

Следующей за приамурским, точнее приамурско-приморским высокогорьем средоточием эндемов являются супралитораль и берега залива Петра Великого (зПВ) в ареале эндемичных гетеропаптусов и *Rosa maximowicziana*, япономорских эндемов и береговых эндемов Приохотья + береговые эндемы оз. Ханка, ареалы которых отчасти размывы из-за смещений береговой полосы (Урусов, Варченко, 2013). У моря эндемов и менее компактно расселённых полуэндемов даже до 20 % от флоры ценотипа из-за увеличения плоидности, которая весьма подробно изучена Н. С. Пробатовой, В. П. Селедцом, А. П. Соколовской (1984), а также этими авторами в содружестве с В. Ю. Баркаловым и Э. Г. Рудыкой (2005). Здесь произрастают молодые подвиды и виды хвойных (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007), полиплоидные облигатные виды супралиторали и береговых скал, вошедшие у А.Е. Кожевникова (2007) в Япономорскую географическую группу эндемов с подгруппами от Хасанской до Сихотэ-Алинско-Сахалинской. В генерализованном варианте мы имеем так называемые географические виды В. Н. Ворошилова (Ворошилов, 1980 и др.), довольно ча-

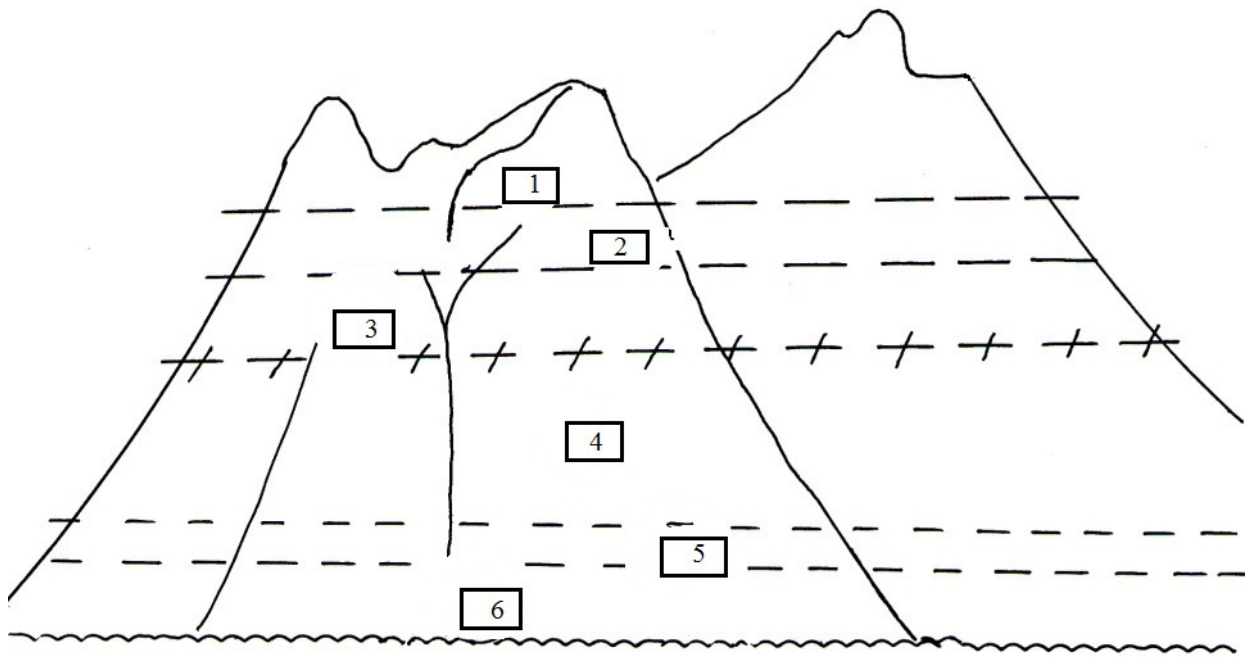


Рис. 10. Зоны высокого эндемизма обусловлены положением верхнего предела растительности в миоцене-позднем плиоцене (1) и мелу-олигоцене (2), эндемы и полуэндемы поглощённого из-за проседания восточной окраины Азии древнего подгольцового леса, нулевой эндемизм (4) и почти 20 % в основном молодых эндемов (6). Пояснения в тексте.

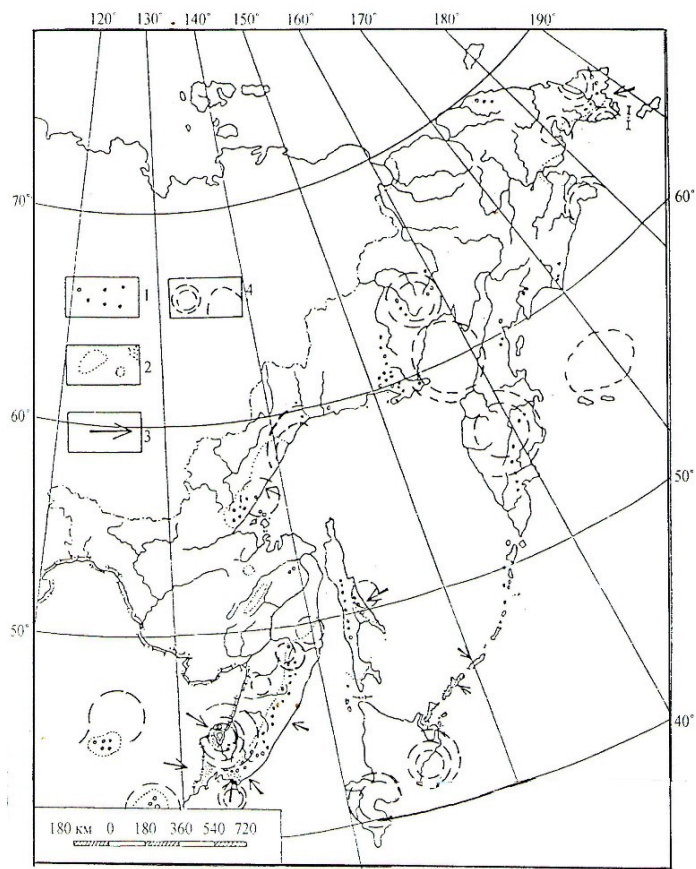


Рис. 11. Основные районы распространения на Дальнем Востоке эндемичных родов (1) и видов (2) сосудистых растений. 3 – зоны, перспективные на открытие новых эндемичных видов, 4 – контуры МЦТ 4–5-го порядков, известных к 1980-м годам.

сто упускаемые нами. Но их время ещё придёт. Вот что важно: 1) между высокогорьем и берегами эндемы удивительно малочисленны (рис. 9) и сменяются третичными характерными видами с некоторым количеством экстразональных древних сообществ и их реликтовых форм на известняковых скалах (Верхолат, 1980 и др.; Гурзенков, 1969 и др.; Урусов, 1996; Урусов и др., 2010/2011) и гибридами эпохи активного погружения суши на рубеже плейстоцена вследствие наложения поднимающегося хвойно-широколиственного леса на тайгу [таким образом возникли *Betula × paraermanii* = *B. lanata* × *B. costata* (Урусов, 2002 и др.) и некоторые другие гибриды], 2) временной люфт между эндемами высокогорий и побережья составляет до 30 и более млн. лет, что не может не отражать некий штиль в адаптивной эволюции, сменившийся её ускорением на переходе к кварталу и адаптивным гибридогенезом в плейстоцене-голоцене. Поэтому «пустыня» эндемизма между берегом и высокогорьем вполне понятна (рис. 10).

Вот что стоит упомянуть: супралиторальные виды азиатских и американских берегов Северной Пацифики формировались по типу ханкайских эндемов и береговых видов локальных водотоков отдалённых геологических веков. К циркумсеверопацифическим супралиторальным сосудистым растениям отно-

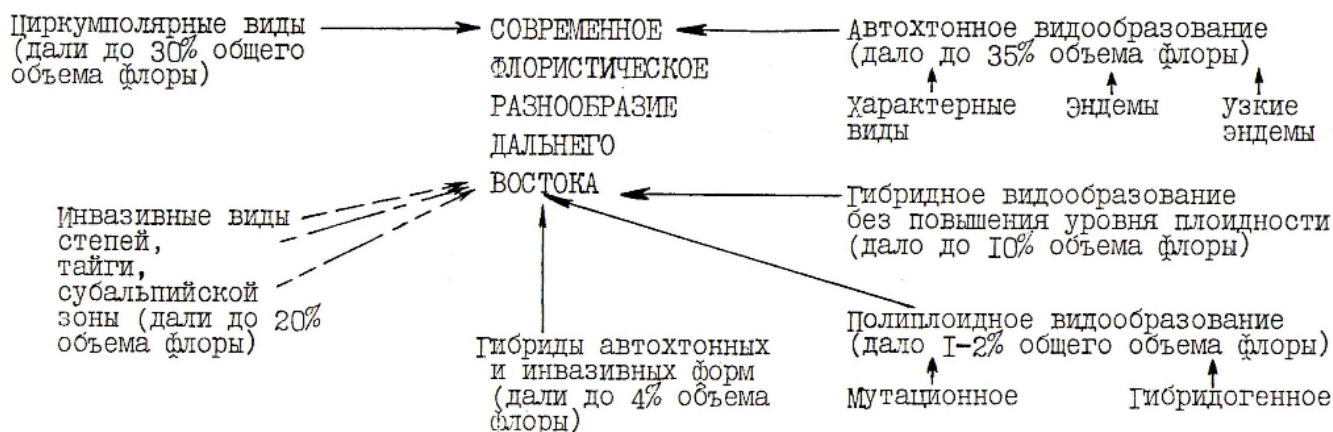


Рис. 12. Составляющие флористического разнообразия ДВ на севере и юге региона являются преимущественно автохтонными видами и, во вторую очередь на севере и третью очередь на юге, циркумполярными, связанными с глобальными процессами видообразования в Циркумбореальной флористической области А. Л. Тахтаджяна (1978).

сятся, по крайней мере, *Ligusticum hultenii*, *Glehnia litoralis*, ареалы которых обусловлены единством древнего берега в очень отдалённые геологические века. Единство ландшафтов на родовом уровне прослежено со времён первых работ В.Л. Комарова при изучении аралиевых, ароидных, берёзовых, сосновых в т.ч. и нами. Причём виды-викарианты иногда практически неразличимы [как *Taxus brevifolia* и *T. nana*, *Picea sitchensis* и *P. hondoensis*, а также, например, *Oplopanax horridus* и *O. elatus*, *Panax quinquefolium* и *P. ginseng*, *Aralia racemosa* и *A. cordata* + *A. continentalis*, *A. mandshurica* и *A. spinosa* (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007; Урусов, Варченко, 2011)].

Поясним графику на рис.10 с его зонами контакта глобального уровня на современном и древнем пределе растительности (по крайней мере, на востоке Азии граница растительности поднималась весь плейстоцен в т.ч. в ледниковые эпохи) и на берегах с молодыми эндемиками из-за предшествовавшего километрового погружения суши и пульсации береговых территорий (наступление – отступление Мирового океана в системе стадиал-межстадиал. Перед нами высотно-зональные ландшафты высокого и почти отсутствующего эндемизма в связи с динамикой гигантских МЦТ школы Г. И. Худякова, А. П. Кулакова, С. М. Тащи (ТИГ ДВО РАН) мы сводим к следующему: 1 – древние эндеми-субальпийцы (в т.ч. вновь открываемые узкие эндеми олигоценового возраста ряда *Rhododendron bobrovii* Vrihzc (Врищ, 2008; Врищ и др., 2010)); их в ценолите до 14–16 %; 2 – эндеми современной границы леса, унаследованные от олигоцен-плиоценовой альпийской тайги (до 10–12 %); 3 – эндеми и полуэндеми поглощённого из-за проседания края Азии микротермного леса, более полно, чем в Приморье, представленные в корейском секторе Восточно-Маньчжурских гор, включая вулкан Пэктусан (менее 4 % данного ценолита; эндемизм связан с мощными блоками просевшего купола МЦТ 3-го порядка); 4 – «пустыня» эндемиков, эндемизм которой около 1 % за счёт таких узкоареальных реликтов, как *Actinidia giraldii* (это среднегорно-низкогорные полидоминантные леса); 5 – экстраординарные эндеми известняковых скал + местные гибриды (5–6 % и более от скального ценолита – здесь продолжают находить новые виды); 6 – эндеми берегов, включая супралиторальный и каньонный комплексы (до 20 % от общего объёма данного флороценолита).

Итак, в фазе активного воздымания МЦТ 3–5-го порядков (Кулаков, 1986 и др.) сформированы наиболее древние эндеми как обширных, так и локальных высокогорий. Узкоэндемичные шиповники и другие супралиторальные виды ДВ, например, на берегах зПВ Японского моря (в частности *Rosa maximowiczii*, *Oxytropis ruthenicum*, *Dendranthema erubescens*, может быть, *D. nakdongense*, *D. coreanum*, *Heteropappus saxomarinus* и др.) скорее всего происходят из погружившейся в море МЦТ 5-го порядка, занимавшей часть суши и акватории зПВ к югу от о-вов Русский и Аскольд (рис. 11).

Воздымание МЦТ обеспечивает изоляцию экосистем и их популяций на верхнем пределе жизни. Родительские популяции смещаются на более тёплые этажи высокогорья или консервируются. За миллионы лет модификационная изменчивость «просеивается» популяционными волнами, дав как характерные для ряда высокогорий, так и приуроченные к конкретным хребтам стланики и подгольцовые виды разных жизненных форм. Этот процесс был единым как в Арктике, так и в основном погребённой теперь подо льдами

Антарктике, в высоких горах Приамурья Амурской МЦТ, Ангарской, Алданской, Японской и прочих МЦТ 3-го порядка, где зоны контакта глобального уровня выражены в высокогорье с его преобладающей адаптивной эволюцией.

Наоборот, на контакте с морями и крупными водоёмами, а также на переходе леса в степь или пре-рию: 1) ускоряется мутагенез, в особенности при подсолении воздуха и почв морскими туманами; 2) в целом ускоряется эволюция из-за особой физиологии стрессируемого репродуктивного цикла; 3) становится массовой полиплоидия, выраженная почти у 40 % супралиторальных видов (Пробатова, Селедец, Соколовская, 1984), что и обеспечило ускоренную макроэволюцию; 4) идёт становление модификаций, которым для перехода в наследственно стойкие подвиды достаточно 300–400 тыс. лет, в виды – 1–2 млн. лет; 5) установлена ускоренная, иногда массовая гибридизация, например, у шиповников, можжевельников, мятликов, овсяниц.

Будем считать, что субальпийская зона не только самая древняя как остатки свода к нашему времени просевшего купола МЦТ 1–3 и даже 5-го порядков, более консервативная по сравнению с относительно молодой прибрежной или пристепной, сформированной погружением рельефа на последних этапах разрушения МЦТ, но и лишена такого мощного химического мутагена, как солёность почвы и воздуха, хотя солнечная радиация в высокогорьях усилена в разы. Однако на побережьях есть свои тормозящие эволюцию факторы – контакт новообразований с родительскими формами, уничтожение экотопов размывом (в особенности при подъёме уровня Мирового океана), обрушение берегов или их облесение. Но является фактом, что скорость становления полиплоидных форм на побережье на порядки выше, чем видообразование как результат адаптивной эволюции. И значит – морские побережья даже за плейстоцен-голоцен накопили интересные для исследования и культуры мутации. А вот родовой эндемизм обязан своим существованием древним, но появившимися одновременно высокогорьям, впрочем, как и меловые и олигоценые эндемы и полуэндемы (*Microbiota decussata*, *Sabina sargentii* и пр.): это результат изоляции горных стран в фазе расчленения сводов МЦТ. Вряд ли более молодыми являются эндемичные роды трав ДВ.

Выводы

Адаптивная эволюция обусловлена динамическими процессами на уровне морфоструктур разного порядка, открытых геоморфологами института географии ДВО РАН. Гибридогенная эволюция в значительной мере маятниковый процесс, обусловленный относительно кратковременными ротациями климата в системе стадиял-межстадиял, за которым нормальная адаптивная эволюция не поспевает.

Вполне вероятно, что в зонах контакта глобального уровня и перехода форм уцелевания и организации биоты главным фактором эволюции является стрессирование физиологии генеративных процессов на уровне ценопопуляций видов в особых, а именно крайних, периферийных условиях среды. Напомним, что «наиболее распространено, вероятно, смещение ниш у относительно генерализованных видов к периферии пространства ресурсов у границ ареала, подтверждением чему служат частые случаи интенсивного формообразования в периферических изолятах» (Шенброт, 1984).

Предоставляющие ресурсы для «центробежно направленного действия отбора» (Шенброт, 1984) зоны не ограничиваются контактом континента и океана: физические (излучения разных типов, понижения и повышения температуры и влажности в т. ч. с высокой скоростью + стрессирование физиологии), физико-химические за счёт действия особых минералов и субстратов, химические (полихлорбифениды, азотистая кислота и др. канцерогены), биологические, включая вирусы, мутагены действуют очень активно и в высокогорьях и в береговых условиях, к ним приближённых вследствие контакта с надолго замерзающими морями, солоноватыми и пресными обширными водоёмами. Если общий фон мутаций определяется динамизмом солнечных активности и радиации, то учащение мутаций в зонах перехода, такие явления, как выраженный именно здесь меланизм у животных, стланиковость, сизый налёт, интенсивная опушенность поверхности всех частей организма иногда даже вместе у растений, вызываются другими факторами – химическими мутагенами, стрессируемой физиологией репродуктивного процесса. По крайней мере, планетарной динамикой мутаций и особым разнообразием эдактопов это не объяснить.

В. Ф. Максимова (1982) вслед за А. Н. Качуром (1973, 1976 и др.) по характеристикам древостоев берегов среднего Сихотэ-Алиня выделяет прибрежную (0–5 км), переходную (5–25), континентальную (25–50 км) зоны. Причём «формообразующее влияние моря на древесную растительность – кустарниковая форма роста установлена для узкой полосы шириной 70–100 м. Ионов морского происхождения – хлора и натрия на удалении 2 км от моря выпадает в 2–8 раз больше, чем в следующей полосе (Качур, 1973, 1976 и др.), вызывая снижение продуктивности и жизнеспособности даже у дуба монгольского. Вплоть до отмирания надземной

части его возобновления (вот и причина «кустарниковой формы роста» дуба у моря, вернее, одна из причин). А т. к. подрост других пород хлоридно-натриевые и хлоридно-кальциевые осадки – по крайней мере, в отдельные годы – полностью уничтожают, то не обязательно человек является «автором» береговых дубняков. Человек, таким образом, их только основной «автор».

Именно поэтому наиболее крупными вкладчиками в эндемизм флоры ДВ являются даже не высокогорья на верхнем пределе растительности, а берега окраинных морей, а это супралиторально-луговой и отчасти лесной и лугово-пойменный комплексы эндемов А. Е. Кожевникова (2007), которые мы бы назвали супралиторально-степными эндемиами, а также аркто-монтанный комплекс эндемов этого же автора и комплекс эндемов крупнотравья (Урусов, 1993 и др.). Причём при общем уровне эндемизма около 6 % (у А. Е. Кожевникова – 10,8 %), эндемов супралиторального комплекса и береговых скал – около 20 % от общего объёма данного флороценопита, аркто-монтанных – примерно столько же [для гольцев Сихотэ-Алиня И.Б. Вышиным (1990) выявлен 14%-й эндемизм], крупнотравного флороценопита – до 25 % (Урусов, 1993) при 10%-м эндемизме флоры крупнотравных лугов. Следовательно, в занимающих не более, чем первые проценты суши зонах перехода мутагенез результативней в разы, а мутации случаются на порядки чаще. Добавим к этому наличие свободных для заселения субстратов. Ценопиты Голарктики и Субарктики по их доле в региональной флоре едва уступают таковой автохтонных экосистем ряда МЦТ 3-го порядка и вдвое многочисленней гибридов и полиплоидов (рис. 12).

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас Приморского края. – Владивосток: Дальпресс (макетирование ТИГ ДВО РАН), 1998. – 50 с.
- Бобров Е. Г.** Интрогрессия и гибридизация во флоре Байкальской Сибири // Бот. журн., 1961. – Т. 16, № 3. – С. 313–327.
- Бобров Е. Г.** Интрогрессивная гибридизация, формирование и смены растительного покрова // Бот. журн., 1972. – Т. 57, № 8. – С. 865–879.
- Бобров Е. Г.** Лесообразующие хвойные СССР. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
- Верхолат В. П.** Флора известняковых обнажений юга Приморья // Ботанические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 40–54.
- Велижанин А. Г.** Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // ДАН СССР, 1976. – Т. 231, № 1. – С. 205–207.
- Ворошилов В. Н.** К методике флористических обработок (на примере изучения флоры Дальнего Востока) // Бюл. ГБС АН СССР, 1980. – Вып. 117. – С. 20–26.
- Вриц Д. Л.** Предварительная информация о новых таксонах рода *Rhododendron* L. Сихотэ-Алиня (Российский Дальний Восток) // Актуальные проблемы ботаники Армении: материалы междунар. конф., посвящ. 70-летию Ин-та ботаники. – Ереван, 2008. – С. 76–80.
- Вриц Д. Л., Майоров И. С., Урусов В. М., Варченко Л. И.** Экология видов и форм рододендронов Сихотэ-Алиня // Вестник ТГЭУ, 2010. – № 4(56). С. 110–124.
- Вышин И. Б.** Сосудистые растения высокогорий Сихотэ-Алиня. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – 116 с.
- Гурзенков Н. Н.** Кариологические характеристики некоторых эндемов флоры Приморья и Приамурья // Комаровские чтения БПИ ДВФ СО АН СССР. – Владивосток, 1969. – Вып. XV, XVI, XVII. – С. 73–85.
- Ежов Б. В., Андреев В. Л.** Орудение в морфоструктурах центрального типа мантийного заложения. – М.: Наука, 1989. – 126 с.
- Качур А. Н.** Некоторые данные о химическом составе атмосферных осадков Приморской части Среднего Сихотэ-Алиня // Природа и человек. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. – С. 149–154.
- Качур А. Н.** Некоторые особенности химического состава осадков в связи с техногенезом // Геохимия зоны гипергенеза и техническая деятельность человека. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. – С. 28–48.
- Кожевников А. Е.** Эндемичный элемент во флоре российского Дальнего Востока // Комаровские чтения БПИ ДВО РАН. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – Вып. LIV(54). – С. 8–81.
- Колесников Б. П.** Обыкновенная сосна (*Pinus sylvestris* L.) на юго-восточной границе своего ареала // Бюл. МОИП. Отд. биол. Нов. сер., 1945. – Т. 50, № 516. – С. 112–125.
- Колесников Б. П.** Сосна как порода для агролесомелиоративных работ на юге Приморья // Тр. Горнотаёжной станции ДВ базы АН СССР, 1946. – Т. 5. – С. 275–286.
- Колесников Б. П.** Кедровые леса Дальнего Востока. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 262 с.
- Колесников Б. П.** Растительность // Южная часть Дальнего Востока. – М.: Наука, 1969. – С. 206–250.
- Коропачинский И. Ю.** Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области: Автореф. дисс... д-ра биол. наук. – Красноярск: ИЛиД, 1976. – 65 с.
- Красилов В. А.** Эволюция и биогеография. М.: Наука, 1977. – 256 с.

- Кулаков А. П.** Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей. Новосибирск: Наука, 1973. – 187 с.
- Кулаков А. П.** Морфоструктура востока Азии. – М.: Наука, 1986. – 175 с.
- Кулаков А. П.** Мегаморфоструктурная эволюция окраин континента – следствие эволюции Земли // Структурная организация и взаимодействие упорядоченных социоприродных систем. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – С. 192–203.
- Куренцова Г. Э.** Растительность Приханкайской равнины и окружающих её предгорий. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 139 с.
- Куренцова Г. Э.** Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. – Новосибирск: Наука, 1973. – 230 с.
- Максимова В. Ф.** Фитоиндикация в системе океан-континент // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. – М.: Наука, 1982. – С. 149–162.
- Попов М. Г.** Растительный мир Сахалина. – М.: Наука, 1969. – 136 с.
- Пробатова Н. С., Селедец В. П., Соколовская А. П.** Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения БПИ ДВНЦ. – Владивосток, 1984. – Вып. XXXI. – С. 89–116.
- Пробатова Н. С., Селедец В. П., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г.** Основные итоги и перспективы изучения биоразнообразия сосудистых растений в контактной зоне «материк-океан» (российский Дальний Восток) // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока. – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2005. – С. 112–135.
- Селедец В. П.** Растительность острова Большой Пелис // Цветковые растения Дальневосточного морского заповедника. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 115–129.
- Сергеев К. Ф.** Тектоника Курильской островной системы. – М.: Наука, 1976. – 239 с.
- Стародубцев В. Н.** Ветреницы: систематика и эволюция. – Л.: Наука, 1991. – 200 с.
- Тахтаджян А. Л.** Флористические области земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
- Татаринов В. В.** Сингамеон елей Восточно-Европейской равнины. – М.: Деп. ВИНТИ (№143-1392). 1992. – 335 с.
- Урусов В. М.** Эколого-биологические особенности *Microbiota decussata* Kom. (Cupressaceae) // Бот. журн. 1979. – Т. 64, №3. – С. 362–376.
- Урусов В. М.** Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – 356 с.
- Урусов В. М.** Структура разнообразия и происхождение флоры и растительности юга Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1993. – 129 с.
- Урусов В. М.** География биологического разнообразия Дальнего Востока (сосудистые растения). – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 245 с.
- Урусов В. М.** География и палеогеография видообразования в Восточной Азии. – Владивосток: ВГУЭС, 1998. – 167 с.
- Урусов В. М.** Гибридизация в Природной флоре Сибири и Дальнего Востока (причины и перспективы использования). – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 230 с.
- Урусов В. М., Лобанова И. И., Варченко Л. И.** Хвойные российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – 440 с.
- Урусов В. М., Варченко Л. И., Вриц Д. Л.** и др. Владивосток – юг Приморья: вековая и современная динамика растительности. – Владивосток: Дальнаука, 2010/2011. – 420 с.
- Урусов В. М., Варченко Л. И.** Плоскохвойные ели Северной Пацифики: география, морфология, эволюция // Вестн. КрасГАУ, 2011. – № 8. – С. 88–93.
- Урусов В. М., Варченко Л. И.** Об эволюции биоты в береговой зоне дальневосточных морей // Вестн. КрасГАУ, 2013. – № 11. – С. 187–194.
- Урусов В. М., Вриц Д. Л., Варченко Л. И.** Узловые моменты эволюции флор и ландшафтов Дальнего Востока в мезозое-кайнозое // Геогр. вестн. Пермского гос. ун-та, 2014. – № 3(30). – С. 26–37.
- Худяков Г. И.** Антиподальные структуры земли и их эволюция // Тихоокеанский ежегодник. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – С. 85–91.
- Худяков Г. И., Кулаков А. П., Тащи С. М.** Новые аспекты морфотектоники северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса // Геолого-геоморфологические конформные комплексы Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 7–24.
- Шенброт Г. И.** Организация сообществ как фактор, определяющий направление и темпы эволюции видов // Макроэволюция: материалы I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции. – М.: Наука, 1984. – С. 170–172.

УДК 581.93(574-25)

Флора парка имени Первого президента Республики Казахстан Park named after the first President of the Republic of Kazakhstan

Г. А. Садырова

G. A. Sadyrova

РГП Институт ботаники и фитоинтродукции КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы. E-mail: gulbanu-s@mail.ru

Реферат. В статье приведены результаты исследования флоры парка имени Первого президента Республики Казахстан, находящегося в г. Алматы. Представлен видовой состав, насчитывающий 125 видов, относящихся к 95 родам и 39 семействам, таксономическая и биологическая структуры флоры парка.

Summary. The article present the study of flora of the park named after the First President of the Republic of Kazakhstan, located in Almaty. Presented species composition has 125 species belonging to 95 genera and 39 families, taxonomic and biological structure of the park flora.

Город Алматы расположен в центре евразийского континента, на юго-востоке Республики Казахстан. Географические координаты: 43° с. ш. 77° в. д. Город Алматы является уникальным по своим физико-географическим и природно-климатическим характеристикам, формирующим экологические особенности его территории. Алматы раскинулся в предгорьях Заилийского Алатау на высоте 670–970 м над ур. м. – самого северного горного хребта Тянь-Шаня. Горные реки и озера – главный источник водоснабжения Алматы. Климат Алматы континентальный, характеризуется влиянием горно-долинной циркуляции. Средняя многолетняя температура воздуха равна 10 °С, самого холодного месяца (января) – 4,7 °С, самого тёплого месяца (июля) 23,8 °С. Заморозки в среднем начинаются 14 октября, заканчиваются 18 апреля (Герасимов, 1991).

Парк Президента Республики Казахстан – это дендропарк в г. Алматы, который расположен на пересечении улицы Навои и проспекта Аль-Фараби в Бостандыкском районе. Координаты: N43°11'13" E76°53'13". Общая площадь дендропарка составляет 73 гектара. Парк открыт для посетителей в июле 2010 г.

Создание парка началось в 2001 г. В первые годы после создания парка в первую очередь были разбиты основные элементы дендропарка – аллеи, бульвары, дендрологические участки. Согласно дендрологическому плану были посажены зелёные насаждения. В честь участия города Алматы в эстафете олимпийского огня пекинской олимпиады были посажены около ста именных елей и берез. В 2011 г. была посажена сотня тянь-шаньских елей. На территории парка в 2001 г. президентом Нурсултаном Назарбаевым был лично посажен дуб.

В настоящее время облагораживание дендропарка продолжается. В генеральный план строительства включены комплекс водных сооружений на площади 9,5 га и зона горного массива на площади 4,8 га. В южной части парка запланирована постройка ландшафтной композиции, которая состоит из горного озера и искусственных насыпных гор (высота до 24 м).

В отдельных участках с горным рельефом запланированы искусственные источники с ручьями. В центре парка намечено строительство климатронов (рис. 1).

На территории парка произрастают различные виды древесных и кустарниковых растений. В парке представлены различные аллеи – березовая, ясеневая, есть ореховая роща, сосновый бор и др. (рис. 2, 3, 4). Древесные растения представлены хвойными видами, такими как *Pinus sylvestris* L., *P. pallasiana* D. Don, *P. mugo* Turra, *Picea abies* (L.) H. Karst., *P. pungens* Engelm., *P. schrenkiana* Fisch. et C.A. Mey.

Из лиственных пород деревьев здесь произрастают: *Ulmus pumila* L., *U. glabra* Huds., *Betula pendula* Roth., *Acacia albida* Delile, *Armeniaca vulgaris* L., *Quercus robur* L., *Gleditsia triacanthos* L., *Salix alba* L., *Acer negundo* L., *A. japonicum* Thunb., *A. saccharum* Marshall., *A. platanoides* L., *A. campestre* L., *A. tataricum* L., *Aesculus hippocastanum* L., *Catalpa bignonioides* Walter., *Tilia cordata* Mill., *T. mandshurica* Rupr., *Elaeagnus oxycarpa* Schldtl., *Juglans regia* L., *Populus tremula* L., *P. nigra* L., *P. balsamifera* L., *P. italica* (Du Roi) Moench., *P. alba* L., *Sorbus aucuparia* L., *Rhus typhina* L., *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem., *Fraxinus lanceolata* Borkh., *F. sogdiana* Bunge, *F. excelsior* L., *F. pensylvanica* Marshall. и др.



Рис. 1. Парк имени Первого Президента г. Алматы.



Рис. 2. Аллея «Ясеньевая роща».

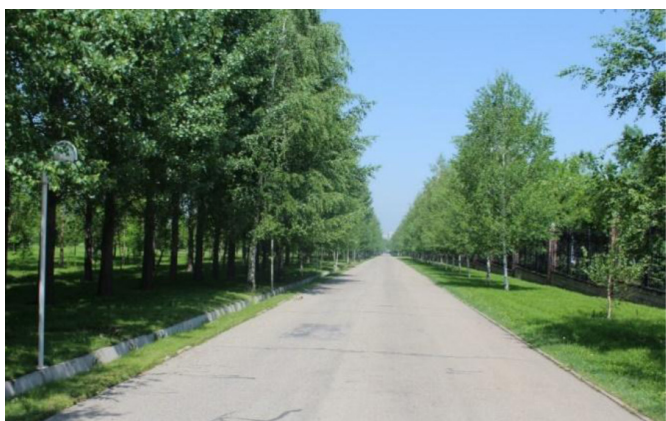


Рис. 3. Аллея «Березовая роща».



Рис. 4. Аллея «Сосновый бор».



Рис. 5. Экспозиция «Японский сад»



Рис. 6. Японская сакура в экспозиции Японского сада.



Рис. 7. Древоидный пион в японском саду.

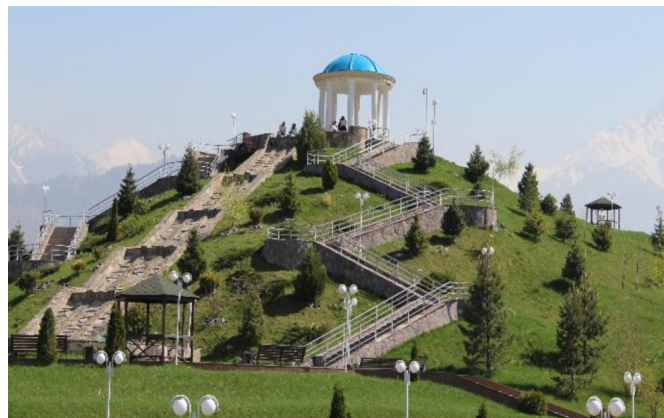


Рис. 8. Экспозиция Казахского сада «Жеті қазна».

Из кустарников здесь произрастают: *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Spach., *Berberis thunbergii* DC., *Sambucus racemosa* L., *Ligustrum vulgare* L., *Crataegus sanguinea* Pall., *Philadelphus coronarius* L., *Viburnum opulus* L., *Forsythia intermedia* Zabel., *Cotoneaster lucidus* Schtdl., *Juniperus sabina* L., *Platicladus orientalis* (L.) Franco, *Thuja occidentalis* L., *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Swida alba* (L.) Opiz., *Syringa vulgaris* L., *Crataegus orientalis* Pall., *Ribes nigrum* L., *Cotinus coggygria* Scop., *Spiraea nipponica* Maxim., *S. japonica* L., *S. salicifolia* L., *Padus avium* Mill., *Rosa rugosa* Thunb.

Из многолетних травянистых видов здесь встречаются *Trifolium repens* L., *T. pratense* L., *Plantago major* L., *P. lanceolata* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Sonchus oleraceus* L., *Dactylis glomerata* L., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Lolium perenne* L., *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv., *Agrostis gigantea* Roth, *A. tenuis* Sibth., *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra* L., *Alopecurus pratensis* L., *Poa pratensis* L., *Poa bulbosa* L., *Corydalis schanginii* (Pall.) Fedtsch., *Corydalis ledebouriana* Kar. et Kir., *Rumex acetosa* L., *Xanthium strumarium* L., *Thlaspi arvense* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Phleum pratense* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Arctium tomentosum* Mill., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Ficaria verna* Huds., *Artemisia vulgaris* L., *Artemisia annua* L., *Ranunculus repens* L., *Viola odorata* L., *Urtica dioica* L., *Chelidonium majus* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Amaranthus retroflexus* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Thlaspi arvense* L., *Descurainia sophia* (L.) Webb. ex Prantl., *Achillea millefolium* L., *Setaria viridis* (L.) P. Beauv. и др.

В 2012 и 2015 гг. были созданы экспозиции казахского сада «Жеті қазна» и экспозиция «Японский сад» по проекту ландшафтного архитектора Г. А. Калдыбаевой.

Японский сад небольшой, но он прекрасен в любое время года. В японском саду растет сакура (рис. 5), древовидные пионы, сосна горная (карликовая форма), барбарис Тунберга, спирея японская, клен остролистный, папоротник мужской, ирисы и другие (рис. 6, 7).

Экспозиция казахского сада была создана в 2012 г. также по проекту ландшафтного архитектора Г. А. Калдыбаевой (рис. 8). Казахский сад представлен разнообразными растениями характерными для казахской степи. Здесь растут ковыль волосатик, овсяница (типчак) бороздчатая, пырей ползучий, спирея березолистная, тис обыкновенный, мышиный горошек, биота восточная, скумпия обыкновенная, сосна горная, можжевельник обыкновенный, пузыреплодник калинолистный, ель колючая, барбарис Тунберга, спирея японская, береза повислая и др.

В результате сборов гербарного материала и флористических исследований установлено, что флора исследуемого парка представлена древесно-кустарниковыми и травянистыми (многолетники и однолетники) растениями и насчитывает 125 видов, относящихся к 95 родам и 39 семействам.

Анализ крупнейших семейств флоры парка им. Первого Президента РК показал, что в парковом строительстве широкое применение получили виды древесно-кустарниковой растительности из семейств: Rosaceae (20; 15,8 %), Poaceae (19; 15,0 %), Asteraceae (11; 8,7 %), Aceraceae (6; 4,7%), Pinaceae (6; 4,7%), Salicaceae (6; 4,7%), Oleaceae (6; 4,7%), Brassicaceae (6; 4,7 %), Fabaceae (2; 1,5 %), Polygonaceae (2; 1,5 %), Ranunculaceae (2; 1,5 %), Ulmaceae (2; 1,5 %), Tiliaceae (2; 1,5 %), Hydrangeaceae (2; 1,5 %), Cupressaceae (2; 1,5 %), Plantaginaceae (2; 1,5 %), Fumariaceae (2; 1,5 %), Scrophulariaceae (2; 1,5 %), Anacardiaceae (2; 1,5 %). На эти крупнейшие семейства приходится 108 видов или 85 % всей флоры парка. Следующие 19 семейств содержат в своем составе по одному виду. К ним относятся следующие: Betulaceae, Fagaceae, Hippocastanaceae, Elaeagnaceae, Juglandaceae, Berberidaceae, Sambucaceae, Viburnaceae, Cornaceae, Grossulariaceae, Tamaricaceae, Paeoniaceae, Dryopteridaceae, Papaveraceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Violaceae, Urticaceae, Apiaceae.

Таким образом, спектр ведущих семейств сосудистых растений парка имени Первого Президента в целом типичен для Голарктического флористического царства, где по анализу крупнейших семейств три первых мест занимают Rosaceae, Asteraceae и Poaceae.

Анализ видового богатства родов флоры парка им. Первого Президента показал, что из 95 родов крупными являются 15: *Acer* (6 видов; 6,3 %), *Fraxinus* (4; 4,2 %), *Populus* (4; 4,2 %), *Picea* (3; 3,1 %), *Malus* (3; 3,1 %), *Spiraea* (3; 3,1 %). По два вида содержат 8 родов *Ulmus*, *Pinus*, *Crataegus*, *Trifolium*, *Agrostis*, *Festuca*, *Poa*, *Corydalis*, *Artemisia*. На эти 15 родов приходится 43 % всей флоры парка имени Первого Президента. 80 родов содержат по одному виду.

Анализ жизненных форм показал, что ведущие позиции занимают многолетние травянистые формы 57 видов или 45,6 %, большой процент (43,6 %) приходится на древесные формы – 42 вида. И небольшой процент 20,8 % приходится на кустарниковые формы – 26 видов.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимов И. П. Очерки по физической географии Казахстана. – Алматы: Кайнар, 1991. – 57 с.

УДК 581.9(235.22)

Современная флора Шу-Илейских гор (Северный Тянь-Шань) Modern flora the Shu-Ile Mountains (the Northern Tien Shan)

И. И. Кокорева, И. Г. Отрадных, И. А. Съедина

I. I. Kokoreva, I. G. Otradnych, I. A. S'edyna

Институт ботаники и фитоинтродукции МОН РК, г. Алматы, Республика Казахстан. E-mail: kokoreva_bot@mail.ru

Реферат. В результате многолетних обследований Шу-Илейских гор был составлен флористический список, включающий 394 вида 218 родов и 59 семейств. Выявлено 29 редких и эндемичных видов. Сем. Asteraceae (28 родов и 56 видов) и Poaceae (21 родов и 32 вида) являются наиболее крупными семействами региональной флоры. Семь семейств включают от 10 до 16 родов. 27 семейств содержат только по одному роду и одному виду. Из жизненных форм преобладают травянистые многолетники и четверть всех видов составляют однолетники. Наибольшее количество однолетников приходится на сем. Brassicaceae (13 видов) и Asteraceae (10 видов).

Summary. As a result of long standing explorations floral list for the Shu-Ile Mountains was formed, which counted 394 species from 218 genera and 59 families. Also 29 rare and endemic species were revealed. Fam. Asteraceae (28 genera and 56 species) and Poaceae (21 genera and 32 species) are the most of rich families in the regional flora. Seven families included from 10 to 16 genera, 27 families consist of only one genus and one species. Of life forms herbaceous perennials dominate, a quarter of all species are annuals. The most annuals belong to Brassicaceae (13 species) and Asteraceae (10 species).

Флора Шу-Илейских гор как никакой другой регион Казахстана богата редкими и эндемичными видами растений. Здесь сохранилось единственное местообитание на Земле редчайшего третичного реликта Недзвецкии семиреченской и уникального тюльпана Регеля. Регион, известных под названием «Чу-Илийские горы» (сейчас переименован в Шу-Илейские горы) расположен между крупными реками Или и Чу. Границы Чу-Илийских гор определялись по разному (Аболин, 1930; Фисюн, 1953; Храмцов, 1984). Шу-Илейские горы являются северо-западным продолжением хребта Заилийский Алатау, спускающимся в пустынно-степную зону и состоят из отдельных хребтиков, разделенных межгорными долинами. По северным склонам Шу-Илейских гор текут пересыхающие летом или теряющиеся у предгорий речки. Снеговая линия в Шу-Илейских горах отсутствует. Близость больших пустынь Таукум и Кызылкум обусловила континентальный аридный тип климата с годовым количеством осадков 269–276 мм. Самый жаркий месяц – июль (25...26 °С), самый холодный – январь –5... –10 °С). Снежный покров устанавливается в декабре и сходит в конце февраля – начале марта, высота его составляет 10–20 см. Такие природно-климатические условия определили три цикла вегетации и специфическую флору, включающую многие пустынные виды и большое количество эндемиков (Голоскоков, 1969; Камелин, 1973).

Изучение региона началось ещё в XIX веке. Но если в 40-х годах XIX столетия проводились всесторонние исследования Средней Азии экспедициями Географического Общества и Переселенческого Управления, впервые предоставившие геологические, географические, энтографические и ботанико-зоологические материалы региона, то в тридцатые годы прошлого века растительность Шу-Илейских гор вызывала интерес прежде всего как возможные пастбища, что и обусловило достаточно интенсивное изучение региона ботаниками. Первое крупное исследование региона следует отнести к 1886 г., когда в Семиречье была направлена экспедиция Географического Общества, в состав которой входил известный ботаник А. Н. Краснов, посетивший Чу-Илийские горы, оз. Балхаш, р. Или и проследовавший далее в Передний и Центральный Тянь-Шань. По результатам этих экспедиций им была опубликована работа «Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тяньшаня» (1888). В 1889 г. геодезист Ю. А. Шмидт описал территорию западнее оз. Балхаша и сделал первую карту р. Чу от г. Пишпека до устья.

В 1909 г. Недзвецкий В.Е. руководил экспедицией, организованной Семиреченским статистическим комитетом и музеем в Чу-Илийские горы. Район исследований охватил местность от р. Курты – ур. Айверке – ур. Малый Карой до верховий реки Копалы. Именно здесь сотрудник этой экспедиции Лютек на-

шел неизвестное растение с розовыми цветами и показал В. Е. Недзвецкому, который переправил гербарий в Санкт-Петербургский ботанический сад (Селевин, 1935). Это оказалась *Incarvillea semiretschenskia* (В. Fedtsch.) Grierson, из единственного в мире её местообитания.

В 1916 г. Р. И. Аболин и П. П. Ефименко обследовали район от р. Каскелен до Кастека, Курдая и Чокпара, к северной границе Чу-Илийских гор и урочищу Карой. В период с 1914 по 1926 гг. ботаником Титовым В.С. проведено пять экспедиций через Чу-Илийские горы в разных направлениях. Были собраны обширные ботанические коллекции, впоследствии поступившие в гербарий Института Почвоведения и Геоботаники САГУ. Отчеты не опубликованы.

В 1926 г. экспедиция под руководством Р.И. Аболина охватила три района, в каждом из которых работал отдельный ботанико-почвенный отряд. Чуйский ботанический отряд, возглавляемый Дробовым В. П., обследовал р. Чу от с. Новотроицкого до с. Алексеевки с заездом в горы юго-восточной Бетпак-дала (Чагырлы, Джамбыл, Хантау). Отряд в составе В. С. Титова, А. В. Мухли, А. Ф. Иоффе, Д. М. Кудерина обследовал западную часть быв. Верненского уезда от Кастека и Курдая до южного конца оз. Балхаша и низовьев р. Или. Сам Р. И. Аболин в этом же году проехал по маршруту: г. Фрунзе, р. Аргайты и Курдайские горы, долина р. Чу от с. Георгиевского до сел. Ильинского, горы Хантау, южный конец оз. Балхаша, Чу-Илийские горы, пер. Чокпар, ст. Курдай, плоскогорье Дегерес, пер. Кастек и далее в Киргизию (Аболин, 1935).

По сведениям В. А. Селевина (1935) ботаником В. П. Дробовым в результате экспедиции 1926 г. написаны две работы «Растительность бассейна р. Чу в ее среднем течении» (1929 г.) и «Краткий очерк растительности Чуйского района и его сельскохозяйственная характеристика», неопубликованные рукописи которых хранятся в Среднеазиатском институте удобрений и агропочвоведения (Ташкент).

Первый список флоры региона был опубликован в 1949 г. А. П. Гамаюновой и В. П. Голоскоковым (1949). Список включает 539 видов, однако обследования были кратковременные и охвачен период с 20 мая по 3 июля и осенью следующего года с 20 сентября по 8 октября. Позже флору и растительность примерно этой же территории исследовала В.В. Фисюн (1953). По материалам В.В. Фисюн (1953) во флоре Чу-Илийских гор насчитывается 765 видов, относящихся к 339 родам и 70 семействам. Из 760 эндемиков Казахстана 21 вид узких эндемиков приходится на флору Чу-Илийских гор (Фисюн, 1979). В.П. Голоскоковым (1969) приводится другая цифра для Чу-Или – 17 узко эндемичных видов.

Согласно А. П. Гамаюновой и В. П. Голоскокову (1949), а следом за ними и В.В. Фисюн (1953), в Чу-Илийских горах выделяются высотные зоны свыше 1300 м до 2300 м над ур. м., что не согласуется с выделением растительности Чу-Илийских гор как пустынно-степной (Храмцов, 1986). Поэтому и во флористических списках фигурируют виды, присущие лесному и высокогорному поясам, а не пустынно-степной растительности (*Anemone protracta*, *Primula algida*), на которые указывает Р.В. Камелин (1973) и на основании которых предлагает отделять флору Чу-Илийских гор от флоры Заилийского Алатау. Нами впервые определен высотный диапазон распространения *Tulipa regelii*: от 800 до 1175 м над ур. м. Наибольшая высота местообитания этого вида отмечена в хребте Жеты-Жол (отрог хр. Заилийский Алатау, переходящий в низкогорья Чу-Илийских гор). В районе Красногорки (современное название Улькен Сулатор), так называемой из-за массового цветения тюльпанов, отмечено сразу по 5–6 видов, растущих либо на склоне одной экспозиции, либо на противоположных склонах: это тюльпаны Регеля, Альберта, Грейга, позднего, Островского и Колпаковского, а также ириса Куцакевича. Последний вид является типичным растением для флоры Чу-Илийских гор и встречается во многих растительных сообществах. По-видимому, эта высота и этот район и является границей Чу-Илийской флоры.

А. Н. Краснов (1888) впервые для Средней Азии использовал для характеристики растительности геоботанический метод исследования, приведя описание растительности по вертикальным зонам и по отдельным формациям. Впоследствии геоботанические работы в регионе проводили И. Х. Блюменталь (1937) и В. Н. Храмцов (1984, 1986). Таким образом, с момента последних исследований флоры региона прошло почти полвека.

Систематические исследования флоры региона проводились в рамках проектов «Выявление структурных закономерностей популяций редких эндемичных видов растений Шу-Илийских гор (Северный Тянь-Шань) для обеспечения сохранности их генофонда» 2012–2014 гг. и «Численность и структура популяций редких эндемичных и полезных видов растений Северного Тянь-Шаня и их изменения в зависимости от антропогенных факторов как критерии рационального природопользования» 2015–2017 гг. Были обследованы горы Киндиктас (Кендыктас, Кандыктас), плато Дегерес, лежащее к западу от центральной оси гор Киндиктас; равнина от станции Копа до поселка Коншенгель на севере и р. Курты на востоке; долины рек

Копа и Караой; горы Кульджабасы, Костобе, урочища Копалысай, долина и плато р. Колгуты; западная часть хребта Жеты-жол, включающая горы Кулакшин и Актас.

В результате проведенных маршрутно-рекогносцировочных обследований территории Шу-Илейских гор были составлены флористические списки растительных сообществ в разных условиях обитания (склоны разных экспозиций, межгорные долины, днища ущелий и т. п.) и на разных высотах. Выявлено и идентифицировано 394 вида из 218 родов, относящихся к 59 семействам (см. табл. 3). Отмечено 29 редких и эндемичных видов, некоторые из которых образуют крупные популяции (редкие виды: *Crocus alatavicus*, *Tulipa alberti*, *Tulipa greigii*, *Iris kuschakewiczii*, *Incarvillea semiretschenskia*, эндемик *Cousinia triflora*).

Наиболее крупными семействами являются Asteraceae (28 родов и 56 видов) и Poaceae (21 род и 32 вида). 7 семейств включают от 10 до 16 родов (табл. 1). Три семейства включают по 7–9 родов, и 12 семейств по два – три рода. 7 семейств содержат только по одному роду, но следует выделить род *Allium*, включающий 17 видов и занимающий второе место после самого крупного рода *Astragalus* (22 вида). Два других крупных рода – *Cousinia* и *Veronica* – включают соответственно 8 и 7 видов. Остальные 27 семейств содержат только по одному роду и одному виду.

Таблица 1

Сравнительный анализ семейств флоры исследованного района Шу-Илейских гор

Семейства	Количество родов	Общее количество видов	Одно-двулетники
Asteraceae	28	56	10
Poaceae	21	32	4
Brassicaceae	16	18	13
Chenopodiaceae	14	17	9
Fabaceae	13	44	5
Lamiaceae	13	21	7
Caryophyllaceae	11	15	9
Ranunculaceae	11	13	3
Boraginaceae	10	11	6
Rosaceae	9	13	–
Scrophulariaceae	7	15	9
Apiaceae	7	12	–
Liliaceae	3	17	–
Polygonaceae	3	8	–
Papaveraceae	3	5	5
Iridaceae	2	5	–
Valerianaceae	2	3	–
Solanaceae	2	3	2
Plumbaginaceae	2	3	–
Malvaceae	2	3	1
Geraniaceae	2	3	2
Fumariaceae	2	3	1
Dipsacaceae	2	2	–
Crassulaceae	2	2	–
Alliaceae	1	17	–
Euphorbiaceae	1	5	1
Cyperaceae	1	5	–
Convolvulaceae	1	4	–
Asphodeliaceae	1	3	–
Plantaginaceae	1	3	2
Berberidaceae	1	2	–



Рис. 1. Соотношение жизненных форм во флоре Шу-Илейских гор.

зительная разница в количестве видов и родов (табл. 2). Причинами такого несоответствия являются разница границ районов обследования разными авторами, современный пересмотр таксономического положения

Специфичность условий региона отразилась и на соотношении жизненных форм растений в составе флоры – преобладают травянистые многолетники и четверть всех видов составляют однолетники (рис. 1). Наибольшее количество одно-двухлетников приходится на сем. Brassicaceae (13 видов) и Asteraceae (10 видов), три семейства Chenopodiaceae, Caryophyllaceae и Scrophulariaceae включают по 9 видов (табл. 2). Все пять видов сем. Papaveraceae являются однолетниками. Такое доминирование эфемеров во флоре характерно для растительности пустынной и полупустынной зон.

При сравнении флористических списков региона, опубликованных ранее, и сделанных нами по материалам Флоры Казахстана (1956–1966), была выявлена значительная

Таблица 2

Сравнительный анализ состава флоры Шу-Илейских гор по разным источникам

Источник	Семейства	Роды	Виды
Гамаюнова, Голоскоков, 1949	68	240	539
Фисюн, 1953	70	339	765
Наши данные, 2016	58	218	394

отдельных таксонов, в том числе выделения новых семейств, родов и т. д., но основная причина уменьшения флористического разнообразия – уничтожение растительного покрова нерегулируемым выпасом сельхоз. животных.

Известными казахстанскими ботаниками Н.В. Павловым, М.Г. Поповым, В.П. Голоскоковым, М.С. Байтеновым описано много новых для флоры региона видов, в том числе и в статусе эндемиков (Флора Казахстана, 1956–1966). В последнее время при переоценке таксономического положения многих растений некоторые спорные виды определены как синонимы, в том числе и указанные как узкие эндеми, что сказалось на общем количестве видов и статистике таксонов. В частности, *Astragalus krassnovianus* Gontsch. признан синонимом *Astragalus pseudocytisoides* M. Pop., *Astragalus anrachaicus* Golosk. как синоним *Astragalus lanuginosus* Kar. et Kir., *Scorzonera chantavica* Pavl. – синоним *Scorzonera inconspicua* Lipsch. ex Pavlov и т. д. На наш взгляд *Allium aemulans* необоснованно переведен в синонимы *Allium caesium* Schrenk. Растения *Allium aemulans* образуют крупные обособленные популяции и отличаются морфологически и по срокам цветения от *Allium caesium*. В популяциях *Allium caesium* за более чем двадцатилетние обследования ни разу не встречались внутривидовые формы лука, морфологически сходные с *Allium aemulans*. По-видимому, разрешение вопросов таксономии спорных видов должно быть подтверждено генетическими исследованиями.

Примерно 80 % территории обследованного района подвержено сильной деградации растительного покрова в результате перевыпаса. Особенно пострадала от перевыпаса территория северной и западной оконечностей хребта Киндиктас, долины Копы и Караой, территории до рек Курты и Или, горы Анрахай, Кульджабасы, плато Дегерес. Нами отмечены участки с разной степенью нарушенности – от 1 до 4 стадии. Некоторые виды были обнаружены в единственном экземпляре (*Achoriphragma subsiliquosum*, *Veronica spuria* L., *Onobrychis chorossanica*, *Juniperus sabina*), единичными небольшими популяциями не более 6–8 особей (*Astragalus pseudocytisoides*, *Astragalus krasnovii*, *Andropogon ischaetum*) или единственной популяцией (*Allium suvorovii*, *Leontice incerta*, *Pedicularis czuiliensis*, *Paeonia anomala*, *Dactylorhiza umbrosa*).

Список видов растений обследованного района Шу-Илейских гор

1. Polypodiaceae R.Br.
1. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.
2. Equisetaceae Rich.
1. *Equisetum ramosissimum* Desf.
3. Cupressaceae Neger.
1. *Juniperus sabina* L.
4. Ephedraceae Dumort.
1. *Ephedra intermedia* Schrenk
2. *Ephedra distachya* L.
5. Poaceae Barnhart
1. *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski
2. *Aegilops triuncialis* L.
3. *Aeluropus intermedius* Regel
4. *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.
5. *Agropyron desertorum* (Fisch.) Schult. et Schult.
6. *Andropogon ischaemum* (L.) Keng.
7. *Anisantha tectorum* (L.) Nevski
8. *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub
9. *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.
10. *Catabrosella humilis* (Bieb.) Tzvetz
11. *Crypsis aculeata* Trin.
12. *Crypsis schoenoides* (L.) Lam.
13. *Dactylis glomerata* L.
14. *Elytrigia repens* (L.) Beauv.
15. *Eremopyrum buonapartis* (Spreng.) Nevski.
16. *Festuca valesiaca* Gaudin.
17. *Festuca regeliana* Pavl.
18. *Festuca pratensis* Hads
19. *Hordeum crinitum* Desf.
20. *Koeleria glauca* (Spleng.) DC
21. *Nevskiella gracillima* (Bunge) V. Krecz. et Vved.
22. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.
23. *Poa bulbosa* L.
24. *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev.
25. *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf.
26. *Stipa. capillata* L.
27. *S. caucasica* Schmalh.
28. *S. kirghisorum* P. Smirn.
29. *S. orientalis* Trin.
30. *S. sareptana* A.Beck.
31. *S.hohenackeriana* Trin. et Rupr.
32. *S. lessingiana* Trin. et Rupr.
6. Juncaceae Juss
1. *Juncus filiformis* L.
2. *Juncus gerardii* Loisel.
7. Cyperaceae Juss.
1. *Carex melanantha* C.A. Mey.
2. *Carex pachystylis* J. Gay
3. *Carex praecox* Schreb.
4. *Carex turkestanica* Regel
5. *Carex stenophylloides* V.Krecz.
8. Liliaceae Juss.
1. *Gagea chomutovae* (Pasch.) Pasch.
2. *Gagea. bulbifera* (Pall.) Salisb.
3. *Gagea capillifolia* Vved.
4. *Gagea capusii* Terr.
5. *Gagea fedtschenkoana* Pasch.
6. *Gagea ova* Stapf.
7. *Gagea.pseudoerubescens* Pascher.
8. *Gagea stipitata* Merckl. ex Bunge
9. *Gagea tenera* Pasch.
10. *Fritillaria karelinii* Fisch
11. *Tulipa alberti* Regel
12. *Tulipa buhseana* Boiss.
13. *Tulipa greigii* Regel
14. *Tulipa kolpakowskiana* Regel
15. *Tulipa ostrowskiana* Regel
16. *Tulipa regelii* Krasn.
17. *Tulipa tarda* Stapf.
9. Alliaceae J. Agardh
1. *Allium altissimum* Regel
2. *Allium aemulans* Pavl.
3. *Allium barszczewskii* Lipsky
4. *Allium caesium* Schrenk
5. *Allium galanthum* Kar. et Kir.
6. *Allium iliense* Regel
7. *Allium kokanicum* Regel
8. *Allium longicuspis* Regel
9. *Allium margaritae* B. Fedtsch.
10. *Allium pallasii* Murr.
11. *Allium petraeum* Kar. et Kir.
12. *Allium schubertii* Zucc
13. *Allium scrobiculatum* Vved
14. *Allium suvorovii* Regel
15. *Allium trachyscordum* Vved.
16. *Allium turkestanicum* Regel
17. *Allium talassicum* Regel
10. Asparagaceae Juss.
1. *Asparagus neglectus* Kar. et Kir.
11. Amaryllidaceae Jaume
1. *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Herb.
12. Asphodeliaceae Juss.
1. *Eremurus altaicus* (Pall.) Stev.
2. *Eremurus cristatus* Vved
3. *Eremurus tianschanicus* Pazij et Vved. ex Golosk.
13. Iridaceae Juss.
1. *Crocus alatavicus* Regel et Semen.
2. *Iris halophila* Pall.
3. *Iris kolpakowskiana* Regel
4. *Iris kuschakewiczii* B. Fedtsch.
5. *Iris sogdiana* Bunge
14. Orchidaceae Juss.
1. *Dactylorhiza umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski
15. Salicaceae Mirb.
1. 1. *Salix alba* L.
16. Urticaceae Juss.
1. 1. *Urtica dioica* L.
17. Polygonaceae Juss.

1. *Atraphaxis pyrifolia* Bunge
 2. *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch
 3. *Atraphaxis spinosa* L.
 4. *Atraphaxis virgata* (Regel) Krasn.
 5. *Rheum maximowiczii* Losinsk.
 6. *Rheum tataricum* L.
 7. *Rumex crispus* L.
 8. *Rumex tianschanicus* Losinsk.
18. Chenopodiaceae Vent.
1. *Alexandra lehmannii* Bunge
 2. *Atriplex tatarica* L.
 3. *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers.
 4. *Camphorosma lessingii* Litv.
 5. *Ceratoides ewersmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn.
 6. *Ceratocarpus urticolosa* Bluket
 7. *Climacoptera obtusifolia* (Schrenk) Botsch.
 8. *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch.
 9. *Kochia prostrata* (L.) Schrad.
 10. *Kraschenninikovia ceratoides* (L.) Gueldenst.
 11. *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens
 12. *Salsola arbuscula* Pall
 13. *Salsola orientalis* S.G. Gmel.
 14. *Petrosimonia sibirica* (Pall.) Bunge
 15. *Suaeda linifolia* Pall.
 16. 17. *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge
19. Caryophyllaceae Juss.
1. *Dianthus soongoricus* Schischk.
 2. *Dianthus ramosissimus* Pall. ex Poir.
 3. *Cerastium inflatum* Link.
 4. *Cerastium perfoliatum* L.
 5. *Pleonax conica* (L.) Sourkova
 6. *Gipsophila paniculata* L.
 7. *Holosteum umbellatum* L.
 8. *Holosteum glutinosum* (M.Bieb.)Fisch.et C..Mey.
 9. *Queria hispanica* L.
 10. *Silene brahuica* Boiss.
 11. *Silene holopetala* Bunge
 12. *Silene lithophila* Kar.et Kir.
 13. *Tythostemma alsinoides* (Boiss. et Buhse) Nevski
 14. *Velezia rigida* L.
20. Ranunculaceae Juss.
1. *Adonis aestivalis* L.
 2. *Anemone gortschakovii* Kar.et Kir.
 3. *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Bess.
 4. *Clematis songarica* Bunge
 5. *Clematis asplenifolia* Schrenk
 6. *Consolida rugulosa* (Boiss.) Schrodinger
 7. *Delphinium biternatum* Huth
 8. *Delphinium semibarbatum* Bienert.
 9. *Shibateranthis longistipitata* (Regel) Nakai
 10. *Ranunculus regelianus* Ovcz.
 11. *Halerpestes salsuginosa* (Pall. ex Georgi) Greene
 12. *Thalictrum isopyroides* C.A.Mey.
 13. *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.
21. Paeoniaceae Rudolphi
1. *Paeonia anomala* L.
22. Berberidaceae Juss.
1. *Leontice ewersmannii* Bunge
 2. *Leontice incerta* Pall.
23. Papaveraceae Juss.
1. *Glaucium flavum* Crantz
 2. *Papaver pavoninum* Schrenk
 3. *Papaver litwinowii* Fedde.
 4. *Roemeria refracta* DC.
 5. 5. *Roemeria hybrida* (L.) DC.
24. Fumariaceae DC.
1. *Corydalis ledebouriana* Kar.et Kir.
 2. *Corydalis schanginii* (Pall.) B. Fedtsch.
 3. *Fumaria vaillantii* Loisel.
25. Brassicaceae Burnett
1. *Alyssum szovitsianum* Fisch. et Mey.
 2. *Camelina microcarpa* Andrz.
 3. *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.
 4. *Cardaria draba* (L.) Desv.
 5. *Chorispora sibirica* (L.) DC
 6. *Crambe kotschyana* Boiss.
 7. *Erysimum czernjajevii* N.Bush
 8. *Goldbachia laevigata* (Bieb.) DC.
 9. *Meniocus linifolius* (Steph.) DC.
 10. *Achoriphragma subsiliquosum* (Popov) Sojak.
 11. *Rorippa brachycarpa* (C.A.Mey) Hayek
 12. *Sisymbrium altissimum* L.
 13. *Sisymbrium brassiciforme* C. A. Mey.
 14. *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth
 15. *Strigosella turkestanica* (Litv.) Botsch.
 16. *Stubendorffia orientalis* Schrenk
 17. *Tauscheria lasiocarpa* Fish. ex DC.
 18. *Thlaspi ceratocarpum* (Pall.) Murr
26. Crassulaceae DC.
1. *Sedum alberti* Regel
 2. *Rosularia turkestanica* (Regel et. C.Winkl.) Berger
27. Rosaceae Juss.
1. *Cerasus tianschanica* Pojark.
 2. *Cotoneaster suavis* Pojark.
 3. *Crataegus songarica* C. Koch
 4. *Geum urbanum* L.
 5. *Hulthemia berberifolia* (Pall.) Dumort.
 6. *Potentilla asiatica* (Th. Wolf) Juz.
 7. *Potentilla orientalis* Juz.
 8. *Potentilla soongarica* Bunge
 9. *Potentilla supina* L.
 10. *Rosa alberti* Regel
 11. *Rosa platyacantha* Schrenk
 12. *Rubus caesius* L.
 13. *Spiraea hypericifolia* L.
28. Fabaceae Lindl.
1. *Alhagi pseudalhagi* (M.Bieb.) Fisch.
 2. *Astragalus angreni* Lipsky
 3. *Astragalus angustissimus* Bunge
 4. *Astragalus arbuscula* Pall.
 5. *Astragalus chaetodon* Bunge
 6. *Astragalus fedtschenkoanus* Lipsky
 7. *Astragalus flexus* Fisch.
 8. *Astragalus filicaulis* Fisch. et Mey.
 9. *Astragalus krasnovii* M.Pop.

10. *Astragalus kronenburgii* B.Fedtsch.
 11. *Astragalus kurdaicus* Saposhn. ex Sumn.
 12. *Astragalus lanuginosus* Kar.et Kir.
 13. *Astragalus lasiophyllus* Ledeb.
 14. *Astragalus macronyx* Bunge
 15. *Astragalus macrotropis* Bunge
 16. *Astragalus nikitinae* B. Fedtsch.
 17. *Astragalus ortholobiformis* Sumn.
 18. *Astragalus platyphyllus* Kar.et Kir.
 19. *Astragalus pseudocytisoides* M. Pop.
 20. *Astragalus jaxarticus* Pavl.
 21. *Astragalus schrenkianus* Fisch. et Mey.
 22. *Astragalus sieversianus* Pall.
 23. *Astragalus schanginianus* Pall.
 24. *Astragalus sesamoides* Boiss.
 25. *Caragana balchaschensis* (Kom.) Pojark.
 26. *Caragana frutex* (L.) C.Koch
 27. *Caragana laeta* Kom.
 28. *Glycyrrhiza glabra* L.
 29. *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.
 30. *Lathyrus pratensis* L.
 31. *Hedysarum songoricum* Bong.
 32. *Hedysarum chantavicun* M. Pop. ex Bajt.
 33. *Medicago agropyretorum* Vass.
 34. *Medicago falcata* L.
 35. *Medicago lupulina* L.
 36. *Melilotus officinalis* (L.) Pall.
 37. *Oxytropis almaatensis* Bajt.
 38. *Oxytropis niedzweckiana* M. Pop
 39. *Onobrychis chorossanica* Bunge
 40. *Pseudosophora alopecuroides* (L.) Sweet
 41. *Trigonella arcuata* C.A. Mey.
 42. *Vicia subvillosa* (Ledeb.) Boiss.
 43. *Vicia cracca* L.
 44. *Vicia tenuifolia* Roth.
 29. Geraniaceae Juss.
 1. *Geranium transversale* (Kar.et Kir.) Vved.
 2. *Geranium rotundifolium* L.
 3. *Erodium cicutarium* (L.) Her.
 30. Linaceae S.Gray
 1. *Linum perrene* L.
 31. Peganaceae Tiegh.
 1. *Peganum harmala* L.
 32. Rutaceae Juss.
 1. *Haplophyllum perforatum* Kar. et Kir.
 33. Euphorbiaceae Juss.
 1. *Euphorbia rapulum* Kar.et Kir.
 2. *Euphorbia lamprocarpa* Prokh.
 3. *Euphorbia inderiensis* Less.
 4. *Euphorbia helioscopia* L.
 5. *Euphorbia jaxartica* Prokh.
 34. Celastraceae R.Br.
 1. *Euonymus semenovii* Regel et Herd.
 35. Aceraceae Juss.
 1. *Acer semenovii* Regel et Herd.
 36. Rhamnaceae Juss.
 1. *Rhamnus cathartica* L.
 37. Malvaceae Juss.
 1. *Alcea nudiflora* (Lindl.) Boiss.
 2. *Malva neglecta* Wallr.
 3. *Malva pusilla* Smith.
 38. Hypericaceae Juss.
 1. *Hypericum scabrum* L.
 2. *Hypericum perforatum* L.
 39. Tamaricaceae Link
 1. *Tamarix ramosissima* Ledeb.
 40. Cistaceae Juss.
 1. *Helianthemum songaricum* Schrenk
 41. Elaeagnaceae A.L. Jussieu
 1. *Elaeagnus angustifolia* L.
 42. Onagraceae Juss
 1. *Epilobium minutiflorum* Hausskn.
 43. Apiaceae Lindl.
 1. *Bunium setaceum* (Schrenk) H. Wolff
 2. *Eryngium planum* L.
 3. *Hymenolima bupleroides* (Schrenk) Korov.
 4. *Schrenkia involucrata* Regel et Schmalh.
 5. *Seseli sessiliflorum* Schrenk
 6. *Ferula ovina* (Boiss.) Boiss.
 7. *Ferula karataviensis* (Regel et Schmalh.) Korov.
 8. *Ferula arida* (Korov.) Korov.
 9. *Ferula karelinii* Bunge
 10. *Ferula ferulaeoides* (Steud.) Korow.
 11. *Ferula caspica* Bieb.
 12. *Prangos ornata* Kuzm.
 44. Primulaceae Vent.
 1. *Androsace maxima* L.
 45. Plumbaginaceae Juss.
 1. *Limonium gmelini* (Willd.) Kuntze
 2. *Goniolimon cuspidatum* Gamaun.
 3. *Goniolimon eximum* (Schrenk) Boiss.
 46. Gentianaceae Juss.
 1. *Gentiana olivieri* Griseb.
 47. Apocynaceae Juss.
 1. *Trachomitum lancifolium* (Russan.) Robed.
 48. Convolvulaceae Juss.
 1. *Convolvulus arvensis* L.
 2. *Convolvulus lineatus* L.
 3. *Convolvulus pseudocantabrica* Schrenk
 4. *Convolvulus tragacanthoides* Turcz.
 49. Boraginaceae Juss.
 1. *Arnebia guttata* Bge
 2. *Asperugo procumbens* L.
 3. *Buglossoides tenuiflora* (L.fil.) Jonst.
 4. *Heliotropium acutiflorum* Kar. et Kir.
 5. *Myosotis refracta* Boiss.
 6. *Nonea caspica* (Willd.) G.Don fil.
 7. *Nonea pulla* (L.) DC.
 8. *Onosma irritans* M. Pop. ex Pavl.
 9. *Rindera tetraspis* Pall.
 10. *Rochelia cardiosepala* Bunge
 11. *Solenanthes cirtinnatus* Ledeb.
 50. Lamiaceae Lindl.
 1. *Eremostachys tuberosa* (Pall.) Bunge
 2. *Hypogomphia turkestanica* Bunge
 3. *Lagochilus platycalyx* Schrenk ex Fisch. et Mey.

4. *Lallemantia royleana* (Benth.) Benth.
 5. *Lamium amplexicaule* L.
 6. *Leonurus turkestanicus* V. Krecz. et Kuprian.
 7. *Mentha asiatica* Boriss.
 8. *Nepeta cataria* L.
 9. *Nepeta micrantha* Bunge
 10. *Nepeta pannonica* L.
 11. *Nepeta ucranica* L.
 12. *Phlomis septentrionalis* (Popov) Adylov, Kamelin & Makhm.
 13. *Phlomis speciosa* Rupr.
 14. *Salvia aethiops* L.
 15. *Salvia deserta* Schang.
 16. *Salvia sclarea* L.
 17. *Scutellaria sieversii* Bunge
 18. *Scutellaria titovii* Juz.
 19. *Thymus marschallianus* Willd.
 20. *Ziziphora clinopodioides* Lam
 21. *Ziziphora tenuior* L.
51. Solanaceae Juss.
1. *Hyoscyamus niger* L.
 2. *Hyoscyamus pusillus* L.
 3. *Lycium ruthenicum* Murr.
52. Scrophulariaceae Juss.
1. *Dodartia orientalis* L.
 2. *Euphrasia pectinata* Ten.
 3. *Linaria ramosa* (Kar. et Kir.) Kuprian.
 4. *Linaria transiliensis* Kuprian.
 5. *Pedicularis czuiliensis* Semiotr.
 6. *Scrophularia kiriloviana* Schischk.
 7. *Verbascum songaricum* Schrenk
 8. *Verbascum thapsus* L.
 9. *Veronica anagallis-aquatica* L.
 10. *Veronica campilopoda* Boiss.
 11. *Veronica ferganica* M. Pop.
 12. *Veronica oxycarpa* Boiss.
 13. *Veronica persica* Poir.
 14. *Veronica polita* Fries
 15. *Veronica spuria* L.
53. Bignoniaceae Juss.
1. *Incarvillea semiretschenskia* (B. Fedtsch.) Grierson
54. Orobanchaceae Vent.
1. *Orobanche gigantea* (G. Beck) Gontsch.
55. Valerianaceae Batsch
1. *Valeriana chionophila* M. Pop. et Kult.
 2. *Valeriana ficarifolia* Boiss.
 3. *Patrinia intermedia* (Hornem.) Roem. et Schult
56. Plantaginaceae Juss.
1. *Plantago depressa* Schlecht.
 2. *Plantago lanceolata* L.
 3. *Plantago major* L.
57. Rubiaceae Juss.
1. *Galium tricorntutum* Dandy
 2. *Galium verum* L.
58. Dipsacaceae Juss.
1. *Scabiosa songarica* Schrenk
 2. *Dipsacus dipsacoides* (Kar. et Kir.) Botsch.
59. Asteraceae Dumort.
1. *Achillea biebersteinii* Afan.
 2. *Achillea millefolium* L.
 3. *Acroptilon repens* (L.) DC.
 4. *Arctium leiospermum* Juz. et Serg.
 5. *Arctium tomentosum* Mill.
 6. *Artemisia absinthium* L.
 7. *Artemisia annua* L.
 8. *Artemisia dracunculus* L.
 9. *Artemisia juncea* Kar. et K. ir.
 10. *Artemisia scoparia* W. K.
 11. *Artemisia sublessingiana* Krasch. ex Poljak.
 12. *Artemisia terrae-albae* Krasch.
 13. *Carthamnus turkestanicus* M. Pop. Hybr
 14. *Centaurea squarrosa* Willd.
 15. *Centaurea iberica* Trev. ex Spreng.
 16. *Cicerbita azurea* (Ledeb.) Beauverd
 17. *Cirsium arvense* (L.) Scop.
 18. *Cirsium vulgare* (Savi) Ten.
 19. *Chondrilla leiosperma* Kar. et Kir.
 20. *Cousinia affinis* Schrenk
 21. *Cousinia alberti* Regel & Schmalh.
 22. *Cousinia egregia* Juz.
 23. *Cousinia karatavica* Regel & Schmalh.
 24. *Cousinia lappacea* Schrenk
 25. *Cousinia umbrosa* Regel
 26. *Cousinia triflora* Schrenk
 27. *Cousinia vicaria* Kult.
 28. *Crupina vulgaris* Cass.
 29. *Echinops chantavicus* Trautv.
 30. *Echinops nanus* Bunge
 31. *Eryngium planum* L.
 32. *Garhadiolus papposus* Boiss.
 33. *Handelia trichophylla* (Schrenk) Heimert.
 34. *Hieracium virosum* Pall.
 35. *Hyalea pulchella* Ldb.
 36. *Inula britannica* L.
 37. *Inula macrophylla* Kar. et Kir.
 38. *Lactuca serriola* L.
 39. *Jurinea robusta* Schrenk
 40. *Onopordum acanthium* L.
 41. *Scorzonera circumflexa* Krasch. & Lipsch.
 42. *Scorzonera inconspicua* Lipsch. ex Pavlov
 43. *Senecio erucifolius* L.
 44. *Serratula sogdiana* Bunge
 45. *Serratula cardunculus* (Pall.) Schrenk
 46. *Stisolophus balsamita* Lam.
 47. *Taraxacum longipyramidatum* Schischk.
 48. *Taraxacum monochladium* Hand.-Mazz.
 49. *Taraxacum multiscaposum* Schischk.
 50. *Taraxacum officinale* Wigg.
 51. *Tragopogon elongatus* S. Nikit.
 52. *Tragopogon major* Jacq.
 53. *Tragopogon ruber* S.G. Gmel.
 54. *Xeranthemum longepapposits* Fisch. et Mey.
 55. *Xeranthemum annuum* L.
 56. *Xanthium strumarium* L.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболин Р. П.** От пустынных степей Прибалхашья до снежных вершин Хантенгри. – Л., 1930. – 176 с.
- Блюменталь И. Х.** Геоботанический очерк западной оконечности Заилийского Алатау и Чу-Илийских гор. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1937. – 126 с.
- Гамаюнова А. П., Голоскоков В. П.** Материалы к флоре и растительности Чу-Илийских гор // Изв. АН КазССР. Сер. бот., 1949. – № 4. – С. 57–83.
- Голоскоков В. П.** Особенности видового эндемизма во флоре Казахстана // Ботанические материалы Гербария Ботан. ин-та АН Каз ССР, 1969. – Вып. 6. – С. 3–13.
- Камелин Р. В.** Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – Л.: Наука, 1973. – 356 с.
- Краснов А. Н.** Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня / Записки Русск. географ. об-ва. – СПб., 1888. – Т. 19.
- Селевин В. А.** Введение в естественно-историческое изучение Бетпак-дала. Результаты Бетпак-далинской экспедиции среднеазиатского государственного университета // Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Сер. XII-а. География. – Ташкент, 1935. – Вып. 12. – С. 11–50.
- Фисюн В. В.** Флора и растительность Чу-Илийских гор: Автореф. дис.... канд. бнол. наук. – Алма-Ата, 1953. – 8 с.
- Фисюн В. В.** Эндемы Чу-Илийских гор и необходимость их охраны // Охрана растит. мира Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1979. – С. 121–127.
- Флора Казахстана. – Алма-Ата, 1956–1966. – Т. 1–9.
- Храмцов В. Н.** Сообщества лука молочноцветного *Allium galanthum* (Liliaceae) в Чу-Илийских горах (Средняя Азия) // Бот. журн., 1983. – Т. 68, № 3. – С. 326–335.
- Храмцов В. Н.** Закономерности растительного покрова Чу-Илийских гор // Бот. журн., 1986. – Т. 71, № 11. – С. 1519–1526.

УДК 581.93(282.256.333)

Адвентивные виды во флоре города Абакана Adventitious species of the flora of the city of Abakan

Е. Г. Лагунова О. А. Васильева

E. G. Lagunova O. A. Vasileva

Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова, пр. Ленина 90, г. Абакан, Республика Хакасия, 655017
E-mail: olesya_vasileva_93@inbox.ru

Реферат. В статье приводятся сведения об адвентивной флоре города Абакана. Проанализированы ведущие семейства и роды, изучено участие в сложении растительного покрова города различных жизненных форм адвентивных видов. Виды классифицированы по способу заноса и по степени натурализации.

Summary. The article contains some information about the adventive species of Abakan. We have analyzed the leading families and genera, studied participation in composition of the town's vegetation of different life forms of adventive species. The species are classified by the method of introduction and by the degree of naturalization.

В настоящее время темпы современной урбанизации влекут за собой деградацию естественных растительных сообществ и флоры, формируя при этом новую урбанизированную природно-антропогенную среду. В крупных городах под воздействием различных антропогенных факторов происходит изменение естественных условий окружающей среды, а значит и изменение самих видов растений, их состава и соотношения.

Город Абакан основан в 1934 г. Он расположен в центре Минусинской котловины, на высоте 250 м над ур. м. Площадь города составляет 112,38 км².

В связи с синантропизацией и деградацией растительного покрова растительность г. Абакана можно разделить на культивируемую (садово-парковые комплексы, газоны) и естественную (степи, леса и луга). Естественная растительность сохранилась на территории города фрагментарно, незначительно она представлена в черте городских построек, а в окрестностях города естественные растительные сообщества занимают значительные площади.

Флора г. Абакана насчитывает 430 видов высших сосудистых растений, относящихся к 64 семействам и 240 родам.

Флора г. Абакана, как и любая другая урбанофлора, относится к разряду антропогенно трансформированных флор и подвержена синантропным изменениям, при которых происходит проникновение в местную флору видов, занесенных человеком.

По мнению В. В. Протопоповой (1991) к синантропной флоре относятся все виды, произрастающие спонтанно на антропогенных местообитаниях, проникающие в трансформированные полуестественные растительные сообщества или ставшие компонентами определенных естественных сообществ, распространению которых способствует антропогенный прессинг.

Доля синантропных видов во флоре г. Абакана составляет 57,0 % (245 видов). Индекс синантропности флоры г. Абакана $I_s = 0,57$.

Синантропный компонент городского округа включает два флорогенетических элемента: аборигенный (виды местной флоры или апофиты) и адвентивный (виды, появившиеся на данной территории в результате хозяйственной деятельности человека) (Григорьевская, Лепешкина, Зелепукин, 2012).

Доля апофитов во флоре г. Абакана составляет 76,3 % от общего числа синантропных видов, или 187 видов.

Индекс апофитизации оценивает вклад аборигенных видов в синантропную флору. Для г. Абакана он имеет показатель $I_{ap} = 0,77$.

Самым динамичным компонентом любой флоры является ее адвентивная фракция.

Адвентивная флора г. Абакана насчитывает 58 видов высших сосудистых растений, которые относятся к 26 семействам и 46 родам.

Ведущие семейства адвентивной флоры представлены на рисунке 1.

Самое большое количество адвентивных видов отмечено в семействе Rosaceae, составляющего 20,7 % от адвентивной фракции флоры города (12 видов). Преобладание данного семейства связано с наличием многочисленных древесно-кустарниковых адвентивных видов, которых в черте города насчитывается 13 видов. Они широко используются в озеленение города и культивируются в садах и парках. Представителями семейства Rosaceae являются: *Padus avium*, *Rosa majalis*, *Crataegus sanguinea*, *Cotoneaster melanocarpus* и др.

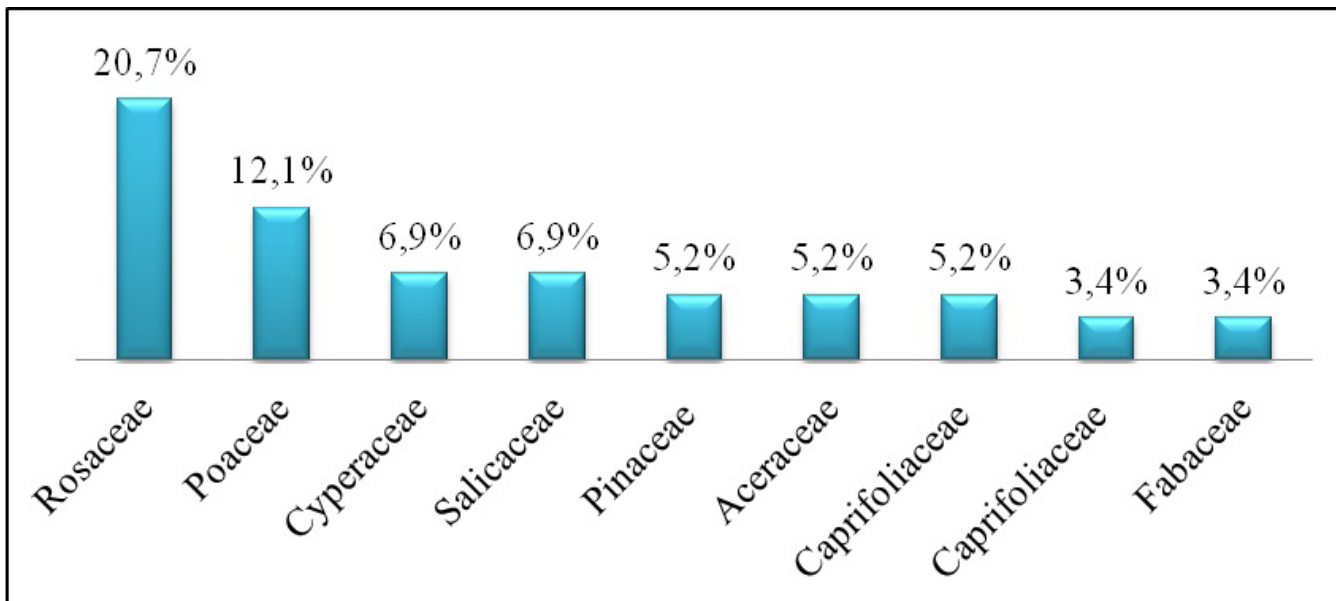


Рис. 1. Ведущие семейства адвентивной флоры г. Абакана.

В семейство Poaceae входит 7 видов (12,1 % от общего числа адвентивных видов флоры исследуемого города). Семейство Cyperaceae представлено 4 видами (6,9 %). Представители этих семейств занесены, как правило, спонтанно в результате различной антропогенной деятельности.

Семейство Salicaceae включает 4 вида (6,9 %), являющихся типичными видами парков, скверов и садов (*Populus alba*, *P. lauriflora*, *P. balsamifera*, *P. nigra*).

Представители семейств Pinaceae (*Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*), Caprifoliaceae (*Sambucus sibirica*, *Viburnum opulus*, *Lonicera tatarica*) и Aceraceae (*Acer negundo*, *A. ginnala*, *A. tataricum*) представлены 3 видами (5,2 %) и являются успешно закрепившимися на местах обитания, но не расселяются за их пределы.

Семейства Tiliaceae и Fabaceae в своем составе имеют по 2 вида (3,4 %). Остальные семейства являются одно-видовыми.

Анализ семейственного спектра показал, что ведущие семейства включают, как правило, большое число культивируемых видов.

Многовидовыми родами являются *Carex* (4 вида), *Salix* (4 вида), *Acer* (3 вида) и *Tilia* (2 вида). Остальные роды включают по одному виду.

В составе адвентивной флоры города представлены все основные жизненные формы, их соотношение представлено на рисунке 2.

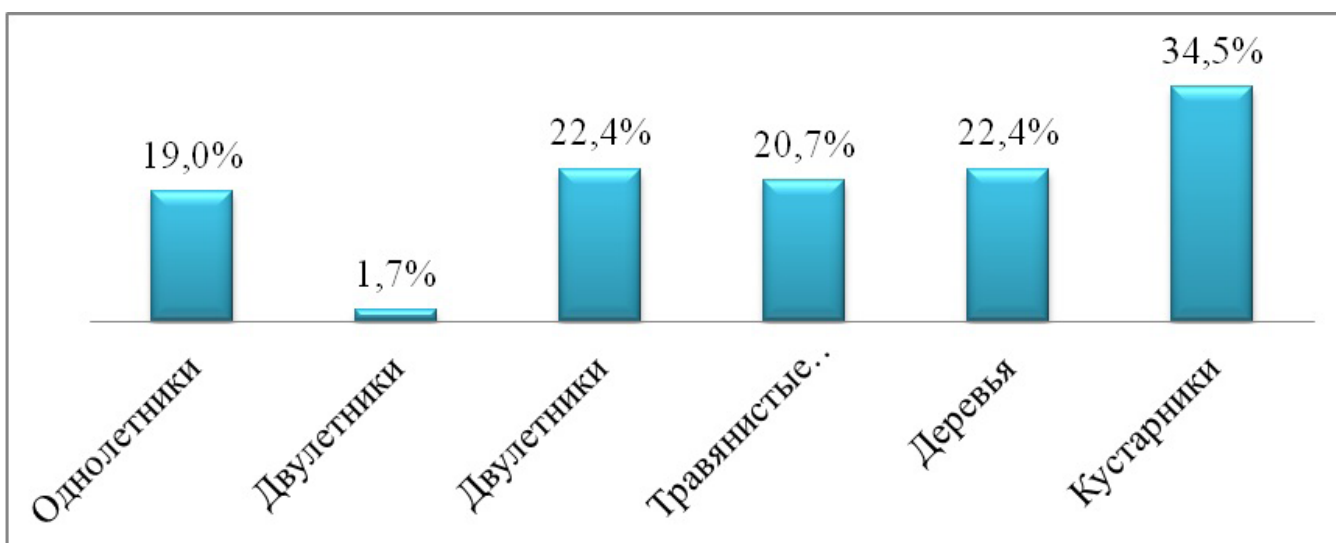


Рис. 2. Соотношение жизненных форм адвентивной флоры г. Абакана.

Участие в сложении растительного покрова города травянистых поликарпиков и травянистых монокарпиков примерно равное.

Травянистые поликарпики включают 13 видов (22,4 % от общего числа адвентивных видов). Из них длиннокорневищных видов – 4 (6,9 %), короткокорневищных – 3 вида (5,2 %), плотнокустовых, рыхлокустовых и каудексных – по 2 вида (3,4 %).

Травянистые монокарпики представлены 12 видами (20,7 %). К однолетникам относятся 11 видов (19,0 %), двулетнее растение одно (1,7 %).

Важное средообразующее значение в городской среде имеют заносные деревья и кустарники. Дендрофлора города представлена 33 видами, что составляет 56,9 % от адвентивного компонента г. Абакана. Почти все виды деревьев (13 видов, или 22,4 %) и кустарников (20 видов, или 34,5 %), привнесенных во флору, в результате озеленения натурализовались. Наиболее активно расселяются *Acer negundo* и *Ulmus pumila*.

Из кустарников наибольшую активность проявляют ушедшие из культуры *Hippophaë rhamnoides*, *Rubus idaeus*, *Cerasus fruticosa*, *Ribes saxatile*, которые встречаются на улицах частного сектора.

Биоморфологический анализ показал преобладание во флоре г. Абакана многолетних растений, которые лучше приспособлены к природно-климатическим условиям, чем однолетние и двулетние растения, но широкое распространение монокарпических видов, по мнению А. В. Панина и М. А. Березуцкого (2007), объясняется тем, что условия в городе и его окрестностях характеризуются высокой динамичностью и благоприятны для произрастания видов с коротким жизненным циклом.

Адвентивные виды – это неотъемлемый компонент урбанофлор. Индекс адвентизации – показатель нестабильности флоры. Во флоре г. Абакана $I_{ad} = 0,13$.

Изучая роль отдельных адвентивных видов в формировании растительного покрова города мы определяем способ их заноса и степень натурализации и основываемся на классификациях В. В. Протопоповой (1991), Н. А. Вьюнковой (1985), Г. С. Антипиной (2002).

Адвентивные виды были классифицированы по способу заноса на следующие группы.

Ксенофиты. Их в исследуемой флоре – 23 вида, что составляет 39,7 % от числа адвентивных видов. Эти виды занесены спонтанно в результате различной деятельности человека (*Alopecurus brachystachyus*, *Bromus secalinus*, *Hordeum jubatum*, *Asparagus officinalis*, *Oxytropis muricata*, *Hippophaë rhamnoides* и др.).

Эргазиофиты включают 35 видов (60,3 %), они занесены преднамеренно. Данную группу, в основном, составляют древесно-кустарниковые растения: *Larix sibirica*, *Populus alba*, *Ulmus pumila*, *Tilia cordata*, *Cerasus fruticosa*, *Amygdalus nana*, *Malus baccata*, *Sorbus sibirica*, *Juglans manshurica* и др.

По степени натурализации выделяют такие группы.

Эфемерофиты. В городе Абакане их 4 вида (6,9 % адвентивной фракции), это случайно занесенные растения, не натурализуются. Это, как правило, одно-двулетние растения, поселяющиеся на нарушенных местообитаниях (*Consolida regalis*, *Sphallerocarpus gracilis*, *Phacelia tanacetifolia*, *Helianthus tuberosus*).

Колонофиты (33 вида или 56,9 %) – растения, успешно закрепившиеся на местах заноса, но далеко не расселяющиеся за их пределы. Колонофиты становятся обычными видами парков, скверов и садов (*Berberis sibirica*, *Ribes saxatile*, *Padus avium*, *Rosa acicularis*, *Acer negundo*, *Syringa vulgaris*);

Эпекофиты – 5 видов (8,6 %) – виды пришельцы, которые расселяются по нарушенным местообитаниям (*Setaria viridis*, *Amaranthus retroflexus*, *Helidonium majus*, *Lepidium ruderales*, *Chenopodium aristatum*);

Агриофиты – 16 видов (27,6 %) – заносные растения, становящиеся полноправными компонентами естественных сообществ (*Scirpus radicans*, *Crataegus sanguinea*, *Spiraea chamaedryfolia*, *Solanum nigrum*).

Таким образом, соотношение групп синантропных растений по способу заноса и по степени натурализации показывает, что большинство адвентивных растений занесены преднамеренно и успешно закрепились на новой для них территории. Сопоставляя индексы апофитизации и адвентизации можно сделать вывод о большой распространенности и сохранности аборигенных видов на антропогенных местообитаниях в исследуемом городе. Преобладание во флоре г. Абакана апофитных видов над адвентивными свидетельствует о значительном многообразии флоры и подчеркивает сохранность аборигенной флоры.

Урбанофлора г. Абакана, характеризуется высоким уровнем видового богатства, что обусловлено разнообразием экотопов, в том числе нарушенных. Большое число местных, аборигенных видов свидетельствует о достаточно хорошо сохранившемся природном ядре флоры города.

ЛИТЕРАТУРА

- Протопопова В. В. Синантропная флора Украины и пути её развития. – Киев: Наукова думка, 1991. – 204 с.
Григорьевская А. Я., Лепешкина Л. А., Зеленукин Д. С. Флора Воронежского городского округа. Город Воронеж: биогеографический, ландшафтно-экологический, исторический аспекты // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии, 2012. – Т. 21, № 1. – С. 5–158.

Вьюнкова Н. А. Адвентивная флора Липецкой и сопредельных областей: автореф. дисс... канд. биол. наук. – М., 1985. – 16 с.

Антипина Г. С. Особенности формирования урбанофлоры в условиях таёжной зоны (на примере города Костомукша, Карелия) // Бот. журн., 2002. – Т. 87, № 12. – С. 72–78.

Панин А. В., Березуцкий М. А. Анализ флоры города Саратова // Бот. журн., 2007, – Т. 92, № 8. – С. 1144–1154.

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ФИТОИНДИКАЦИЯ

УДК 582.717.7:581.192(571.150)

Комплексная оценка биохимических показателей плодов смородины черной и золотистой в условиях лесостепной зоны Алтайского края

Complex assessment of biochemical parameters of fruits of black currant and golden currant in the forest-steppe zone of the Altai Territory

И. Д. Бородулина¹, А. Я. Земцова², Н. И. Назарюк², В. С. Салыкова²

I. D. Borodulina, A. J. Zemtsova, N. I. Nazaryuk, V. S. Salykova

¹ Алтайский государственный университет, 656000, г. Барнаул, пр-т Ленина, 61, e-mail: borodulina.irina@gmail.com

² НИИСС им. М.А. Лисавенко, 656045, г. Барнаул, Змеиногорский тракт, 49, e-mail: anna-krysova@mail.ru, nilisavenko@yandex.ru

Реферат. Проведена комплексная оценка биохимических признаков плодов 14 сортов смородины черной и 9 сортов смородины золотистой. Выделены сорта, способные максимально накапливать комплекс биохимических соединений в условиях лесостепной зоны Алтайского края.

Summary. Complex assessment of biochemical signs of fruits of 14 black currant varieties and 9 golden currant varieties was carried out. Varieties that can accumulate the complex of biochemical compounds in the forest-steppe zone of the Altai Territory were discovered.

Важная роль в обеспечении населения плодами и ягодами с высоким содержанием биологически активных веществ принадлежит ягодным культурам. Смородина является одной из наиболее распространенных ягодных культур. Она ценится за скороплодность, урожайность, зимостойкость, высокие лечебно-диетические качества ягод, пригодность почти для всех видов технологической переработки, легкость размножения и др. (Жбанова, 2009; Джураева, Иванова, 2013; Янчук, 2013). В связи с этим является целесообразным изучение биохимического состава плодов смородины, выявление генетических источников высокого содержания пищевых и биологически активных веществ, а также их комплекса для вовлечения в селекцию.

Целью данной работы являлась комплексная оценка биохимических показателей плодов смородины черной и золотистой в условиях лесостепной зоны Алтайского края.

Исследования проводились в 2012–2013 годах в ФГБНУ «НИИСС им. М.А. Лисавенко», в лаборатории технологии переработки плодов и ягод.

Объектами исследования служили плоды 14 сортов смородины черной и 9 сортов смородины золотистой различной селекции, собранные в период полной зрелости. Анализы проводились общепринятыми в биохимических лабораториях методами согласно соответствующим методическим рекомендациям (Программа и методика сортоизучения..., 1999).

Комплексный анализ биохимических признаков плодов сортов смородины черной и золотистой проводили для каждого биохимического признака по реально обнаруженным лимитам, показывающим размах нормы варьирования. Полученные вариационные ряды по каждому признаку (от минимального до максимального значения) разбивали на одинаковое число классов (всего 6) со шкалой интенсивности проявления этих признаков (Тюрина, 1989):

- 1-й и 2-й классы – группы с низкой интенсивностью;
- 3-й и 4-й классы – группы со средней интенсивностью;
- 5-й и 6-й классы – группы с максимальной интенсивностью.

Минимальное количество баллов по четырем биохимическим признакам из шести исследуемых отмечено у трех сортов смородины черной – ‘Дачница’ (содержание растворимых сухих веществ, сахаров, титруемых кислот, пектиновых веществ), ‘Забава’ (содержание растворимых сухих веществ, титруемых кислот, витамина С, пектиновых веществ) и ‘Любимица Бакчара’ (содержание сахаров, витамина С, пектино-

вых веществ, сахарокислотный индекс). По трем признакам отставали три сорта – ‘Лентяй’ (содержание растворимых сухих веществ, сахаров, сахарокислотный индекс), ‘Сокровище’ (содержание сахаров, титруемых кислот и витамина С) и ‘Экстрим’ (содержание растворимых сухих и пектиновых веществ, сахарокислотный индекс). Все перечисленные сорта по сумме баллов находились ниже среднего уровня (рис. 1).

Высокие показатели сахарокислотного индекса были только у сорта ‘Дачница’ (6 баллов), чуть ниже у сортов ‘Агата’ и ‘Забава’ – 4 и 5 баллов, соответственно.

По содержанию витамина С выделились два сорта – ‘Лентяй’ и ‘Экзотика’ (по 6 баллов); у сорта ‘Дачница’ – 4 балла; у ‘Агаты’, ‘Баритона’, ‘Ламы’ и ‘Экстрима’ – по 3 балла.

Высоким содержанием пектиновых веществ отличались четыре сорта – ‘Алтайская Поздняя’, ‘Гармония’, ‘Сокровище’ (по 5 баллов) и ‘Лентяй’ (6 баллов).

Среднее количество баллов по комплексу биохимических признаков набрал сорт ‘Гармония’ (20 баллов), у ‘Лентяй’ и ‘Сокровище’ – по 19 баллов. Выше среднего уровня отмечены плоды сортов ‘Баритон’ и ‘Лама’ (по 23 балла). Сорта ‘Алтайская Поздняя’ и ‘Голубка’ по сумме баллов находились на уровне $X+\sigma$ (24 балла). У этих сортов отмечалось высокое содержание растворимых сухих веществ, сахаров, титруемых

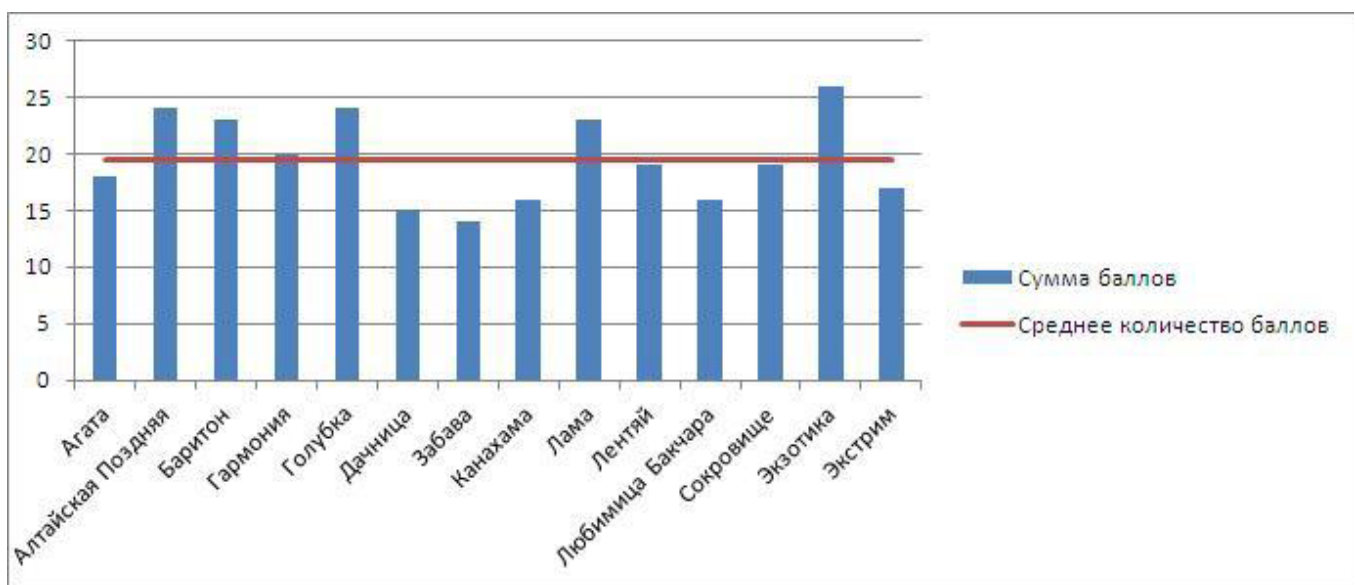


Рис. 1. Балльная оценка биохимических показателей плодов сортов смородины черной, 2012–2013 гг.

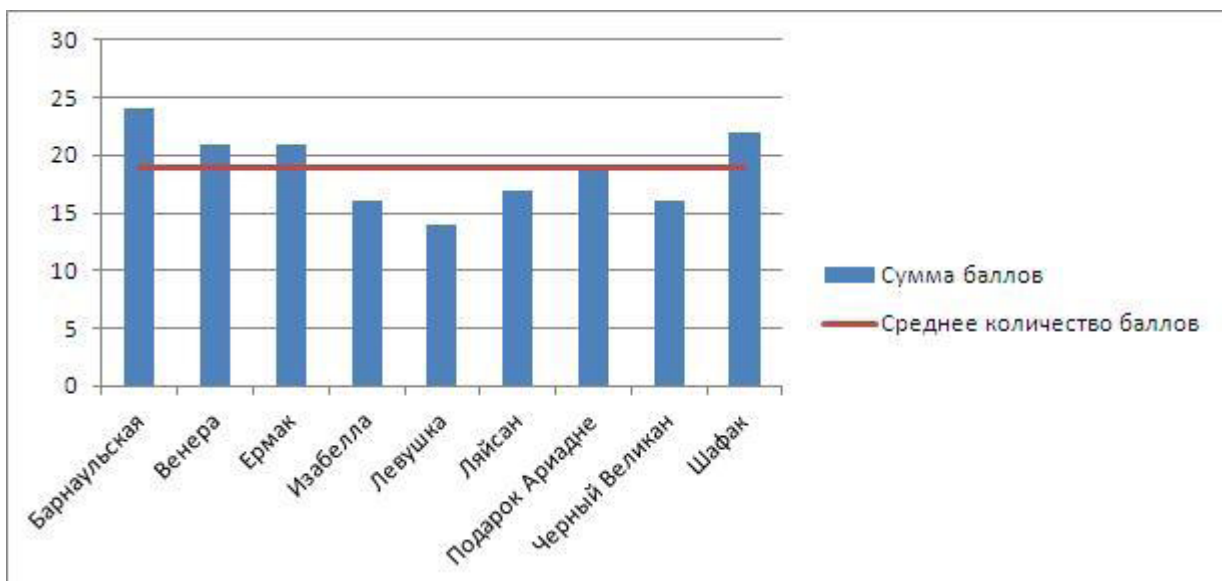


Рис. 2. Балльная оценка биохимических показателей плодов сортов смородины золотистой, 2012–2013 гг.

кислот и пектиновых веществ. Лидировал сорт ‘Экзотика’, набравший 26 баллов, у которого практически все биохимические показатели были в средних и высоких классах.

У смородины золотистой минимальные показатели четырех биохимических признаков наблюдались у двух сортов – ‘Изабелла’ (содержание растворимых сухих веществ, сахаров, пектиновых веществ и сахарокислотный индекс) и ‘Лёвушка’ (содержание растворимых сухих веществ, сахаров, титруемых кислот, сахарокислотный индекс). По трем признакам отставали также два сорта – ‘Ляйсан’ и ‘Черный Великан’ (содержание растворимых сухих веществ, витамина С и сахарокислотный индекс). Поэтому в итоге эти сорта по сумме баллов оказались ниже среднего уровня (рис. 2). Сорт ‘Подарок Ариадне’ находился на среднем уровне с суммой баллов 19.

Наибольшее содержание витамина С наблюдалось у сортов ‘Шафак’ (5 баллов), ‘Барнаульская’ и ‘Изабелла’ (по 6 баллов); минимальное – у ‘Черный Великан’ (1 балл).

Сорта ‘Венера’ и ‘Ермак’ имели по 21 баллу и были на уровне $X+3\sigma$. Венера отличалась большим содержанием пектиновых веществ (6 баллов), ‘Ермак’ – содержанием сахаров (6 баллов) и, соответственно, сахарокислотным индексом (6 баллов). Сорт ‘Шафак’, набравший 22 балла, имел наибольшее содержание титруемых кислот и витамина С (по 5 баллов соответственно). Максимальное количество баллов (24) набрал сорт ‘Барнаульская’, который превзошел остальные сорта по содержанию растворимых сухих веществ, титруемых кислот и витамина С (по 6 баллов).

Таким образом, по комплексу биохимических признаков выделено пять сортов смородины черной: ‘Баритон’, ‘Лама’ (по 23 балла), ‘Алтайская Поздняя’, ‘Голубка’ (по 24 балла) и ‘Экзотика’ (26 баллов); четыре сорта смородины золотистой: ‘Венера’, ‘Ермак’ (по 21 баллу), ‘Шафак’ (22 балла), ‘Барнаульская’ (24 балла), способные накапливать в больших количествах растворимые сухие вещества, сахара, витамин С и пектиновые соединения.

ЛИТЕРАТУРА

Джуряева Ф. К., Иванова Е. А. Биохимическая оценка ягод перспективных местных форм смородины золотистой в условиях Оренбуржья // Вестник Оренбургского государственного педагогического ун-та, 2013. – № 1(5). – С. 79–82.

Жбанова Е. В. Сортовое разнообразие черной и красной смородины по биохимическому составу плодов // Плодоводство и ягодоводство России, 2009. – Т. 21, № 1. – С. 103–110.

Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. – Орел: Изд-во ВНИИСПК, 1999. – 608 с.

Тюрина Е. В. Популяционные аспекты изучения исходного материала для интродукции // Ускорение интродукции растений Сибири: Задачи и методы: Сб. науч. тр. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. – 159 с.

Янчук Т. В. Оценка генофонда смородины черной по содержанию аскорбиновой кислоты и фенольных соединений в ягодах // Современное садоводство, 2013. – № 4(8). – С. 41–50.

УДК 58.01/.07(582.951.4+582.288)

Влияние pH среды на взаимоотношение растений томатов и грибов рода *Trichoderma*

Effect of pH of the medium on the relationship of tomato and fungi of the *Trichoderma*

А. Ф. Валиулина, П. А. Подойникова, Т. И. Голованова

A. F. Valiulina, P. A. Podoynikova, T. I. Golovanova

Сибирский федеральный университет, Институт фундаментальной биологии и биотехнологии, пр. Свободный 79, г. Красноярск, 660041, e-mail: valiulina1988@mail.ru, ppolina94@mail.ru, tigolovanova@mail.ru

Реферат. Инфекционные болезни являются наиболее распространенными заболеваниями, наносящие значительный урон сельскохозяйственным культурам. Для защиты растений от патогенов большое распространение получают микроорганизмы-антагонисты и биопрепараты, созданные на их основе (Голованова и др., 2009). В настоящее время существует большее количество работ по изучению влияния *Trichoderma* на продуктивность растений. Доказано, что они могут участвовать в повышении продуктивности растений и их устойчивости к стрессорам (Голованова и др., 2009, Громовых и др., 2002). Одним из таких факторов, определяющих продукционные характеристики растений, является pH среды. Данный стрессор оказывает влияние не только на растение, но и на численность микроорганизмов, населяющих прикорневую зону. В связи с этим изучение физиологических реакций взаимоотношений между растениями и микроорганизмами и механизмов их адаптации в условиях различных значений pH представляет большой научный интерес.

Summary. Infectious diseases are the most common diseases that cause considerable damage to crops. To protect plants from pathogens become microorganisms antagonists and biological products, based on them. Currently there are more studies on *Trichoderma* influence on plant productivity. It is proved that they can participate in improving the productivity of plants and their resistance to. One of these factors determining the production characteristics of plants is the pH of the medium. This stressor affects not only plant, but also in the number of microorganisms inhabiting the root zone. In this regard, the study of the physiological reactions of the relationship between plants and microorganisms and their mechanisms of adaptation under different pH values is of great scientific interest.

В качестве объектов исследования использовали томаты (*Lycopersicon esculentum*) сорта 'Земляк' и грибы *Trichoderma asperellum*, штамм МГ/97.

Контроль: растения, семена которых не были обработаны спорами гриба *Trichoderma*.

Опыт: растения, семена которых были обработаны микромицетами (титр 10^8).

В качестве питательного грунта была взята почва с различными значениями pH: 6,20 и 5,45.

Почва, используемая для выращивания растений, содержало следующие питательные элементы: азот общий (N) – 250 мг/кг, фосфор общий (P_2O_5) – 400 мг/кг, калий общий (K_2O) – 500 мг/кг.

Измерения морфо – физиологических параметров проводили на 16-е и 22-е сутки вегетации.

В ходе исследования определяли лабораторную и грунтовую всхожесть семян в соответствии с ГОСТ 12038–84 (ГОСТ, 1985), количество листьев, длину корневой системы и надземной части, сырую и сухую биомассу, площадь листьев.

Площадь листовой пластинки рассчитывали по программе ImageJ 1. Кислотность почвы определяли на приборе иономер универсальный ТВ –74. Содержание пигментов хлорофилла *a* и *b* и каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом по молярным коэффициентам экстинкции (Wintermans, 1965).

Определение оптической плотности экстракта осуществляли на спектрофотометре (SPECOL), обладающем достаточной разрешающей способностью.

Концентрацию пигментов рассчитывали по формулам (Wintermans, 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* (мг/мл), C_b – концентрация хлорофилла *b* (мг/мл), $C_{кар}$ – концентрация каротиноидов (мг/мл), D – оптическая плотность раствора при заданной длине волны.

Оптическая плотность раствора при 720 нм выступала в качестве поправки для значений оптической плотности при 649 и 665 нм.

Содержание пигментов рассчитывали по формуле:

$$A = (C \times V) / m, \text{ где}$$

C – концентрация пигментов (мг/мл),

V – объем вытяжки (мл),

m – масса навески (мг).

A – содержание пигментов в растительном материале.

Построение графиков и статистическую обработку данных выполняли с помощью Microsoft Office 2007.

Результаты исследования представлены в таблице и на рисунках 1–3. Показано, что грибы р. *Trichoderma* оказывали существенное влияние на лабораторную и грунтовую всхожесть растений томатов (рис. 1, 2). Однако на всхожесть семян значительное влияние оказывало и рН среды (рис. 2). Под влиянием актиномицет происходило существенное изменение физиолого-морфологических показателей: увеличивалась фитомасса надземной и корневой систем растений томатов (рис. 3). Под действием грибов р. *Trichoderma* наблюдалось активное накопление сырой и сухой биомассы растений. Достоверных различий влияния рН на содержания пигментов и на их соотношения у растений, семена которых были обработаны и не обработаны спорами микромицет, не обнаружено.

Нужно отметить, что существенное влияние микромицеты оказывали на листовую поверхность растения (табл.). На 22-е сутки вегетации площадь листовой поверхности листьев под влиянием *Trichoderma* увеличилась на 68 %. Большое влияние на данные параметры оказывало рН среды. Наибольший эффект был отмечен при рН 5,45.

На основании полученных результатов было сделано заключение, что уже на ранних стадиях развития растений грибы р. *Trichoderma* оказывали положительное действие на физиолого-морфологические показатели томатов, повышали сырую и сухую биомассу растений томатов. Наибольший эффект действия данных микромицет был отмечен по отношению к листовой поверхности растений. Однако на взаимоотношения томатов и грибов *Trichoderma asperellum* большое влияние оказывало рН среды.

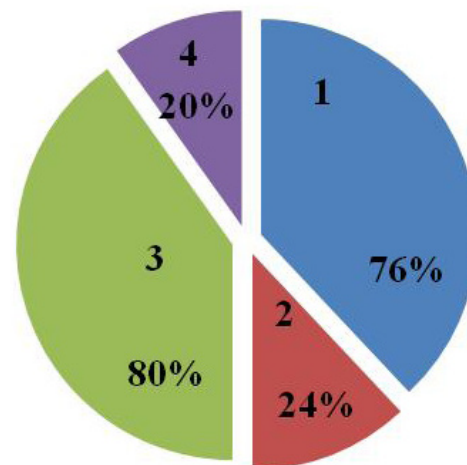


Рис. 1. Лабораторная всхожесть семян растений томатов: 1– всхожесть семян, не обработанных спорами гриба *Trichoderma*; 2 – количество не взошедших семян, не обработанных спорами гриба; 3 – всхожесть семян, опудренных спорами гриба; 4 – количество не взошедших семян, опудренных спорами гриба.

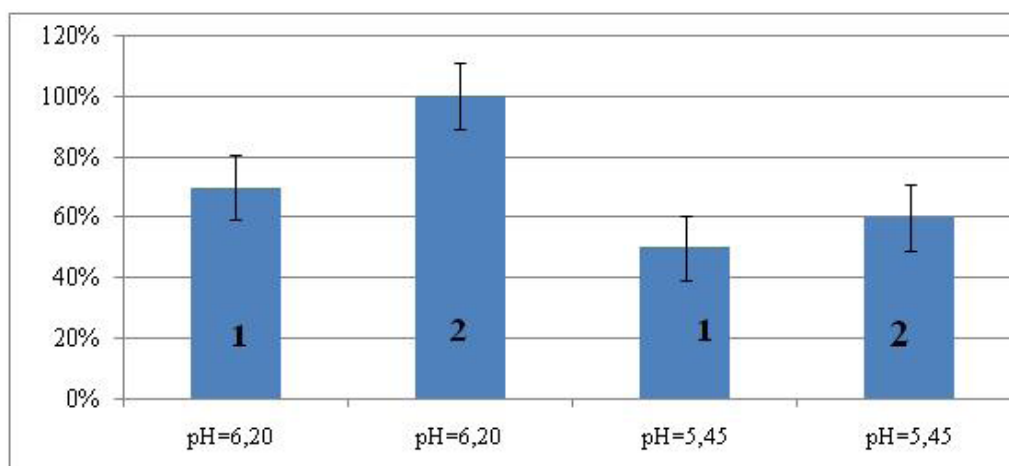


Рис. 2. Грунтовая схожесть семян растений томатов: 1– контроль: растения, семена которых не были обработаны спорами гриба *Trichoderma*; 2 – опыт: растения, семена которых были обработаны микромицетами (титр 10^8).

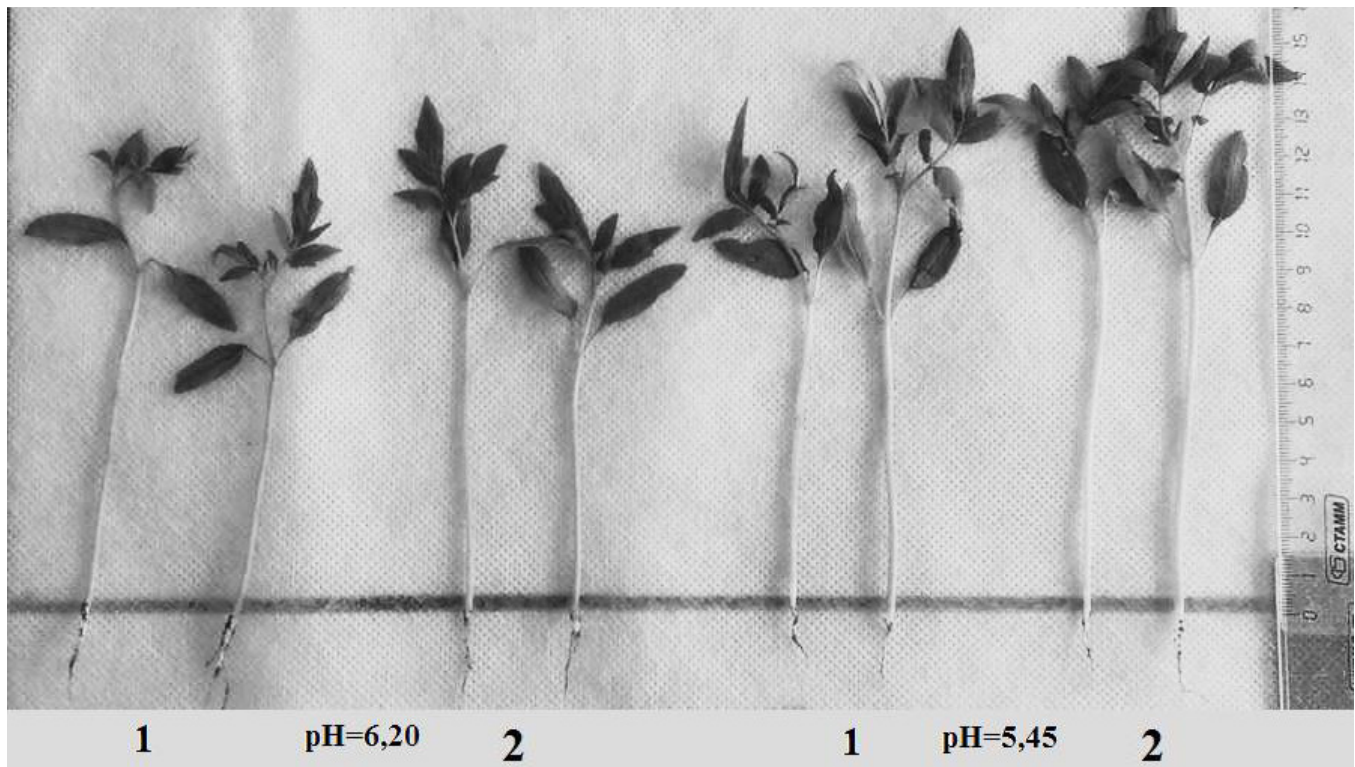


Рис. 3. Внешний вид растений томатов в летний период на 16 – е сутки вегетации: 1 — контроль: растения, семена которых не были обработаны спорами гриба *Trichoderma*; 2 – опыт: растения, семена которых были обработаны микромицетами (титр 10^8).

Таблица

Влияние pH на площадь листьев томатов

Сроки вегетации, сутки	Площадь листовой пластины S, см ²			
	pH 6,20		pH 5,45	
	- <i>Trichoderma</i>	+ <i>Trichoderma</i>	- <i>Trichoderma</i>	+ <i>Trichoderma</i>
16-е	3,4 ± 0,7	4,8 ± 0,5	7,4 ± 2,9	8,2 ± 2,9
22-е	6,5 ± 0,4	7,1 ± 0,4	11,7 ± 2,5	19,7 ± 1,1

ЛИТЕРАТУРА

Голованова Т. И., Долинская Е. В., Сичкарук Е. А. Роль грибов рода *Trichoderma* в повышении урожайности пшеницы и ячменя // Вестник КрасГАУ, 2009. – № 6. – С. 53–58.

ГОСТ 12038-84. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. –М.:Стандартинформ, 2011. – 64 с.

Громовых Т. И., Литовка Ю. А., Громовых В. С., Махова Е. Г. Эффективность действия *Trichoderma asperellum* G. Samuels штамм МГ – 97 на развитие фузариоза на сеянцах *Larix sibirica* L. // Микология и фитопатология, 2002. – Т. 36, вып. 4. – С. 70–75.

Winternans J. F., DeMots G. M. A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol // Biochim. Biophys. Acta, 1965. – Vol. 109. – P. 448–453.

УДК 58.084.2+633.11

Влияние биологически активных веществ на яровую пшеницу в экстремальных условиях

Influence of biologically active substances on *Triticum aestivum* L. in extreme conditions

К. С. Заревина, Г. Я. Стецов, М. М. Силантьева

K. S. Zarevina, G. Ya. Stetsov, M. M. Silantyeva

Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, г. Барнаул, 655049, e-mail: kseniazar@mail.ru, msilan@mail.ru

Реферат. Приведены результаты исследования действия пяти биологически активных веществ на корневую гниль яровой пшеницы в экстремальных условиях: «Препарат № 5», «Гуминатрин», «Талисман», «Стимулин», «Новосил». Наибольшую эффективность в плане повышения урожайности яровой пшеницы показал препарат «Новосил».

Summary. The results of the research activities of five biologically active substances on root rot of *Triticum aestivum* L. in extreme conditions: “Preparat No. 5”, “Guminatrin”, “Talisman”, “Stimulin”, “Novosil” are presented in the article. The drug “Novosil” showed the most effective in terms of increasing the yield of spring wheat.

Введение

Пшеница – наиболее ценная и распространенная продовольственная зерновая культура на земном шаре. В химический состав зерна пшеницы входят все необходимые для питания элементы: белки, углеводы, жиры, витамины, ферменты и минеральные вещества (Яровая пшеница..., 2015).

Значение пшеницы в жизни человека сложно переоценить. Поэтому для агрономов так важно сохранить и увеличить урожайность данной культуры.

Общий недобор урожая от воздействия вредных организмов (фитопатогенов, фитофагов, сорняков) составляет ежегодно в среднем 30–35 % в период вегетации (Агротехнический метод..., 2000).

Для того, чтобы защитить растения от влияния вредных организмов и повысить урожайность используется большое количество пестицидов и агрохимикатов. Все они проходят исследования и заносятся в «государственный каталог пестицидов и агрохимикатов», разрешенных к применению на территории Российской Федерации.

Корневые гнили – инфекционные заболевания, которые вызываются одним или комплексом полупаразитных грибов, что приводит к загниванию, разрушению корневой и прикорневой части растений или поражения их сосудистой системы.

Вследствие этого наблюдается угнетение роста и недоразвитость растений, белоколосость, пустоколосость, шуплозернистость, ломкость, отмирание продуктивных стеблей и даже их гибель.

Корневые гнили вызываются целым комплексом патогенных грибов в различных их соотношениях и имеют схожие симптомы (Корневые гнили..., www.agroflora.ru).

Основные виды, вызывающие корневую гниль – *Bipolaris sorokiniana*, виды родов *Fusarium* (*F. culmorum*) и *Alternaria*. Поскольку все они занимают одну экологическую нишу, разделить повреждения практически невозможно. Известно только, что влияние *Alternaria* пока не велико, тем более, что данный род является условно-патогенным (угнетает только слабые растения). Для развития фузариоза требуется достаточная влажность почвы. *B. sorokiniana* же, наоборот, способен развиваться на более сухих почвах, что характерно для Алтайского края.

Корневая гниль может вызвать значительные потери урожая, уменьшая количество побегов, вес зерна и количество зерен в колосе. Недобор урожая от фузариозной корневой гнили достигает 5–30 % (Бабянц, 1988).

Одним из эффективных способов решения этих проблем может быть применение стимуляторов роста и развития растений (Чекуров, 2002).

Для того, чтобы с максимальной выгодой использовать эти препараты, необходимо знать зональные

особенности их действия и разрабатывать технологии их применения. Поэтому проводятся различные полевые и производственные опыты.

Метеорологические условия, прежде всего осадки и температура, непосредственно влияют на рост и развитие культурных и сорных растений, одновременно оказывая влияние и на действие гербицидов. С изменением метеоусловий меняется действие большинства гербицидов как в отношении сорных, так и культурных растений.

Материалы и методы исследования

Исследование проводилось с мая по август 2014 г. на базе лаборатории защиты растений Алтайского НИИ Сельского хозяйства.

Для характеристики метеорологических условий в год проведения исследований использовались данные отдела наблюдений Барнаульской АМС.

Объектом исследования стала яровая пшеница. Одним из основных факторов, определяющих величину урожая, является сорт. В работе был использован сорт – ‘Алтайская 105’. Разновидность ‘лютесценс’ – группа сортов мягкой пшеницы.

Метеорологические особенности сезона определялись тем, что во время фазы выхода в трубку (критический период в потреблении воды) у яровой пшеницы, наблюдалось сниженное выпадение осадков (табл. 1). Этот факт повлиял на развитие пшеницы и усложнил оценку влияния биологически активных веществ.

Перед посевом семена пшеницы обрабатывались следующими препаратами.

«Препарат № 5» – *Bacillus subtilis* – сенная палочка – грамположительная спорообразующая аэробная почвенная бактерия. Штаммы *Bacillus subtilis* проявляют разностороннее действие на возбудителей заболевания: вырабатывают антибиотики, являются антагонистами по отношению к фитопатогенам, повышают иммунитет растения. Кроме того, в большинстве случаев они проявляют стимулирующий эффект в отношении защищаемой культуры. Препараты на основе каждого из действующих веществ имеют свои особенности (Рудаков, 2008). В работе был использован один из незарегистрированных в Государственном Каталоге РФ штаммов.

«Гуминатрин с микроэлементами» является удобрением на основе гуминовых кислот. Ученые установили, что различные гуминовые вещества, особенно гуминовые кислоты и их соли, способны усиливать рост и развитие растений. Попадая в почву при поливе или опрыскивании, гуминовые соединения активизируют жизнедеятельность почвенных микроорганизмов, которые ускоряют разложение химических средств защиты растений. В результате урожай получается более экологически чистым, улучшается структура почвы, ее водно-воздушный и тепловой режимы, ускоряется обогащение гумусом (Краснова, 2010).

«Талисман» – является еще одним удобрением на основе гуминовых кислот. Является безбалластным удобрением и стимулятором роста (Удобрения..., www.agros22.ru).

«Стимулин» – препарат на основе бетулина, выделенного из коры березы. Бетулин проверяется на различные свойства в разных сферах медицины. В данной работе было проведено исследование фунгицидных свойств бетулина.

«Новосил» – является регулятором роста растений на основе тритерпеновых кислот. Используется для повышения полевой всхожести, усиления ростовых и формообразовательных процессов, повышения устойчивости к болезням, ускорения созревания и повышения урожайности (Государственный каталог..., www.agroxxi.ru).

Результаты исследования

Исследование на поражения культуры корневыми гнилями проводилось в 2 этапа: в период кушения яровой пшеницы и в период колошения. На наличие поражений проверялись следующие части растений: первичные и вторичные корни, колеоптиль (только в период кушения), эпикотиль, основание стебля (табл. 2, 3). Также учтена структура урожая в фазу твердой спелости: подсчитаны общее число растений с 0,25 м², число стеблей, число продуктивных стеблей, число колосков в колосе, число зерен в колосе, измерены массы зерна с главного колоса и со снопа, высота растений, длина главного колоса (табл. 4).

В период кушения яровой пшеницы лучше всего фунгицидные свойства проявил препарат «Стимулин». Наибольшая кустистость обнаружена у растений яровой пшеницы, которые были обработаны препаратом «Талисман» (табл. 2.).

Таблица 1

Метеорологические данные в период вегетации 2014 года

Показатели	Декада	2014					
		IV	V	VI	VII	VIII	Всего
Осадки, мм	1	0,7	2,8	22,3	29,4	11,2	–
	2	2,2	9,9	0,0	17,0	4,9	–
	3	10,3	36,6	0,1	61,2	46,7	–
Сумма за месяц		13,2	49,3	22,4	107,6	62,8	255,3
Среднегодовое		28	41	54	70	58	251,0
Температура воздуха, °С	1	8,6	13,4	10,6	20,8	18,0	–
	2	6,0	9,3	20,1	20,9	21,5	–
	3	7,0	10,3	23,4	18,8	15,4	–
Среднемесячная		7,2	11,0	18,0	20,1	18,2	14,9
Среднегодовое		2,1	11,4	17,7	19,8	16,9	13,6
Относительная влажность воздуха, %	1	54	38	63	67	75	–
	2	48	55	55	67	65	–
	3	46	67	63	75	70	–
Среднемесячная		50	54	60	70	70	61
Среднегодовое		67	56	62	68	71	65

Таблица 2

Поражение яровой пшеницы корневой гнилью в период кушения

БАВ, которым обрабатывалась яровая пшеница	Распространение болезни, %	Индекс развития болезни, %	Развитие болезни по органам, %					Средние значения		
			Первичные корни	Вторичные корни	Коллеопиль	Эпикотиль	Основание стебля	Количество первичных корней, шт.	Количество вторичных корней, шт.	Количество стеблей, шт.
Контроль	100	0,72	0,6	0	14,3	–	3,1	5,52	6,48	2,24
Препарат № 5	100	0,74	0,5	0,2	12,3	0,1	5,5	5,56	7,88	2,52
Стимулин	100	0,37	1,7	0	5,2	0	2,3	5,28	7,08	2,48
Талисман	100	0,85	1,4	0,3	16,0	0,3	3,6	5,44	7,24	2,56
Новосил	100	1,04	1,3	1,9	19,7	2,3	3,1	5,32	5,04	2,00
Гуминатрин	100	0,62	3,5	0,4	10,3	–	1,2	5,24	6,60	2,00

В период колошения менее всего оказались поражены растения, обработанные препаратом «Новосил». Стоит отметить, что действие данного препарата направлено на регуляцию роста растения. Проверяемые в работе фунгициды не проявили своих свойств. Наибольшая кустистость выявилась у растений яровой пшеницы, которые были обработаны препаратом «Стимулин», хотя данный препарат проверялся на наличие фунгицидных свойств (табл. 3).

Оценка эффективности биологически активных веществ по сумме баллов, показала следующие результаты: Контроль – 33; «Препарат № 5» (*Bacillus subtilis*) – 16; «Стимулин» – 24; «Талисман» – 28; «Новосил» – 36; «Гуминатрин» – 9.

По основным характеристикам структуры урожая была рассчитана биологическая урожайность. Наибольшую урожайность пшеницы дал препарат «Новосил» (табл. 5).

Таблица 3

Поражение яровой пшеницы корневой гнилью в период колошения

БАВ, которым обрабатывалась яровая пшеница	Распространение болезни, %	Индекс развития болезни, %	Развитие болезни по органам, %				Средние значения		
			Первичные корни	Вторичные корни	Эпикотиль	Основание стебля	Количество первичных корней, шт.	Количество вторичных корней, шт.	Количество стеблей, шт.
Контроль	100	2,48	19,9	12,2	5	24,8	4,88	7,60	1,04
Препарат № 5	100	3,14	29,7	14,9	9	24,8	4,88	7,04	1,00
Стимулин	100	2,12	18,8	4,5	7	22,7	5,72	7,12	1,12
Талисман	100	1,57	12,3	5,2	9	12,7	4,84	5,76	1,08
Новосил	100	1,50	24,4	5,7	3	4,3	5,40	6,36	1,00
Гуминатрин	100	2,41	17,9	3,8	15	23,5	4,44	6,12	1,00

Таблица 4

Структура урожая яровой пшеницы в зависимости от воздействия биологически активного вещества

БАВ, которым обрабатывалась пшеница	Общее число растений/м ²	Число стеблей/м ²	Масса зерна со снопа, г	Число продуктивных стеблей/м ²	Высота растений, см	Длина главного колоса, см	Число колосков в колосе, шт.	Число зерен в колосе, шт.	Масса зерна с главного колоса, г
Сводная таблица по двум повторениям									
Контроль	358	400	50,5	306	61,0	5,92	11,7	19,9	0,78
Препарат № 5	334	348	47,0	306	57,3	5,62	11,7	19,3	0,71
Стимулин	280	306	48,2	270	63,1	5,96	11,4	21,8	0,85
Талисман	352	408	46,0	330	59,4	6,02	11,6	19,4	0,73
Новосил	344	366	50,0	312	61,5	6,12	11,8	20,3	0,78
Гуминатрин	318	358	46,7	296	56,6	5,80	10,8	17,0	0,64
Ранжирование (оценка эффективности)									
Контроль	5	4	5	3	3	2	4	3	4
Препарат №5	2	1	2	3	1	0	4	1	2
Стимулин	0	0	3	1	5	3	2	5	5
Талисман	4	5	0	5	2	4	3	2	3
Новосил	3	3	4	4	4	5	5	4	4
Гуминатрин	1	2	1	2	0	1	1	0	1

Таблица 5

Биологический урожай с учетом отклонения от контроля

БАВ, которым обрабатывалась пшеница	Биологический урожай, ц/га	Отклонение от контроля	
		ц/га	%
Контроль	23,9	–	–
Препарат № 5	21,7	2,2	90,8
Стимулин	23,0	0,9	96,2
Талисман	24,1	0,2	101
Новосил	24,3	0,4	102
Гуминатрин	18,9	5,0	79,1

Таким образом, можно отметить, что препараты, которые позиционировались как фунгициды (Препарат № 5, «Стимулин»), не проявили своих свойств. Поскольку, механизмы действия данных биологически активных веществ плохо изучены, требуются дополнительные исследования. Есть вероятность, что бетулин оказывает угнетающее действия на растения, не соседствующих в естественной среде с березой. Поэтому, исследования стоит проводить на других объектах, помимо яровой пшеницы.

Выводы

Наиболее эффективен в плане повышения урожайности яровой пшеницы препарат «Новосил» на основе тритерпеновых кислот. Способность препарата повышать засухоустойчивость растений могла стать основным фактором защиты растений в условиях засушливого начала лета 2014 года, когда происходило исследование. Использование «Талисмана» также увеличило биологическую урожайность.

Другие БАВ, по-видимому, способствуют угнетению растений в экстремальных условиях засушливого начала лета.

Препараты «Стимулин» и «Препарат № 5» не оказали должного фунгицидного действия.

Для более точных оценок влияния биологически активных веществ на яровую пшеницу в экстремальных условиях необходимы дополнительные исследования. Перед тем, как использовать какой-либо агрохимикат, необходимо проверить его действие в различных условиях своего региона.

ЛИТЕРАТУРА

Агротехнический метод защиты растений: учебное пособие / Чулкина В. А., Торопова Е. Ю., Чулкин Ю. И., Стецов Г. Я.; под редакцией А. Н. Каштанова. – М.: ИВЦ «Маркетинг», Новосибирск: ООО «Издательство ЮКСА», 2000. – 336 с.

Бабаянц Л. Т. Оценка устойчивости пшеницы к фузариозной гнили: методические рекомендации / Л. Т. Бабаянц, Е. А. Клечковская. – Одесса, 1988. – 20 с.

Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов. URL: <http://www.agroxxi.ru/goscatalog2014> (Дата обращения: 11.07.2014).

Корневые гнили пшеницы. URL: <http://agroflora.ru/kornevye-gnili-ozimoy-pshenicy/> (Дата обращения: 21.04.2015).

Краснова Н. Чего ожидать от гуминовых удобрений // «Приусадебное хозяйство», 2010. – № 5. – С. 18–19.

Рудаков В., Морозов Д. Защитим урожай фитопрепаратами // Главный агроном, 2008. – № 11. – С. 27–29.

Удобрения и регуляторы роста. Агросистема. URL: <http://www.agros22.ru/udobreniya-i-regulyatory-rosta> (Дата обращения: 18.03.2015).

Чекуров В. М., Стецов Г. Я. Эффективность применения биостимуляторов при обработке семян и вегетирующих растений яровой пшеницы // Гуминовые удобрения и стимуляторы роста в сельском хозяйстве: Сб. материалов 2-й межрег. науч.-практ. конф. – Бийск, 2002. – С. 179–185.

Яровая пшеница. Брестагроинторг. URL: <http://www.brestagro.com/page/crops/summer-wheat> (Дата обращения: 03.05.2015).

УДК 58.085: 633.11

Сомаклональная изменчивость в культуре незрелых зародышей *Triticum aestivum* L.

Somaclonal variation in immature embryo culture of *Triticum aestivum* L.

Л. П. Хлебова¹, Е. Д. Никитина², Р. Д. Пронина¹

L. P. Khlebova, E. D. Nikitina, R. D. Pronina

¹Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, г. Барнаул, 656049,
e-mail: hlebova61@mail.ru, margoscha20002013@mail.ru

²Алтайский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Научный городок, 35, г. Барнаул, 656910,
e-mail: aniizis@ab.ru

Реферат. В полевых условиях лесостепной зоны Алтайского края изучены морфобиологические свойства регенерантов первого поколения, полученных от 11 сортов *T. aestivum* в культуре незрелых зародышей. Установлены фенотипические отклонения от родительских форм у 28,7 % растений. Показано, что частота измененных форм и спектр изменчивости специфичны для регенерантов каждого сорта. Установлены существенные различия среди соматклонов, полученных из одного каллуса. Выделены генотипы с широким спектром варьирования признаков, представляющие наибольший интерес для получения измененных форм ('Скала', 'Спектр', 'Жница').

Summary. The morphological and biological characteristics of the first generation regenerants derived from immature embryo culture of 11 spring bread wheat varieties were studied in the field of forest-steppe zone of the Altai Territory. Phenotypic differences in 28.7 % of plants compared with their donor parents were found. It is shown that the frequency of the changed forms and spectrum of variation were specific to each cultivar. Significant differences among somaclones derived from a callus were stated. The genotypes with a wide spectrum of variable features which could be of great interest for producing new forms were revealed ('Skala', 'Spektr', 'Zhntsya').

Алтайский край является крупнейшим производителем высококачественного зерна мягкой пшеницы. Разнообразие агроэкологических условий региона делает невозможным создание универсального сорта с широким ареалом распространения. Наиболее рациональный путь стабилизации и повышения урожайности – селекция морфобиологически разнообразных сортов в рамках того или иного агроэкоотипа. Успешное осуществление генетико-селекционных программ по созданию высоко адаптивных генотипов с зональной агроэкологической специализацией будущего сорта во многом определяется генетическим разнообразием исходных популяций. Вместе с тем, гибридизация в течение длительного времени довольно ограниченного числа исходных форм привела к эрозии их генофонда, в результате чего потеряно около половины местных и стародавних генотипов. Генетическое сходство сортов, созданных в рамках региональных селекционных программ, значительно выше рекомендованного, что вызывает обоснованную тревогу (Мартынов и др., 2006).

Биотехнологические подходы, базирующиеся на возможностях культивирования растительных клеток в условиях *in vitro*, предлагают новый инструмент расширения генетической variability, что позволяет сочетать классические и инновационные методы в селекции растений (Rai et al., 2011). С разработкой техники регенерации растений из каллусной ткани появилась возможность получать новые формы, отличающиеся по различным признакам от исходных сортов (Скапцов и др., 2015). Такое разнообразие среди клеточных линий и растений-регенерантов получило название «соматклоны», а само явление «сомаклональная изменчивость» (Larkin, Scowcroft, 1981). К настоящему моменту доказано, что соматклональные варианты могут существовать как генетически стабильные формы и передавать по наследству определенные признаки (Hussain et al., 2001). Высокая степень изменчивости растений-регенерантов, имеющая важное селекционное значение, установлена у пшеницы (Никитина и др., 2013а, б; 2014), кукурузы (Долгих, 2005), проса (Баер и др., 2007) и др. культур. Соматклональная изменчивость выявлена и у генетически модифицированных (трансгенных) растений. В ряде случаев такие растения обнаруживают изменения в фенотипе, не свя-

занные с экспрессией перенесенных генов. Причинами дополнительной изменчивости могут быть стрессы, связанные с методикой проведения трансформации, встраивание переносимых генов, а также других нецелевых последовательностей ДНК (вставочный мутагенез) (Labra et al., 2001). Для использования соматических клонов в создании сортов необходима информация о спектре и размахе варибельности измененных хозяйственно-ценных признаков.

Цель исследования – анализ количественной и качественной изменчивости растений-регенерантов первого поколения (R_1) яровой мягкой пшеницы, полученных в культуре незрелых зародышей.

Материалом исследования служили 11 сортов яровой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения: 'Алтайская 50', 'Целинная 20', 'Скала', 'Зарница', 'Жница', 'Тулунская', 'Ботаническая 2', 'Спектр', 'Целинная 60', 'Вега', 'Leones'. В качестве эксплантов использовали незрелые зародыши размером 1,3–1,5 мм, пассированные на среду Линсмайер и Скуга, дополненную 0,8 % агара, 3 % сахарозы и 2 мг/л 2, 4-дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-Д). Каллусные культуры выращивали в темноте при температуре 26 ± 1 °С, пересаживая через 30–35 дней на дифференцирующую среду, содержащую 0,5 мг/л 2,4-Д и 0,5 мг/л кинетин. Проростки, достигшие 5–7 см, высаживали в сосуды с почвой и доращивали до созревания в климатической камере Memmert. Семена, полученные от регенерантов R_0 , высевали в полевых условиях стационара Алтайского НИИСХ. Растения и линии R_1 сравнивали с исходными формами по ряду морфобиологических признаков и основным элементам структуры урожая. Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Microsoft Excel 2010.

При пассировании на искусственную питательную среду 8800 незрелых зародышей были получены каллусные ткани, из которых в дальнейшем регенерировало 24800 растений (R_0). Около 5,5 тыс. регенерантов (22,0 %) не прошли адаптацию к условиям *in vivo* и погибли вследствие плохой приживаемости при пересадке в почву. У 37,3 % растений R_0 не удалось получить семена из-за отсутствия в онтогенезе генеративной фазы или полной стерильности. Столь сильные отклонения от нормального развития связаны, по-видимому, с различными геномными и хромосомными аномалиями, индуцируемыми *in vitro*, что не дает им шанса пройти через сито отбора (Скапцов, Куцев, 2012). Семенное потомство дали 10100 регенерантов (40,7 %). Уровень фертильности этих растений варьировал от 0,2 до 100,0 %, что позволило получить как единичные зерна, так и достаточно большой объем семян, необходимый для выполнения полевых исследований.

Фенологическая оценка протяженности различных этапов онтогенеза показала, что регенеранты первого поколения характеризовались замедленным ростом на начальных стадиях развития. Растянутый период «всходы – кущение» обусловил формирование большого числа побегов. Часть изученных линий в дальнейшем нивелировала отставание по скорости развития. В результате у 43,1 % генотипов варибельность длины вегетационного периода находилась в пределах фенотипической изменчивости исходных сортов. Наиболее широким разнообразием отличались линии сорта 'Скала', среди которых обнаружены формы как превосходящие, так и уступающие исходному генотипу по длине периода «всходы – восковая спелость».

Регенеранты R_1 отличались от сортов-доноров эксплантов по ряду морфобиологических признаков. Выполнено подробное описание 2233 растений. Около трети (28,7 %) имели фенотипические отклонения от исходных форм по одному или более признаков, что позволяет рассматривать их в качестве соматических вариантов (SC_1). Среди них более 46 % растений формировали стерильные колосья или очень щуплое зерно, 17 % соматических клонов отличались повышенной кустистостью (до 8–17 побегов), что приводило к образованию большого числа продуктивных стеблей. Изменение окраски колоса характеризовало десятую часть изученных растений. Приблизительно в равных долях (6,0–7,8%) встречались регенеранты-карлики, безостые формы и растения с укороченным колосом, содержащим редуцированные колоски. С минимальной частотой – не превышающей 2,8 % – выщеплялись фенотипы с изогнутым стеблем, измененной окраской стебля и скверхедной формой колоса (рис.). Частота измененных признаков варьировала в зависимости от генотипа сорта от 20,0 ('Целинная 20') до 56,7% ('Ботаническая 2'), а их количество составило от 2 ('Целинная 60') до 8 ('Спектр').

Таким образом, сравнительный анализ морфобиологических признаков растений R_1 выявил достаточно большое разнообразие фенотипов, позволяющее рассматривать их в качестве соматических клонов донорных сортов. Изложенные результаты подтверждают тезис, что каллусная культура имеет большое значение для получения высокого уровня генетической изменчивости *in vitro*. Это объясняется тем, что в процессе дедифференциации тканей накапливается значительное количество генетических и эпигенетических изменений. При получении регенерантов из каллусной культуры эти изменения реализуются на организменном уровне и приводят к появ-

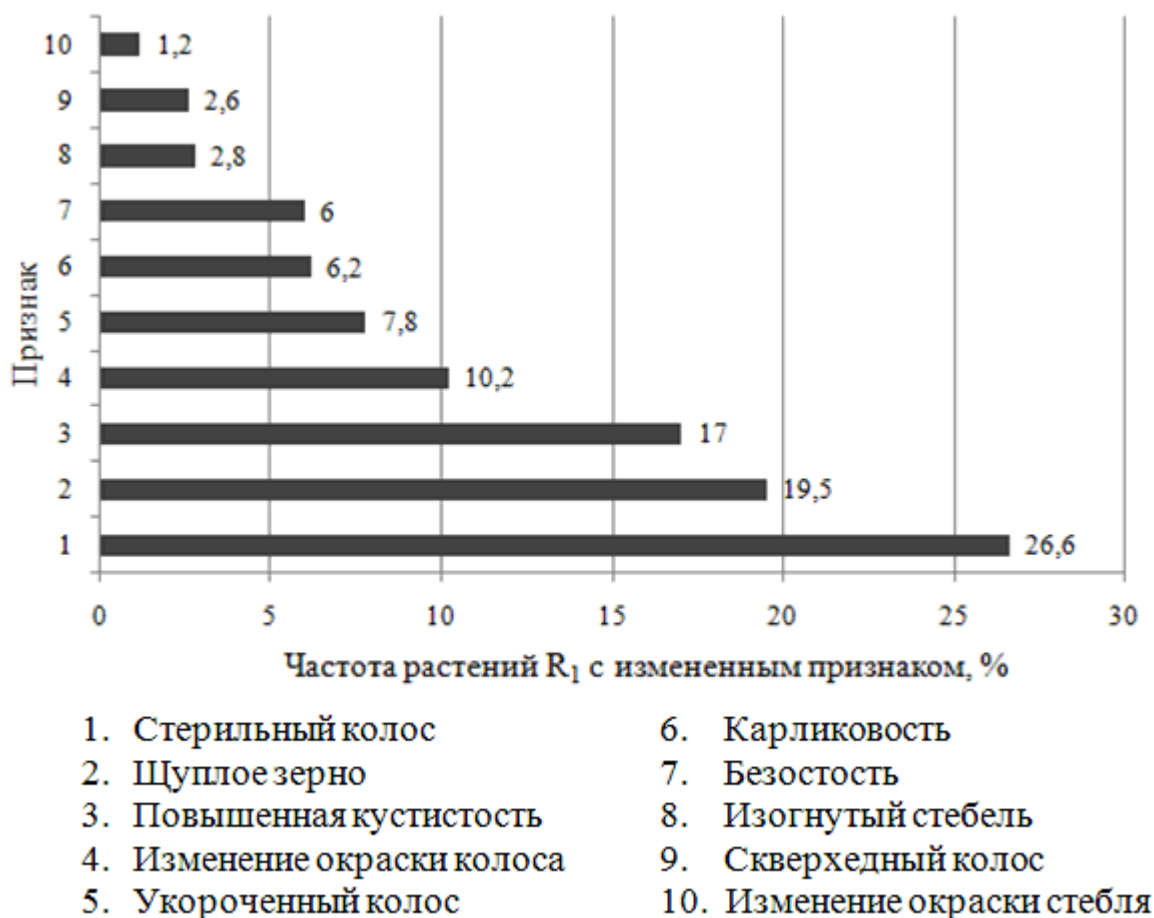


Рис. Спектр и частота измененных признаков у растений-регенерантов SC₁ яровой мягкой пшеницы, %.

лению генетически измененных растений. Причем частота таких изменений зачастую даже выше, чем при действии искусственных мутагенных факторов.

Линии 5-ти исходных сортов, включающие не менее 30 сохранившихся к уборке растений, были проанализированы по основным хозяйственно-биологическим признакам, составляющим структуру урожая. Установлено, что соматклоны, полученные из незрелых зародышей сортов ‘Ботаническая 2’ и ‘Зарница’, менее вариабельны по всем тестируемым признакам, за исключением числа зерен главного колоса. В связи с этим, вероятно, наибольший интерес для получения измененных форм будут представлять генотипы с широким спектром варьирования, такие как ‘Скала’, ‘Спектр’ и ‘Жница’. Выделены формы, существенно превосходящие донорные сорта по таким признакам как продуктивная кустистость, озерненность главного колоса, масса зерна главного колоса, масса 1000 зерен.

Следует отметить, что на проявление признаков у регенерантов влияет не только исходный генотип, но и собственно изменения, происходящие на клеточном уровне в процессе культивирования *in vitro*. Об этом свидетельствуют различия среди соматклонов, полученных из одного каллуса. Так у сорта ‘Скала’, среди регенерантов одного каллуса, встречаются растения высотой от 29 до 75 см. То есть из одного зародыша можно получить как длинностебельные, так и карликовые формы. Кроме того, уровень вариабельности растений меняется в зависимости от каллуса. Так коэффициент вариации высоты растений у регенерантов сорта ‘Скала’ составил от 7,2 (слабая вариация) до 29,7 % (сильная вариация).

При изучении хозяйственно-ценных признаков особое внимание уделялось показателю «масса 1000 зерен». Этот признак используют в селекции на продуктивность в силу тесного сопряжения с ней. Кроме того, он обладает невысокой модификационной изменчивостью. Установлено, что размах варьирования признака между сортами уже, чем в пределах сорта. Средние значения показателя в зависимости от исходного генотипа составили от 30,0 (‘Скала’) до 42,5 г (‘Алтайская 50’), тогда как у ‘Спектра’ встречаются рас-

тения с массой 1000 зерен от 7 до 66 г. У других сортов различия между экстремумами менее выражены, о чем свидетельствуют коэффициенты вариации, значения которых изменяются в зависимости от сорта от 14,4 ('Целинная 20') до 38,5 % ('Вега'). Анализ изменчивости признака среди регенерантов одного каллуса показал значительное его варьирование. Размах изменчивости составил от 23,2 до 40,3 % у сорта 'Спектр' и от 14,2 до 45,0 % у сорта 'Скала'.

Таким образом, разнообразие среди регенерантов SC₁ свидетельствует о возможности получения в культуре *in vitro* форм, измененных по морфологическим и хозяйственно-биологическим признакам, что позволяет рассматривать их в качестве исходного материала для селекции мягкой пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

Баер Г. Я., Емец А. И., Стадничук Н. А., Рахметов Д. Б., Блюм Я. Б. Соматоклональная вариабельность как источник для создания новых сортов пальчатого проса *Eleusine coracana* (L.) Gaertn. // Цитология и генетика, 2007. – № 4. – С. 9–14.

Долгих Ю. И. Соматоклональная изменчивость растений и возможности ее практического использования (на примере кукурузы): автореф. ... д-ра биол. наук. – М., 2005. – 45 с.

Мартьянов С. П., Добротворская Т. В., Пухальский В. А. Динамика генетического разнообразия сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), районированных на территории России в 1929–2005 гг. // Генетика, 2006. – Т. 42, № 10. – С. 1359–1371.

Никитина Е. Д., Хлебова Л. П., Ерещенко О. В. Разработка отдельных элементов технологии клеточной селекции яровой пшеницы на устойчивость к абиотическим стрессам // Известия Алтайского государственного университета, 2014. – № 3-2 (83). – С. 50–54.

Никитина Е. Д., Хлебова Л. П., Соколова Г. Г. Создание источников устойчивости яровой пшеницы к воздействию никеля методами клеточной селекции *in vitro* // Известия Алтайского государственного университета, 2013а. – № 3-1(79). – С. 88–90.

Никитина Е. Д., Хлебова Л. П., Соколова Г. Г., Ерещенко О. В. Создание стрессоустойчивого материала яровой мягкой пшеницы с использованием клеточной селекции *in vitro* // Известия Алтайского государственного университета, 2013б. – № 3-2 (79). – С. 95–98.

Скапцов М. В., Белкин Д. Л., Смирнов С. В., Куцев М. Г. Соматоклональная изменчивость девясила британского – *Inula britannica* L. в культуре *in vitro* // Turczaninowia, 2015. – Т. 18, № 4. – С. 41–48.

Скапцов М. В., Куцев М. Г. Изменения кариотипа *Rumex acetosa* L. в культуре *in vitro* на фоне явления соматоклональной изменчивости // Известия Алтайского государственного университета, 2012. – № 3-1(79). – С. 57–59.

Hussain M., Khan G. S., Shaheen M. S., Ahmad M. Somaclonal variation in regenerated plants of ten wheat genotypes // J. Agric. Res., 2001. – Vol. 39, No. 1. – P. 1–7.

Labra M., Savini C., Bracale M. Genomic changes in transgenic rice (*Oryza sativa* L.) plants produced by infecting calli with *Agrobacterium tumefaciens* // Plant Cell Reports, 2001. – Vol. 20. – P. 325–330.

Larkin P. J., Scowcroft W. R. A novel source of variability from cell cultures for plant improvement // TAG, 1981. – Vol. 60, No. 4. – P. 97–214.

Rai M. K., Kalia R. K., Singh R., Gangola M. P., Dhawan A. K. Developing stress tolerant plants through *in vitro* selection – An overview of the recent progress // Environ. Exp. Bot., 2011. – Vol. 71. – P. 89–98.

УДК 582.929.4:581.4:581.165.51

Генетические и морфологические особенности южно-сибирских популяций *Mentha arvensis* L.

Genetic and morphological traits of South-Siberian populations *Mentha arvensis* L.

О. В. Шелепова^{1,2}, М. В. Семенова², И. А. Шанцер², Н. Ю. Степанова²

O. V. Shelepova, M. V. Semenova, I. A. Schanzer, N. U. Stenanova

¹НИИ экологии человека и гигиены окружающей среды им. М. В. Сысина Минздрава России, e-mail: shelepova-olga@mail.ru

²Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, e-mail: lab-physiol@mail.ru

Реферат. Обобщены данные изучения генетических и анатомо-морфологических признаков *Mentha arvensis* L. южно-сибирских и восточно-европейских популяций, а также дальневосточных популяций *Mentha canadensis* L. Отмечено, что иерархический кластерный анализ 9 количественных и 3 качественных морфологических признаков и фрагментарный анализ ДНК (по составу ISSR маркеров) не выявил существенных различий между восточно-европейскими и южно-сибирскими популяциями *M. arvensis* и свидетельствует о слабой генетической и морфологической дифференциации популяций. Полученные результаты подтверждают существование контактов между *M. arvensis* и *M. canadensis* на территории Южной Сибири.

Summary. The study of genetic and anatomical and morphological characters provides data *Mentha arvensis* L. Southern Siberia and Eastern European populations, as well as Far Eastern populations *Mentha canadensis* L. It is noted that a hierarchical cluster analysis of 9 quantitative and 3 qualitative morphological characters and fragmented DNA analysis (in composition of ISSR markers) revealed no significant differences between Eastern European and South Siberian populations of *M. arvensis* and indicated a weak genetic and morphological differentiation of populations. At the same time, the results confirm the existence of contacts between *M. arvensis* and *M. canadensis* in South Siberia.

Введение

Mentha arvensis L. – мята полевая – один из наиболее широко распространенных видов рода, встречается во многих регионах Европы и Азии. В нашей стране она распространена повсеместно в европейской части, Урале и Сибири как обычное растение (Губанов и др., 2004). Отличается высокой генетической изменчивостью и полиморфизмом, а также способностью к образованию гибридных форм с другими видами мяты, такими как *Mentha longifolia* (L.) Huds. и *Mentha aquatica* L. Анатомические и морфологические отличия (габитус растения, форма листа и соотношение длины к ширине листа, форма чашечки и ее зубцов (основной диагностически значимый признак) позволяют выделить 12 разновидностей вида (Макаров, 1972).

Наиболее генетически близким видом к *M. arvensis* является *M. canadensis* (синоним *M. arvensis* var. *piperascens* Malinv. ex. Holmes). Наиболее надежным морфологическим признаком видового разделения мяты, согласно В.В. Макарову (1972) и В.М. Доронькину (1997) может служить форма чашечки и ее зубцов: у *M. arvensis* они треугольные, на конце туповатые, реже островатые (но никогда не бывают остистыми), короткие (особенно заметно при плодоношении, здесь зубцы могут быть короче трубки в 3–5 раз), не превышающие бутоны.

Целью настоящей работы было изучение генетической и морфологической изменчивости растений *M. arvensis* восточно-европейских и южно-сибирских популяций и *M. canadensis* дальневосточных популяций, с помощью фрагментного анализа ДНК, а также по морфологическим признакам. Для изучения полиморфизма ДНК мы использовали ISSR (Inter Simple Sequence Repeat) маркеры, ранее хорошо зарекомендовавшие себя для исследования внутривидовой изменчивости и гибридизации в роде *Mentha* (Семенова и др., 2014; Шелепова и др., 2014; Schanzer et al., 2012).

Материалы и методы

В исследования были включены образцы *M. arvensis* из географически удаленных друг от друга локальных восточно-европейских популяций (Московская, Владимирская, Калужская области и Республика

Коми, г. Сыктывкар), южно-сибирской популяции (Республика Хакасия, Алтайский р-н), образцы Дальневосточной популяции (Приморский край, Хасанский р-н). Список местонахождений, сокращенное обозначение локальных популяций и число образцов, изученных в каждой популяции, приведены в таблице 1. Растения собирали в фазу цветения и завязывания семян, из каждой популяции брались от 6 до 18 побегов типичных растений *M. arvensis* через каждые 5–200 м в зависимости от размера и плотности популяции. Все образцы определены авторами с последующей проверкой в гербарии ГБС РАН (МНА), гербарные образцы хранятся в гербарии лаборатории экологической физиологии и иммунитета растений ГБС РАН.

Таблица 1

Описание популяций *Mentha arvensis* и *Mentha canadensis*, взятых для исследования

Популяция	Место сбора	Количество образцов
М	Московская область, Раменский р-н, окрест. ст. Бронницы, (N55°31', E38°22')	3
К	Калужская область, Жуковский р-н, дер. Огороково (Трясь), (N55°07', E36°60')	2
F	Владимирская область, Ковровский р-н, пойма реки Клязьма (N56°37', E41°27')	3
St	Республика Коми, Городской округ Сыктывкар, вдоль рек Сысола и Вычегда (N61°41', E50°50')	3
Hr	Республика Хакасия, Алтайский р-н, пойма реки Абакан (N53°33', E91°14')	5
DV	Приморский край, Хасанский р-н, побережье Астахова и бухта Витязь (N42°37', E131°11')	3

Для изучения изменчивости морфологических признаков использовали количественные и качественные признаки вегетативных и генеративных частей растений: длина и ширина листовая пластинки, расстояние от основания листа до самой широкой его части, длина трубки чашечки и ее зубцов, длина и ширина эремов, соотношение длины чашечки к длине зубца, соотношение длины трубки чашечки к длине ее зубца, опушенность стебля, тип роста и ветвистость стебля. Биометрический анализ проводили с использованием цифрового микроскопа KEYENCEVHX-1000E. Статистический анализ морфологических признаков выполнен в программе PAST v. 3.0 (Hammer et al., 2001).

ДНК выделяли СТАВ методом (Doyle, 1987) из сухих листьев. ISSR-праймеры, использованные нами для постановки ПЦР, синтезированы и очищены в РААГ фирмой Syntol Ltd (Москва, Россия). Семь ISSR-праймеров, выбранных для постановки ПЦР, приведены в таблице 2. Реакционная смесь (20 мкл) содержала 1мкл ДНК, 20 пикомолей праймера и 4 мкл готового реакционного микса (Диалат Лтд., Москва). ПЦР с предварительной денатурацией (95 °С, 3 мин.) проводили в амплификаторе DNA Engine Dyad (Biorad Ltd., США) в течение 35 циклов в режиме: денатурация при 94 °С – 30 сек., отжиг при соответствующей температуре – 30 сек., элонгация при 72 °С – 40 сек. + прибавление 2 сек. на каждый цикл.

Разделение ПЦР-продуктов проводили с помощью электрофореза в 1,7%-м агарозном геле (Amresco Inc., США) в 0,5-кратном трис-боратном буфере с окрашиванием бромидом этидия (0,5 мкг/мл) при 90В и

Таблица 2

Список ISSR праймеров, использованных для постановки ПЦР

Праймер	Последовательность
M2	(AC) ₈ (C/T)G
M3	(GA) ₈ (C/T)C
M4	(AG) ₈ YC
M8	(GTG) ₅
M12	(CA) ₆ (A/G)(C/T)
UBC 840	(GA) ₈ AYT
UBC855	(AC) ₈ CYT

фотографировали с помощью гель-документирующей системы GelDoc-It (UVP, США). Полученные фотографии гелей анализировали в программе Cross Checker 2.91 (Buntjer, 2000). В результате анализа была получена бинарная матрица присутствия/отсутствия фрагментов одинаковой длины, которая подвергалась дальнейшему анализу. Матрица присутствия/отсутствия фрагментов была проанализирована несколькими методами. Кластерный анализ (методом невзвешенных парно-групповых средних, UPGMA) с использованием меры сходства Жаккара был проведен в программе PAST (Hammer et al., 2001).

Результаты и обсуждение

M. arvensis – многолетнее ветвистое растение с лежачим до половины своей длины (от 15 до 20 см) или

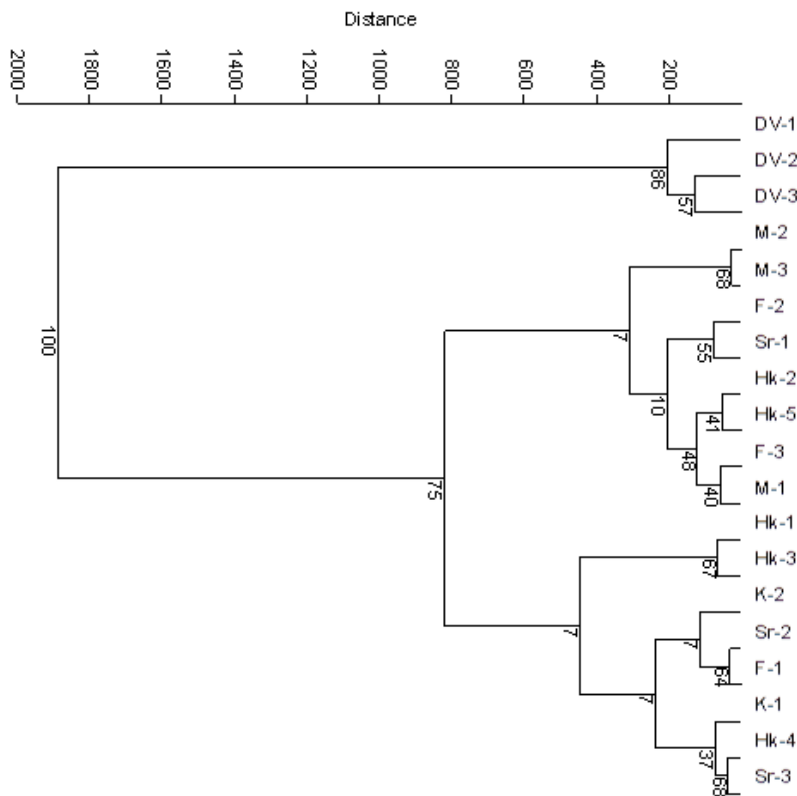


Рис. 1. Результаты кластерного анализа образцов *M. arvensis* по морфологическим признакам. Условные обозначения: М – Московская популяция; К – Калужская популяция; F– Владимирская популяция; Sr – популяция из Республики Коми; Hг – (Хакасская популяция; DV – Дальневосточная популяция.

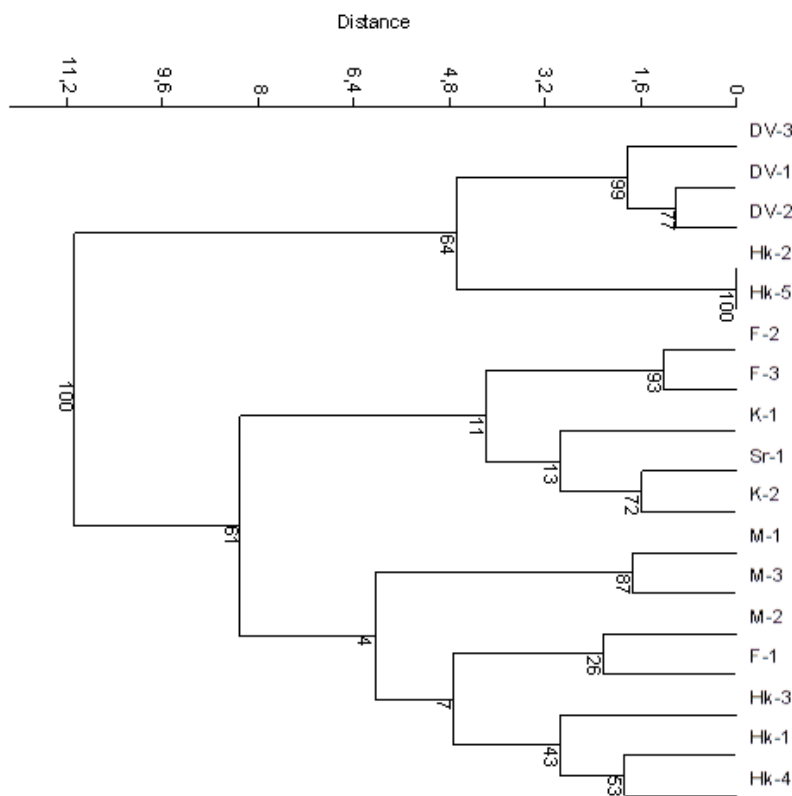


Рис. 2. Результаты кластерного анализа образцов *M. arvensis* по составу полиморфных ISSR-маркеров. Условные обозначения: М – Московская популяция; К – Калужская популяция; F– Владимирская популяция; Sr – популяция из Республики Коми; Hг – (Хакасская популяция; DV – Дальневосточная популяция.

прямостоящим восходящим стеблем, слабо опушенным, с практически отсутствующей антоциановой окраской. Листья его эллиптические с очень слабой опушенной верхней стороной на коротких черешках, верхние листья сидячие, с неглубокой пильчатой зубчатостью края, заостренным кончиком и клиновидным основанием (отсутствует антоциановая окраска, зеленая окраска средней степени). Цветки розово-фиолетовой окраски (лиловой) находятся в многоцветковых, шаровидных ложных мутовках в пазухах верхних листьев, на волосистых цветоножках; чашечка колокольчатая негусто опушенная с треугольными короткими острыми прямостоящими зубцами; венчик широкотрубчатый, опушен редкими волосками, лиловый; тычинки длиннее трубки венчика или значительно короче (недоразвиты).

Кластерный анализ (метод Варда) изменчивости 9 количественных и 3 качественных морфологических признаков показал, что изученные популяции четко подразделяются на два кластера с коэффициентом подобия 0,92, в один из которых входят только дальневосточные популяции *M. canadensis*, а во второй – популяции *M. arvensis* (рис. 1). Второй кластер разделился на два субкластера, при этом южно-сибирские популяции разделились между ними. В пределах одной локальной популяции *M. arvensis* (Нк) часто встречались несколько вариантов формы чашечки, длины трубки и зубцов чашечки цветка, иерархический дисперсионный анализ по указанным выше количественным признакам не показал наличие статистически достоверных различий ($p < 0,01$) как между отдельными южно-сибирскими популяциями, так и между ними и восточно-европейскими популяциями. Дендрограмма наглядно демонстрирует высокую степень сходства по морфологическим признакам между южно-сибирскими и восточно-европейскими популяциями.

Основной фонд продуцируемого мятой эфирного масла формируется в железистом аппарате растения. Это специфическая по своей структуре и функциональной диагностике система. Наибольшая плотность секреторных железок наблюдается на листьях, она возрастает от листьев нижнего яруса к листьям верхнего яруса. Значительный полиморфизм *M. arvensis* позволяет предположить, что для растений из географически разобщенных популяций также будет характерно варьирование параметров железистого аппарата. У *M. canadensis* количество секреторных железок на абаксиальной (1464 ± 87 шт/см²) и адаксиальной (1411 ± 96 шт/см²) поверхностях листа в 1,6–2,6 раза больше, чем у растений *M. arvensis*. При этом никакого разделения выборок восточно-европейских популяций по этому признаку не наблюдается: популяция М – 598 ± 42 и 556 ± 38 шт/см², популяция F – 684 ± 40 и 595 ± 28 шт/см², популяция К – 641 ± 25 и 513 ± 33 шт/см², популяция Sr – 555 ± 39 и 558 ± 29 шт/см². Однако у растений *M. arvensis* популяций Нк по данному признаку наблюдается достоверное ($p < 0,05$) отличие – количество секреторных железок на обеих поверхностях листа (897 ± 35 и 889 ± 40 шт/см²) в 1,2–1,6 раза больше чем аналогичный показатель у растений восточно-европейских популяций.

Исследование морфологии семян растений *M. arvensis* и *M. canadensis* из географически разобщенных популяций показало существенные отличия. Так, размеры эремов *M. arvensis* восточно-европейских популяций (Sk и M) варьировали от 834,8 до 882,4 мкм длина, от 485,9 до 521,3 мкм ширина. Окраска семян была палево-коричневая, блестящая или со слабым блеском. Их форма овальная и овально-яйцевидная, на вентральной стороне клиновидная с маленьким базальным рубчиком. Эремы на верхушке тупо закругленные. Поверхность мелкосетчатая, скульптура эремов ячеистая, образованная продолговатыми клетками со слабо утолщенными стенками, поверхность большинства клеток ямчатая.

Эремы растений *M. arvensis* южно-сибирских популяций (Нк) морфологически сходны с эремами *M. canadensis* (DV), только были несколько больших размеров – 898,6 (Нк) и 869,3 (DV) мкм длина, 550,1 (Нк) и 541,3 (DV) мкм ширина, палево-коричневые, овальной формы. Поверхность – крупносетчатая, скульптура крупно ячеистая с одновременным присутствием тетра-, пента-, гекса- и октогональных клеток с выпуклыми стенками и четко фиксируемыми узлами сочленения.

Результаты морфометрического исследования восточно-европейских и южно-сибирских популяций *M. arvensis* позволяют прийти к выводу, что о слабой морфологической дифференциации популяций. Растения 5 локальных популяций Республики Хакасия отличались от растений восточно-европейских популяций только количеством секреторных железок на листьях и ультраскульптурой поверхности эремов. Чтобы попытаться понять причины столь слабой дифференциации, мы провели молекулярно-генетическое исследование с использованием фрагментного анализа ДНК.

Оценку межпопуляционной изменчивости проводили с помощью фрагментного анализа их ДНК. Результаты анализа этой матрицы в программе PAST методом иерархического кластерного анализа ISSR фрагментов представлены на рис. 2. Образцы образовали два основных кластера. В первый, более дистальный, с 64%-м индексом бутстреп-поддержки вошли все растения *M. canadensis* из дальневосточной популяции

и два образца *M. arvensis* хакасских популяций (образцы Нг-2 и Нг-5), во второй – все остальные растения. Хотя образцы из отдельных локальных популяций имеют тенденцию группироваться недалеко друг от друга, в целом, никакой определенной закономерности в их распределении не наблюдается. Так, внутри второго кластера, образующего общую полиморфную группу, выделяются два субкластера: один, состоящий из растений *M. arvensis* популяции F (кроме образца F-1), K и Sr, второй – из растений из Московской (популяции М-1, М-2 М-3), Владимирской (популяция F-1) областей и трех хакасских популяций (Нк-1, Нк-3, Нк-4).

Анализ ISSR маркеров оказался подходящим методом для изучения генетического полиморфизма южно-сибирских и восточно-европейских популяций *M. arvensis*, так как позволил получить порядка 95 фрагментов ДНК, большинство из которых оказались полиморфными. Вместе с тем, прямолинейный подход к анализу этих данных не позволил сделать однозначных выводов о генетических особенностях южно-сибирских популяций *M. arvensis*. Только образцы двух локальных популяций Республики Хакасия оказались несколько отличающимися по составу ISSR маркеров от остальных популяций.

Байесовский анализ в программе Structure позволил с высокой вероятностью разделить исследуемую выборку на 2 генетические группы. Первая самая большая группа включает в себя растения *M. arvensis* восточно-европейской части России (Московской, Владимирской и Калужской областей), Республики Хакасии и Коми, причем основная часть образцов относится к этой группе с вероятностью 100 %, кроме Нк-2 и Нк-5, которые имеют смешанную структуру (до 30 % ампликонов, характерных для *M. canadensis*). Ко второй группе относятся образцы *M. canadensis* из природной флоры Дальнем Востоке.

В целом, можно констатировать, что изучение генетических особенностей южно-сибирских популяций *M. arvensis* требует дополнительного исследования и подтверждения с использованием других, в первую очередь, хлоропластных маркеров. Наши результаты подтверждают существование контактов между *M. arvensis* и *M. canadensis* на территории Южной Сибири, которые, вероятно, происходили в прошлом и следы которых сохранились в генетической структуре некоторых популяций.

Благодарности. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ 14-04-00401.

ЛИТЕРАТУРА

- Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). – М.: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2004. – 133 с.
- Доронькин В. М. *Mentha* L. Флора Сибири / Под ред. Л.И. Малышева. – Новосибирск, 1997. – Т. 11. – С. 222–225.
- Макаров В. В. Дикорастущие мяты СССР: дис. . . . канд. биол. наук. – М.: ГБС РАН, 1972. – 179 с.
- Семёнова М. В., Шанцер И. А., Шелепова О. В. Изменчивость растений рода *Mentha* L. по данным фрагментного (ISSR) анализа ДНК // Растительность Восточной Европы и Северной Азии: Материалы Междунар. науч. конф. – Брянск, 2014. – С. 126.
- Шелепова О. В., Воронкова Т. В., Кондратьева В. В., Семенова М. В., Бидюкова Г. Ф., Олехнович Л. С. Фенологические и фитохимические различия *Mentha arvensis* L. и *Mentha canadensis* L. // Изв. РАН. Сер. биол., 2014. – № 1. – С. 1–5.
- Buntjer J. B. CrossChecker: Computer Assisted Scoring of Genetic AFLP Data. Plant and Animal Genome Conference VIII, San Diego, 2000. URL.: <http://www.intl-pag.org/pag/8/abstracts/pag8664.html>.
- Doyle J. J., Doyle J. L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochem. Bull., 1987. – Vol. 19. – P. 11–15.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. // Palaeontologia Electronica, 2001. – Vol. 4 (1, 4). – P. 9.
- Schanzer I. A., Semёnova M. V., Shelepova O. V., Voronkova T. V. Genetic diversity and natural hybridization in populations of clonal plants of *Mentha aquatica* L. (Lamiaceae) // Wulfenia, 2012. – Vol. 19. – P. 131–139.

УДК 581.9(574.55)

Влияние степени нарушенности растительного покрова на видовой состав растений долины р. Сырдарья

Influence of degree of vegetation cover disturbance on species composition of the Syrdaria river valley

П. В. Веселова, Г. М. Кудабаяева, Л. А. Димеева

P. V. Vesselova, G. M. Kudabayeva, L. A. Dimeyeva

РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН РК, 050040, Республика Казахстан, г. Алматы ул. Тимирязева, 36 Д
E-mail: pol_ves@mail.ru, kgm_anita@mail.ru, l.dimeyeva@mail.ru

Реферат. В статье приводятся результаты изучения влияния степени нарушенности растительного покрова на видовой состав растений долины р. Сырдарья в окрестностях поселков, расположенных вблизи областного центра г. Кызылорды. Исследования проводились на участках скотопрогонных путей с разной степенью пастбищной дигрессии во время полевого сезона 2015 г. Таксономический состав представлен 54 видами из 26 семейств и 48 родов. В зависимости от встречаемости выявленных видов растений на участках различной степени нарушенности растительного покрова было выделено 3 группы, наиболее крупной из которых оказалась группа, встречающаяся на участках средней степени нарушенности.

Summary. The results of study on influence of degree of vegetation disturbance on species composition of the Syrdaria river valley in the vicinities of villages near the regional center the Kyzylorda city are presented. The investigations were carried out in the sites of livestock paths with different degree of pasture digression during the 2015 field season. The taxonomic composition is represented by 54 species from 26 families and 48 genera. According to degree of vegetation disturbance three groups of species were defined. The most representing group is distributed on medium degraded areas.

Результаты, представленные в настоящей публикации, получены в рамках реализации грантового проекта МОН РК «Мониторинг состава растительности животноводческих перегонов - научный подход к устойчивому использованию пустынных пастбищ Казахстана (на примере Кызылординской области)». Исследования проводились в полевой сезон 2015 г.

В условиях пустынь лимитирующим жизнедеятельность фактором является наличие источников воды. Наиболее крупная водная артерия на территории Южного Казахстана – река Сырдарья, в долине которой сосредоточены населенные пункты.

Традиционным видом деятельности является животноводство. В связи со сменой форм хозяйствования (переходом от преимущественно отгонного к территориально ограниченному выпасу – вокруг населенных пунктов) произошла и смена характера использования пастбищ.

Объектом исследования является видовой состав растительности скотопрогонных путей в среднем течении долины р. Сырдарья, а именно в окрестностях поселков, расположенных вблизи областного центра г. Кызылорды. Именно эти участки, отличаются обилием так называемых антропофильных элементов флоры (заносных, сорных видов, которые первыми заселяют нарушенные территории).

Следует отметить, что именно пастбищная нагрузка служит преобладающим типом воздействия в совокупном (комплексном) влиянии негативных факторов рассматриваемой территории: сельскохозяйственное использование (распашка земель под посевами); техногенное (строительство и эксплуатация производственных объектов и линейных сооружений – дорог, трубопроводов и т.д.); пирогенное (пожары) и др. Кроме того, следует не забывать об определяющем влиянии на состояние растительного покрова долины в целом – зарегулировании стока р. Сырдарья.

Общий характер растительности определяется положением реки Сырдарья в зоне пустынь континентальных аридных областей с умеренным климатом (Рачковская и др., 2003; Рачковская, 2006). По ботанико-географическому районированию территория исследований относится к Северотуранской провинции Центрально-Северотуранской подпровинции Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области в пределах средних пустынь (Ботаническая география..., 2003).

В долине и дельте реки Сырдарья главным фактором развития растительности является поверхностный сток и связанные с ним процессы подтопления, засоления, заболачивания и т.д. (Огарь, 2003). Аналогичные условия формирования растительного покрова складываются при строительстве и эксплуатации гидротехнических объектов – ирригационных систем, оросительных каналов (арыков), рисовых чеков, водохранилищ.

Распределение растительности на поперечном профиле долины Сырдарья от русла до коренного берега идет по экологическим рядам зарастания вдоль градиентов сокращения общего увлажнения и понижения уровня залегания грунтовых вод, т. е. уменьшения влияния реки на развитие почвенно-растительного покрова.

В долине р. Сырдарья участки пригодные для выпаса скота приурочены, как правило, к тугайному и луговому типам растительности. При этом луговая растительность в районе исследования наиболее широко представлена галофитными, опустыненными и кустарниковыми лугами, встречающимися как в сочетании с тугаями, так и отдельными массивами.

В древесных тугаях присутствуют лох (*Elaeagnus oxycarpa*) и туранга (*Populus diversifolia* Schrenk, *P. pruinosa* Schrenk). В кустарниковом ярусе размещаются чингил (*Halimodendron halodendron*) и виды тамариска (*Tamarix laxa*, *T. ramosissima*). Деревья и кустарники переплетены древесной лианой ломоносом восточным (*Clematis orientalis*), вьюнком (*Convolvulus arvensis*) и цинанхумом сибирским (*Cynanchum sibiricum*). Травостой сходен по составу с луговыми сообществами поймы. На почве мощный опад из листвы и ветвей. Ивовые (*Salix songarica*, *S. wilhelmsiana*) тугаи формируются на прирусловых валах. В травяном ярусе – луговые виды: *Calamagrostis epigeios*, *Xanthium strumarium*, *Phragmites australis*, *Lithrum salicaria*, *Crypsis schoenoides*, *Argusia sibirica*. На речных террасах распространены заросли тамарисков и чингила, которые встречаются практически на всем пространстве долины. В травяном ярусе отмечены солянки (*Atriplex tatarica*, *Salsola nitraria*) и другие галофитные виды (*Karelinia caspia*, *Aeluropus littoralis*). При близком залегании минерализованных грунтовых вод в растительном покрове появляются соляноколосник (*Halostachys belangeriana*) и селитрянка Шобера (*Nitraria schoberi*).

Луговой тип растительности представлен болотистыми, настоящими, галофитными, опустыненными, кустарниковыми и крупнозлаковыми (саванноидными) лугами (Байбулов, 2009). Луга располагаются отдельными массивами или в сочетании с другими типами растительности.

Галофитные луга формируются на пониженных равнинах с засоленными луговыми почвами или луговыми солончаками с близким залеганием грунтовых вод (1,5–2,5 м). Они преобладают в луговом типе растительности долины Сырдарья.

Доминируют галофитные злаки: бескильница (*Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *P. tenuissima* Litv., *P. dolicholepis* V. Krecz., *P. diffusa* V. Krecz.), ажрек (*Aeluropus littoralis*) и кияк многостебельный (*Leymus multicaulis*), а также тростник (*Phragmites australis* var. *acanthophylla*) и очень редко виды ячменя (*Hordeum bogdanii* Wilensky, *H. brevisubulatum* (Trin.) Link.). Субдоминантами являются виды галофитного разнотравья – кермек (*Limonium gmelinii* (Willd.) O.Kuntze, *L. otolepis*, соссюрея или горькуша (*Suaeda salsa* (Pall. ex Vieb.) Spreng.), карелиния и однолетние солянки, такие как сведа (*Suaeda acuminata* (C.A. Mey.) Moq., *S. linifolia*), солерос (*Salicornia europaea*), климакоптера (*Climacoptera aralensis* (Iljin) Botsch., *C. lanata*). При обсыхании в состав сообществ внедряются галофитные кустарники и полукустарники.

Опустыненные луга формируются при прекращении поверхностного затопления и углублении грунтовых вод более 3 м. Доминирующую роль в сообществах играют виды фреатофитного разнотравья: солодка (лакрица) голая (*Glycyrrhiza glabra*), карелиния (*Karelinia caspia*), горькуша, верблюжья колючка (жантак) (*Alhagi pseudalhagi*, *A. kirghisorum* Schrenk) и брунец (*Pseudosophora alopecuroides* (L.) Sweet, *Goebelia pachycarpa*).

Особое место среди опустыненных лугов занимают сообщества с участием и доминированием солодки голой – источника ценнейшего растительного сырья. Солодка встречается чистыми зарослями, доминирует в фитоценозах или участвует в качестве субдоминанта.

Кустарниковые луга распространены на надпойменных террасах. Они также формируются в условиях подтопления в зоне влияния массивов орошения и по бортам каналов. В кустарниковом ярусе отмечены виды гребенщика, чингил, дереза, саксаул черный и терескен (*Krascheninnkovia ceratoides* (L.) Gueldenst. *K. ewersmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Grub.). Заросли галофитного кустарника соляноколосника (*Halostachys belangeriana*) встречаются на вторично засоленных залежных землях. В травяном ярусе характерно присутствие однолетних представителей сем. *Chenopodiaceae* (из родов: *Salsola*, *Climacoptera*, *Petrosimonia*).

По всем элементам рельефа в долине реки Сырдарьи широко представлена галофитная растительность на почвах засоленного ряда с близким уровнем залегания минерализованных грунтовых вод (Храмцов, 2003), где селятся гипергалофиты из семейства маревых – *Chenopodiaceae*. Это: суккулентные многолетние сочные солянки – сарсазан (*Halocnemum strobilaceum*) у окраин соров, поташники (*Kalidium foliatum* (Pall.) Moq., *K. caspicum* (L.) Ung.-Sternb.) на пухлых солончаках, соляноколосник (*Halostachys belangeriana*), *Suaeda microphylla* в местах вторичного засоления; однолетние солянки, такие как сведа (*S. crassifolia* и др.), солерос (*Salicornia europaea*) на маршевых солончаках, а также представители родов *Climacoptera* и *Petrosimonia*.

В процессе изучения были использованы методические указания, разработанные КазГИПРОЗЕМом (1991) для мониторинга состояния растительности пустынной зоны в зависимости от негативных факторов воздействия.

Мониторинг флоры и растительности включал: фоновый мониторинг (по всей проектной территории) и детальный (на ключевых участках). Для отражения динамики изменения видового состава растительности в местах интенсивного выпаса скота (вокруг населенных пунктов) закладывались ключевые участки или площадки наблюдения на антроподинамических рядах (Курочкина и др., 1983) через 500–1000 м (в зависимости от визуально отмечаемых изменений в составе растительности).

За начальную точку отсчета бралось начало выгона, локализованное, как правило, на окраинах поселков, где нарушение растительности максимальное. Сильная степень нарушенности – преобладают (более 50%) сообщества непоедаемых видов и индикаторов антропогенных нарушений (гармала, парнолистник и др.), а также временные группировки синантропных видов. Видовой состав и доминанты этих сообществ и группировок зависят от степени деградированности растительности. По мере удаления от поселка по пути следования скотопроегонных троп, привязанных в условиях пустынь к водным артериям, изменяется степень нарушенности и, соответственно, видовой состав сообществ. Средняя степень – нарушения носят линейный или площадной характер. Доминантный и общий видовой состав сообществ неустойчив. Основные жизненные характеристики (средняя высота растений, своевременное и полноценное формирование бутонов и пр.) видов соответствуют контрольным на 60–75%. Доля сорных видов составляет 25% и более. Участки с нарушенным почвенно-растительным покровом занимают не менее 30, но и не более 50% общей площади контура. Слабая степень – нарушения выражены локально. Доминантный состав сообществ сохраняется, однако видовой состав обеднен. Основные жизненные характеристики соответствуют контрольным (фоновым) на 80–90%. Сорные виды составляют 5–10%. Участки с нарушенной растительностью занимают не более 15–20% общей площади контура.

Применение такого подхода было обусловлено необходимостью выявления последовательных «этапов» смены растительности при удалении от поселков, сопровождающейся снижением нагрузки на растительный покров. Наблюдения проводились в 2 важных для развития растительности сезона: весенний (19–25 мая 2015 г.) и летний (18–28 июля 2015 г.).

Совокупный список по всем обследованным участкам насчитывает 54 вида из 26 семейств и 48 родов (табл.). Таксономическая обработка списка показала, что первую строчку в спектре семейств занимает *Chenopodiaceae*, насчитывающее 13 (25,5 %) видов. На второй строчке расположилось *Roaceae* с 8 (15,7 %) видами. На третьем месте с 4 (7,8 %) видами оказалось сем. *Fabaceae*. Четвертое и пятое места заняли семейства *Asteraceae* и *Brassicaceae* – по 3 (5,9 %) вида. Остальные семейства представлены 1–2 видами. Отметим, что данный семейственный спектр в целом соответствует флористическому ядру флоры не только поймы р. Сырдарьи, но и флоры Турана (Коровин, 1961; Байбулов, 2009).

Результаты исследования показали, что на обследованной территории долины р. Сырдарьи повсеместно наблюдалась следующая картина. Непосредственно возле поселков – у начала скотопроегонных путей растительный покров представлен, как правило, единичными экземплярами сорных или ядовитых растений, таких в частности, как *Peganum harmala*, *Zygophyllum fabago* и *Karelinia caspia* (см. табл. – участки с сильной степенью нарушенности). По мере удаления от населенных пунктов обилие сорняков в составе растительности сначала возрастает, а затем постепенно снижается (рис.). Довольно широкая поначалу скотопроегонная тропа (если она не совпадает с грунтовой дорогой) через 500–700 м начинает разветвляться на множество отдельных тропинок, также затем разветвляющихся на еще более узкие тропки, по которым одновременно может пройти только одно животное. Таким образом, происходит постепенное рассредоточение и, как следствие, снижение пастбищной нагрузки на растительность.



Рис. Распределение видов по степени нарушенности участка.

В зависимости от встречаемости выявленных видов на участках различной степени нарушенности растительного покрова было выделено 3 группы.

1. Виды, встречающиеся, как на слабо-, так и на средне- и сильно нарушенных участках (18 в.):

Karelinia caspia, *Alhagi pseudalhagi*, *Halimodendron halodendron*, *Aeluropus littoralis*, *Tamarix ramossissima*, *Zygophyllum fabago*, *Lactuca tatarica*, *Climacoptera brachiata*, *C. lanata*, *Halostachys belangeriana*, *Halocnemum strobilaceum*, *Suaeda linifolia*, *Goebelia pachycarpa*, *Limonium otolepis*, *Calamagrostis epigeios*, *Eremopyrum bonaepartis*, *Phragmites australis*, *Lycium ruthenicum*.

Несмотря на то, что *Halocnemum strobilaceum* встречен нами только на слабо- и сильно нарушенных участках, его экологический потенциал более широк, что соответствует представителям первой группы.

2. Виды, отмеченные преимущественно на участках со средней степенью нарушенности (10 в.): *Lepidium pinnatifidum*, *Salicornia europea*, *Eragrostis pilosa*, *Puccinellia gigantea*, *Ceratocephala testiculata*, *Convolvulus arvensis*, *Dodartia orientalis*, *Salsola paulsenii*, *S. nitraria*, *Salix songarica*.

Виды, встречающиеся на сильно- и средне нарушенных участках (5 в.): *Peganum harmala*, *Ceratocarpus utriculosus*, *Suaeda crassifolia*, *Chenopodium rubrum*, *Anabasis aphylla*.

Последний из перечисленных выше видов – типичный ксерофит антропофильного характера был включен в эту подгруппу, несмотря на то, что *Anabasis aphylla* был встречен только один раз на сильно нарушенном участке.

Виды, встречающиеся на средне- и слабо нарушенных участках (12 в.): *Trachomitum lancifolium*, *Artemisia schrenkiana*, *Leymus multicaulis*, *Descurainia sophia*, *Atriplex tatarica*, *Elaeagnus oxycarpa*, *Glycyrrhiza glabra*, *Polygonum patulum*, *Typha angustifolia*, *Tamarix hispida*, *Clematis orientalis*, *Cynanchum sibiricum*.

В данную группу нами включен также *Leymus multicaulis*, несмотря на то, что он был однажды встречен на сильно нарушенном участке, где сохранился благодаря защите колючих стеблей чингила, между которыми он вырос.

3. Виды, отмеченные только на слабо нарушенных участках (9 в.): *Lepidium obtusum*, *Galium aparine*, *Euphorbia jaxartica*, *Carex vulpina*, *Juncus gerardii*, *Mentha arvensis*, *Nitraria schoberi*, *Capparis herbacea*, *Leymus angustus*.

В состав третьей группы включен *Galium aparine*, который был отмечен даже для участков с сильной степенью нарушенности. Но при этом он произрастал, как и в случае с *Leymus multicaulis*, под защитой *Halimodendron halodendron* (в его биогенной зоне).

Таким образом, дифференцированный подход к изучению влияния пастбищной нагрузки на растительный покров долины р. Сырдарьи показал, что в зависимости от степени нарушения видовой состав территории меняется как в количественном, так и в качественном отношении. В зависимости от встречаемости

Для изучаемой территории типичными являются, как песчаные, так и глинистые почвогрунты. В 2015 г. изучались участки, приуроченные к глинистым местообитаниям. В каждой точке описания фиксировался полный видовой состав участка, а также отмечалось процентное участие (обилие) видов.

Материал по наиболее типичным ключевым участкам вокруг 6 населенных пунктов (поселки Абай, Бидайколь, Кейден, Айдарлы, Ильясов, Шаменов) представлен в табличной форме (таблица). Описание производилось на разном расстоянии от поселков в трех точках по ходу скотопргона, каждая из которых соответствовала определенной степени нарушенности (А – сильная степень; В – средняя степень; С – слабая степень).

выявленных видов на участках с различной степенью нарушенности растительного покрова было выделено 3 группы: виды, произрастание которых не зависело от степени нарушенности (18 в.); виды, встречающиеся преимущественно на участках со средней степенью нарушенности (27 в.); виды, отмеченные на слабо нарушенных участках (9 в.).

Таблица

Видовой состав участков разной степени нарушенности

Участки наблюдения Степень нарушенности	I			II			III			IV			V			VI		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Видовой состав																		
Аросунасеае																		
<i>Trachomitum lancifolium</i> (Russan.) Pobed.						+	+											
Асслепадиасеае																		
<i>Cynanchum sibiricum</i> Willd.			+	+		+	+					+	+		+			
Астерасеае																		
<i>Artemisia schrenkiana</i> Ledeb.			+	+														
<i>Karelinia caspia</i> (Pall.) Less.	+	+	+			+	+			+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C.A. Mey.			+	+	+							+				+		
Брассиасеае																		
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb						+				+								
<i>Lepidium pinnatifidum</i> Ledeb.			+															
<i>L. obtusum</i> Dasin.							+						+					
Саппарасеае																		
<i>Capparis herbacea</i> Willd.																		+
Ченоподиасеае																		
<i>Anabasis aphylla</i> L.												+						
<i>Atriplex tatarica</i> L.					+								+					
<i>Ceratocarpus utriculosus</i> Bluk.					+	+												
<i>Chenopodium rubrum</i> L.	+																	
<i>Climacoptera brachiata</i> (Pall.) Botsch.						+		+	+	+						+		
<i>C. lanata</i> (Pall.) Botsch.						+		+	+						+	+	+	+
<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Bieb.																	+	+
<i>Halostachys belangeriana</i> (Moq.) Botsch.			+	+									+		+	+		
<i>Salicornia europaea</i> L.																		+
<i>Salsola paulsenii</i> Litv.										+								
<i>S. nitraria</i> Pall.										+								
<i>Suaeda linifolia</i> Pall.					+	+									+			+
<i>Suaeda crassifolia</i> Pall.					+								+					
Конвольвуласеае																		
<i>Convolvulus arvensis</i> L.										+	+			+			+	
Суперасеае																		
<i>Carex vulpina</i> L.							+											
Елаеагнасеае																		
<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schlecht.			+			+	+										+	
Еупорбиасеае																		
<i>Euphorbia jaxartica</i> Prokh.				+														
Фабеасеае																		
<i>Alhagi pseudalhagi</i> (Bieb.) Fisch.	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Glycyrrhiza glabra</i> L.						+	+											
<i>Halimodendron halodendron</i> (Pall.) Voss	+	+	+	+	+			+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Goebelia pachycarpa</i> (C.A. Mey.) Bunge	+	+	+	+	+			+	+	+			+					
Джункасееае																		
<i>Juncus gerardii</i> Loisel.				+														+

Окончание таблицы

Участки наблюдения	I			II			III			IV			V			VI		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Lamiaceae																		
<i>Mentha arvensis</i> L.						+												
Limoniaceae																		
<i>Limonium otolepis</i> (Schrenk) O.Kuntze		+	+		+			+	+		+	+	+	+				
Nitrariaceae																		
<i>Nitraria schoberi</i> L.			+															
Peganaceae																		
<i>Peganum harmala</i> L.		+	+					+			+							
Poaceae																		
<i>Aeluropus littoralis</i> (Gouan) Parl.		+	+	+	+			+			+	+		+		+	+	+
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth													+	+				+
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) Beauv.		+																
<i>Eremopyrum bonaepartis</i> (Spreng.) Nevski								+	+	+								
<i>Leymus angustus</i> (Trin.) Pilg.			+															
<i>Leymus multicaulis</i> (Kar. et Kir.) Tzvel.				+	+	+		+	+									+
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Staud.	+	+	+		+			+			+					+		
<i>Puccinellia gigantea</i> (Grossh.) Grossh.																		+
Polygonaceae																		
<i>Polygonum patulum</i> Bieb.						+						+						
Ranunculaceae																		
<i>Ceratocephala testiculata</i> (Crantz) Bess.								+										
<i>Clematis orientalis</i> L.		+			+	+					+	+			+			
Rubiaceae																		
<i>Galium aparine</i> L.								+		+								
Salicaceae																		
<i>Salix songarica</i> Anderss.		+										+						
Scrophulariaceae																		
<i>Dodartia orientalis</i> L.						+												
Solanaceae																		
<i>Lycium ruthenicum</i> Murr.		+	+							+				+	+	+		
Tamaricaceae																		
<i>Tamarix hispida</i> Willd.															+			+
<i>T. ramossissima</i> Ledeb.		+	+	+		+	+	+	+			+		+	+	+	+	
Typhaceae																		
<i>Typha angustifolia</i> L.			+									+						
Zygophyllaceae																		
<i>Zygophyllum fabago</i> L.		+	+		+	+	+	+	+	+			+		+	+		

Примечание: I – окрест. г. Кызылорда, восточная оконечность пос. Абай; II – окрест. пос. Бидайколь; III – окрест. пос. Кейден; IV – окрест. пос. Айдарлы; V – окрест. пос. Ильясов; VI – окрест. пос. Шаменов; VII – окрест. пос. Аксуат; А – сильная степень нарушения растительного покрова; В – средняя степень; С – слабая степень.

ЛИТЕРАТУРА

Байбулов А. Б. Оценка современного состояния растительности долины и дельты реки Сырдарья с использованием ГИС технологий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Алматы, 2009. – 22 с.
 Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – СПб.: Бостон-Спектр, 2003. – 424 с.
Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Т. 1. – Ташкент: АН УзССР, 1961. – 452 с.
Курочкина Л. Я., Макулбекова Г. Б., Бижанова Г. К. Методы изучения и картирования антропогенных изменений растительности // Проблемы освоения пустынь, 1983. – № 3. – С. 3–9.

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

Рачковская Е. И., Храмов В. Н. Пустынная растительность // Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – СПб., 2003. – С. 20–28.

Рачковская Е. И. Растительность // Республика Казахстан. Т. 1. Природные условия ресурсы. – Алматы, 2006. – С. 363–393.

Храмов В. Н. Чернобоялычевые пустыни (*Salsola arbusculiformis*) // Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – СПб., 2003. – С. 59–64.

УДК 581.151

**Оценка жизненного состояния *Pinus sylvestris* L.
в искусственных посадках г. Топки**
**Assessment of *Pinus sylvestris* L. vital status in artificial
plantings in Topki town**

О. А. Дмитриева¹, Н. Г. Романова²

O. A. Dmitrieva, N. G. Romanova

Кемеровский государственный университет, 650043, Красная ул., 6, Кемерово, e-mail: ¹olga.9494@yandex.ru, ²chatn@yandex.ru

Реферат. Впервые проведена оценка жизненного состояния искусственных насаждений сосны обыкновенной в г. Топки Кемеровской области. Сравнивались посадки в промышленной и рекреационной зонах города. В данной статье приведены результаты биометрических исследований, оценки жизненного состояния и виталитета отдельных экземпляров и древостоя в целом. В посадках *Pinus sylvestris* встречались деревья от здоровых до отмирающих и старый сухостой, наличие которого связано с саморазреживанием. Оценка жизнестойкости указывает на процветающий и депрессивный типы насаждений в разных районах города. В то же время соотношение числа деревьев разной жизнестойкости в сравниваемых лесах различно.

Summary. Assessment of the pine artificial plantations vitality was held for the first time in Topki town of the Kemerovo region. We compared the plantations in industrial and recreational areas of the town. This article presents the results of the biometric research, assessment of vital status and vitality individual instances and the forest in general. We met the trees from healthy to dying and the old dead wood in plantings of *Pinus sylvestris*. The presence of the old dead wood is connected with the self-thinning. Vitality assessment indicates prosperous and depressive types of plantings in different city areas. At the same time correlation of the numbers of trees of different vitality is different in comparing forests.

Здоровье человека непосредственно зависит от состояния окружающей среды. В населенных пунктах с развитой промышленностью особенно опасно техногенное загрязнение атмосферы. Значение лесных массивов выражается в регулировании радиационного режима, в создании микроклимата, обеспечивающего комфортные условия окружающей среды. Они являются мощным фактором защиты населенных мест от пыли, газов, ветра и шума. Запыленность воздуха среди зеленых насаждений в 2–3 раза меньше, чем на открытых городских территориях (Промышленная экология..., 2007). Однако в условиях городской среды у хвойных пород повреждается хвоя, снижается продолжительность ее жизни, понижается жизненный потенциал древостоев (Ковригина, 2011).

Так О. П. Ковылина с соавторами (2008) отмечает, что леса, находящиеся вблизи промышленных комплексов подвергаются негативному влиянию промышленного загрязнения. Влияние выхлопных газов от автотранспорта и городской пыли так же негативно сказывается на жизненном состоянии объекта исследования, в целом древостой ослабленный.

В работе И. А. Зарубиной (2011) описано влияние загрязнений на годичный прирост и длину хвои *Pinus sylvestris*. Автор делает вывод, что по мере удаления лесных культур от источника загрязнений увеличивается прирост побегов, длина и масса хвои.

Город Топки является центром железнодорожного и автомобильного транспорта, но основным загрязнителем окружающей среды выступает крупное промышленное предприятие ООО «Топкинский цемент» (Материалы..., 2012). Для улучшения состояния атмосферы в населенном пункте в 1975 г. вокруг цементного завода был создан лесной массив сосны обыкновенной. Оценка жизненного состояния в этих насаждениях ранее не проводилась, чем и объясняется новизна и актуальность исследований.

Цель данной работы – оценка жизненного состояния *Pinus sylvestris* L. в искусственных посадках г. Топки.

Город Топки расположен в западной части Кемеровской области, в 27 км от административного центра, в центральной части Кузнецкой котловины. Согласно агроклиматическому районированию входит в умеренно теплый, умеренно увлажненный район. Средняя месячная температура января 17...19 °С. В течение

ние всего года преобладают ветры южного и юго-западного направлений. Средняя месячная скорость ветра составляет 2–5 м/сек (Агроклиматические ресурсы..., 1973).

Исследования проводили в 2014–2015 гг. в искусственных насаждениях в районе цементного завода (опытная площадка П1) и в зоне отдыха горожан – на территории турбаза «Лесная» (контрольная площадка П2). П1 расположена с северо-северо-западной стороны города, отделяя цементный завод от населенного пункта. Его площадь составляет около 2 км², возраст лесонасаждений – 39 лет. П2 находится на юго-восточной окраине города, площадь насаждений – около 4,5 км², возраст – 64 года. Расстояние между исследуемыми площадками – 4,5 км. Оба лесонасаждения относительно розы ветров находятся с подветренной стороны завода.

Оценку жизненного состояния и древостоя проводили по методике Алексеева В. А. (1989). Были обнаружены деревья различного жизненного состояния: с баллом 1 – здоровые, с баллом 2 – поврежденные (ослабленные), с баллом 3 – сильно поврежденные (сильно ослабленные), с баллом 4 – отмирающие деревья. Свежий сухостой (балл 5а) не обнаружен, а старый (балл 5б) присутствовал. Жизненное состояние древостоя определяли по числу деревьев (L_N).

Для характеристики распространения цементной пыли от источника загрязнения до контрольного леса анализировали снежный покров по методике Волковой В. Г. и Давыдовой Н. Д. (1987), описанной в работе Онучина А. А. с соавторами (2014).

Забор снега проводили в конце марта 2015 года. Отбор проб был произведен в разных участках города, в том числе в опытном и контрольном лесах, в трехкратной повторности.

Для оценки массы твердого осадка талые пробы снега фильтровали через бумажные фильтры, предварительно взвешенные. Фильтры с осадком высушивались в комнатных условиях, после чего определялась масса твердого осадка с точностью до 0,01 г.

Виталитет древостоя оценивали по методике Злобина Ю. А. (1989). В качестве детерминирующих признаков брали обхват ствола и длину однолетних побегов.

Длину прироста удлинённого стебля и хвои сосны измеряли по методике Молчанова А.А. (1967).

Прирост побегов замеряли на каждой площадке у 10 деревьев на четырех ветвях, составляющих мутовку. Данные собирали в июне и июле (14.06.2015 – 11.07.2015). Точность замеров составляла 1 мм.

Математическую обработку данных (базовая статистика, корреляционный, дисперсионный анализы) проводили в программе Statistica 6.0.

Анализ биометрических данных показал, что средний обхват деревьев в опытном лесу составлял 58,3 см, а в контрольном – на 10 см больше. Это может быть связано с разницей деревьев в возрасте. Дисперсионный анализ показал достоверное отличие между этими значениями. Доля влияния расположения площадок на обхват ствола составила 29 %, а корреляционный анализ между этими признаками показал прямую зависимость средней степени ($r = 0,5$). На опытной площадке самые тонкие деревья были 43 см в обхвате, а самое мощное дерево – 106 см. На контрольной площадке минимальное и максимальное значения этого параметра составили 41 и 125 см, соответственно.

Анализ загрязнения снежного покрова показал, что в пробах, собранных на разном расстоянии от завода, содержалось разное количество фильтрата. Чем ближе к источнику загрязнения, тем больше масса фильтрата. Корреляционный анализ выявил достоверную отрицательную зависимость высокой степени между массой пыли и удаленностью от завода ($r = 0,73$).

Таким образом, чем ближе к источнику загрязнения, тем выше количество загрязняющих веществ в пробе.

Оценка жизненного состояния показала, что в целом на обеих площадках встречаются деревья от здоровых до отмирающих и старый сухостой. На контрольной площадке сильно ослабленные деревья отсутствовали. При этом в обоих случаях больше всего деревьев ослабленных (балл 2): в районе завода – 48 %, в зоне отдыха – 77 %. Меньше всего – здоровых и отмирающих деревьев (в среднем 8,5 %). При этом в контрольном лесу здоровых деревьев больше, чем в районе завода (14 и 3 %, соответственно). Сухостой возрастом более 1 года на П1 встретился в количестве 34 деревьев, что составляет 30 % от общего количества оцененных деревьев. Сухостой на П2 встречался реже – 6 % от общего количества деревьев (табл. 1). Следует отметить, что сухостой образовывался в результате самоизреживания насаждений.

Мы оценили зависимость размера ствола от жизненного состояния деревьев. Она оказалась равной 12,5 %. Корреляция между этими признаками – слабая ($r = 0,3$).

Древостой вблизи цементного завода характеризовался как сильно ослабленный ($L_N = 43 \%$), а древостой в контрольном лесу – ослабленный ($L_N = 68 \%$).

Таким образом, древостой вблизи завода и в контроле были ослабленными в разной степени. На контрольной площадке отмечались деревья большего обхвата, чем в опыте, это может быть связано с разницей в возрасте насаждений.

Принадлежность деревьев к классам виталитета отличалась в зависимости от изучаемого признака (табл. 2).

В опытном лесу было обнаружено 20 экземпляров с высоким индексом жизненности, обхват ствола которых составлял более 73 см; 57 деревьев – с промежуточным индексом жизненности, обхват ствола которых варьировал от 44 до 73 см; низкий индекс жизненности (обхват ствола менее 44 см) был только у одного дерева. В сумме живых деревьев – 78. Значение индекса виталитета опытного леса характеризовало его в целом как процветающий.

В контрольном лесу отмечено 74 особи с высоким индексом жизненности, обхват ствола которых больше 71 см; 4 дерева – с промежуточным (обхват ствола 65–71 см); особей с низким индексом жизненности было обнаружено 12 штук (обхват ствола меньше 65 см). Контрольный лес так же процветающий.

Полученные значения индекса виталитета опытного и контрольного леса в целом характеризовали их как процветающие. Хотя соотношения когорт особей с высоким, средним и низким индексом жизненности на разных площадках отличались. В лесу около цементного завода (П1) преобладали особи средней когорты (b), а в зоне отдыха (П2) – характеризующиеся максимальными размерами ствола (когорта a). Доля самых тонких деревьев (когорта c) на П1 составила 1,2 %, а на П2 – 13,2 % (рис. 1. Доля особей (по горизонтальной оси) *P. sylvestris* с высоким (a), средним (b) и низким (c) индексом жизненности (по обхвату ствола) в опыте (П1) и контроле (П2)).

Анализ величины годового прироста показал, что в опытном лесу было 11 особей с высоким индексом жизненности, длина годового прироста которых составлял более 5 см; 4 особи – с промежуточным индексом жизненности, прирост которых варьировал от 4 до 5 см; низкий индекс жизненности (прирост менее 4 см) был у 10 деревьев. Значение индекса виталитета опытного леса характеризовало его как депрессивный.

Таблица 1

Размеры стволов и число деревьев *Pinus sylvestris* различного жизненного состояния на опытной (П1) и контрольной (П2) площадках

Площадка	Обхват ствола, см			Число деревьев					всего
	mean	min	max	с баллом жизненного состояния					
				1	2	3	4	5б	
П1	58,3 ± 7,4	43	106	3	54	17	4	34	112
П2	67,7 ± 1,4	41	125	13	73	0	3	6	95

Таблица 2

Определение качественного типа древостоев *Pinus sylvestris* по разным морфометрическим признакам

Площадка	Изучаемый признак	Число деревьев с индексом			Значение индекса виталитета, Q	Качественный тип древостоя
		a	b	c		
Контроль	Обхват ствола	74	4	12	39	Процветающий
Опыт		20	57	1	38,5	Процветающий
Контроль	Величина прироста годовичного побега	13	12	9	12,5	Процветающий
Опыт		11	4	10	7,5	Депрессивный

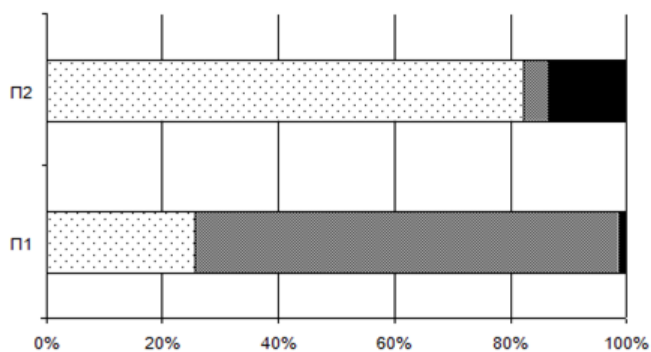


Рис. 1. Доля особей (по горизонтальной оси) *Pinus sylvestris* с высоким, средним и низким индексом жизненности (по объёму ствола) в опыте и контроле.

Условные обозначения: а – высокий индекс жизненности, b – средний индекс жизненности с–низкий индекс жизненности, П1 – площадка 1 (опыт), П2 – площадка 2 (контроль).

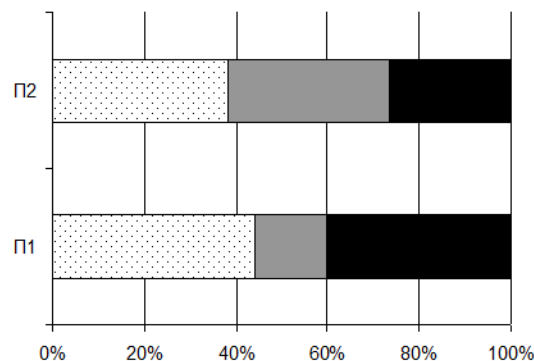


Рис. 2. Доля особей (по горизонтальной оси) *Pinus sylvestris* с высоким, средним и низким индексом жизненности (по длине годичного побега) в опыте и контроле.

Условные обозначения: а – высокий индекс жизненности, b – средний индекс жизненности с–низкий индекс жизненности, П1 – площадка 1 (опыт), П2 – площадка 2 (контроль).

В контрольном лесу отмечено 13 особей с высоким индексом жизненности, прирост побега которых больше 7 см; 12 особей – с промежуточным (прирост побега 5–7 см); особей с низким индексом жизненности было обнаружено 9 штук (прирост меньше 5 см). Контрольный лес являлся процветающим.

Полученный индекс виталитета для контрольного леса характеризовал его как процветающий, а на опытном участке – как депрессивный. На площадке 1 преобладали деревья когорты а, на площадке 2 – когорты b. Доля деревьев с наименьшей величиной прироста годичного побега в опытном лесу (когорта с) составила 43,4 %, а в контроле – 25,7 % (рис. 2. Доля особей (по горизонтальной оси) *P. sylvestris* с высоким (а), средним (b) и низким (с) индексом жизненности (по длине годичного побега) в опыте (П1) и контроле (П2)).

Таким образом, количество цементной пыли в г. Топки убывало по направлению от источника загрязнения к зоне отдыха горожан.

На площадке в районе цементного завода обхват деревьев достоверно меньше, чем у деревьев контрольной площадки. Очевидно, это связано с разницей в возрасте.

Анализ относительного жизненного состояния деревьев *P. sylvestris* показал, что в искусственных посадках города Топки встречаются деревья от здоровых до сухостойных. При этом в лесу, расположенном в рекреационной зоне, не было сильно ослабленных экземпляров, и здоровые деревья там встречались чаще. Наличие сухостоя связано с естественным выпадением посадок.

Дисперсионный и корреляционный анализы показали, что значения обхвата стволов деревьев больше зависят от возраста, чем от жизненного состояния. Состояние древостоев на опытной и контрольной площадках в разной степени ослабленное.

Жизненность древостоев по признаку обхват ствола была высокой, а по значению прироста годичного побега насаждения разделились. Для опытного леса получен низкий индекс виталитета, а для контрольного – высокий.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Кемеровской области // Под ред. З. Н. Пильникова. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. – 141 с.
- Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение, 1989. – № 4. – С. 51–57.
- Злобин Ю. А. Теория и практика виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн., 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769–780.
- Зарубина И. А. Оценка состояния культур сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях аэротехногенного загрязнения (Усть-Илимский район Иркутской области): Автореф. дис. канд. с.-х. наук. – Красноярск: СибГТУ, 2011. – 17 с.
- Ковригина Л. Н., Петункина Л. О. Хвойные породы в городской среде // Вестн. ИрГСХА, 2011. – Вып. 44. – С. 73–80.

Ковылина О. П., Зарубина И. А., Ковылин А. Н. Оценка жизненного состояния сосны обыкновенной в зоне техногенного загрязнения // Хвойные бореальной зоны. XXV, 2008. – Вып. 3–4. – С. 284–289.

Материалы к государственному докладу «О состоянии и охране окружающей среды Кемеровской области в 2011 году» [Электронный ресурс]. URL: <http://gosdoklad.kuzbasseco.ru/2011/chast-iv-ekologicheskaya-obstanovka-v-promyshlennykh-centrahoblasti/goroda/razdel-18-gorod-topki-i-topkinskij-rajon> (дата обращения: 31.03.2015).

Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения приростов древесных растений. – М.: Наука, 1967. – 95 с.

Онучин А. А., Буренин Т. А., Зубарева О. Н., Трефилова О. В., Данилова И. В. Загрязнение снежного покрова в зоне воздействия предприятий Норильского промышленного района // Сибирский экологический журнал, 2014. – Вып. 6. – С. 1025–1037.

Промышленная экология: Учебное пособие // Под ред. В. В. Денисова – М: ИКЦ «МарТ»; Ростов н/Д: Издательский центр «МарТ», 2007. – 720 с.

УДК 502.51(28):504.5:669

**Оценка эколого-геохимического состояния древесных растений в
горнопромышленных ландшафтах (г. Закаменск, Республика Бурятия)**
**Environmental and geochemical assessment of woody plants in the nonferrous
mining landscape (Zakamensk, Buryat Republic)**

И. В. Тимофеев, Н. Е. Кошелева

I. V. Timofeev, N. E. Kosheleva

Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Российская Федерация, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, 119991
E-mail: vano-timofeev@yandex.ru, natalk@mail.ru

Реферат. По результатам биогеохимических исследований 2013 г. установлена степень техногенной нарушенности в микроэлементном составе хвои и коры лиственницы сибирской *Lárix sibirica* и листьев и коры березы плосколистной *Bétula platyphýlla* в зоне воздействия Джидинского W-Мо комбината в г. Закаменске (Республика Бурятия). Средняя величина суммарного коэффициента биогеохимической трансформации Z_v в целом по городу для ассимилирующих органов лиственницы и березы составляет 95 и 46 соответственно, а для многолетних – 30 и 25, что обусловлено бионакоплением по сравнению с местным фоном W, Mo, V, Pb, Bi, Cd и Co. Наиболее сильно трансформирован состав хвои лиственницы ($Z_v=320$) в промышленной зоне – вблизи хвостохранилищ комбината, завода «Литейщик» и ТЭЦ. Эколого-геохимическая оценка состояния древесных растений показала, что органы исследуемых пород отличаются избыточное содержание Pb и Fe и дефицит Mn, что указывает на нарушения в протекании фотосинтеза в условиях антропогенной нагрузки. Для листьев березы характерны очень низкие значения отношения Cu/Zn, что свидетельствует о дисбалансе в обеспечении этими элементами ферментосинтеза.

Summary. The results of the biogeochemical survey of 2013 revealed the anthropogenic transformation assessment of the trace element concentrations in needles and bark of *Lárix sibirica* and in leaves and bark of *Bétula platyphýlla* growing in the impact area of Dzhida W-Mo combine in the Zakamensk city (Buryat Republic). The average of biogeochemical transformation coefficient Z_v across the city for larch and birch assimilative organs is 95 and 46 accordingly, for longstanding organs is 30 and 25. This is because of bioaccumulation of W, Mo, V, Pb, Bi, Cd and Co. The maximum anthropogenic transformation of larch needles was revealed in industrial area ($Z_v=320$) near tail storage of combine, “Liteishchik” plant and thermal power plant. Ecological-geochemical assessment of woody plants showed that the organs were characterized by excessive content of Pb and Fe and Mn deficiency which indicated violations in the photosynthesis processes. Cu/Zn ratio values in birch leaves are very low. This demonstrates the imbalance in the supplies of these biogenic metals for enzyme synthesis.

Введение

Разработка месторождений цветных металлов оказывает значительное влияние на состояние окружающей среды и способствует возникновению городов-рудников и городов-заводов, которые находятся под воздействием высоких концентраций поллютантов. Включаясь в биогеохимический круговорот, они поступают через почву, гидросферу и атмосферу в растения. Получая микроэлементы (МЭ) из почвы и атмосферы, растения характеризуют загрязнение окружающей среды, поэтому биогеохимический мониторинг стал широко применяться в последние годы (Markert, 1993; Weiss et al., 2003; Fujiwara et al., 2011). Древесные растения играют роль специфичных «фильтров», аккумулирующих и инактивирующих многие токсичные компоненты техногенных выбросов (Beckett et al., 2000; Черенькова, 2002). Их ассимилирующие органы (хвоя и листья) наиболее богаты зольными элементами и чрезвычайно чувствительны к изменению окружающих условий (Копчик с соавт., 2008). Поэтому хвою и листья часто используют для выявления дефицита или избытка элементов в растениях и диагностики питательного режим лесных фитоценозов (Копчик с соавт., 1999; Nieminen, Derome, Saarsalmi, 2004). Содержание элементов в многолетних органах (коре, корневой системе) изучено недостаточно, а тяжелых металлов и металлоидов (ТММ) – единично (Копчик с соавт., 1999; Lindeberg, 2004; Saarela et al., 2005).

Целью настоящей работы является оценка эколого-геохимического состояния ассимилирующих (хвоя, листья) и многолетних (кора) органов лиственницы сибирской *Lárix sibirica* и березы плосколистной

Bétula platyphýlla в зоне воздействия Джидинского вольфрам-молибденового комбината (ДВМК) в г. Закаменске (Республика Бурятия), который более 60 лет вел добычу цветных металлов. При закрытии предприятия в 2001 г. не были реализованы мероприятия по охране окружающей среды, предусматривавшие ликвидацию горных выработок, рекультивацию нарушенных земель и сброс загрязненных шахтных вод в естественные водоемы. Это привело к формированию зоны экологического бедствия (Пояснительная..., 2011). Негативные последствия загрязнения изучаемой территории отразились на микроэлементном составе травянистых растений (Смирнова, Плюснин, 2013). В данной работе предполагается 1) установить степень техногенной нарушенности в микроэлементном составе ассимилирующих и многолетних органов древесных пород, 2) оценить экологическое состояние лиственницы сибирской и березы плосколистной в условиях горнопромышленных ландшафтов; 3) оценить индикаторные возможности рассматриваемых органов деревьев.

Объект исследования

Природные условия. Территория г. Закаменска площадью 45 км² находится в 460 км к юго-западу от г. Улан-Удэ и в 230 км к западу от железнодорожной станции Джиды. Она приурочена к границе двух региональных геологических структур, представленных карбонатно-терригенными толщами нижнего палеозоя Джидинского синклинория и интрузивами гранитоидов Модонкульского массива с глубиной расчленения 300–400 м. Климат резко континентальный с холодной и малоснежной зимой и коротким теплым летом; годовое количество осадков 250–300 мм, ветер преимущественно западного и юго-западного направлений (Зиновьева с соавт., 2011). В автономных позициях и на крутых склонах развиты горные дерново-таежные и дерново-карбонатные почвы под лесной растительностью. Основными ценозообразующими породами являются лиственница сибирская *Lárix sibíríca* и береза плосколистная *Bétula platyphýlla* (Папов, 2007). В межкотловинных понижениях под антропогенно-нарушенной луговой, лугово-болотной растительностью в нижних частях пологих склонов и долинах рр. Модонкуль и Джиды распространены дерновые лесные почвы, а под луговой с редкими ивняками – аллювиально-луговые.

Техногенное воздействие. Градообразующее предприятие ДВМК с 1934 по 2001 г. производил 73–80 % добываемого в СССР вольфрамового концентрата. В рудах содержатся ТММ I–III классов опасности – Pb, Zn, F, Mo, W, Be, Bi, As и др. (Зиновьева с соавт., 2011). При их обогащении методом флотации применялись токсичные реагенты – керосин, серная кислота и др. Отходы обогащения складировались в 3 хвостохранилища – Джидинское (насыпное), Барун-Нарынское (гидроотвал) и аварийное. Первые два с 2000-х годов получили статус месторождений, т.к. содержат высокие концентрации W и Mo; в последнем в 2011 г. был проведен I этап рекультивации с перемещением материала в верхнюю часть Барун-Нарынского хвостохранилища. С 2010 г. компания ЗАО «Закаменск» начала добычу W-концентрата из Барун-Нарынского месторождения и складирование отходов в новое Зун-Нарынское хвостохранилище.

Функциональная структура города. В пределах г. Закаменска выделено три функциональные зоны: селитебная, промышленная, природно-рекреационная. Промышленная зона включает: ДВМК, завод «Литейщик» и ТЭЦ, расположенные южнее городской застройки, и Барун-Нарынское, Зун-Нарынское, Джидинское хвостохранилища, находящиеся западнее селитебной зоны на правом берегу р. Модонкуль. Модонкульское месторождение техногенных песков сформировалось на левом берегу, где течение реки меняет направление с меридионального на субширотное. К фоновым территориям отнесены вершины и пологие склоны холмов в долине рр. Модонкуль и Зимка.

Методы и материалы исследований

Береза плосколистная *Bétula platyphýlla* и лиственница сибирская *Lárix sibíríca* изучались в середине лета 2013 г. в разных функциональных зонах города. Ассимилирующие (хвоя, листья) и многолетние (кора) органы отбирались с деревьев примерно одинакового возраста в фазу вегетации после цветения. Каждый образец представляет собой смешанную пробу с трех и более деревьев, образцы высушивались в течение суток при температуре 70–80°C. Листья, в отличие от хвои, промывались под проточной водой, а затем споласкивались дистиллятом для удаления элементов, осаждающихся на поверхности листа и не участвующих в метаболизме растений (Кошелева с соавт., 2005). Всего собрано по 32 образца листьев и коры березы и по 21 – хвои и коры лиственницы (рис. 1).

Валовое содержание 54 ТММ в пробах сухого растительного материала анализировалось масс-спектральным и атомно-эмиссионным методами с индуктивно-связанной плазмой во ВНИИ минерального сы-

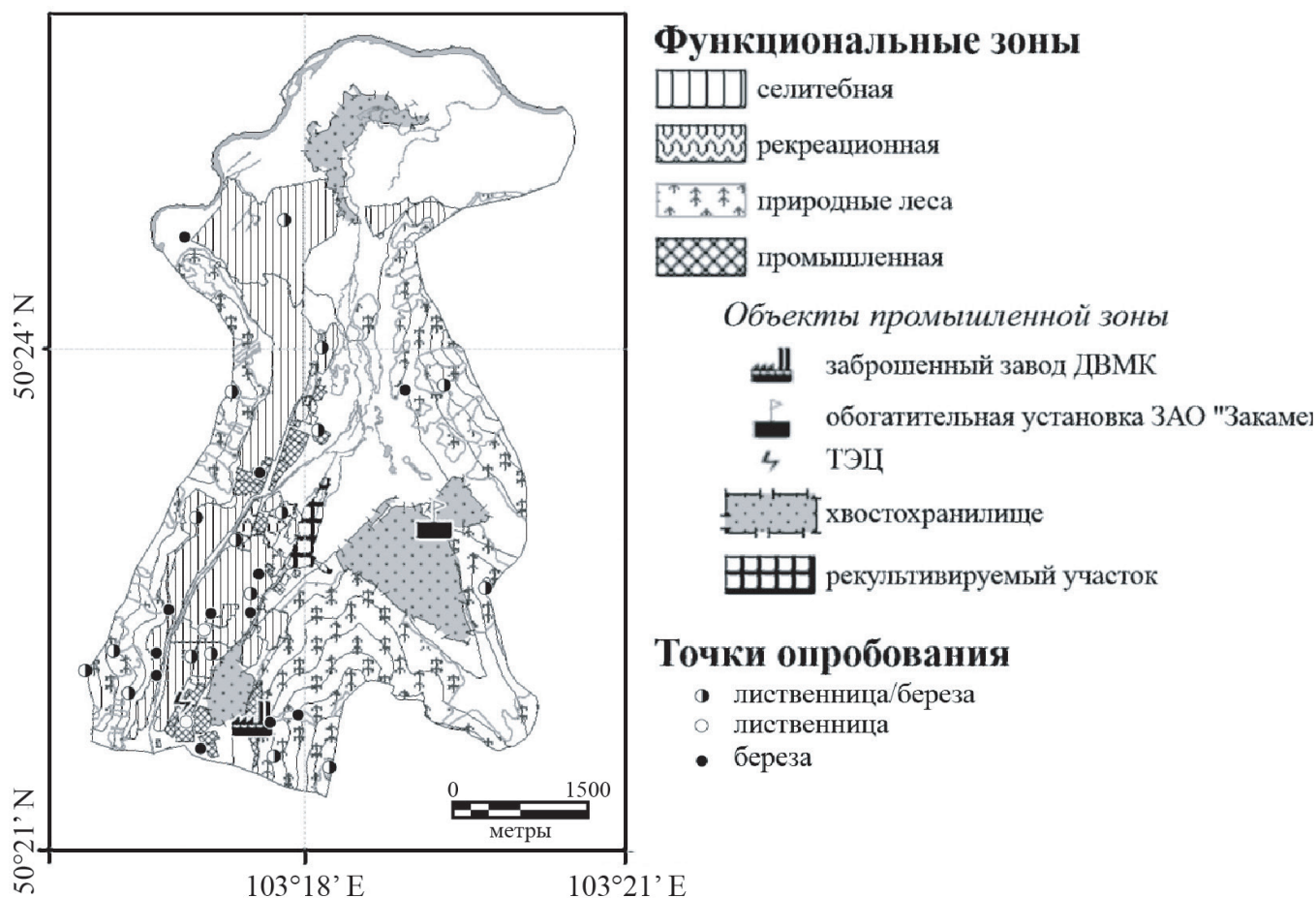


Рис. 1. Карта точек опробования с функциональным зонированием г. Закаменска.

рья на приборах Elan-6100 и Optima-4300 (“Perkin Elmer”, США). Для подробного анализа выбрано 16 приоритетных загрязнителей, типичных для Mo-W месторождений (Геохимия..., 1990) и обладающих высокой токсичностью для живых организмов. Они относятся к I (Zn, As, Pb, Cd), II (Cr, Co, Ni, Cu, Mo, Sb), III (V, Sr, Ba, W) классам опасности, кроме того, рассмотрены Sn и Bi.

Изменения в микроэлементном составе растительности характеризует комплексный показатель – коэффициент биогеохимической трансформации:

$$Z_v = \sum_{l=1}^{n_1} E_l + \sum_{l=1}^{n_2} D_l - (n_1 + n_2 - 1),$$

где $EF_l = C_l/C_b$ и $DF_l = C_b/C_l$ – локальные коэффициенты концентрации и рассеяния соответственно, C_i и C_b – содержание МЭ в городских и фоновых пробах, n_1 , n_2 – количество МЭ с $EF_l > 1$ и $DF_l > 1$ (Касимов с соавт., 2012). Коэффициент Z_v отражает нарушение нормальных соотношений МЭ в органах растений, характерных для их фило- и онтогенетической специализации. Он является количественным выражением дисбаланса химических элементов в растениях, возникающего в результате антропогенной нагрузки. Коэффициент Z_v имеет пять градаций: минимальную (10–20), среднюю (20–30), высокую (30–40), очень высокую (40–60), чрезвычайно высокую (60–80 и более).

Экологическое состояние растений диагностировалось по величине отношений Fe/Mn, Pb/Mn и Zn/Cu (Елпатьевский, Аржанова, 1990; Новикова, Кошелева, 2007; Kosheleva et al., 2016).

Результаты и их обсуждение

Оценка техногенной биогеохимической трансформации растений. Последствия техногенного воздействия на древесные растения оценивались на основе интегрального показателя Z_v . Так как в пределах

города древесная растительность и, как следствие, точки пробоотбора расположены неравномерно, представленные карты (рис. 2) показывают лишь основные пространственные тренды полиэлементного загрязнения растений.

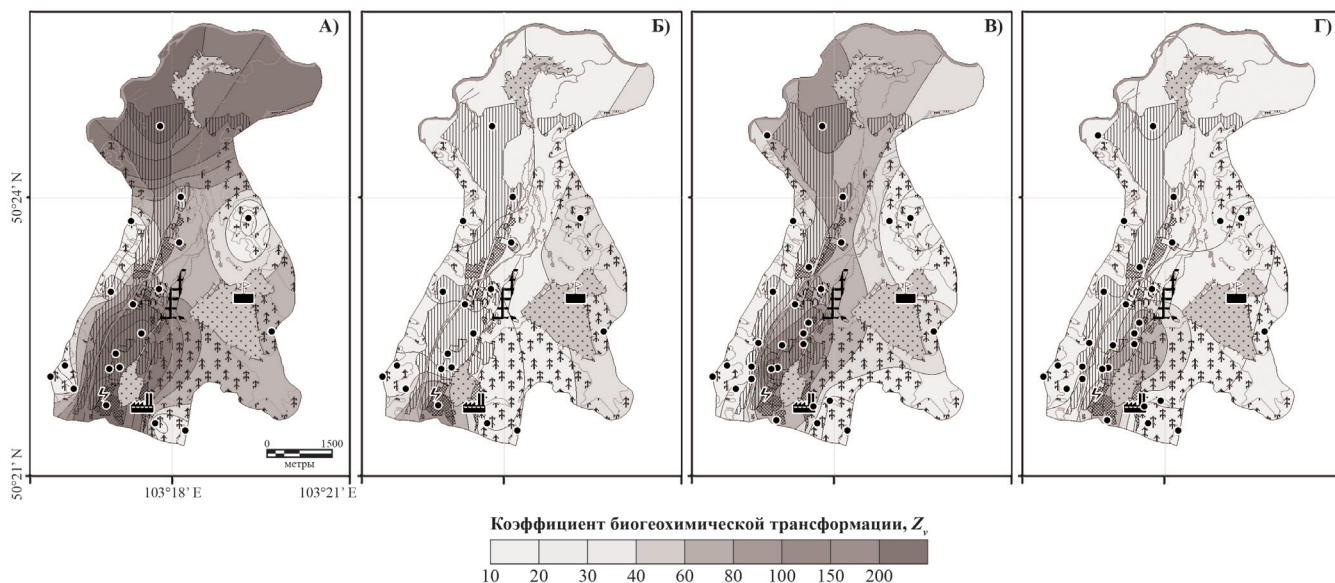


Рис. 2. Распределение коэффициента биогеохимической трансформации Z_v в хвое (А) и коре (Б) лиственницы сибирской, листья (В) и коре (Г) березы в г. Закаменска.

Хвойная и лиственная породы отличаются совершенно различным распределением коэффициента биогеохимической трансформации Z_v . Хвоя лиственницы характеризуется наиболее высокими значениями – среднее значение показателя Z_v по городу составляет 95, что определяет уровень техногенной трансформации ее микроэлементного состава как чрезвычайно высокий. Для листьев березы этот показатель равен 46, что соответствует очень высокому уровню. Основной вклад в величину Z_v для хвои вносят $Cr_{19}, W_{16}, V_{14}, Pb_{12}, Bi_9, Mo_8, Sb_7, Ni_{6.5}, Cd_{4.3}, Co_{3.3}, Sn_{2.5}$, для листьев березы – $W_8, V_7, Mo_7, Bi_{5.9}, Pb_{5.4}, Sb_{4.5}, Cd_{2.1}, Co_{2.0}$ (в нижних индексах – средние по городу значения EF_i).

В пределах города выделяются две устойчивые биогеохимические аномалии в центре и на севере города (рис. 2 А, В). Первая сформировалась в промышленной и селитебной зонах, где значения Z_v для хвои достигают 320 и 205, а для березы – 100 и 71 соответственно. Она аккумулирует поллютанты, поступающие из нескольких источников: Джидинского хвостохранилища, материал которого подвержен активной эрозии и дефляции, ТЭЦ, работающей на мазуте, и завода «Литейщик», где ведется литье чугуна, стали, бронзы и вторичная переработка металлолома; автотранспорта. Содержащиеся в выбросах и стоках предприятий ТММ поглощаются деревьями из почв и сорбируются из воздуха.

Вторая аномалия, где значения Z_v для хвои лиственницы достигают 260, а для листьев березы – 72, приурочена к селитебной зоне на севере города, к юго-западу от техногенного Модонкульского месторождения лежалых песков. Формирование этой аномалии связано преимущественно с аэрогенным поступлением МЭ. Местные метеоусловия отличаются частыми и довольно сильными ветрами (до 20 м/с), а узкая долина р. Модонкуль с высокими бортами, где находится город, способствует развитию эффекта «каньона» и переносу тонких частиц от мест складирования отходов ДВМК. Таким образом, основным фактором бионакопления поллютантов является осаждение обогащенных W, Mo, Pb, Bi, Cd, Sb, V тонкодисперсных частиц на поверхности ассимилирующих органов растений, причем наибольшее накопление свойственно лиственнице сибирской, у которой на поверхности иголок имеется восковой слой, способствующий прочной фиксации поллютантов.

Многолетние органы древесной растительности накапливают поллютанты значительно слабее – значения показателя Z_v у них заметно ниже, чем у ассимилирующих органов. Для лиственницы Z_v в среднем равен 30, для березы – 25, что определяет уровень биогеохимической трансформации как высокий и средний соответственно. Основной вклад вносят W–Pb–Bi ($EF_i=3-7.5$), Cd–Mo–Zn (1.7–3). Максимальных значений

показатель Z_v – 85 для лиственницы и 55 для березы – достигает в аномальной зоне на юге города, в непосредственной близости от завода «Литейщик» и ТЭЦ.

Экологическое состояние растений. Отношение Fe/Mn является индикатором фотосинтеза с оптимальным диапазоном 1,5–2,5, необходимым для нормального развития растений (Kabata-Pendias, 2011). Ассимилирующие органы древесных растений в г. Закаменске характеризуются различными значениями Fe/Mn в зависимости от уровня антропогенной нагрузки (табл.). В хвое оно составляет от 0,11 на фоновых территориях до 4,7 в селитебной зоне. Максимальные значения (12,3) приурочены к последней, что говорит о резком дефиците Mn и бионакоплении избытка активного закисного Fe, вызывающего хлороз вследствие отравления железом (Копылова, 2010) и стрессовое состояние растения (Лянгузова, 2010). Близкое к оптимуму соотношение $Fe/Mn = 1,75$ выявлено только в промышленной зоне. Обратная ситуация – высокая концентрация Mn – приводит к понижению концентрации активного закисного Fe, которое мобилизуется в клетках в виде окисного органофосфорного соединения, в результате чего наступает хлороз, вызванный недостатком Fe (Копылова, 2010). Такая ситуация характерна для фоновых и природно-рекреационных условий, где отношение Fe/Mn в хвое составляет 0,11–0,22. Листья березы во всех функциональных зонах испытывают резкий недостаток Fe и избыток Mn ($Fe/Mn=0,11–0,63$). Максимальные значения Fe/Mn находятся в пределах оптимального диапазона – 2,4.

Таблица

Показатели экологического состояния ассимилирующих и многолетних органов древесных растений в различных функциональных зонах г. Закаменска

Ф-ная зона	Показатель					
	Fe/Mn		Pb/Mn		Cu/Zn	
	среднее	min-max	среднее	min-max	среднее	min-max
Хвоя лиственницы сибирской						
B	0,11	0,06–0,17/	0,0005	0,0002–0,0008	0,29	0,28–0,31
R	0,22	0,06–0,56/	0,002	0,0004–0,005	0,31	0,28–0,34
S	4,68	0,41–12,37/	0,042	0,003–0,125	0,29	0,2–0,36
I	1,75	0,68–2,82/	0,011	0,006–0,34	0,28	0,23–0,34
Листья березы плосколистной						
B	0,11	0,08–0,16	0,0004	0,0003–0,0004	0,07	0,05–0,1
R	0,14	0,07–0,4	0,001	0,0002–0,002	0,07	0,03–0,11
S	0,56	0,09–1,62	0,006	0,0006–0,032	0,05	0,03–0,1
I	0,63	0,08–2,39	0,002	0,0004–0,003	0,03	0,03–0,05
Кора лиственницы сибирской						
B	1,99	0,25–3,4	0,02	0,002–0,031	0,37	0,3–0,44
R	0,97	0,25–1,7	0,02	0,002–0,05	0,37	0,26–0,56
S	4,49	1,5–10,8	0,05	0,005–0,12	0,42	0,21–0,99
I	5,68	0,8–10,6	0,06	0,008–0,11	0,62	0,58–0,67
Кора березы плосколистной						
B	0,04	0,02–0,06	0,0004	0,0003–0,0004	0,06	0,04–0,07
R	0,02	0,01–0,06	0,0004	0,00004–0,0008	0,07	0,04–0,1
S	0,21	0,01–1,6	0,002	0,0001–0,006	0,05	0,03–0,1
I	0,13	0,01–0,5	0,001	0,0003–0,004	0,05	0,04–0,06

Примечание: B – фоновые территории; функциональные зоны города: R – природно-рекреационная, S – селитебная, I – промышленная.

Соотношение Fe/Mn в многолетних органах древесных растений имеет общие черты с ассимилирующими. Кора лиственницы характеризуется минимальными значениями Fe/Mn в природно-рекреационных (0,97) и фоновых (1,99) условиях. При увеличении уровня антропогенной нагрузки отношение Fe/Mn довольно резко изменяется: в селитебной оно составляет 4,5, в промышленной – 5,7, что в 1,8 и 2,3 раза соответственно превышает верхнюю границу оптимума. Подобные же значения были получены и при изучении лесных экосистем в зоне влияния комбината «Североникель» в Кольской субарктике (Копчик с соавт., 2016). Кора березы отличается еще более резким, чем листья недостатком Fe и избытком Mn. Отношение Fe/Mn в

природно-рекреационной зоне составляет в среднем 0,02, что в 75 раз ниже нижней границы оптимума. Во всех остальных функциональных зонах оно колеблется от 0,04 до 0,21.

Максимально допустимая концентрация Fe – 240 мг/кг сухой массы (Копылова 2011) – превышена в ассимилирующих органах деревьев в промышленной и окружающей ее селитебной зонах, в коре лиственницы практически во всех пробах, а в коре березы – только в промзоне. Критическая концентрация – 750 мг/кг сухой массы (Копылова 2011) – превышена в локальных аномалиях: в коре лиственницы – в промышленной, достигая значений 1800 мг/кг, и селитебной зонах, в хвое – в селитебной. Фитотоксичная концентрация Mn для древесных растений составляет 500 мг/кг сухой массы (Казанцев, 2008). Ее превышение выявлено у березы во всех органах и во всех функциональных зонах, а у лиственницы – только в ассимилирующих органах на фоновых и природно-рекреационных территориях. Бионакопление Mn при отсутствии или минимальном уровне антропогенного воздействия, скорее всего, связано с тем, что в условиях кислой среды, при $pH < 5,7$, этот элемент переходит в наиболее подвижную и доступную для растений форму Mn^{2+} (Кулагин, 2005). Известно, что лиственница сибирская имеет «ферралитный» состав золы и является концентратором этого элемента (Башкин, Касимов, 2004), а в листьях березы, произрастающей в условиях города, снижается уровень железа и одновременно возрастает уровень Mn. Подобное нарушение в соотношении элементов-антагонистов в ассимиляционных органах при техногенном загрязнении отмечалось и другими авторами (Kabata-Pendias, 2011; Копылова, Якимова, 2011).

Отношение Pb/Mn характеризует соотношение техногенного и биофильного элементов, т.е. уровень техногенной нагрузки. Оптимум для незагрязненной растительности суши получен путем деления кларков этих элементов (Добровольский, 2003), он составляет 0,006, что свидетельствует об очень малой доле техногенных элементов, не участвующих в физиологических процессах, в микроэлементном составе растений. Избыток Pb в растениях ингибирует дыхание и подавляет процесс фотосинтеза, вызванное нарушением реакций переноса электронов (Kabata-Pendias, 2011).

Ассимилирующие органы березы во всех функциональных зонах Закаменска практически не испытывают техногенного пресса, т.к. средние значения отношения Pb/Mn составляют 0,0004–0,006. Выявлена локальная аномалия с максимумом 0,032 в селитебной зоне вблизи основной транспортной артерии города – ул. Ленина, которая является источником Pb. У хвои лиственницы минимальные значения Pb/Mn выявлены в фоновых (0,0005) и природно-рекреационных (0,002) условиях, а максимальные приурочены к селитебной зоне, где среднее Pb/Mn составляет 0,04, а точечное – 0,339, что более чем в 6 и 55 раз соответственно превышает уровень для незагрязненной растительности.

Многолетние органы, как правило, аккумулируют более значительные количества поллютантов (Щербенко с соавт., 2008). Отношение Pb/Mn показывает, что с ростом техногенной нагрузки происходит повышение содержания Pb. Однако в коре березы во всех функциональных зонах города рассматриваемый показатель не превышает уровень для незагрязненной растительности (0,0004–0,002). В отличие от нее, кора лиственницы сибирской характеризуется минимальными средними значениями в фоновых условиях 0,02 и максимальным – в промышленной зоне 0,06, достигая в локальных аномалиях величины 0,119, что в 20 раз выше нормального уровня.

Максимально допустимая концентрация Pb составляет 0,5–1,2 мг/кг сухого вещества (Сибиркина, 2014), однако, критическое содержание для древесных растений точно не установлено. Для большинства культурных растений превышение уровня 10 мг/кг сухого вещества считается критическим (Рэуце, Кырстя, 1986). При этом Pb по сравнению с другими МЭ представляет меньшую опасность, т.к. прочно удерживается органическими и минеральными коллоидами (Vega et al., 2007; Kabata-Pendias, 2011). Невысокая фитотоксичность этого элемента объясняется также наличием в растениях хорошо действующей системы инактивации.

Сравнение содержания Pb в древесной растительности различных функциональных зон Закаменска с максимально допустимой концентрацией (рис. 3А) показало, что наибольший техногенный пресс испытывает кора лиственницы сибирской, в которой средние концентрации Pb составляют 5,8–9,9 мг/кг, а в локальных аномалиях селитебной и промышленной зон достигают 25 и 19 мг/кг соответственно. Первая располагается в центре города, рядом с р. Модонкуль, где в летний период действует брод через реку. Источником Pb является, скорее всего, масла, бензин и выхлопы автотранспорта. Во второй аномалии источником являются выбросы завода «Литейщик» и ТЭЦ. Активное бионакопление Pb обусловлено механическим осаждением загрязненной пыли на поверхности коры благодаря ее шероховатой структуре. В хвое лиственницы наибольшие средние значения свойственны для селитебной зоны (3,3 мг/кг), достигая в локальных анома-

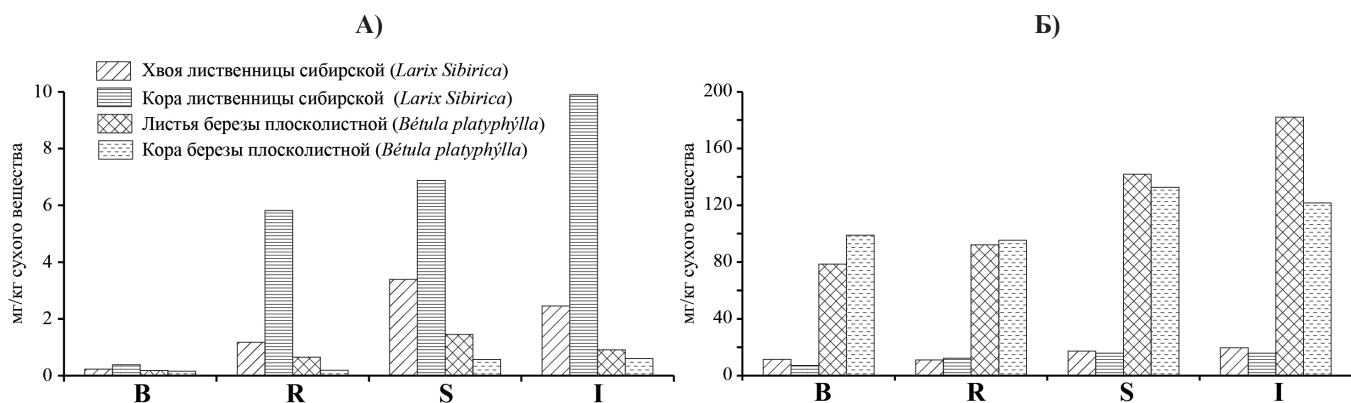


Рис. 3. Средние содержания Pb (А) и Zn (Б) в ассимилирующих и многолетних органах древесных растений в различных функциональных зонах г. Закаменск.

лий значений в 9,1 мг/кг. Листья и кора березы характеризуются в целом низкими концентрациями Pb во всех зонах, за исключением селитебной, где содержание в листьях достигает 1,5 мг/кг.

Таким образом, хвойные растения более активно накапливают Pb, чем лиственные. Это можно объяснить как физиологическими особенностями ассимилирующих органов – на хвое имеется восковой слой кутикулы, который прочно связывает МЭ (Muller, Riederer, 2005; Gandois, Probst, 2012), так и методикой пробоподготовки – осаждающиеся на поверхности листьев березы элементы удалялись путем их промывания дистиллированной водой.

Отношение Zn/Cu определяет степень пропорциональности в обеспечении этими биометаллами процессов ферментосинтеза. Оптимальной Cu/Zn для незагрязненной растительности суши является величина 0,27 (Елпатьевский, Аржанова, 1990). В ассимилирующих и многолетних органах березы плосколистной во всех функциональных зонах г. Закаменска средние отношения Cu/Zn составили 0,03–0,07, что вызвано высокими концентрациями Zn в растениях (табл.). Хвоя лиственницы характеризуется близкими к оптимуму значениями – 0,28–0,31 при различных уровнях антропогенной нагрузки. Наибольший дисбаланс в обеспечении процессов синтеза ферментов испытывают древесные растения селитебной зоны (0,36). Величины Cu/Zn в коре лиственницы распределены аналогично: минимальные значения (0,37), в 1,4 раза превышающие оптимальные, приурочены к фоновым и природно-рекреационным ландшафтам, максимальные (0,62) – к селитебной зоне. В промзоне в точечных аномалиях соотношение Cu/Zn достигает 0,99, что говорит об отсутствии баланса в обеспечении синтеза ферментов.

Корреляционный анализ обнаружил положительную связь между концентрациями Cu и Zn в ассимилирующих органах березы и лиственницы ($r=0,65$ и $0,88$ соответственно). Это не согласуется с ранее опубликованными данными о том, что Cu и Zn являются антагонистами, каждый из них может вследствие взаимной конкуренции ингибировать поглощение другого корневой системой, поскольку механизм поглощения этих металлов один и тот же (Kabata-Pendias, 2011). Подобное противоречие можно объяснить тем, что полученные отношения Cu/Zn незначительно или вовсе не превышают оптимальные для незагрязненной растительности суши, а также тем, что основное поступление МЭ происходит в результате выпадений из атмосферы, роль корневого поглощения незначительна. Для многолетних органов березы и лиственницы корреляционная зависимость отсутствует, значения r 0,56 и 0,57 незначимы при соответствующих длинах выборок $n = 21$ и 32 , т.е. рассматриваемые МЭ в коре, в отличие от их распределения в ассимилирующих органах, накапливаются независимо друг от друга.

Cu относят к истинным биоэлементам, так как она всегда присутствует в почвах, растениях, тканях животных и участвует в разнообразных метаболических реакциях. Она входит в состав пластоцианина, осуществляющего перенос электронов между фотосистемой II и фотосистемой I, входит в состав медьсодержащих белков и ферментов, которые катализируют окисление аскорбиновой кислоты, дифенолов и гидроксиглирование монофенолов (Кулагин, 2005). Критическое значение Cu – 20 мг/кг сухого вещества (Казанцев, 2008). Средние значения в ассимилирующих и многолетних органах древесных растений в различных функциональных зонах Закаменска ниже фитотоксичного значения – 3,2–9,4 мг/кг. Максимальная концентрация в хвое лиственницы 15 мг/кг зафиксирована в локальной аномалии в промышленной зоне.

В растениях Zn участвует в окислительно-восстановительных процессах, стабилизирует воздушный обмен, влияет на фотосинтез, образует аминокислоты триптофана (Кулагин, 2005). Фитотоксичная концентрация составляет 300 мг/кг сухого вещества, которая в пределах исследуемого участка не превышена. С ростом антропогенной нагрузки во всех органах древесных растений содержание Zn увеличивается (рис. 3Б): минимальные значения (7,2–99 мг/кг) выявлены в фоновых и природно-рекреационных условиях, а максимальные – в промышленной зоне (19,5–182). Береза, в отличие от лиственницы, является более активным концентратором Zn: средние концентрации в листьях и коре березы варьируют в диапазоне 78,5–182 и 99–132 мг/кг сухого вещества соответственно, для хвои и коры лиственницы он составляет 11,5–19,5 и 7,2–15,8. Наибольшие концентрации Zn характерны для ассимилирующих органов березы. Так как при пробоподготовке листья березы промывались водой, то основным источником, скорее всего, являются загрязненные почвы. Подобные результаты были получены и другими исследователями при изучении МЭ в древесных породах Европы (Korpponen et al., 2001; Brekken, Steinnes, 2004; Margui et al., 2007).

Выводы

Выполненные биогеохимические исследования показали, что древесные растения в г. Закаменске испытывают чрезвычайно сильное техногенное воздействие. Техногенная трансформация микроэлементного состава ассимилирующих и многолетних органов характеризовалась суммарным коэффициентом Z_v , который является количественным выражением дисбаланса химических элементов в растениях, возникающего в результате антропогенной нагрузки. Ассимилирующие органы лиственницы и березы более активно накапливают МЭ в расчете на сухое вещество, чем многолетние, что указывает на базипетальный тип их распределения. Основной вклад в величину Z_v для хвои лиственницы вносят Cr, W, V, Pb, Bi, Mo, Sb, Ni, Cd, Co, Sn, для листьев березы – W, V, Mo, Bi, Pb, Sb, Cd, Co. Наибольшие значения коэффициентов Z_v выявлены у хвои лиственницы сибирской, что объясняется более прочной фиксацией пылевых выпадений МЭ из атмосферы восковым слоем.

В пределах города выделены две устойчивые биогеохимические аномалии в центре и на севере города. В первой значения Z_v для хвои достигают 205–320, а для березы – 71–100. Источником ТММ служат хвостохранилища, ТЭЦ и завод «Литейщик». Вторая аномалия со значениями Z_v для хвои лиственницы до 260, а для листьев березы – 72, приурочена к селитебной зоне, куда ТММ поступают аэрогенным путем от техногенного Модонкульского месторождения лежалых песков.

Диагностика экологического состояния городских древесных растений по отношениям Fe/Mn и Pb/Mn выявила нарушения в протекании процессов фотосинтеза, наиболее выраженные в селитебной зоне. Наибольшие значения Fe/Mn (4,7) и Pb/Mn (0,042) зафиксированы в хвое лиственницы. Первое свидетельствует о резком дефиците Mn и бионакоплении избытка активного закисного Fe, который может вызывать хлороз и стрессовое состояние растений, а второе – об избытке Pb, который ингибирует дыхание и подавляет процесс фотосинтеза. Значения отношения Cu/Zn 0,28–0,31 у хвои и коры лиственницы сибирской незначительно отклоняются от оптимальных для незагрязненной растительности суши. У березы наблюдался дисбаланс в содержании Cu и Zn с отношением Cu/Zn 0,03–0,07.

В качестве индикатора загрязнения окружающей среды за вегетационный и многолетний период целесообразно использовать хвою и кору лиственницы сибирской *Larix sibirica*.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 142 с.
- Башкин В. Н., Касимов Н. С. Биогеохимия. – М.: Научный мир, 2004. – 648 с.
- Геохимия окружающей среды / Ю. Е. Саэт, Б. А. Ревич, Е. П. Янин и др. – М.: Недра, 1990. – 335 с.
- Елпатьевский П. В., Аржанова В. С. Геохимия ландшафтов и техногенез. – М.: Наука, 1990. – 196 с.
- Зиновьева И. Г., Соколов А. В., Федоров И. Б., Шульгина Л. И., и др. Вторая очередь мероприятий по ликвидации экологических последствий деятельности Джидинского вольфрамо-молибденового комбината в Закаменском районе Республики Бурятия: Предпроектные исследования. Научно-технический отчет. – Чита: ООО «Гидроспецстрой», 2011. – 213 с.
- Казанцев И. В. Экологическая оценка влияния железнодорожного транспорта на содержание тяжелых металлов в почвах и растениях полосы отвода: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Самара, 2008. – 18 с.
- Касимов Н. С., Битюкова В. Р., Кислов А. В., Кошелева Н. Е., Никифорова Е. М., Малхазова С. М., Шартова Н. В. Проблемы экогеохимии крупных городов // Охрана и разведка недр, 2012. – № 7. – С. 8–13.
- Копчик Г. Е., Копчик С. В., Омлюд Д. Трансформация элементного состава растений лесных биогеоценозов северной тайги под воздействием атмосферного загрязнения // Вестник МГУ. Сер. Почвоведение, 1999. – № 3. – С. 37–49.

Копцик Г. Н., Копцик С. В., Смирнова И. Е., Кудрявцева А. Д., Турбабина К. А. Реакция лесных экосистем на сокращение атмосферных промышленных выбросов в Кольской Субарктике // Журнал общей биологии, 2016. – Т. 77, № 2. – С. 147–164.

Копцик Г. Н., Лукина Н. В., Копцик С. В., Щербенко Т. А., Ливанцова С. Ю. Поглощение макроэлементов и тяжелых металлов елью при атмосферном загрязнении на Кольском полуострове // Лесоведение, 2008. – № 2. – С. 3–12.

Копылова Л. В. Аккумуляция железа и марганца в листьях древесных растений в техногенных районах Забайкальского края // Известия Самарского научного центра РАН, 2010. – Т. 12. № 1(3). – С. 709–712.

Копылова Л. В., Якимова Е. П. Особенности накопления металлов древесными растениями в условиях городской среды // Ученые записки Забайкальского гос. ун-та. Серия: Естественные науки, 2013. – №1 (48). – С. 102–107

Кошелева Н. Е., Макарова М. Г., Новикова О. В. Тяжелые металлы в листьях древесных пород городских ландшафтов // Вестник МГУ. Сер. 5. География, 2005. – № 3. – С. 74–81

Кулагин А. А. Древесные растения и биологическая консервация промышленных загрязнителей / А. А. Кулагин, Ю. А. Шагиева, Г. С. Розенберг. – М.: Наука, 2005. – 190 с.

Лянгузова И. В. Толерантность компонентов лесных экосистем Севера России к аэротехногенному загрязнению. Автореф. дисс. ... д.б.н. – СПб: Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова РАН. 2010. – 39 с.

Новикова О. В., Кошелева Н. Е. Эколого-геохимическая оценка состояния древесной растительности г. Кито (Эквадор) // Вестник Моск. ун-та. Сер. 5. География, 2007. – № 6. – С. 43–48.

Панов А. П. Реализация природоохранных мероприятий, связанных с закрытием Джидинского вольфрамово-молибденового комбината г. Закаменска; оценка экологической ситуации в прилегающей зоне бывшего ДВМК: Пояснительная записка. – Улан-Удэ: ФГОУ ВПО «Бурятская государственная сельскохозяйственная академия им. В. Р. Филиппова», 2007 – 259 с.

Пояснительная записка о ходе реализации республиканской целевой программы «Экологическая безопасность в республике Бурятия на 2009–2011 годы и на период до 2017 г.» – Улан-Удэ: Министерство природных ресурсов Республики Бурятия, 2011 г.

Рэуце К., Кырстя С. Борьба с загрязнением почвы. – М.: Агропромиздат, 1986. – 222 с.

Смирнова О. К., Плюснин А. М. Джидинский рудный район (проблемы состояния окружающей среды). – Улан-Удэ: Издательство Бурятского научного центра СО РАН, 2013. – 181 с.

Черненко Т. В. Реакция растительности на промышленное загрязнение. – М.: Наука, 2002. – 191 с.

Школьник М. Я. Микроэлементы в жизни растений. – Л.: Наука, 1974. – 324 с.

Щербенко Т. А., Копцик Г. Н., Гроненберг Б.-Я., Лукина Н. В., Ливанцова С. Ю. Поглощение элементов питания и тяжелых металлов сосной в условиях атмосферного загрязнения // Вестник Моск. ун-та. Серия 17. Почвоведение, 2008. – №2. – С. 9–15.

Beckett K. P., Freer-Smith P. H., Taylor G. Effective tree species for local air quality management // Journal of Arboriculture, 2000. – Vol. 26, №1 – P. 12–19.

Brekken A., Steinnes E. Seasonal concentrations of cadmium and zinc in native pasture plants: Consequences for grazing animals // Science of the Total Environment, 2004. – Vol. 326 – P. 181–195.

Fujiwara F. G., Gómez D. R., Dawidowski L., Perelman P., Faggie Ana. Metals associated with airborne particulate matter in road dust and tree bark collected in a megacity (Buenos Aires, Argentina) // Ecological Indicators, 2011. – Vol. 11, Is. 2 – P. 240–247.

Gandois L., Probst A. Localisation and mobility of trace metal in silver fir needles // Chemosphere, 2012. – Vol. 87. – P. 204–210.

Kabata-Pendias A. Trace Elements in Soils and Plants, Fourth Edition. – CRC Press, 2011. – 548 p.

Kopponen P., Utriainen M., Lukkari K., Suntioinen S., Ka`renlampi L., Ka`renlampi S. Clonal differences in copper and zinc tolerance of birch in metal-supplemented soils // Environmental Pollution, 2001. – Vol. 112, Is. 1. – P. 89–97.

Kosheleva N. E., Timofeev I. V., Kasimov N. S., Kisselyova T. M., Alekseenko A. V., Sorokina O.I. Trace Element Composition of Poplar in Mongolian Cities // Biogenic–Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems. Eds. O. V. Frank-Kamenetskaya, E. G. Panova, D. Yu. Vlasov. – Springer International Publishing AG, Switzerland, 2016. – P. 165–178.

Lindeberg J. X-ray Based Tree Ring Analyses. Doctoral Thesis. – Umea: Swedish University of Agricultural Sciences, 2004. – 25 p.

Margu E., Queralt I., Carvalho M.L., Hidalgo M. Assessment of metal availability to vegetation (*Betula pendula*) in Pb-Zn ore concentrate residues with different features // Environmental Pollution, 2007. – Vol. 145, Iss. 1. – P. 179–184.

Markert B. Instrumental analysis of plants. Plants as Biomonitors. Indicators for Heavy Metals in Terrestrial Environment. – VCH, Weinheim, 1993. – P. 65–103.

Müller C., Riederer M. Plant surface properties in chemical ecology // Journal of Chemical Ecology, 2005. – Vol. 31 (11). – P. 2621–2651.

Nieminen T. M., Derome J., Saarsalmi A. The applicability of needle chemistry for diagnosing heavy metal toxicity to trees // Water, Air, Soil Pollut., 2004. – Vol. 157. – P. 269–279.

Saarela K.-E., Harju L., Rajander J., Lill J.-O., Heselius S.-J., Lindroos A., Mattsson K. Elemental analyses of pine bark and wood in an environmental study // *Science of The Total Environment*, 2005. – Vol. 343. Is. 1–3. – P. 231–241.

Weiss P., Offenthaler I., Ohlinger R., Wimmer J. Higher plants as accumulative bioindicators // *Bioindicators & Biomonitoring, Principles, Concepts and Applications* / Markert B., Breure A. M., Zechmeister H. G. (Eds.). – Elsevier, Amsterdam, 2003. – Vol. 6. – P. 465–500.

УДК 582.475.2(571.63)

Биологические и лесоводственные свойства лиственницы на Дальнем Востоке (Приморский край)

Biological and silvicultural properties of larch in the Far East (Primorskiy Region)

Г. В. Гуков^{1,2}, Н. Г. Розломий^{1,2}

G. V. Gukov, N. G. Rozlomiy

¹Приморская государственная сельскохозяйственная академия, г. Уссурийск. E-mail: boss.shino@mail.ru

²Горнотаежная станция ДВО РАН, пр-т Блюхера, 44, г. Уссурийск, 692512, Приморский край. E-mail: boss.shino@mail.ru

Реферат. В статье изложены особенности роста лиственницы в условиях Дальнего Востока. Различия в происхождении наложили свой отпечаток и на другие признаки и свойства лиственниц. Нами отмечено, что наиболее древние виды характеризуются большей степенью развития гиподермальной ткани в хвое лиственниц, обладают меньшей степенью светолюбия. Хвоя лиственницы и молодые побеги содержат значительное количество аскорбиновой кислоты, поэтому их используют в свежем виде и в виде водных настоев для лечения и профилактики цинги и насыщения организма витамином С. На российском Дальнем Востоке произрастает девять видов лиственницы, которые сформировались в разные геологические эпохи и сохранили различия в декоративных и других свойствах.

Summary. The article describes the peculiarities of larch growth in the Far East. Differences in the origin have left its mark on other attributes and properties of larch. We noted that the most ancient species were characterized by a greater degree of development of hypodermal tissue in the needles of larches that have less photophilous. Larch needles and young shoots contain significant amounts of ascorbic acid, so they are used in fresh form and in the form of aqueous infusions for the treatment and prevention of scurvy and the saturation of the organism with vitamin C. In the Russian Far East nine species of larch grow; they were formed in different geological ages and preserved the differences in decorative and other properties.

Введение

Лиственница является самой распространенной породой на российском Дальнем Востоке, и леса с ее преобладанием занимают 59,2 % от общей площади лесов Дальнего Востока (Гуков, 2009). Наряду со значительной промышленной ценностью, лиственничные леса имеют большое защитное значение. Произрастая от крутых каменистых склонов близ верхней границы леса, до переувлажненных долин и свежих аллювиальных наносов рек, лиственничные леса выполняют различные почвозащитные, водорегулирующие и водоохраные функции. Лиственницу широко используют в различных посадках с целью озеленения городов и других населенных пунктов, как искусственные противопожарные и полезащитные полосы, лесосеменные участки и для многих других целей. Декоративные свойства лиственницы изучены еще не достаточно, при озеленительных работах обычно не обращают внимания ни на вид лиственницы, ни на их внутривидовые отличия и формы, которые имеют разные лесоводственные и биологические свойства, что в дальнейшем сказывается на степени декоративности созданных посадок (Урусов, 2007).

Цель нашей многолетней работы – показать разнообразие видов лиственницы на территории российского Дальнего Востока, историю их происхождения. Возникшие в различные исторические эпохи, виды лиственницы сохранили многие черты своих предков, что сказалось на их жизненности, занимаемых ареалах, лесоводственных и декоративных свойствах. Целью данной статьи является в сжатом виде показать род лиственницы и отдельные его виды и разновидности с точки зрения декоративности, пригодности для озеленительных работ, а также широкого внедрения в аллеи посадки, в придорожные полосы и парковые насаждения.

Материал и методы

По мнению многих исследователей, южная часть российского Дальнего Востока является местом наибольшего сосредоточения видов лиственницы (Криштофович, 1932; Колесников, 1946). В различные годы здесь было выделено и описано до восьми видов лиственницы, однако самостоятельность отдельных

видов все еще является предметом дискуссии. В настоящее время систематики выделяют для всего огромного дальневосточного региона девять видов лиственницы, из которых только четыре вида – лиственницы ольгинская (*Larix olgensis* A. Henry), л. Гмелина (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.), л. Каяндера (*L. kajinderi* Maug), л. камчатская (*L. kamtschatica* (Rupr.) Carr.) являются стабильными, «чистыми» видами, хотя не исключают происходящих процессов гибридизации и в пределах ареалов этих видов. У остальных пяти видов был обнаружен полиморфизм многих морфологических, анатомических и других диагностических признаков, что дало основание считать их гибридными видами. К дальневосточным гибридным лиственницам относятся:

1) Лиственница Любарского (*L. × lubarskii* Sukacz.). Сложное гибридное образование, имеющее четырех родителей – лиственницы ольгинскую, камчатскую, приморскую и принца Руппрехта (*L. principis rupprechtii* Maug, распространенную в Северном Китае).

2) Лиственница приморская (*L. × maritima* Sukacz.). Тройной гибрид лиственниц Гмелина, камчатской и ольгинской. Лиственница приморская обладает гетерозисным ростом и другими ценными для лесного хозяйства свойствами.

3) Лиственница амурская (*L. × amurensis* V. Kolesn.). Гибрид лиственниц Гмелина и Каяндера. Как и большинство гибридов, обладает повышенной энергией роста.

4) Лиственница охотская (*L. × ochotensis* V. Kolesn.). Гибрид лиственниц Каяндера и камчатской.

5) Лиственница Комарова (*L. × komarovii* V. Kolesn.). Гибрид лиственниц ольгинской и Каяндера.

Все дальневосточные виды лиственницы имеют довольно близкие морфологические, анатомические, биологические и лесоводственные свойства, вследствие чего довольно трудно различимы (Тагильцев и др., 2004). В практических целях (заготовка древесины, создание лесных культур, озеленительные работы и др.) видовые отличия лиственницы не принимают во внимание и эту древесную породу чаще всего используют под родовым названием.

Результаты исследований

Наши многолетние исследования (Гуков, 1976, 2009) показали, что лиственницы Дальнего Востока, имея разный исторический возраст, сохранили различия в морфологических, анатомических, биологических и лесоводственных свойствах. В конце третичного периода весь Дальний Восток был покрыт своеобразной лесной листопадно-хвойной растительностью, образованной видами тургайской флоры (Криштофович, 1932). Успехи палеоботаники привели многих исследователей к мысли об арктическом происхождении третичной флоры, которую стали называть арктотретичной (Попов, 1949). Миграция лиственниц и местное преобразование новых видов и подвидовых единиц в связи с геологическими и климатическими изменениями, широко развитые процессы гибридизации лиственниц, послужили причиной высокой концентрации в южной части Дальнего Востока современного видового разнообразия лиственниц (Тагильцев и др., 2004; Урусов и др., 2007). Сформировавшиеся в различные исторические эпохи, виды лиственницы сохранили многие свойства своих далеких предков, и эти различия необходимо учитывать при ведении хозяйства в лиственничных лесах.

Общий анализ работ, посвященных истории развития лиственницы на юге Дальнего Востока, дал возможность составить следующий исторический ряд лиственниц, начиная с самых древних (возникших в плиоцене-плейстоцене третичного периода) и кончая наиболее молодыми (голоценовыми) видами лиственницы: 1 – л. приморская; 2 – л. Любарского; 3 – л. ольгинская; 4 – л. охотская; 5 – л. Комарова; 6 – л. амурская.

Между историческим возрастом и некоторыми морфологическими признаками лиственницы существует довольно тесная связь. Так, более древние виды характеризуются и более крупными размерами шишек, эта зависимость по длине шишек ближе всего соответствует регрессии, выражаемой уравнением параболы второго порядка: $Y=30,6-4,3X+0,4X^2$, где: Y – длина шишек, мм; X – порядковый номер исторического возраста лиственницы. В уравнении индекс корреляции равен 0,992 и достоверность индекса корреляции – 13,8. Примерно такая же зависимость наблюдается у лиственниц и по ширине шишек.

Различия в происхождении наложили свой отпечаток и на другие признаки и свойства лиственниц. Нами отмечено, что наиболее древние виды характеризуются большей степенью развития гиподермальной ткани в хвое лиственниц, обладают меньшей степенью светолюбия, позже сбрасывают хвою, хорошо переносят обрезку сучьев даже в спелом возрасте. В раннем возрасте (2–5 лет) растения древних лиственниц не сбрасывают на зиму хвою, что наряду с поздним сбрасыванием хвои у взрослых деревьев может свидетельствовать о том, что на большей части третичного периода лиственница относилась к вечнозеленым деревьям.

Стройная лиственница необычайно красива во все времена года. Ранней весной ее почки покрываются нежно-зелеными пучками хвои, к которым постепенно добавляются желтые, зеленые или красно-коричневые мужские и женские шишки. Многочисленные желтые микростробилы являются мужскими органами размножения, выбросив пыльцу, они уже в мае полностью опадают. Зеленые и красно-коричневые мегастробилы относятся к женским шишечкам и представляют собой две формы лиственницы по окраске молодых шишек. Эти биологические формы по цвету молодых шишек выделены у всех видов лиственницы и в течение всей жизни дерева (а лиственница живет более 200 лет) цвет молодых шишек у каждого дерева сохраняется. По мере созревания шишки обеих форм приобретают одинаковый светло-коричневый цвет, и в летнее время невозможно определить, красно-шишечная или зелено-шишечная форма лиственницы растет рядом с вами.

Смолистый запах хвои, стройные темно-коричневые стволы лиственницы, легкая ажурная крона притягивает взгляд прохожего, и почти каждому хочется остановиться, погладить слегка шероховатый ствол и понюхать непередаваемый запах хвои молодого дерева. Для многих людей лиственница является талисманом, знающие люди советуют прислониться спиной к стволу и постоять не менее 5–10 минут. Если это «ваше» дерево, то улучшение самочувствия и настроения вам обеспечено.

Семена всех видов и форм лиственницы значительно повреждаются различными насекомыми. Нами отмечено, что у деревьев с зеленой окраской молодых шишек семена меньше повреждаются шишковой огневкой (*Bioritryctria abietella* F.), а семена красно-шишечной формы – лиственничной мухой (*Hylemyia laricicola* Karl.). Это связано с различными сроками цветения и созревания шишек у разных форм лиственницы и с биологией отдельных вредителей. Весной наиболее декоративны лиственницы с красноватой окраской молодых шишек, в то время как светло-зеленоватые шишечки почти не заметны на фоне распустившейся хвои.

Осенью хвоя лиственницы постепенно приобретает золотисто-желтый цвет. Она не менее красива, чем весной и летом, ее постепенно осыпающая хвоя с сохранившимся смолистым запахом напоминает желтую вьюгу, предвестницу белых снежных наносов. Легкая грусть и печаль охватывает человека, глядя на прощальные хороводы лиственничной хвои. И только надежда, что все в природе повторится, что все «еще будет» – успокаивает, позволяет насладиться и другими пейзажами времен года.

В окрест. г. Уссурийска на территории учебно-опытного лесхоза «Дальневосточный» Приморской государственной сельскохозяйственной академии, произрастает в посадках еще один вид – лиственница японская (*L. leptolepis* Gord.). Это интродуцированный вид, семена получены из Южно-Сахалинска, с лесных культур этой лиственницы. Посадки здесь были сделаны японскими лесоводами в начале XX века, когда в течение 40 лет (1905–1945 гг.) южный Сахалин был оккупирован Японией. Лиственница японская отличается в уличных посадках своеобразной декоративностью. Она менее светолюбива, развивает ширококоническую крону и прямых, полнодревесных стволов почти не образует, плохо очищается от сучьев, и длинные, густо охвоенные ветви сохраняются почти у самой земли. Для одиночных посадок особый интерес представляет плакучая форма этой лиственницы с длинными свисающими ветвями. Шишки у нее округлые, широко раскрытые и по размерам значительно больше всех дальневосточных видов лиственницы, а молодые годичные побеги имеют красно-фиолетовую окраску. «Женские» экземпляры лиственницы дают почти ежегодно большой «урожай», и многочисленные шишки сохраняются на деревьях в течение нескольких лет. Осенью этот вид отличается тем, что хвоя долго остается на деревьях в зеленом виде, в то время как у других видов лиственницы она давно пожелтела и частично осыпалась.

Зимой лиственница (все виды) слегка напоминает ствол дерева с сидящими на ветвях многочисленными мелкими птицами – воробьями. Шишки лиственницы сидят на деревьях по несколько лет, они постепенно чернеют, разрушаются и издали напоминают стаю птиц, усевшихся на ветках отдохнуть перед дальней дорогой.

Лиственница – однодомное, обоеполое растение. У нее хорошо выражено явление сексуализации – «женские» особи дают наибольшее количество шишек во все урожайные годы (периодичность семеношения – 4–6 лет), у «мужских» деревьев при любом балле урожая формируются лишь одиночные шишки. Для уличных посадок лучше использовать женские экземпляры лиственницы, которые и в зимнее время будут радовать людей расположенными на всех ветвях 1–5-летними шишками. Чтобы отобрать для уличных посадок женские экземпляры, необходимо произвести нарезку черенков из отобранных взрослых особей и вырастить из них черенковые саженцы. Собранные из маточных деревьев семена не дадут нужных результатов в связи с тем, что у лиственницы пыльца не имеет воздушных мешков и обычно оседает в радиусе кроны

дерева. При самоопылении наблюдается явление партеноспермии, когда в шишках образуются семена без зародышей и почти все они не дают всходов. При перекрестном опылении (когда рядом стоят несколько деревьев) семена могут повысить всхожесть до 40–50 %, однако в этом случае нет гарантии, что выращенные из таких семян деревца сохранят женские наследственные признаки. Сохранить женские признаки в потомстве у лиственницы можно стеблевыми черенками, при этом примерно одинаковые показатели приживаемости показывают зеленые, полуодревесневшие и одревесневшие черенки.

Лиственница относится к быстрорастущим породам, относительно газоустойчива, зимостойка, не повреждается дереворазрушающими грибами, неприхотлива к почве. Влаголюбива, и в засушливые периоды посадки лиственницы необходимо поливать. В садах и приусадебных участках все чаще стали высаживать лиственницу, используя в дальнейшем групповые посадки для устройства беседок, качелей, гамаков, художественных пейзажей и т.д. (Эйзенрейх, 1959).

Хвоя лиственницы обладает многими целебными свойствами, это значит, что целая аптека растет на вашем приусадебном участке. Хвоя лиственницы и молодые побеги содержат значительное количество аскорбиновой кислоты, поэтому их используют в свежем виде и в виде водных настоев для лечения и профилактики цинги и насыщения организма витамином С. Ванны с отваром хвои лиственницы принимают при подагре и пораженных суставах, настои из хвои и молодых побегов применяют от грыжи и ряда внутренних болезней (Урусов и др., 2007). Словом, лиственница хороша не только в уличных посадках, парках и скверах, но и в садах и в приусадебных участках.

Обсуждение полученных данных

Лиственница – очень ценная порода для озеленения. Быстрый рост ее, красивый внешний вид, своеобразная окраска хвои, устойчивость против вредных газов и хорошая приживаемость – все эти качества ставят лиственницу среди хвойных пород на одно из первых мест для озеленения. Однако при проведении озеленительных работ необходимо учитывать не только биологические свойства видов лиственницы, но и внутривидовые отличия – сексуальность, окраску молодых шишек, форму кроны и другие, которые лучше всего передаются по наследству от родительских форм при вегетативном размножении.

ЛИТЕРАТУРА

- Гуков Г. В.** Рекомендации по ведению хозяйства в лиственничных лесах Сихотэ-Алиня. – Владивосток: ДСП, 1976. – 301 с.
- Гуков Г. В.** Лиственницы и лиственничные леса российского Дальнего Востока. – Владивосток: ГТС ДВО РАН, 2009. – 350 с.
- Колесников Б. П.** К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales* Patschke: материалы по истории флоры и растительности СССР. – М. – Л.: АН СССР, 1946. – 432 с.
- Криштофович А. Н.** Геологический обзор стран Дальнего Востока. – М. – Л., 1932. – 232 с.
- Недолужко В. А.** Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1995. – 208 с.
- Тагильцев Ю. Г., Колесникова Р. Д., Нечаев А. А.** Дальневосточные растения – наш доктор. – Хабаровск, 2004. – 520 с.
- Попов М. Г.** Очерк растительности и флоры Карпат. – М., 1949. – 248 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.
- Эйзенрейх Х.** Быстрорастущие древесные породы: пер. с нем. – М., 1959. – 236 с.

УДК 582.866:581.192+634.74

Общее содержание фенольных веществ в плодах сортообразцов облепихи (*Hippophae rhamnoides* L.) различного эколого-географического происхождения
The content of polyphenols in the fruits of seabuckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) varieties belonging to different eco-geographical origin

А. Я. Земцова¹, Ю. А. Зубарев¹, А. В. Гунин¹, Й.-Т. Мёрзель²

A. J. Zemtsova, Y. A. Zubarev, A. V. Gunin, Jörg-Thomas Mörsel

¹ ФГБНУ «Научно-исследовательский институт садоводства Сибири имени М.А. Лисавенко»
E-mail: anna-krysova@mail.ru, niilisavenko@yandex.ru

² UBF - Untersuchungs-, Beratungs-, Forschungslaboratorium GmbH (UBF GmbH), Германия
E-mail: thomas.moersel@ubf-research.com

Реферат. Исследована динамика накопления фенольных веществ в плодах облепихи различного эколого-географического происхождения в три срока отбора проб. По мере созревания плодов содержание фенольных веществ в основном снижается. В группах сортов дунайского, ютландского, бурятского и киргизского экотипов содержание фенольных веществ было высоким. Больше всего фенольных веществ содержится в сортах дунайского экотипа (187,33 мг/100 г).

Summary. The dynamics of accumulation of polyphenols in the fruits of seabuckthorn belonging to different ecological and geographical origin has been studied during three periods of time. The content of polyphenols is reduced during ripening. Varieties of Danube, Jutland, Buryat and Kyrgyz ecotypes are distinguished by high content of phenolic substances. Highest content of polyphenols (187.33 mg/100 g) has been found in Danube ecotype.

Облепиха крушиновая (*Hippophae rhamnoides* L.) относится к семейству лоховых (Elaeagnaceae L.) и насчитывает по современной международной классификации 6 видов и 12 подвидов. В то же время каждый подвид, произрастающий в той или иной почвенно-климатической провинции, характеризуется своими отличительными признаками и условно разделяется на так называемые эколого-географические группы или экотипы.

Особенности климатических и экологических условий происхождения облепихи обуславливают специфику обменных процессов протекающих в растениях, способствуют синтезу и накоплению в них биологически активных веществ. В настоящее время установлено, что из биологически активных веществ растений наиболее значимыми являются токоферолы, аскорбиновая кислота, каротиноиды, полифенолы и ряд других. Полифенолы относятся к веществам с высокой антиоксидантной активностью (Метлицкий, 1976; Кретович, 1980). В плодах облепихи содержание этого вещества находится в небольших количествах, но играет большую роль. Полифенолы являются синергистом аскорбиновой кислоты.

Признанным мировым центром по селекции облепихи (*Hippophae rhamnoides* L.) является НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко (г. Барнаул). В настоящее время селекционерами института на основе подвида *Hippophae rhamnoides* ssp. *mongolica* создано 48 сортов облепихи. Коллекция насчитывает более 700 сортообразцов, в геноме которых присутствуют источники из различных экологических групп (внутри подвида *mongolica*), в том числе с берегов рек Катунь, Чулышман, Чуя, из Бурятии и Красноярского края, а также имеются образцы, полученные с помощью химического мутагенеза. Наряду с сортообразцами местной селекции, коллекция представлена целым рядом инорайонных форм, принадлежащим к различным подвидам. Разнообразие генетического материала позволяет провести сравнительное изучение накопления биологически активных веществ в плодах различных подвидов и эколого-географических групп, произрастающих в одинаковых почвенно-климатических условиях.

Целью настоящей работы являлось определение накопления фенольных веществ в плодах облепихи сортообразцов коллекции НИИСС, принадлежащих различным эколого-географическим группам и подвидам.

Таблица

Содержание фенольных веществ в плодах сортов облепихи различного эколого-географического происхождения

Экотипы	Сорт, гибри- д	Сумма полифенолов, мг/100 г			$\bar{X} \pm m$	V, %	Средняя по группам $\bar{X} \pm m$
		I срок	II срок	III срок			
Чуйский	Чуйская	154,45	122,22	99,25	125,31 ± 16,01	22,13	125,31 ± 16,01
Красноярская-22 × саянский	42-68-2	68,26	41,04	33,10	47,47 ± 10,65	38,85	54,22 ± 6,75
	Живко	55,43	50,24	77,25	60,97 ± 8,28	23,51	
Щербинка 1 × катунский	Великан	-	65,59	45,48	55,54 ± 10,06	25,61	57,43 ± 1,89
	Янтарная	-	62,22	56,42	59,32 ± 6,91	6,91	
Катунский	Дар Катуня	41,79	43,73	37,14	40,89 ± 1,96	8,28	40,43 ± 0,46
	Новость Алтая	57,97	29,89	32,03	39,96 ± 9,02	39,11	
Мутанты	Елизавета	69,46	45,33	51,79	55,53 ± 7,21	22,50	62,51 ± 6,98
	Иня	72,75	75,81	59,89	69,48 ± 4,88	12,16	
Щербинка 1 × чулышманский	Любимая	80,88	103,87	107,03	97,26 ± 8,24	14,68	74,09 ± 23,17
	Чулышман-ка	52,84	51,44	48,47	50,92 ± 1,29	4,38	
Ютландский	Ютландская	-	100,72	126,10	113,41 ± 12,69	15,84	113,41 ± 12,69
Бурятский	Заря Дабаг	111,59	91,49	146,72	116,60 ± 16,14	23,97	116,60 ± 16,14
Киргизский	КП – 686	-	88,14	103,63	95,89 ± 7,75	11,42	95,89 ± 7,75
Дунайский	Дунайская	-	-	187,33	187,33	-	187,33
$\bar{X} \pm m$		76,54 ± 10,55	69,41 ± 7,49	80,78 ± 11,96	81,06 ± 10,62	50,76	92,72 ± 14,04
min-max		41,79-154,45	29,89-122,2	32,03-183,33	39,96-187,33		40,43-187,33
V, %		43,57	40,35	57,34	50,76		47,89

Исследования проводились в лаборатории UBF GmbH, Германия. Сбор материала для исследования осуществлялся на территории экспериментально-производственного отделения ФГБНУ «НИИСС».

Для определения фенольных веществ использовали мякоть плодов облепихи. Плоды отбирали в 2014 году в три срока (14 августа, 28 августа, 9 сентября). Определение суммы фенольных веществ проводили на спектрофотометре U-3000 Hitachi при длине волны 760 нм с реактивом Фолина-Чокальтеу. В качестве стандарта использовали галловую кислоту (SOP 3.IV.18_2).

В качестве объектов исследования выбраны плоды сортообразцов облепихи различного эколого-географического происхождения.

В пределах подвида *H. rhamnoides* ssp. *mongolica*:

‘42-68-2’, ‘Живко’ – Красноярская–22 × саянский экотип;

‘Великан’, ‘Янтарная’ – Щербинка 1 × катунский экотип;

‘Дар Катунь’, ‘Новость Алтая’ – катунский экотип;
‘Чуйская’ – чуйский экотип;
‘Чулышманка’, ‘Любимая’ – Щербинка 1 × чулышманский экотип;
‘Заря Дабат’ – бурятский экотип;
‘Елизавета’, ‘Иня’ – сорта, полученные с помощью химического мутагенеза.

Из подвидов, отличных от *H. rhamnoides* ssp. *mongolica*:

‘Ютландская’ – ютландский экотип (ssp. *carpatica*);
‘Дунайская’ – дунайский экотип (ssp. *carpatica*).
‘КП-686’ – киргизский экотип (ssp. *turkestanica*);

Содержание фенольных веществ в плодах изучаемых сортообразцов облепихи отличается большой вариабельностью, находящейся на уровне 50,76 %. Общее содержание фенольных веществ изменялось от $39,96 \pm 9,02$ до $187,33$ мг/100 г.

Анализируя результаты исследования в разрезе сортов следует отметить, что максимальное количество фенольных веществ наблюдалось в мякоти плодов облепихи сорта ‘Дунайская’ ($187,33$ мг/100 г), минимальное в сортах ‘Новость Алтая’ ($39,96 \pm 9,02$ мг/100 г) и ‘Дар Катунь’ ($40,89 \pm 1,96$ мг/100 г). Сорта ‘Заря Дабат’, ‘КП-686’, ‘Любимая’, ‘Чуйская’, ‘Ютландская’ превосходили по содержанию фенольных веществ остальные образцы и их значения были выше среднего по этому признаку ($>81,06 \pm 10,62$ мг/100 г).

Результаты изучения накопления полифенолов в разрезе экотипов и подвидов показывают, что высоким содержанием исследуемой группы соединений отличаются подвиды *carpatica* и *turkestanica* – ютландского, дунайского, киргизского экотипов а также бурятского экотипа, принадлежащего подвиду *mongolica*. По содержанию полифенолов эти экотипы находились выше уровня среднего значения ($> 92,72 \pm 14,04$ мг/100 г). ‘Катунский’ экотип, ‘Красноярская–22’ × ‘Катунский’, ‘Щербинка 1’ × ‘Катунский’ и сорта, полученные с помощью химического мутагенеза, отличались низким содержанием полифенолов ($40,43 \pm 0,46$, $54,22 \pm 6,75$, $57,43 \pm 1,89$ и $62,51 \pm 6,98$ мг/100 г соответственно) (табл. 1). Внутри подвида *mongolica* существенные отличия отмечены лишь в группе чуйского и бурятского экотипов, в то время как между другими экотипами не просматривается достоверных различий.

Динамика накопления фенольных веществ во время созревания плодов была рассмотрена в мякоти плодов в три срока отбора проб (в связи с поздним началом созревания плодов у сортов ‘Великан’, ‘Янтарная’, ‘Ютландская’, ‘КП-686’ – динамика прослежена в два срока, у сорта ‘Дунайская’ динамику не прослеживали). За период созревания плодов содержание фенольных веществ снижалось у большинства сортов, за исключением ‘Зари Дабат’, ‘КП-686’, ‘Ютландской’, ‘Живко’ и ‘Любимой’. В первый срок отбора проб содержание полифенолов варьировало от $41,79$ до $154,45$ мг/100 г, во второй срок – $29,89$ – $122,2$ мг/100 г, в третий срок – $32,03$ – $146,72$ мг/100 г. При этом следует отметить, что по ряду сортов динамика не носит прямолинейного характера, переходя от понижения во второй срок наблюдений к повышению в третий и наоборот.

Определено накопление фенольных веществ в плодах облепихи различного эколого-географического происхождения в три срока отбора проб. Существенные различия по содержанию фенольных веществ установлены между отдаленными подвидами (*H. rhamnoides* sbsp. *mongolica* и подвидами из группы ютландский, дунайский, киргизский экотип). Внутри подвида *mongolica* существенные отличия отмечены лишь в группе чуйского и бурятского экотипов, в то время как между другими экотипами не просматривается достоверных различий.

ЛИТЕРАТУРА

- Кретович В. Л. Биохимия растений – М.: Высш. школа, 1980. – 445 с.
Метлицкий Л. В. Основы биохимии плодов и овощей. – М.: Экономика, 1976. – 349 с.
SOP 3.IV.18_2. Bestimmung des Gesamtphenolgehaltes mittels Folin-Ciocalteu-Reagenz

УДК 574.24: 504.064.3+581.522.4

Применение флуоресцентных методов в фитоиндикации

Application of fluorescent methods in phytoindication

В. П. Лебедева, Г. А. Сорокина, Н. А. Гаевский

V. P. Lebedeva, G. A. Sorokina, N.A. Gaevsky

Сибирский федеральный университет, 660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 79
E-mail: nika_lebedeva@mail.ru, sorokina_gas@mail.ru, nikgna@gmail.com

Реферат. В статье рассматривается влияние техногенного воздействия на зимний покой древесных растений березы обыкновенной (*Betula pendula* Roth.), клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.), тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) из двух районов г. Красноярска с различным уровнем техногенной нагрузки. Для оценки глубины покоя были использованы метод регистрации кривых термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции (ТИНУФ) хлорофилл-содержащих тканей и метод насыщающего импульса пульс-амплитудной модуляции (РАМ). Было показано, что метод регистрации термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции можно использовать для сравнения видовой чувствительности древесных растений к техногенному воздействию.

Summary. Individual species, varieties and individuals of the same species of plants respond differently to air and soil pollution. The amount of damage of trees depends on many factors, both external and internal. Pollutants are especially harmful for evergreen species that do not shed their leaves (needles) in the winter, and with it do not exempt from most of the absorbed harmful substances. Many modern plant species, including woody plants, do not have the specific adaptation towards the influence of toxic gases, which can lead to substantial changes in adaptive responses towards various stresses, including the temperatures below zero. Transition to dormancy in the period of low temperatures plays a special role for maintaining vitality of plants in temperate and high latitudes. The aim of this work was to assess the seasonal changes of trees: angiosperms – common birch (*Betula pendula* Roth.), box elder (*Acer negundo* L.), balsam poplar (*Populus balsamifera* L.), and gymnosperms – Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) and Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in plants grown on two territories with different level of technogenic impact. To estimate the depth of winter dormancy we used the method of recording the curves of thermally induced changes of the zero level of fluorescence for the chlorophyll-containing cells of phelloderm and Pulse Amplitude Modulation method (PAM). It was shown that the stress effect of pollution, both for conifers and angiosperms led them having a smaller depth of winter dormancy, as well as the earlier exit from this state. Recording the curves of thermally induced changes of the zero level of fluorescence was made on the fluorimeter 'Foton-11' developed in the Siberian Federal University. Relative indicator of state allows carrying out zoning of territories by the level of technogenic impact on condition of the plants.

Отдельные виды, сорта и особи одного и того же вида растений по-разному реагируют на загрязнение воздуха и почвы. Величина повреждения древесных растений зависит от многих факторов, как внешних, так и внутренних (Павлов, 2005).

Использование для оценки состояния окружающей среды организмов, реагирующих на загрязнение среды обитания изменением внешних и внутренних признаков, имеет ряд преимуществ. Оно позволяет существенно сократить или даже исключить применение дорогостоящих и трудоемких физико-химических методов анализа. Биоиндикаторы интегрируют биологически значимые эффекты загрязнения и позволяют определять скорость происходящих изменений, пути и места скопления в экосистемах различных токсикантов, делать выводы о степени опасности для человека и полезной биоты конкретных веществ или их сочетаний (Вронский, 1996).

Вредные химические вещества (поллютанты) снижают прирост деревьев и их плодоношение, вызывают суховершинность деревьев, разрушают покровные ткани листьев и хвои, тормозят фотосинтез, изменяют кислотность клеточного сока, нарушают действие ферментов и водный режим растений. Особенно губительны поллютанты для вечнозеленых пород, которые не сбрасывают на зиму листву (хвою) и вместе с ней не освобождаются от большей части поглощенных вредных веществ (Мартынов, 2008). В качестве критерия степени совершенства защитных приспособлений принято использовать их итоговый эффект – осуществление нормального органогенеза и прохождение растением полного онтогенеза (Григорьев, 1999).

У растений умеренных и северных широт для сохранения жизнеспособности особое значение имеет переход в состояние покоя в период пониженных температур. Если растение не прошло периода покоя, в последующем его темп роста снижается, ухудшается плодоношение. После периода покоя рост растений усиливается. При морозе, и особенно с ветром, растения, не завершившие переход в состояние покоя, продолжают терять воду, но компенсировать эти потери не могут, если почва замерзла. Следовательно, в зимних условиях для растения существует значительная опасность погибнуть в результате иссушения (Уоринг, 1984).

Традиционно контроль состояния растений осуществляется по фенологическим наблюдениям, однако данным способом невозможно отследить обратимые изменения. Регистрация термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции (ТИНУФ) хлорофилл-содержащих тканей позволяет получить оперативную информацию о сезонном физиологическом состоянии растения, а также об эффективности запасающей световой энергии.

Теоретической основой применения метода являются различия агрегированности составляющих хлорофилл-белковых комплексов, что отражается в качественных и количественных показателях кривых ТИНУФ в летнее и в зимнее время. В период активного метаболизма на кривых ТИНУФ (рис. 1) различимы два пика – низкотемпературный (50–55 °С), связанный с инактивацией реакционного центра фотосистемы 2 и высокотемпературный (65–70 °С), обусловленный «разгоранием» флуоресценции хлорофилл-белкового комплекса ФС1. В период зимнего покоя низкотемпературный максимум отсутствует (Гаевский, 1991). Количественным показателем различий кривых ТИНУФ в летнее и зимнее время может выступать отношение интенсивности флуоресценции в низкотемпературном и высокотемпературном максимумах – R2. Для периода зимнего покоя характерны низкие значения R2 (0,02–0,25), возрастающие при переходе растений к активному метаболизму до 1,0–2,5 (Гаевский, 1987).

Ранее было показано, что стрессовое воздействие загрязнения, как на хвойные, так и на лиственные растения приводит к уменьшению глубины покоя, а также к более раннему выходу из этого состояния в ве-

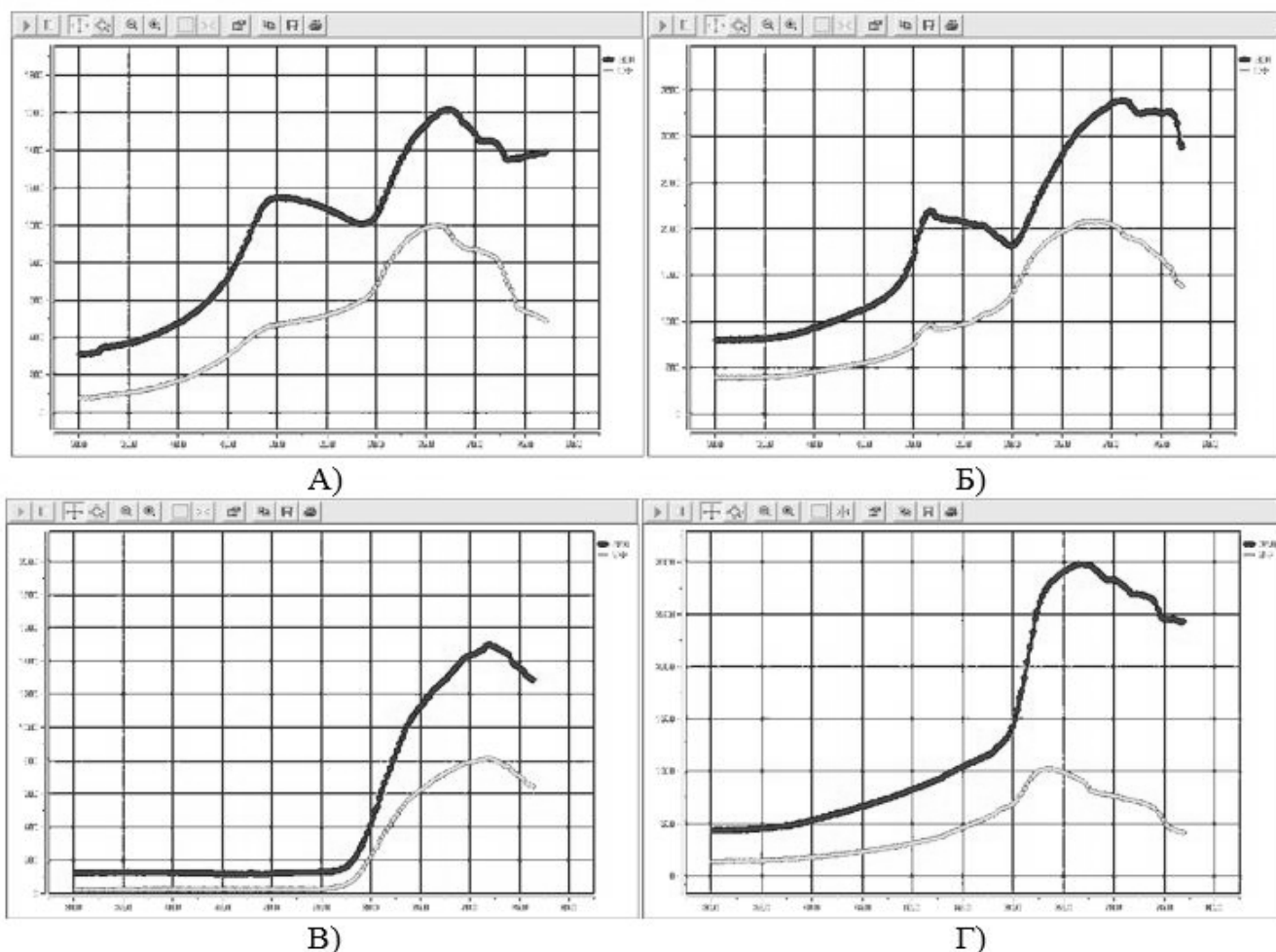


Рис. 1. Наглядный вид кривых ТИНУФ, январь 2012: А – лиственница; Б – ель; В – береза; Г – тополь.

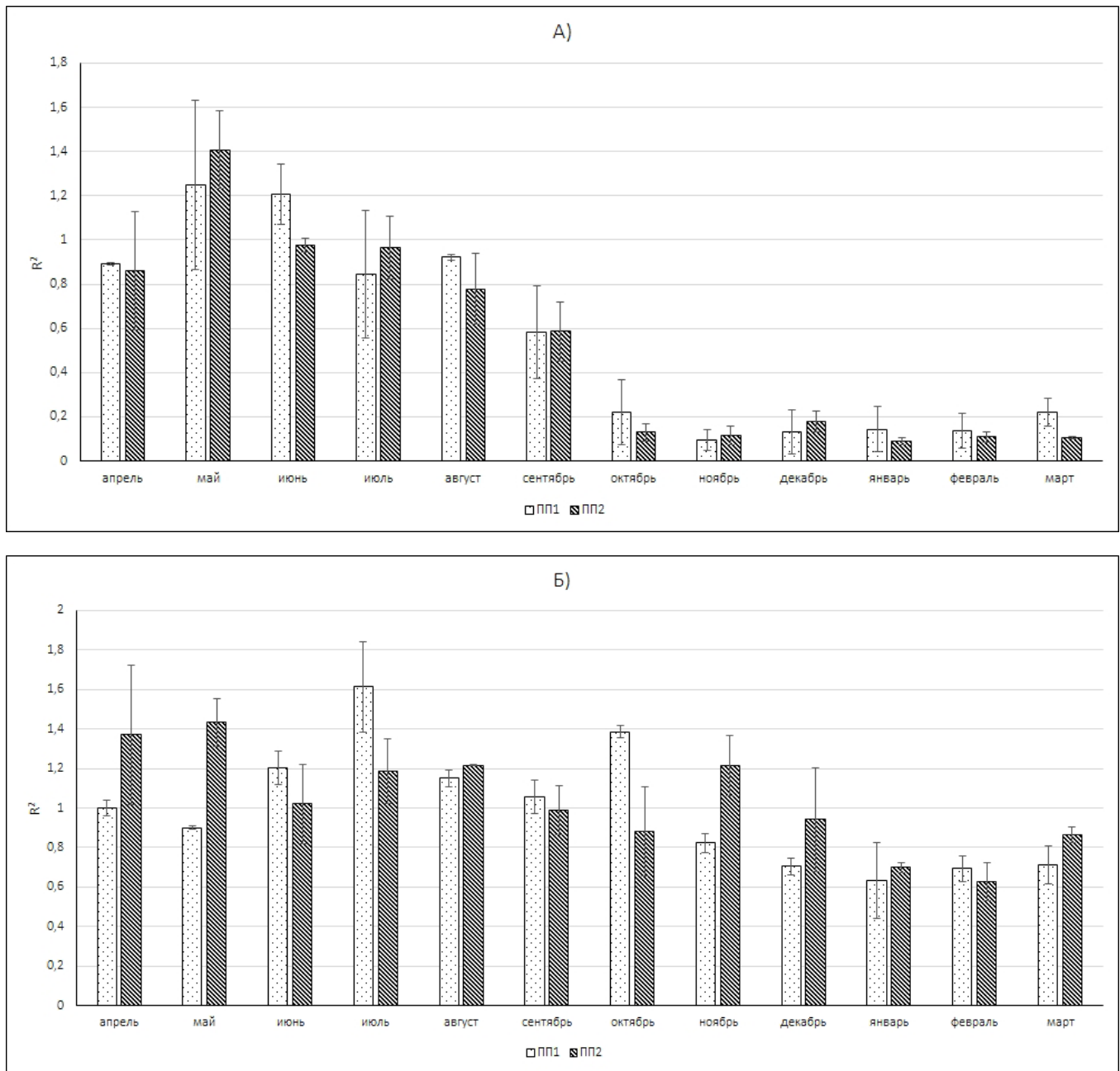


Рис. 2. Годовая динамика изменения величины соотношения низко- и высокотемпературных максимумов (R^2) для феллодермы покрытосеменных и голосеменных видов древесных растений на примере березы повислой (а) и ели сибирской (б).

сенный период (Пахарькова, 2012).

С целью расширения списка видов растений-индикаторов состояния городской среды проведено сравнительное изучение сезонных изменений у березы обыкновенной (*Betula pendula* Roth.), клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.), тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb) и ели сибирской (*Picea obovate* Ledeb.) из двух районов г. Красноярска с различным уровнем техногенной нагрузки на основе качественных различий кривых термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции (далее ТИНУФ) в период активного метаболизма и состояния покоя (ПП 1 – условно чистый район, ПП 2 – с повышенной техногенной нагрузкой).

Были поставлены следующие задачи:

– изучить сезонную вариабельность ТИНУФ у феллодермы пяти видов древесных растений в усло-

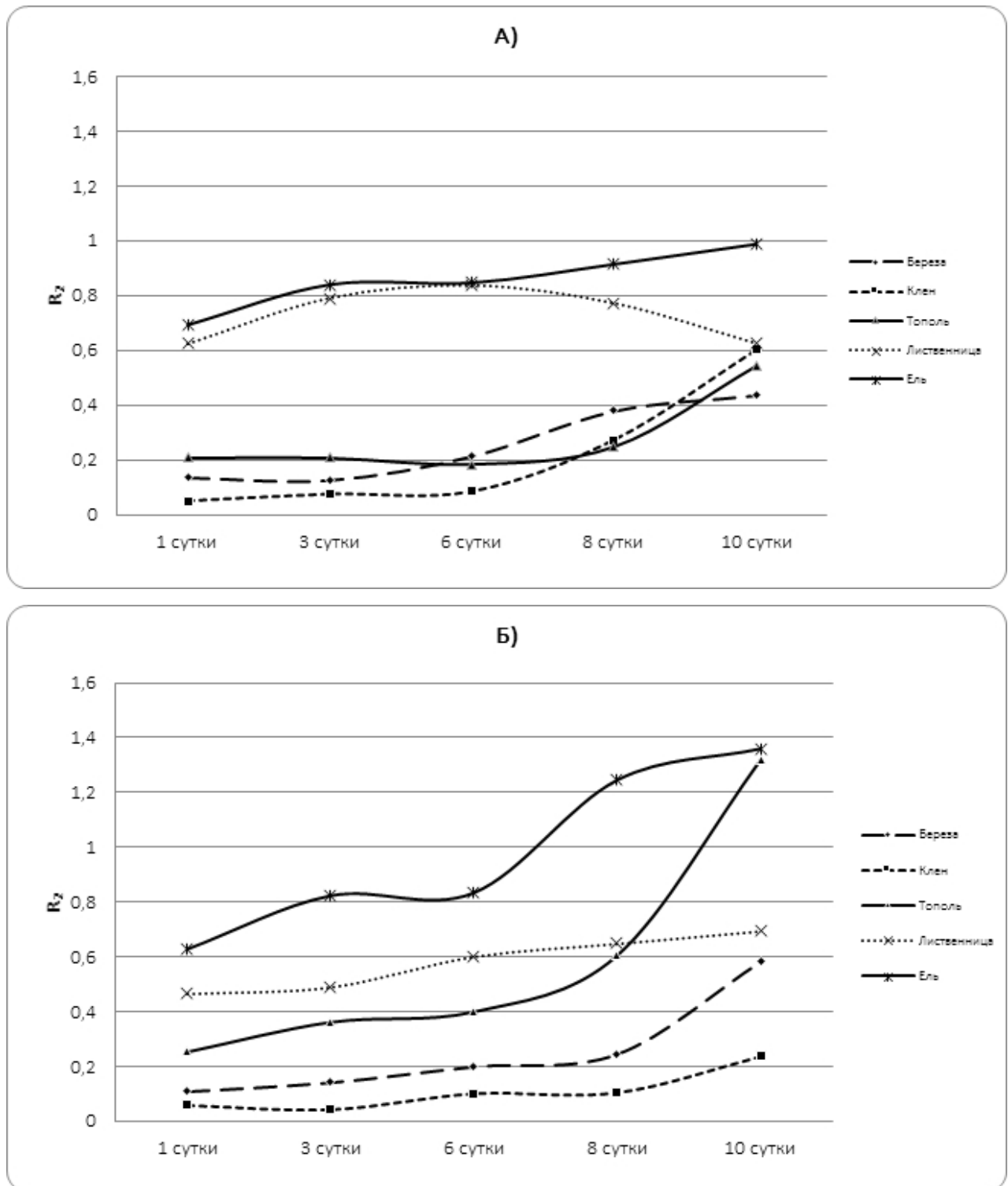


Рис. 3. Динамика изменения величины соотношения низко- и высокотемпературных максимумов (R_2) для феллодермы древесных растений из районов г. Красноярска с различным уровнем загрязнения при выведении из покоя в лабораторных условиях (февраль 2012 г.): а – ПП1; б – ПП2.

виях разной антропогенной нагрузки;

- оценить глубину зимнего покоя данных видов растений, произрастающих на относительно чистом (контрольном) и загрязненном участках, при искусственном выведении растений из состояния зимнего покоя в лабораторных условиях;

- провести количественную оценку антропогенного воздействия на основе предложенного относи-

тельного показателя состояния растений (ОПС);

– сопоставить полученные результаты с данными замеров на импульсном флуориметре PAM.

Для оценки сезонных изменений растений проводилась регистрация флуоресцентных показателей феллодермы древесных растений двумя различными методами: термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции (ТИНУФ) и при помощи флуориметра Imaging PAM Maxi.

Непосредственно перед началом анализа у отрезков побегов растений (1,5–2,0 см.) удаляли покровные ткани, побеги разделяли пополам. Термоиндуцированные изменения нулевого уровня флуоресценции хлорофилла регистрировали на флуориметре «Фотон-11» (СФУ, Россия). Нагрев образцов, погруженных в воду, производили со скоростью 8 град/мин в диапазоне от 30 до 80 °С; флуоресценцию возбуждали слабым фотохимически неактивным светом от зеленого светоизлучающего диода (510–550 нм).

Флуоресценцию побегов тех же растений параллельно регистрировали на приборе IMAGE-PAM (maxi) (WALZ, Германия) без нагрева, для сопоставления различий показателей активности фотосинтетического аппарата при переходе данных видов в состояние покоя в естественных условиях (сентябрь – ноябрь 2015 г.).

В качестве показателя состояния растений и глубины покоя использовали отношение интенсивностей флуоресценции $R2 = \text{Флнт} / \text{Флвт}$, соответствующих низкотемпературному и высокотемпературному максимумам кривой ТИНУФ ($R2$), а также наглядный вид кривых ТИНУФ (Гаевский, 1991).

Для сравнения чувствительности разных видов растений к атмосферному загрязнению, проводился расчет относительного показателя состояния (ОПС), который используется для количественной оценки влияния загрязнения на состояние растений ($\text{ОПС} = R_o / R_k$, где $R2(O)$ и $R2(K)$ – среднее значение отношения $R2$ в исследуемом и контрольном районах соответственно) и отражает различия флуоресцентных показателей для контрольной и опытной пробных площадей.

Все измерения проводили в трех повторностях, рассчитывали среднее значение и стандартное отклонение.

Согласно существующим теоретическим представлениям (Гаевский, 1987), полученные данные свидетельствуют о том, что феллодерма ели и лиственницы не переходят в состояние покоя в зимний сезон вне зависимости от погодных показателей (рис. 2 б), о чем свидетельствуют значения $R2$ (больше 0,5) и форма кривых ТИНУФ (рис. 1 а–б), подтверждаемые трехлетними наблюдениями. На кривых отчетливо виден низкотемпературный пик, обусловленный действием нагревания на структуру и функции компонентов фотосистемы 2, тогда как у покрытосеменных наблюдается его полное отсутствие (рис. 1 в–г).

В зимний период выведение побегов растений из состояния покоя в лабораторных условиях позволяет определить глубину покоя по скорости перехода к активному метаболизму. Из рис. 3 видно, что выход из состояния покоя на ПП2 с повышенной техногенной нагрузкой происходит быстрее для всех видов.

В целом для изученных видов более высокая чувствительность наблюдается у хвойных, при этом ель более чувствительна, чем лиственница. Вероятно, это связано с морфоанатомическими характеристиками ели: на протяжении всего года хвоя образует большую площадь поверхности, способной аккумулировать загрязнение из воздушной среды (Рубцов, 1971). Из изученных видов ель единственная не сбрасывает ежегодно хвою, что также приводит к накоплению загрязняющих веществ. Среди покрытосеменных более высокая чувствительность отмечена для березы.

Проведенные исследования показали, что как голосеменные, так и покрытосеменные растения, произрастающие в загрязненных районах, позже переходят в состояние покоя и раньше выходят из него. При этом глубина покоя у них меньше на протяжении всего зимнего периода, о чем можно судить по скорости выхода побегов из покоя в лабораторных условиях.

Таким образом, степень сокращения сроков и уменьшение глубины состояния покоя растений можно использовать для определения резистентности деревьев, произрастающих в городской среде.

ЛИТЕРАТУРА

- Вронский В.А.* Прикладная экология. Учеб. пособие. – Ростов-на-Дону: Феникс, 1996. – 512с.
- Гаевский Н. А., Сорокина Г. А., Гехман А. В., Фомин С. А., Гольд В. М.* Способ определения степени глубины покоя древесных растений. Авторское свидетельство № 1358843 от 15 августа 1987 г.
- Гаевский Н. А., Сорокина Г. А., Гольд В. М., Миролубская И. В.* Сезонные изменения фотосинтетического аппарата древесных и кустарниковых растений // Физиология растений – 1991. – Т. 38, вып.4. – С. 685–692.
- Григорьев Ю. С.* Биоиндикация загрязнений воздушной среды на основе замедленной флуоресценции хлорофилла

листьев и феллодермы деревьев / Григорьев Ю. С., Бучельников М. А. // Экология, 1999. – № 4. – С. 273–275.

Мартынов А. Н., Мельников Е. С., Ковязин В. Ф., Аникин А. С., Минаев В. Н., Беляева Н. В. Основы лесного хозяйства и таксация леса: учеб. пособие для студентов направления 250300 «Технология и оборудование лесозаготовительного и деревообрабатывающего производств» и специальности 120303 «Городской кадастр». – СПб.: ООО Изд-во «Лань», 2008. – 372 с.

Павлов И. Н. Древесные растения в условиях техногенного загрязнения. – Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2005. – 360 с.

Пахарькова Н. В., Шубин А. А., Сорокина Г. А. Влияние загрязнения воздушной среды на зимний покой древесных растений // Теоретическая и прикладная экология, 2012. – № 2. – С. 20–25.

Рубцов Л. И., Лантев А. А. Справочник по зеленому строительству. – Киев: Будивельник, 1971. – 311 с.

Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка: Пер. с англ. – М.: Мир, 1984. – 512 с.

УДК 582.287:581.527(470.661)

Распределение видов биоты ксилотрофных макромицетов Чеченской республики по флористическим районам

Distribution of biota of xylophilic macromycetes of the Chechen Republic in floristic regions

М. А. Тайсумов¹, Е. А. Крапивина², Ж. А. Кушалиева³

M. A. Taysumov, E. A. Krapivina, J. A. Kushaliev

¹Академия наук Чеченской Республики, 364024, г. Грозный, пр. Эсамбаева, 13. E-mail: musa_taysumov@mail.ru

²Кабардино-Балкарский государственный университет, 360004, Кабардино-Балкарская Республика, г. Нальчик, ул. Чернышевского, 173. E-mail: e.a.krapivina@mail.ru

³Чеченский государственный педагогический университет, Чеченская Республика, г. Грозный, ул. Киевская, 33

Реферат. Территория Чеченской Республики в физико-географическом отношении принадлежит Восточному Кавказу. Впервые проведено исследование ксилотрофных макромицетов по флористическим районам Чеченской республики. Констатируется, что количественные показатели распространения видов ксилотрофных макромицетов таких грибов по флористическим районам различаются незначительно. Анализ распространения грибов показывает, что наибольшее число видов грибов сосредоточено в Верхне-Сунженском флористическом районе.

Summary. The territory of the Chechen Republic in the physical and geographically belongs to the Eastern Caucasus. For the first time a study xylophilic macromycetes on floristic regions of the Chechen Republic. It is stated that the quantitative distribution of species of fungi xylophilic macromycetes on floristic regions differ slightly. An analysis of the spread of fungi shows that the largest number of species of fungi are concentrated in the Upper Sunzha floristic region.

Территория Чеченской республики географически является составной частью северо-восточной части Северного Кавказа и Восточного Предкавказья (Бейдеман, 1974; Бондарцева и др., 2012; Крапивина, Шагапсоев, 2009) и с 1993 года является административным образованием Российской Федерации, отделившись от Республики Ингушетии. Она расположена на северном склоне гор Большого Кавказа и прилегающих к ним Чеченской равнине и Терско-Кумской низменности. По своему географическому положению территория республики, площадь которой составляет порядка 15,7 тыс. кв. км., делится на равнинную и горную части. На западе Чеченская Республика граничит с Республикой Ингушетия, на северо-западе – с Республикой Северная Осетия Алания, на севере – со Ставропольским краем и на востоке – с Дагестаном. Южная граница проходит по гребням хребтов, отделяющих ее от Грузии. На остальном протяжении четко выраженных естественных рубежей нет, и граница проводится по условным линиям. С севера на юг Чеченская Республика простирается на 170 км, с запада на восток – более чем на 100 км (Тайсумов, Омархаджиева, 2012).

Климат Чеченской республики континентальный, но, несмотря на относительно небольшую территорию, Чечня характеризуется значительным разнообразием климатических условий. Здесь встречаются все переходные типы климатов, начиная от засушливого климата Терско-Кумской полупустыни и кончая холодным влажным климатом снежных вершин Бокового хребта.

Лето на большей части территории республики – жаркое и продолжительное. Самые высокие температуры наблюдаются на Терско-Кумской низменности. Средняя июльская температура воздуха здесь достигает +25 °С, а в отдельные дни поднимается до +43 °С. При движении к югу, с увеличением высоты средняя июльская температура постепенно понижается. Так, на Чеченской равнине она колеблется в интервалах +22...+24 °С, а в предгорьях на высоте 700 метров снижается до +21...+ 20 °С.

Зима на равнинах и в предгорьях сравнительно мягкая, но неустойчивая, с частыми оттепелями. Число дней с оттепелями здесь достигает 60–65. Атмосферные осадки на территории Чечни распределяются неравномерно. Меньше всего осадков выпадает на Терско-Кумской низменности: 300–400 миллиметров. При движении к югу количество осадков постепенно увеличивается до 800–1000 и более миллиметров.

Территория Чеченской Республики в физико-географическом отношении принадлежит Восточному Кавказу. Как видно из карты-схемы, по изучаемой территории проходит граница между двумя флористическими подцарствами – Бореальным и Древнесредиземноморским, и тремя областями – Циркумбореальной, Сахаро-Гобийской и Макаронезийско-Средиземноморской. (Тайсумов, Омархаджиева, 2012).

При описании распространения грибов по территориям различной протяженности обычно рассматривают видовой состав и взаимоотношения с растениями-хозяевами, и известно, что у большинства ксилотрофов несколько пород-хозяев. Изучение закономерностей в освоении ксилотрофами различных субстратов позволяет лучше понять особенности их географического распространения (Бондарцева и др., 2012).

Биота ксилотрофных макромицетов, по мнению М. А. Сафонов (2003), обладает определенным структурным единством, и ее характеристики закономерно изменяются в пространстве и во времени под влиянием эндогенных и экзогенных, в том числе антропогенных факторов. Ксилотрофы являются удобным объектом для проведения мониторинга ресурсов, так как продолжительное существование их базидиом способствует более полному выявлению видового состава микоценозов (Бейдеман, 1974; Сафонов, 2003).

Материалом для настоящей работы послужили собственные сборы авторов, а также литературные данные (Крапивина, Шхагапсоев, 2009; Тайсумов, Крапивина 2012; Крапивина, Кушалиева, Тайсумов и др., 2013; Кушалиева, 2015). Исследования проводились с мая 2011 г. по май 2015 г., преимущественно маршрутным методом. Для идентификации образцов использовались современные издания российских и зарубежных авторов, определители (Maublanc, 1924–1937; Bresadola, 1927–1933; Lange, 1935–1940; Pilat, Usak, 1952–1959; Moser, 1978, 1983); атласы и иллюстрированные издания (Phillips, 1981; Dahncke, Dahncke, 1984; Hongo, 1985; Comlecuisse, Duhem, 1981, 1995; Michael, Hennig, Kreisel, 1986; Bon, 1987; Nordic Macromycetes, 1992).

При определении ксилотрофных макромицетов грибов была использована система высших базидиальных грибов, опубликованная в книге “Nordic Macromycetes” (1992) и материалы “Index Fungorum” (<http://www.mykoweb.com>).

Всего на исследуемой территории выделяется 8 флористических районов, которые указаны в рисунке 1. В каждом районе имеется специфический флористический и микологический состав, включающий эн-

демичные и реликтовые виды грибов и высших растений, которые не встречаются за пределами указанных районов (рис. 2).

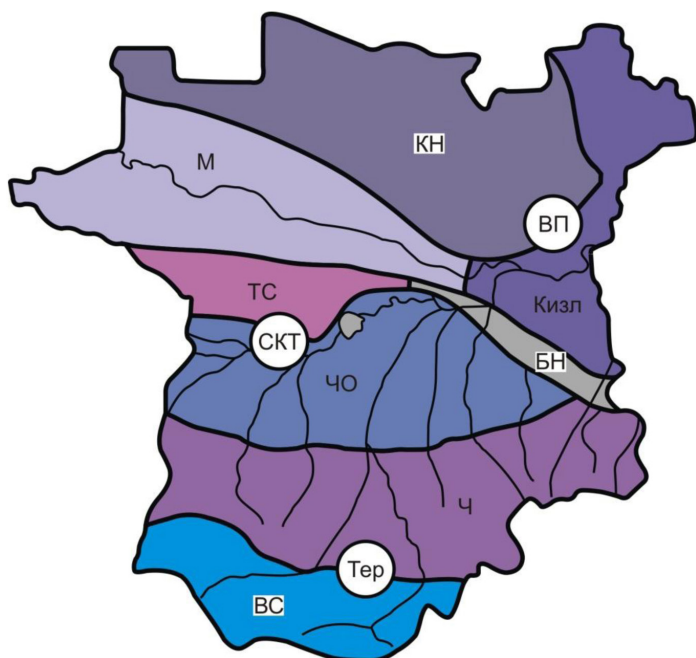


Рис. 1. Карта-схема дендро-флористического районирования Чеченской республики (по: Тайсумов, Омархаджиева, 2012). Условные обозначения районов: Моздокский (М), Кара-Ногайский (КН), Кизлярский (Кизл), Брагуно-Новолакский (БН), Палео-Дагестанский (ПД), Терско-Сунженский (ТС), Чечено-Осетинский (ЧО), Чеченский (Ч), Верхне-Сунженский (ВС); Восточное Предкавказье (ВП), Среднекумско-Терский (СКТ), Терский (Тер).

Моздокский район (М). Насчитывает 46 видов грибов, которые обитают на следующих древесных видах растения: *Salix caspica* Pall., *S. triandra* L., *S. alba* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Populus alba* L., *Populus nigra* L., *Ulmus minor* Mill, *U. tuberosus* Moench. и др. Специфическим является *Salix acutifolia* Wild. Микобиота ксилотрофов представлена 70 видами.

Кара-Ногайский район (КН). Насчитывает 69 видов, например, *Populus sosnovskyi*, *Salix cinerea* L., *S. caprea* L. Специфическими являются 7 видов: *Populus sosnovskyi*, *Astragalus lehmannianus*, *A. brachylobus*, *A. varius*, *A. karakugensis*, *Solanum persicum*, *Asperula graveolens*. Микобиота представлена 26 видами.

Кизлярский район (Кизл) также насчитывает 68 видов. *Populus alba*, *Salix caspica*, *S. triandra*, *S. fragilis* L., из которых только в этом районе встречаются 5: *Alhagi pseudoalhagi*, *Nitraria schoberi*, *Tamarix meyeri*, *T. laxa*, *T. hohenackeri*. Микобиота представлена 19 видами.

Брагуно-Новолакский район (БН). Дендрофлора этого района представлена 76 ви-

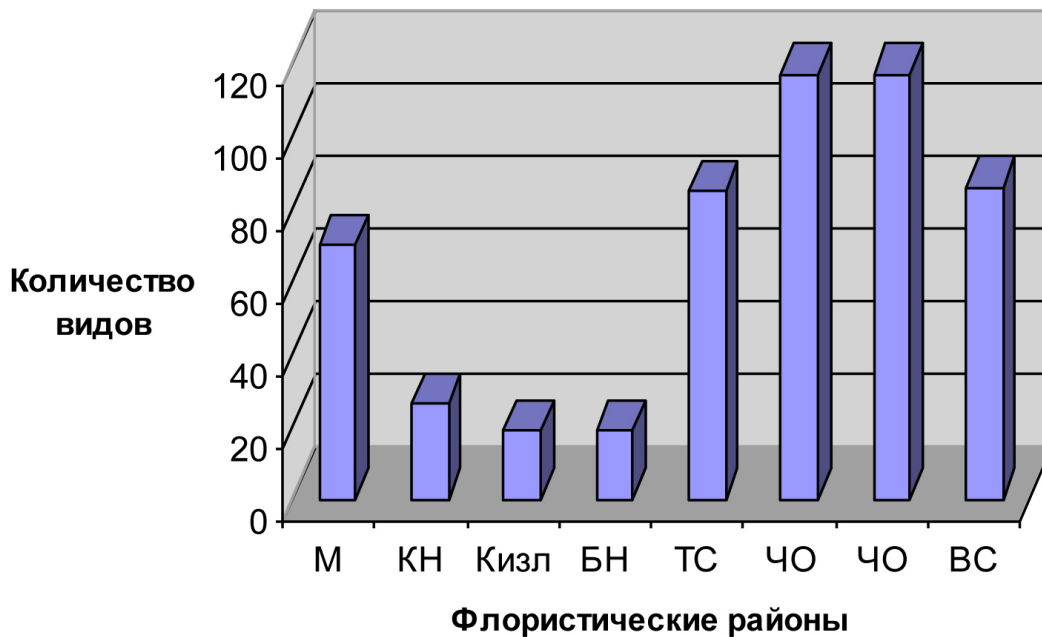


Рис. 2. Количество видов ксилотрофных макромицетов по флористическим районам Чеченской республики.

дами. *Quercus rubur* L., *Q. petraea* L. ex Liebl., *Salix wilhelmsiana* Goerz., *S. alba*, *S. caspica*, *S. caprea*, *Ulmus minor*, *U. tuberosus*, *U. glabra* Huds и др., из которых специфичными являются 7: *Capparis herbacea*, *Rosa elasmocantha*, *Caragana mollis*, *Astracantha caucasica*, *Rhus coriaria*, *Hedera pastuchovii*, *Fraxinus parviflora*. Микобиота представлена 19 видами.

Терско-Сунженский район (ТС) насчитывает 45 видов и специфических видов нет. Микобиота представлена 85 видами.

Чечено-Осетинский район (ЧО) включает 68 видов деревьев и кустарников *Salix triandra* L., *S. alba* L., *S. fragilis* L., *Alnus barbety* С.А. Мей., *Ulmus glabra* Huds, *Betula pubescens* Ehrh., из которых только в этом районе встречаются 3: *Betula pubescens*, *Viscum album* и *Rosa jundzillii*. Микобиота представлена 117 видами.

Чеченский район (Ч) насчитывает 111 видов *Salix aegyptiaca* L., *Celetis caucasica* Willd., из которых только в этом районе встречаются 14; *Taxus baccata*, *Pinus sosnowskyi*, *Salix aegyptiaca*, *Ostrya carpinifolia*, *Quercus dalechampii*, *Ribes orientale*, *Grossularia reclinata*, *Sorbus torminalis*, *Rubus candicans*, *Euonymus latifolia*, *Acer laetum*, *Tilia platyphyllos*, *Vaccinium arctostaphylos*, *Asperula alpina*. Микобиота представлена 117 видами.

Верхнее-Сунженский район (ВС) наиболее богат видами дендрофлоры – 132, из которых специфическими являются 37, такие как *Salix arbuscula*, *S. pontosericea*, *S. hastate*, *S. excelsa*, *S. pentandroides*, *S. kazbekensis*, *Quercus iberica*. Микобиота представлена 86 видами (табл.).

Таблица

Распределение видов биоты биоты ксилотрофных макромицетов по флористическим районам Чеченской Республики

Таксоны	Флористические районы						
	М	КН	БН	ТС	ЧО	Ч	ВС
Leotiomycetes							
Leotiales							
Bulgariaceae							
<i>Bulgaria inquinans</i> (Pers.: Fr.) Fr.				+	+	+	+
<i>Daldinia concentrica</i> (Bolton) Ces. & De Not.				+	+	+	+
Geoglossomycetes							
Geoglossales							
Geoglossaceae							
<i>Geoglossum histrium</i> (Pers.) Comm				+	+	+	+

Xylariaceae							
<i>Xylaria hupoxydon</i> (L.: Fr.) Greville				+	+	+	+
<i>X. polymorfa</i> (Pers.: Fr.) Greville				+	+	+	+
Cudoniaceae							
<i>Cudonia circinans</i> (Pers.) Fr.	+	–	–	+	+	+	+
Peizizomycetes Peziziales Pezizaceae							
<i>Aleuria auranta</i> (Pers.: Fr.) Fuckel.				+	+	+	+
<i>Peziza badia</i> Pers.	+			+	+	+	+
<i>P. vesiculosa</i> Bull.				+	+	+	+
Sarcocyphaceae							
<i>Sarcocypha coccinea</i>	+	+	+	+	+	+	+
Basidiomycetes Agaricales Agaricaceae							
<i>Lycoperdon bovista</i> Pers.	+	+	+				
<i>L. excipuliformes</i> (Scop: Pers.) Perde				+	+	+	+
<i>L. echinatum</i> Pers				+	+	+	+
<i>L. perlatum</i> Pers.: Pers.	+			+	+	+	+
<i>L. pyriforme</i> Sch.: Pers.	+			+	+	+	+
<i>L. pusillum</i> Pers.				+	+	+	+
<i>L. umbrinum</i> Pers.: Pers.				+	+	+	+
Coprinaceae							
<i>Coprinus atramentarius</i> (Bull.: Fr.) Fr.	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. comatus</i> (O.F. Müll.) Pers.	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. cinereus</i> (Sch.: Fr.) S.F. Gray	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. extinctorus</i> (St. Amans) Fr.	+	+	+				
<i>C. disseminatus</i> Fr.: S.F. Grey	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. micitilis</i> (Fr.) Fr.	+	+	+				
<i>C. plicatus</i> (Curt: Fr)Fr				+	+	+	+
<i>Panaeolus campanulatus</i> var. <i>campanulatus</i> (L.) Quéf.	+	+	+				
<i>Psathyrella candolleana</i> (Fr.: Fr.) Maire	+			+	+	+	+
Entolomataceae							
<i>Rhodophyllus abortivus</i> (Berk.: Curt.) Sing.	+						+
<i>Rh. sericus</i> (Merat.) Quel.	+						+
Hygrophoropsidaceae							
<i>Clitocybe aurantiaca</i> (Wulfen) Stud.-Steinh.				+	+	+	+
Marasmiaceae							
<i>Collybia dryophila</i> (Bull.) P. Kumm.	+			+	+	+	+
<i>Flammulina velutipes</i> (Curt.: Fr.)Karsten	+	+	+	+	+	+	+
<i>Laccaria amethystina</i> (Huds.) Cooke				+	+	+	+
<i>L. laccata</i> (Scop.: Fr.) Cooke				+	+	+	+
<i>Lepista nuda</i> (Bull.: Fr.) Cooke	+			+	+	+	+
<i>L. personata</i> (Fr.: Fr.) Cooke	+	+	+	+	+	+	+
<i>Leophyllum connatum</i> (Schum.: Fr.) Sing.	+			+	+	+	+
<i>Marasmius alliaceus</i> (Jacq.) Fr.				+	+	+	+
<i>M. epiphyllus</i> (Pers.) Fr.	+			+	+	+	+
<i>M. scorodonius</i> (Fr.) Fr.				+	+	+	+
<i>M. oreades</i> (Bolton) Fr.	+	+	+		+	+	+
<i>M. rotula</i> (Scop.) Fr.	+			+	+	+	+
<i>M. ramealis</i> (Bull.) Fr.				+	+	+	+
<i>Micromphale foetidum</i> (Sowerby) Singer				+	+	+	+
Mycenaceae							
<i>Mycena crocate</i> (Schrad.: Fr.) Kumm.				+	+	+	+

<i>M. epipterygia</i> var. <i>epipterygia</i> (Scop.) Gray				+	+	+	+
<i>M. epipterygia</i> (Scop.: Fr.) S.F. Gray var. <i>lignicola</i> A.H. Sm.				+	+	+	+
<i>M. galericulata</i> (Scop.: Fr.) SF Gray				+	+	+	+
<i>M. haematopus</i> (Pers.: Fr) Kumm.				+	+	+	+
<i>M. polygramma</i> (Bull.) Gray	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. pura</i> (Pers.) P. Kumm.				+	+	+	+
<i>M. flavipes</i> Quél.				+	+	+	+
<i>M. rosella</i> (Fr.) P. Kumm.				+	+	+	+
<i>M. vicosa</i> (Secr.) Maire.				+	+	+	+
<i>M. vulgaris</i> (Pers.) P. Kumm.	+					+	+
Pluteaceae							
<i>Puteus cervinus</i> (Sch.: Fr.) Kumm.	+	+		+	+	+	+
<i>P. fayodii</i> Damblon				+	+	+	+
<i>P. olivaceus</i> Orton.				+	+	+	+
<i>P. umbrosus</i> (Pers.) P. Kumm.				+	+	+	+
<i>Volvariella bombycina</i> (Schaeff.: Fr.) Sing.	+	+	+	+	+	+	+
Strophariaceae							
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Huds.: Fr.) Kumm.				+	+	+	+
<i>H. sublateritium</i> (Fr.) Quel				+	+	+	+
<i>Kuehneromyces mutabilis</i> (Schaeff.) Singer	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pholiota aurivellus</i> (Batsh.: Fr) Kumm.				+	+	+	+
<i>Ph. mutabilis</i> Quel.	+			+	+	+	+
<i>Ph. squarrosa</i> (Pers.: Fr.) Kumm.	+				+	+	+
<i>Stropharia aeruginosa</i> (Curtis) Quél.					+	+	+
<i>St. merdaria</i> (Fr.) Quél.					+	+	
Physalacriaceae							
<i>Armillaria borealis</i> Marxm. & Korhonen	+			+	+	+	+
<i>A. gallica</i> Merxm.: Romagn.				+	+	+	+
<i>A. mellea</i> (Vahl) P. Kumm.				+	+	+	+
<i>A. tabescens</i> (Scop.) Emel				+	+	+	+
<i>Oudemansiella mucida</i> (Schrad.) Höhn.				+	+	+	
<i>O. prunulus</i> (Fr.) Kumm.				+	+	+	
<i>O. plathyphylla</i> (Pers.: Fr.)				+	+	+	
<i>O. radicata</i> (Relhan) Singer				+	+	+	
Tricholomatales Tricholomataceae							
<i>Tricholomopsis rutilans</i> (Schaeff.) Singer				+	+	+	+
<i>Tricholoma album</i> (Schff.: Fr.) Quel.				+	+	+	+
<i>T. portentosum</i> (Fr.: Fr.) Quel.				+	+	+	+
Boletales Paxillaceae							
<i>Paxillus involutus</i> (Batsch.: Fr.) Fr.	+			+	+	+	+
Sclerodermataceae							
<i>Scleroderma aurantium</i> Pers.					+	+	+
Gomphales Gomphaceae							
<i>Ramariopsis pulchella</i> (Bond) Corner				+	+	+	
Auriculariales Auriculariaceae							
<i>Auricula auricula-judae</i> (Bull: Fr) Wettstein					+	+	
<i>Auricularia. mesenterica</i> (Dick: Fr.)Pers.	+				+	+	
Exidiaceae							
<i>Exidia glandulosa</i> (Bull.) Fr.	+				+	+	
<i>Tremelleadon gelatinosum</i> Fr.	+						+

Albatrellaceae							
<i>Albatrellus ovinus</i> (Schaeff.) Kotl. et Pouzar.						+	+
Crepidotaceae							
<i>Crepidotus applanatus</i> (Fr.) Kumm.	+					+	+
<i>C. mollis</i> (Schaeff.:Fr.) Staude	+			+	+	+	
Fistulinales Fistulinaceae							
<i>Fistulina hepatica</i> (Schaeff.) With.	+			+	+	+	
Ganodermatales Ganodermataceae							
<i>Ganoderma lipsiense</i> (Batsch) G.F. Atk.	+	+	+	+	+	+	+
<i>G. lucidum</i> (Curtis) P. Karst.	+				+	+	
<i>G. pfeifferi</i> Bres.					+	+	+
Hericiales Clavicornaceae							
<i>Clavicornia pyxidata</i> (Pers.) Doty				+	+	+	
Hericiaceae							
<i>Hericum coralloides</i> (Fr.) Pers.	+			+	+		
Hymenochaetales Hymenochaetaceae							
<i>Inonotus hispidus</i> (Bull.) P. Karst.	+				+	+	
<i>Hymenochaeta rubiginosa</i> Schr.					+	+	
<i>Onnia tomentosa</i> (Fr.) P. Karst.	+						+
<i>Porodalea conchata</i> (Pers.: Fr.) Fiasson: Niemela				+	+		
Phellinaceae							
<i>Phellinus igniarius</i> (L.: Fr.) Quel.		+			+		
Sparassidaceae							
<i>Sparassis crispa</i> (Jacq.) Fr.						+	
Poriales Auriscalpiaceae							
<i>Lentinellus castoreus</i> (Fr.) Kühner & Maire.				+	+	+	+
<i>Lentinus vulpinus</i> (Sowerby) Fr.	+				+	+	
<i>L. suavissimus</i> Fr.				+	+		
Fomitopsidaceae							
<i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.) P. Karst.						+	
<i>Pycnoporus cinnabarius</i> (Jacq.: Fr.) Karst.				+	+	+	
Bjerkanderaceae							
<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	+			+	+	+	+
<i>Ischnoderma resinosum</i> (Schrad.: Fr.) P. Karst	+				+		
Meripilaceae							
<i>Grifola frondosa</i> (Dicks.) Gray					+	+	+
<i>G. gigantea</i> (Fr.) Pil.					+	+	+
Pleurotaceae							
<i>Pleurotus cornucopiae</i> (Paulet) Rolland					+	+	
<i>P. pulmonaris</i> (Fr.: Fr.) Quel.					+	+	
<i>P. salignus</i> sensu Masee	+			+	+		+
<i>P. dryinus</i> (Pers.: Fr.) Kumm.						+	+
<i>P. osteratus</i> (Jacq.: Fr.) Kumm.				+	+	+	
Fomitaceae							
<i>Fomes fomentarius</i> (Fr.) Fr.	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. inginari</i> Fr.	+				+	+	
Fomitopsidaceae							
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.: Fr.) Karst.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lenzites warnieri</i> Durieu & Mont.	+			+	+		

Fomitopsidales							
Phaeolaceae							
<i>Leatiporus sulphureus</i> (Fr.: Bond.) Sing.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Panus conchatus</i> Fr.	+			+	+	+	
<i>P. tigrinus</i> (Bull.: Fr.) Sing.					+		
<i>Phyllostopsis nidilans</i> (Pers: Fr) Singer						+	
Polyporaceae							
<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.) Murrill					+		
<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt.				+	+		
<i>Daedalea quercina</i> Fr.				+	+		
<i>Polyporus agariceus</i> Berk.				+	+		
<i>P. squamosus</i> (Huds.: Fr.) Fr.	+			+	+	+	
<i>P. brumalis</i> (Pers.: Fr.) Fr.	+			+	+	+	+
<i>P. badius</i> (Pers.) Schw.				+	+		
<i>P. melanopus</i> (Pers.) Fr.				+	+		
<i>P. varius</i> (Pers.) Fr. var. <i>nummularis</i> (Bull.) Fr.				+	+	+	
<i>P. zonatus</i> Velen.	+			+	+	+	
<i>Spongipellis spumeus</i> (Sowerby: Fr.) Pat				+	+	+	
<i>Trametes cervina</i> (Fr.) Fr.	+			+	+	+	
<i>T. hirsuta</i> (Wulfen : Fr.) Pilat.	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. gibbosa</i> (Pers.) Fr.				+	+	+	
<i>T. pubescens</i> (Schumach.: Fr.) Pilat					+	+	
<i>T. suaveleus</i> (L.: Fr.) Fr.	+					+	+
<i>T. versicolor</i> (L.: Fr.) Pil.	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. velutina</i> (Pers.) G. Cunn.					+	+	
<i>Trichaptum. pergamenum</i> (Fr.) Fr.	+				+	+	
<i>T. subchartaceum</i> (Murr.)				+	+	+	
Phanerochaetales							
Rigidoporaceae							
<i>Climacodoni septentionatis</i> Fr.	+			+	+		
<i>Oxyporus populinus</i> (Fr.) Donk.	+			+	+		
<i>O. phellodendri</i> Bondartsev et Lj.				+	+	+	
Schizophyllales							
Schizophyllaceae							
<i>Schizophyllum commune</i> Fr.	+	+	+	+	+	+	+
Stereales							
Meruliaceae							
<i>Chondrosterium purpureum</i> (Pers.: Fr.) Pouzar	+	+		+		+	+
<i>Merulius serpens</i> Tode				+	+	+	
Steccherinaceae							
<i>Irpex foliaco-dentalis</i> Nicol				+	+	+	
<i>I. lacteus</i> Fr.	+					+	
Peniophoraceae							
<i>Sterium hirsutum</i> (Willd.: Fr.) SF Gray	+				+	+	
<i>S. subtomentos</i> Pouzar.	+					+	
<i>S. rugosum</i> Pers	+	+	+	+	+	+	+
Thelephoraceae							
<i>Sarcodon inbricatum</i> (L.: Fr.) Karst.						+	
Hymenomycetes							
Tremellomycetidae							
Tremellales							
Tremellaceae							
<i>Tremellea mesemterica</i> Retz.						+	
<i>T. foliacea</i> Pers.: Fr.					+	+	

Общими для всех флористических районов являются 17 видов макромицетов ксилотрофов: *Sarcoscypha coccinea* Fr., *Coprinus atramentarius* (Bull.: Fr.) Fr., *C. comatus* (O.F. Müll.) Pers., *C. cinereus* (Sch.: Fr.) S.F. Gray, *C. disseminatus* Fr.: S.F. Gray, *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Karsten, *Lepista personata* (Fr.: Fr.) Cooke, *Mycena polygramma* (Bull.) Gray, *Volvariella bombycina* (Schaeff.: Fr.) Sing., *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.) Singer, *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk., *Fomes fomentarius* (Fr.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst., *Leatiporus sulphureus* (Fr.: Bond.) Sing., *Trametes hirsuta* (Wulfen: Fr.) Pilat., *T. versicolor* (L.: Fr.) Pil., *Schizophyllum commune* Fr., *Sterium rugosum* Pers.

ЛИТЕРАТУРА

- Бейдеман И. Н.** Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974. – 155 с.
- Бондарцева М. А., Волобуев С. В., Коткова В. М.** Экологический аспект в географическом распространении афиллофоридных грибов // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием (Екатеринбург, 28 мая – 1 июня 2012 г.). – Екатеринбург: Гощицкий, 2012. – С. 260–261.
- Крапивина Е. А., Шхагапсоев С. Х.** Приуроченность биоты макромицетов к основным лесным формациям западной части Центрального Кавказа // Хвойные бореальной зоны, 2009. – Т. XXVI, № 1. – С. 94–97.
- Крапивина Е. А., Габеева З. П., Кушалиева Дж. А., Шхагапсоев С. Х., Николаев И. А., Тайсумов М. А.** Лингнитический ферментативный комплекс дереворазрушающих грибов Центрального Кавказа // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран: Материалы всерос. науч. конф. – Владикавказ; Изд-во Сев.-Осет. гос. ун-та, 2013. – 352 с.
- Кушалиева Дж.** Экологическое распространение биоты ксилотрофных макромицетов в предгорных лесах Чеченской Республики // Современная микология в России: Материалы III Международного микологического форума (Москва, 14–15 апреля 2015 г.). – М.: Нац. Акад. микологии, 2015. – Т. 4. – С. 219–220.
- Сафонов М. А.** Структура сообществ ксилотрофных грибов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 269 с.
- Тайсумов М. А., Омархаджиева Ф. С.** Анализ флоры Чеченской республики. – Грозный: АН ЧР, 2012. – 320 с.
- Тайсумов М. А., Крапивина Е. А., Умаров М. У., Астамирова М. А.** Конспект биоты макромицетов Чеченской Республики // Вестник Академии наук Чеченской Республики, 2012. – № 1(16) – С. 31–36.
- Coirtecuisse R., Duhem D.** Mushrooms and toadstools of Britain and Europe. – Harper Collins Publishers, 1995. – 480 p.
- Dahncke R. M., Dahncke S. M.** 700 Pilze in Farbfotos. – Stuttgart, 1984. – 686 s.
- Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton B. C., Pegler D. N.** Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 8th ed. – CAB International, 1995. – 616 p.
- Imazeki R., Hongo T.** Colored illustrations of Mushrooms of Japan. Vol. II. – Tsurimi: Hoikusha Publ. Co., 1989 (2nd printing 1995). – 315 p.
- Index Fungorum. URL: www.indexfungorum.org.
- Kirk P. M., Ansell A. E.** Authors of Fungal Names. – IMI, CAB International, 1992. – 95 p.
- Korhonen K.** *Armillaria* since Elias Fries // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups. XXX: 3. – P. 153–161.
- Kuhner R., Romagnesi H.** Flore analytique des champignons superieus (Agarics, Bolets, Chanterelles). – Paris, 1953. – 556 p.
- Lange J. E.** Flora Agaricina Danica. – Copengagen, 1938. – Vol 3. – 96 p., tab. 81–120; 1939. – Vol. 4. – 119 p., tab. 121–160; 1940. – Vol. 5. – 106 p., tab. 161–200.
- Moser M.** Die RShrling und Blatterpilze. 5 Aufl. Kleine Kryptogamenflora, IIb/2. – Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verl., 1983. – 533 s.
- Nordic Macromycetes / Eds. Hansen L., Knudsen H. Vol. 2. – Copenhagen: Nordsvamp., 1992. – 474 p.
- Orton P. D.** Pluteaceae: Pluteus & Volvanella // British Fimgus Flora. Agarics and Boleti. Vol. 4. – Edinburg. 1986. – 100 p.
- Orton P. D., Watling R.** Coprinaceae. Part 1: Coprinus // British fungus Flora Agarics and Boleti. – Edinburg, 1979. – 149 p.
- Phillips R.** Mushrooms and other fimgi of Great Britain & Europe. – London: Macmillan Reference, 1994. – 288 p.
- Pilat A., Usak O.** Nase Houby. – Praga: Brazda, 1952. – 336 p.
- Pilat A., Usak O.** Nase Houby. II. – Praga: Nacladatelstvi ceskoslovenske akademie ved., 1959. – 348 p.

УДК 550.4:23.054(470.311+470.318)

Экобиогеохимические исследования моренных ландшафтов Eco Biogeochemical studies of moraine landscapes

М. А. Хрусталева

M. A. Khrustaleva

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва. E-mail: mrnhr@rambler.ru

Реферат. Биогеохимические исследования по изучению миграции и аккумуляции химических элементов в ландшафтах имеют важное научное значение и актуальны при выявлении источников загрязнения. Аналитические данные по химическому составу компонентов ландшафтов необходимо учитывать при оценке экологического состояния окружающей среды с целью повышения биопродуктивности растительных сообществ, снижения токсичности элементов и улучшения состояния здоровья людей. 2017 г. Указом президента В. В. Путина объявлен Годом экологии.

Summary. Biogeochemical researches on study of migration and accumulation of chemical elements in the landscapes are of great scientific value and relevant in identifying sources of pollution. Analytical data on the chemical composition of landscape components should be considered when evaluating the ecological state of the environment to improve the bio-productivity of plant communities, reducing the toxicity of the elements and improve human health. President Vladimir Putin declared the 2017 Year of Ecology.

Введение

Изучение экобиогеохимических особенностей компонентов ландшафтов весьма актуально в XXI веке в связи с бурным развитием научно-технического прогресса. Большую роль в развитии экобиогеохимии, как приоритетной науки, оказало учение В. И. Вернадского (150-летие со дня рождения ученого отмечало все прогрессивное человечество 22 января 2013 г.) о составе живого вещества, его роли в миграции, трансформации, аккумуляции химических элементов в биосфере, которое он изложил в книге «Проблемы биогеохимии» (Вернадский, 1934). Здесь соединено учение о биосфере и геологической деятельности живых веществ в совокупности животных и растительных организмов, являющихся важным геологическим фактором планеты Земля. Биогеохимия, аналогично геохимии, «может изучаться в трех аспектах: во-первых, с биологической стороны её значения среды жизни, во-вторых, с геологической стороны – её значения для познания явлений жизни, т. е. прежде всего биосферы, и в-третьих, в связи с её прикладным значением, которое может быть научно сведено к биогеохимической роли человечества» (Вернадский, 1934, с. 8).

Теория биосферы – актуальная естественно-научная предпосылка для создания основ экологии человека. В. И. Вернадский: создатель теории экологии человека (Хрусталева, 2013а). Теория развития биосферы является стратегией и тактикой науки по проблемам экологии человека в различных аспектах.

Известно, что взаимодействие человеческого общества с окружающей его средой обуславливает устойчивое безопасное состояние в период активного развития научно-технического прогресса, способствуя улучшению экологической обстановки.

Президент страны В. В. Путин подписал Указ, в котором 2017 г. объявлен Годом экологии.

Такое решение было принято с целью привлечения внимания общества к вопросам экологического развития Российской Федерации, сохранения биологического разнообразия и обеспечения экологической безопасности. Подготовка к Году экологии уже началась.

Материалы и методы

Экобиогеохимические экспедиционные и стационарные мониторинговые исследования компонентов моренных ландшафтов проводились в пределах Смоленско-Московской возвышенности, расположенной в подзоне хвойно-широколиственных лесов с зональными дерново-подзолистыми почвами. Для решения актуальных экогеохимических проблем применялся современный ландшафтно-геохимический метод исследования (Хрусталева, 2003, 2015а), когда профили с расположенными на них опытными площадками закладывали в направлении потока вещества – от автономных позиций к подчиненным. Величину надземной фитомассы травянистых растений определяли методом заложения пробных площадок, размером в 1 м²

каждая, на которых брали укосы в трехкратной повторности. Для определения биопродуктивности укосы взвешивали на аналитических весах с точностью до второго знака после запятой в сыром виде, а затем сушили их в лабораторных условиях до воздушно-сухого состояния и снова взвешивали. Зольность растений определяли путем их сжигания в муфеле в корундовых тиглях при постепенном повышении температуры до 450 °С. Содержание макроэлементов определялось методом мокрого озоления, а микроэлементов – методом спектрального анализа (Хрусталева, 2003).

Развитие, функционирование компонентов ландшафтов обусловлено воздействием как природных, так и антропогенных факторов. Следует отметить, что роль последних очень велика, и они способны изменить как направленность потоков вещества, так и их латеральные и радиальные связи, проходящие через атмосферу, поверхностный сток, почвы, биогенную миграцию химических элементов. Комплексное ландшафтно-геохимическое изучение проводилось в шести видах современных ландшафтов: лесные, луговые гидроморфные, антропогенные, трансаквальные и аквальные с выявлением источников загрязнения.

Лесные, ландшафты занимают преимущественно автономные водораздельные позиции волнистых и холмистых моренных равнин занятых елово-широколиственными, еловыми, мелколиственными лесами на дерново-средне- и дерново-сильнопodzolistых почвах. Биопродуктивность надземной фитомассы в них составляла 2–4 ц/га, а на полях 19 ц/га в воздушно-сухом весе (Хрусталева, 2014а, 2015а). Луговые ландшафты приурочены к автономным и транзитным позициям равнин с естественной растительностью. Почвы их дерново-слабо- и дерново-среднеpodzolistые (Хрусталева, 2015а, в). Гидроморфные ландшафты занимают подчиненное положение в рельефе и приурочены к местности речных долин, как к поймам, так и расположены за их пределами, где представлены лощинами, западинами, влажными логами (Хрусталева, 2014б). Антропогенные ландшафты занимают выровненные и слабонаклонные поверхности моренных, моренно-водноледниковых равнин и заняты посевами зерновых, бобовых и овощных культур. Биопродуктивность надземной фитомассы в них в воздушно-сухом виде составляла 50,1 ц/га (табл.).

Таблица

Динамика продуктивности надземной фитомассы в ландшафтах Московской и Калужской областей в сыром и воздушно-сухом весе (ц/га)

Ландшафты	Калужская область		Московская область	
	Сырая	Воздушно-сухая	Сырая	Воздушно-сухая
Антропогенные	15,5–76,2	3, 1–41,3	50, 9–105,0	11,6–50,1
Луговые	24,1–76,9	14,0–29,6	41,1–104,8	16,1–50,1
Лесные				
Лиственный лес	32,0–94,3	6,2–20,6	12,9–60,7	6,2–18,5
Смешанный лес	0,9–21,8	0,3–6,7	4,1–40,4	1,0–5,2
Гидроморфные				
Высокая пойма	31,4–85,2	11,2–37,2	43,2–165,8	14,1–28,5
Низкая пойма	–	–	55,0–101,0	16,6–50,3

Обсуждение

Велика роль в биологическом круговороте продукционных (создание органического вещества) и деструкционных (разложение его) процессов. Продукционные процессы в антропогенных ландшафтах происходят в период вегетации основной культуры, а в луговых и гидроморфных – непрерывно в течение всего вегетационного периода. Именно продукционные и деструкционные процессы способствуют одновременному развитию растений в антропогенных ландшафтах и разновременному – в луговых. Продуктивность укосов антропогенных и гидроморфных ландшафтов высока (до 50,1–50,3 ц/га в воздушно-сухом весе) (Хрусталева, 2015а, б) (табл.).

Воздушно-сухой вес фитомассы травостоев луговых ландшафтов, занятых посевами многолетних трав, превосходит в 1,5–2,0 раза таковой естественных, а однолетних трав в пересчете на зеленую массу – в

1,2–2,6 раза. Запасы зольных элементов в надземной биомассе культурных растений в 1,1–1,5 раза меньше по сравнению с продукцией луговых. Это происходит за счет уменьшения массы корней культурных растений в противоположность таковым луговых травостоев. Для антропогенных ландшафтов характерен искусственный отбор культурных растений, направленный на повышение урожайности и устойчивости, в противоположность естественному отбору в луговых и гидроморфных.

Запасы элементов по сезонам в укосах луговых ландшафтов колебались от 27,07 у азота до 33,4 кг\га – у кремния (Хрусталева, 2015а). Зольность луговых растений в 3–4 раза превышала таковую в злаках антропогенных ландшафтов. Различия в зольности укосов пшеницы и ячменя составляли 1,0–1,5, а пшеницы и ржи – 1,6–1,9 раза. Минимальная зольность выявлена в укосах фитомассы зерновых культур. Зольность травостоев лесных ландшафтов варьировала в пределах от 8,4 до 14,4, а опада от 5,2 до 11,1 % (Хрусталева, 2014а, 2015а).

Концентрация химических элементов в растениях зависит не только от величины биомассы, но и от интенсивности поглощения их растениями, особенностей структуры и функционирования фитоценоза, потребности растений в элементах питания и экологических условий.

Рассмотрим миграцию и аккумуляцию химических элементов, которые накапливают растения в процессе своего роста и развития.

Следует отметить важную роль в жизни растений, таких биоэлементов, как: азот, фосфор, калий, сера, магний, марганец, кальций и др. Азота и фосфора больше накапливает фитомасса надземной части растений по сравнению с послеуборочными остатками. Много азота (2,4 г\100 г сухого вещества) аккумулирует зерно пшеницы, поставщиком которого служат зерновые культуры, концентрирующие до 40 % белков. Растения антропогенных ландшафтов аккумулируют в зерне азот, фосфор, калий в величинах, превышающих в 1,5–2,5 раза таковые в стеблях и листьях. С зерном пшеницы выносятся больше азота, фосфора, калия, чем с соломой.

Зерно ячменя аккумулирует N, P, S, Cu, Co, а стебли – Si, K, Ca, Mg, Mn. Под влиянием серы увеличивается белковость зерна ячменя, причем больше белка накапливается в зерне в засушливые годы. Осадки ухудшают обстановку для накопления белка в зерне, что связано с неблагоприятными условиями для нитрификации и аккумуляции азота в почве (Хрусталева, 2015б). В сезонном аспекте максимальные величины (31,73 кг\га) азота выявлены осенью – в сентябре в травостоях луговых ландшафтов при минимуме (6,08 кг\га) в антропогенных – в июне (Хрусталева, 2015 а). К растениям нитрофилам относятся: пырей ползучий, крапива, иван-чай, купырь, борщевик и многие сорняки: лебеда, крестовник, пикульник (Шенников, 1950). Из многолетних длиннокорневищных (до 1,5–2,0 м) злаков (костер безостый) может усваивать нитраты из глубоких почвенных горизонтов, предотвращая загрязнение грунтовых вод. Много Si, K, N, S, Mg, Na обнаружено в продукции надземной фитомассы луговых ландшафтов, а N, K, P, S, Mg, Ca, Fe – в укосах антропогенных. Заметим, что кальцием обогащены бобовые.

В укосах отавы выявлено повышение концентрации кремния в 3–4 раза по сравнению с июнем, а калия – в 3–7 раз. Следует отметить, что наблюдается тенденция к увеличению содержания химических элементов в растениях осенью.

При участии *фосфора* осуществляются обменные процессы. В семенах бобовых его содержится больше, нежели в зерне пшеницы, ржи, кукурузы. Злаки много поглощают фосфора в период вегетационного роста и налива зерна. И поэтому максимум фосфора, по данным зольного анализа автора, выявлен в зерне ржи, пшеницы, а минимум (2 кг\га) – в их соломе. Малое содержание фосфора в соломе послеуборочных остатков зерновых культур указывает на то, что его немного возвращается в почвы антропогенных ландшафтов.

Важная роль в питании растений принадлежит *калию*. Он принимает активное участие в регуляции осмотических процессов. Его накапливают картофель, свекла. Калия больше выносятся с урожаем зерна ржи, ячменя, овса по сравнению с тем количеством, которое возвращается в почву с соломой. Необходимо отметить, что вынос калия, наряду с азотом и фосфором, обусловлен его аккумуляцией в зерне. Для калия характерен азотно-калиевый тип химизма. Максимальные (16,65 кг\га) концентрации калия выявлены в укосах разнотравных ассоциаций лесных ландшафтов с господством кислицы обыкновенной, папоротника-кочедыжника мужского – в июле. Много калия в фитомассе гидроморфных ландшафтов, индивидуально, его концентрируют: лютик едкий (2,32 %), горец шершавом (2,30 %), таволга вязолистная (1,50 %), что обусловлено физико-географическими условиями среды и активностью биологического поглощения (Хрусталева, 2015а).

Следует отметить важную роль *серы* в жизни растений. Сера входит в состав аминокислот, определяющих питательную ценность сельскохозяйственных культур. Сера активно функционирует в окислительно-восстановительных процессах растений, повышает величины хлорофилла в листьях и активизирует процесс фотосинтез. Она также входит в состав белков и активно поглощается растениями. Много серы аккумулирует зерно пшеницы и клевер. В значительных величинах ее обнаружено в золе укосов луговых ландшафтов в июне.

Магний входит в состав хлорофилла растений. Он потребляется ими в течение всего вегетационного периода до фазы старения. Магнием обогащена ботва картофеля. Его больше, по сравнению с кальцием, содержится в зерне злаков. Относительное накопление магния (до 3,10 мг/кг) выявлено в укосах разнотравно-злаковых ассоциаций луговых ландшафтов – в июне и гидроморфных (до 3,30 мг/кг) – в июле.

Растения также аккумулируют *марганец*, который относится к элементам слабого и очень слабого захвата. Он поглощается растениями из почв в условиях кислой (при pH = 4,5–5,5) среды и по мере отмирания вновь возвращается в почву. Марганец больше (в 1–2 раза) потребляет разнотравье, чем злаки. Наблюдается тенденция увеличения содержания марганца от весны к осени и от автономных позиций к подчиненным. Заметные количества марганца выявлены в укосах травостоев лесных ландшафтов в осенний период.

Максимум фосфора, *кальция* выявлен в укосах луговых ландшафтов в сентябре, а магния – в июне (Хрусталева, 2015а, в). Кремнием обогащены укосы злаковых травостоев гидроморфных ландшафтов также в сентябре. (Хрусталева, 2014б). Следует отметить тот момент, что в гидроморфных ландшафтах с преобладанием злаков в больших количествах накапливаются кремний, калий, фосфор, сера, а с господством разнотравья – калий, кальций, кремний, фосфор.

С увеличением возраста растений содержание азота, кальция, калия, фосфора, марганца уменьшается в связи с процессами реутилизации и выщелачивания элементов из ландшафтов по сравнению с тем количеством, которое было поглощено растениями за период своего роста и развития.

Особенностью биологического круговорота в антропогенных ландшафтах является то, что значительная часть (N, P, K) элементов выносятся с урожаем и это количество превышает их возврат от разложения пожнивно-корневых остатков. Частичное возмещение отчужденных элементов может компенсировать внесение на поля удобрений, а также правильное применение севооборотов, сопровождающееся регулярным контролем агрохимических показателей. Вынос элементов из луговых ландшафтов происходит в результате сенокошения, пастбы скота. Значительная часть вовлеченных в биологический круговорот элементов при соблюдении правил агротехники может вновь возвращается в почву. Особенность биологического круговорота в антропогенных ландшафтах заключается в том, что значительная часть (N, P, K) элементов выносятся с урожаем и это количественно превышает их возврат от разложения пожнивно-корневых остатков. Биологический круговорот предотвращает коренные изменения при смене естественных фитоценозов на культурные. Поэтому сейчас и, особенно, в засушливых районах применяют мульчирование, в результате которого солома остается на полях.

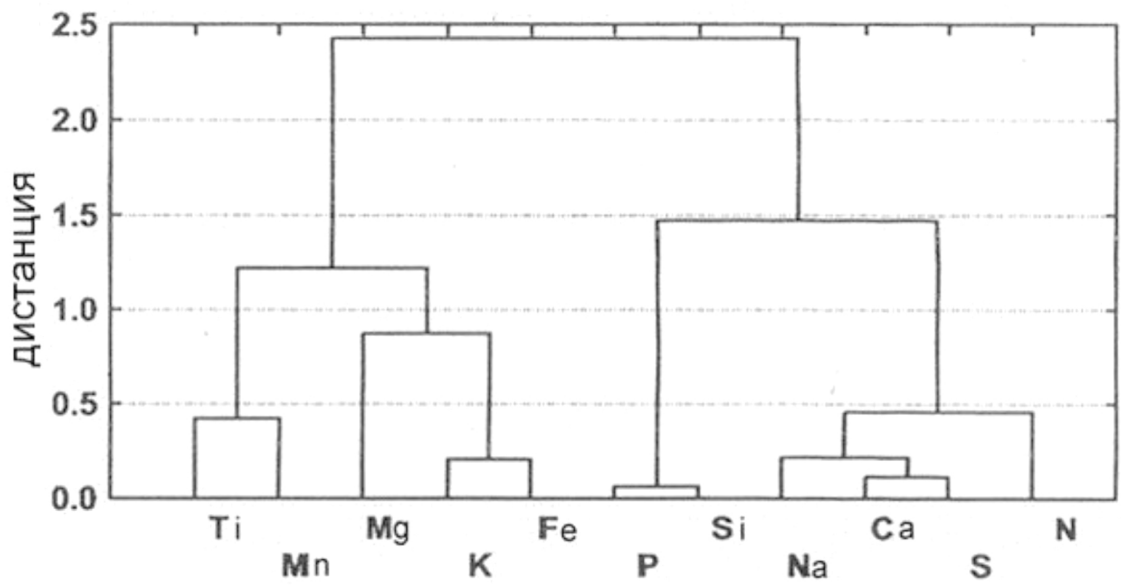
Так, негативное влияние на организм человека оказывает употребление овощных культур при внесении повышенных доз азотных удобрений. При нарушении норм при внесении нитратов содержание их (больше 1 г\кг при норме 1 мг\кг) в листовых культурах: салате, шпинате, сельдерее может превышать норму, что вредит существованию живых организмов, в том числе и здоровью человека.

Вынос элементов из луговых ландшафтов происходит в результате сенокошения, пастбы скота. Значительная часть вовлеченных в биологический круговорот химических элементов возвращается в почву в процессе минерализации. Биологический круговорот предотвращает коренные изменения состояния ландшафтов при смене дикорастущих растений на культурные.

Полученные нами многочисленные данные химических анализов зола растений были обработаны методом многомерного (кластерного и факторного) анализа (Хрусталева, 2015а). С применением кластерного анализа нами проведена классификация химических элементов по признакам сходства и аккумуляции в золе растений, а факторного – установлена взаимосвязь между ними. На дендрограмме (рис.) при помощи кластерного анализа данные запасов химических элементов (кг/га), сосредоточенные в травяном ярусе ландшафтных катен, были сгруппированы по их наличию в золе растений в блоки. Элементы, сходные по свойствам и способности к накоплению, объединены в группы низкого уровня, а затем – в крупные блоки (кластеры) (рис. А).

Кластерный анализ отражает черты сходства, различия в классификации элементов, а для взаимосвязи и зависимости между элементами и компонентами ландшафтов был применен факторный анализ. Ме-

А. КЛАССИФИКАЦИЯ ЭЛЕМЕНТОВ ПО СОДЕРЖАНИЮ В ЗОЛЕ РАСТЕНИЙ (ЛЕСНЫЕ, ЛУГОВЫЕ, ГИДРОМОРФНЫЕ, АНТРОПОГЕННЫЕ) ЛАНДШАФТОВ ЗА ИЮНЬ, ИЮЛЬ, АВГУСТ, СЕНТЯБРЬ



Б. ИЗМЕНЕНИЕ ЗАПАСОВ ЭЛЕМЕНТОВ В ТРАВЯНОМ ЯРУСЕ (КГ/ГА) В ЧЕТЫРЕХ ТИПАХ КАТЕН С ИЮНЯ ПО СЕНТЯБРЬ

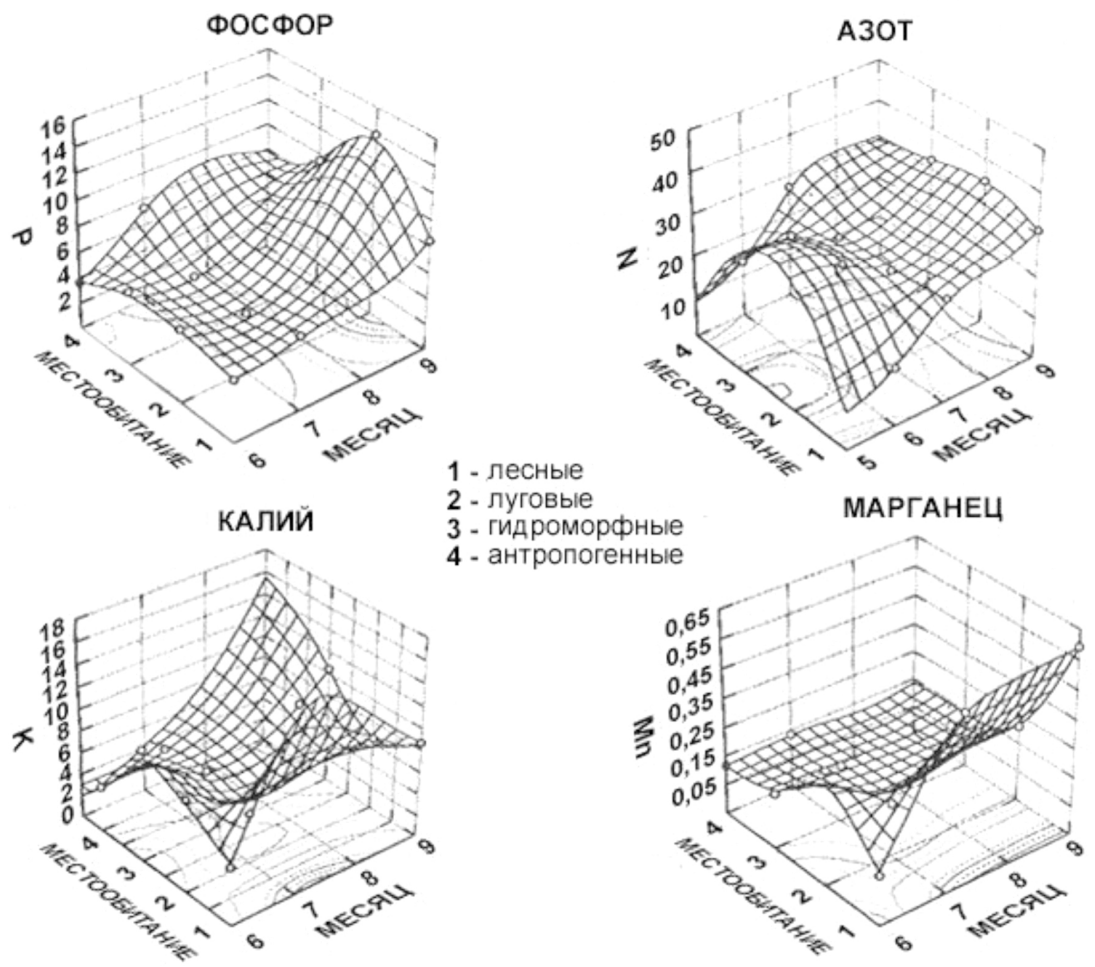


Рис. Классификация элементов (кг/га) в укосах травостоев лесных, луговых, гидроморфных и антропогенных ландшафтов.

тодом J. As. Warda (1963) с коэффициентом взаимного сопряжения Пирсона на основании многочисленного количества полученных аналитических данных проведена классификация элементов по запасам (кг/га) в биомассе растений лесных, луговых, антропогенных, гидроморфных ландшафтов в течение вегетационного периода (с июня по сентябрь) по сходству и особенностям миграции путем объединения в блоки (рис.). Важна роль химических элементов в жизни живых организмов, растений и особенно органоидов (азота, фосфора, калия, марганца и др.). На рис. Б показана вариабельность отдельных элементов в золе укусов исследованных ландшафтов по месяцам и катенам^х в течение вегетационного периода.

На основе кластерного анализа сделана их группировка, где обнаруженные в растениях 11 элементов (рис. А) по степени сходства свойств и способностей к накоплению были объединены в пять кластеров (10): Ti-Mn, Mg-K-Fe, P-Sr, Na-Ca-S и N, которые изображены в виде дендрограмм (рис. А). На рис. Б показано распределение запасов химических элементов в изученных ландшафтах по катене в направлении от автономных позиций к подчиненным. Характеристика элементов приведена выше.

Экология

Важную роль в экобиогеохимических исследованиях ландшафтов играет охрана природы от негативного воздействия технического прогресса. Руководство страны и правительство столицы уделяет этому вопросу большое внимание.

2017 год объявлен Президентом страны В. В. Путиным годом экологии. Отметим, что основными (92,3 %) загрязнителями компонентов ландшафтов, в том числе и растительного покрова, в столице и регионе являются выбросы из выхлопных труб автотранспорта токсичных ароматических углеводородов (ПАУ), бензапирена, бутадиена, окисей углерода, азота и канцерогенов (свинца, кадмия), применение противогололедных реагентов в городах и др. Отрицательно влияют на окружающую среду топки-котельни, ТЭЦ, промышленные предприятия, автозаправочные станции, внесение удобрений на поля; поступление различных стоков (Хрусталева, 2010, 2013б, 2015а, б).

Много мероприятий проводится в столице (быстрыми темпами строят линии метро, дороги, развилки, съезды, эстакады; создают биогеохимические барьеры путем посадки древесных и кустарниковых пород для улучшения экологии и создания благоприятных условий для сохранения и продления жизни людей (Хрусталева, 2013, 2015а, б).

Для устранения и обезвреживания выбросов и стоков проводят много различных мероприятий и в том числе такие, как вывод вредных производств за пределы города или их закрывают совсем. Осуществляют плановые модернизации предприятий в городе и регионе (как, например, реконструкция на МНПЗ в Капотне и др.) с разработкой и внедрением новых технологий.

Канцерогены (свинец, кадмий) из выбросов автотранспорта и предприятий попадают в почвы и растения, а затем по биологическим цепям – в организм человека, что способствует ухудшению здоровья людей, вызывая развитие различных заболеваний, в том числе и онкологические.

Для улучшения экологической обстановки, обеспечивающей роста и развития растений необходим постоянный контроль над сезонной вариабельностью и составом элементов, содержащихся в растениях и, особенно, в овощных и зерновых культурах, произрастающих вблизи дорог с интенсивным автомобильным движением. Здесь также не рекомендуется выпасать скот.

Для оценки и улучшения экологического состояния окружающей среды применяют метод фитоиндикации – биоиндикацию.

Для выявления и оценки экологического состояния компонентов ландшафтов необходимо проведение режимных наблюдений с отбором проб и последующим химическим анализом их. Уровень содержания элементов в почвах и сопредельных средах позволит оценить и улучшить экологическое состояние растений. Так, например, недостаток азота в почве проявляется в изменении окраски листьев растений на его верхушке – она становится светло-зеленой. При дефиците фосфора замедляется рост побегов, корней, задерживается цветение и созревание плодов. Изменение окраски листьев растений в темно-зеленый цвет с голубоватым оттенком свидетельствует о малом содержании в почве калия. Задержка роста корней и образование новых почек сопровождается уменьшением в почве величин кальция. Пятнистый хлороз листьев, сходный с мозаичной болезнью, указывает на недостаток магния в почвах, который можно устранить путем внесения удобрений, содержащих магний.

Заключение

В результате экобиогеохимических исследований компонентов ландшафтов выявлена максимальная (50,3 ц/га) биопродуктивность укосов фитомассы в гидроморфных ландшафтах, для которых характерен азотно-калиево-кальциевый тип биологического поглощения. В результате количественного анализа определено интенсивное накопление (N, P, S, K, Mg, Ca) элементов и наличие слабого и очень слабого захвата (Mn, Fe, Al, Ti, Cr) у них. Запас элементов в растениях значительно варьирует в течение вегетационного периода, достигая максимальных значений осенью – в сентябре.

Обработка многочисленных аналитических данных методом кластерного и факторного анализа позволила сгруппировать элементы по их сходству и накоплению, а также установить взаимосвязь между элементами и явлениями.

Экобиогеохимические экспедиционные, режимные, экспериментальные исследования компонентов ландшафтов дали возможность определить уровни содержания элементов, изучить пути их миграции, аккумуляцию с установлением источников загрязнения, что важно учитывать при оценке экологической обстановки в ландшафтах, разработке и внедрению новых инноваций для улучшения экологии и созданию благоприятных условий для проживания людей. Данные биогеохимических исследований ландшафтов служат базой для оценки экологической обстановки ландшафтов, имеют научное и практическое значение.

ЛИТЕРАТУРА

- Вернадский В. И.* Проблемы биогеохимии. I–II. Значение биогеохимии для познания биосферы. – Л.: Изд-во АН СССР, 1934. – Вып. 1. – 47 с.
- Хрусталева М. А.* Аналитические методы исследования в ландшафтоведении. – М.: Техполиграфцентр, 2003. – 88 с.
- Хрусталева М. А.* Эколого-геохимические исследования современных ландшафтов // Экология, наука о жизни: инновации. Экосистемы, организмы, инновации – 12: Материалы науч. конф. (Москва, 23 июня 2016 г.) / Отв. ред. С. А. Остроумов, С. В. Котелевцев, И. К. Тодерас, О. М. Горшкова. – М.: МАКС Пресс, 2010. – С. 88–91.
- Хрусталева М. А.* В. И. Вернадский: создатель теории экологии человека // Сб. докладов Междунар. науч. конф. (Москва, 22 января 2013 г.). – М.: АКЦИ-М, 2013а. – С. 240–246.
- Хрусталева М. А.* Современное эколого-геохимическое состояние ландшафтов. Структурно-динамические особенности, современное состояние и проблемы оптимизации ландшафтов // Материалы V Междунар. конф., посвящ. 95-летию со дня рождения Ф. Н. Милькова (15–17 мая 2013 г.). – Воронеж: Истоки, 2013б. – С. 430–432.
- Хрусталева М. А.* Биогеохимический мониторинг природных лесных сред и их объектов // Биодиагностика состояния природных и природно-антропогенных систем: Материалы XII Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. (г. Киров 2-3 декабря 2014 г.). Книга 2. – Киров: Изд-во ООО «Веси», 2014а. – С. 78–81.
- Хрусталева М. А.* Экобиогеохимия гидроморфных ландшафтов // Вопросы географии. Сб. 138. Горизонты ландшафтоведения / Отв. ред. К. Н. Дьяконов, В. М. Котляков, Т. И. Харитоновна. – М.: Издательский дом «Кодекс», 2014б. – С. 310–326.
- Хрусталева М. А.* Экобиогеохимия ландшафтов. – LAP LAMBERT Academic Publishing Saarbrücken, Deutschland, 2015а. – 352 с. ISBN: 978-3-659-75441-8.
- Хрусталева М. А.* Современные экобиогеохимические методы исследования в физической географии // География: развитие науки и образования: Коллективная монография по материалам ежегодной Междунар. LXVIII науч.-практ. конф. «Герценовские чтения», посвященной 70-летию создания ЮНЕСКО (Санкт-Петербург, РГПУ им. А. И. Герцена, 22–25 апреля 2015 г.). – СПб.: Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена, 2015б. – С. 112–114.
- Хрусталева М. А.* Биогеохимические особенности миграции химических элементов в антропогенных и луговых ландшафтах // Геоэкологические проблемы современности: докл. VII Междунар. науч. конф. (Владимир, 9–10 октября 2015 г.). – Владимир: изд-во ВлГУ, 2015в. – С. 158–161.
- Шенников А. Н.* Экология растений. – М.: изд-во «Советская наука», 1950. – 375 с.
- Ward J.* As. Hierarchical grouping to optimization and objective function // Amer. Statistical Association, 1963. – No. 58. – P. – 236–244.

УДК 581.823+581.132(571.54/.55+517.3)

Параметры мезофилла листа как индикаторы изменения функциональных свойств растительных сообществ и видов в степях Западного Забайкалья и Монголии

Leaf mesophyll traits as the indicators for functional properties of plant communities and species in Transbaikalia and Mongolia steppes

П. К. Юдина, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, Л. А. Иванов

P. K. Yudina, L. A. Ivanova, D. A. Ronzhina, L. A. Ivanov

Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 марта 202а, Екатеринбург, Россия, E-mail: Polina.yudina@botgard.uran.ru; Larissa.Ivanova@botgard.uran.ru; Dina.ronzhina@botgard.uran.ru; leonid.ivanov@botgard.uran.ru

Реферат. Проведен анализ изменений функциональных свойств листового полога трех степных сообществ вдоль широтно-зональной трансекты, находящейся в пределах 55°38' - 46°50' с.ш., включающей реликтовые участки луговой степи в лесной зоне (г. Северобайкальск), настоящей степи (оз. Сульфат) и опустыненной степи (п. Унджул, Монголия). Также в этих же сообществах проанализированы внутривидовые изменения мезоструктуры двух видов степных злаков – *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. и *Achnatherum splendens* Nevski. Изучены морфофункциональные показатели листьев (толщина и плотность листа) и количественные показатели мезофилла (размеры и количество фотосинтетических клеток и хлоропластов). Показано, что морфологические признаки листа – площадь, толщина и удельная поверхностная плотность листа, а также размеры клеток и хлоропластов имели видоспецифический характер изменений вдоль трансекты и не совпадали со средними значениями для сообщества. В то же время направления изменений интегральных параметров мезофилла внутри изученных видов вдоль климатического градиента полностью совпадали с тенденциями, обнаруженными для сообществ. При увеличении аридности климата отмечено возрастание числа клеток и хлоропластов в единице площади листа, что приводило к увеличению размеров внутрилистовой ассимиляционной поверхности и потенциальной проводимости листового полога сообществ для диффузии CO₂.

Summary. Leaf functional traits from three types of steppe communities were compared along altitudinal gradient within 55°38' N and 46°50' E: The meadow steppe in a relic sites within the forest zone (vicinity of town of Severobaikalsk, Russia), the typical steppe (surroundings of the lake Sulfat, Russia), and desert steppe (village Undzhul, Mongolia) have been studied. Intraspecific changes in leaf mesostructure were studied on two typical steppe grasses *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. and *Achnatherum splendens* Nevski. The morphological and functional leaf traits (leaf thickness and leaf density) as well as quantitative parameters of photosynthetic tissues (number and dimensions of photosynthetic cells and chloroplasts) were analyzed. Leaf size, leaf thickness and specific leaf area showed species specific variation along latitudinal gradient and widely differed from mean values for the community. At the same time, the intraspecific changes of integral parameters of the mesophyll along a climatic gradient completely coincided with the trends observed for the communities. The increase of climate aridity resulted in the enhanced amount of cells and chloroplasts per unit leaf area. Thus, it's lead to the increase in the size of intrafolia assimilation surface and potential canopy conduction for CO₂ diffusion.

Изменение структурно-функциональных свойств растений вдоль экологических градиентов является результатом влияния эволюционных и экологических факторов и отражает изменение значимости адаптивных механизмов на разных уровнях организации растений (Diaz et al., 1998; Wright et al., 2004). Количественные изменения, происходящие внутри вида, а также сообщества в целом, дают возможность оценить вклад различных параметров в адаптацию отдельных видов растений к факторам среды. Наиболее информативными при изучении адаптации растений к климату являются параметры фотосинтетического аппарата растений, отвечающие за приспособление главной функции растительного покрова – фотосинтеза. Адаптация фотосинтетического аппарата растений осуществляется на разных уровнях – от листового полога и целого листа до субклеточных структур. Исследование параметров мезофилла листа позволило выявить адаптивные характеристики растений различных сообществ в бореальной зоне (Иванова, 2014), а также лесостепной, степной и пустынной (Горшкова, Зверева, 1988; Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2008, 2009, 2013; Юдина и др., 2013). Также существует ряд исследований, проведенных на уровне вида вдоль природ-

но-климатических градиентов для высокогорий (Пьянков, Кондрачук, 2003), лесных видов (Назаров, 1978; Иванова, Пьянков, 2002), а также степных и пустынных видов (Зверева, 1986; Иванов и др., 2004, 2008; Мигалина и др., 2010; Юдина и др., 2015). При этом известно, что изменения внутри вида могут не совпадать с изменениями, происходящими внутри сообщества. Например, исследование связи удельной плотности листа и отношения сырая/сухая биомасса в растении показало, что на уровне сообщества такая связь существовала, а на уровне вида отсутствовала (Castro-Diez, 2012). В то же время для древесных видов было показано, что по средневзвешенным значениям одного доминантного вида можно определить свойства всего сообщества (Castro-Diez, 2012). Действительно, для степных сообществ Поволжья (Иванов и др., 2008) и Забайкалья показано увеличение толщины и плотности листьев при усилении аридности климата (Воронин и др., 2003), однако внутри отдельных видов эти параметры могли изменяться разнонаправлено (Юдина и др., 2015). Причиной таких различий в реакции видов может быть разный фитоценотический статус изучаемых видов. Мы предположили, что для видов, наиболее характерных для сообщества, характер изменений листовых признаков должен быть сходным с общим направлением изменений свойств растительности.

Нами было проведено исследование мезоструктуры фотосинтетического аппарата листьев в трех степных сообществах вдоль градиента аридности в Западном Забайкалье и Монголии. Объем изученного материала составил 62 образца, относящихся к 52 видам. В каждом сообществе общее проективное покрытие изученных видов составляло не менее 60–70 %. Для исследования внутривидовых изменений вдоль градиента аридности в тех же районах были отобраны два вида степных ксерофитных злаков – *Achnatherum splendens* Nevski. и *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.

Районы исследования:

Г. Северобайкальск (55°39' с. ш. 109°22' в. д., реликтовые участки луговой степи в лесной зоне), 18 видов: *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Allium anisopodium* Ledeb., *Allium sp.*, *Artemisia frigida* Willd., *Astragalus versicolor* Pall., *Carex pediformis* C.A. Mey., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge., *Eremogone meyeri* (Fenzl) Ikonn., *Festuca albifolia* Reverd., *Galium ruthenicum* Willd., *Iris humilis* Georgi., *Lilium pumilum* Delile, *Linum perrene* L., *Phlojodicarpus sibiricus* (Stephan ex Spreng.) Koso-Pol., *Phlomis tuberosa* L., *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey., *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb., *Thalictrum foetidum* L.

Ст. Сульфат (51°21' с. ш. 106°34' в. д., петрофитный вариант злаково-разнотравной настоящей степи), 33 вида: *Achnatherum splendens* Nevski., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Allium bidentatum* Fisch.ex Prokh., *Allium tenuissimum* L., *Amblynotus rupestris* (Pall. ex Georgi) Popov ex Serg., *Artemisia frigida* Willd., *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit., *Atraphaxis pungens* (M. Bieb.) Jaub. & Spach *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge., *Convolvulus ammannii* Desr., *Convolvulus fischerianus* Petrov., *Cymbaria daurica* L., *Dianthus versicolor* Fisch. et Link., *Dontostemon integrifolius* (L.) C.A. Mey., *Dracocephalum fruticosum* Steph., *Erysimum flavum* (Georgi) Bobrov, *Filifolium sibiricum* Kitam., *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Ixeridium graminifolium* (Ledeb.) Tzvelev, *Kochia densiflora* (Moq.) Aellen., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Neopallasia pectinata* (Pall.) Poljakov, *Oxytropis oxyphylla* (Pall.) DC., *Panzerina lanata* (L.) Sojak, *Potentilla bifurca* L., *Potentilla nudicaulis* Willd. ex Schlecht., *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey., *Saussurea salicifolia* (L.) DC., *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank, *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz., *Silene repens* Patr., *Veronica incana* L.

П. Унджул, Монголия (46°50' с. ш. 105°47' в. д., дерновинно-злаковая степь), 11 видов: *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski; *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Allium bidentatum* Fisch.ex Prokh., *Caragana stenophylla* Pojark., *Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi., *Eurotia ceratoides* (L.) C.A. Mey, *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Potentilla bifurca* L., *Salsola collina* Pall., *Stipa krylovii* Roshev.

Параметры мезофилла листа определяли согласно методикам (Мокроносов, 1981; Иванова, Пьянков, 2002а). Для исследования брали полностью сформированные листья среднего яруса растений в фазе бутонизации-цветения. Были определены анатомо-морфологические характеристики листа: площадь, толщина и плотность листа (УППЛ), размеры и количество клеток мезофилла и хлоропластов, а также интегральные показатели мезофилла листа – индекс мембран клеток (ИМК, общая поверхность клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа, см²/см²) и хлоропластов (ИМХ, общая поверхность хлоропластов в расчете на единицу площади листа, см²/см²). Определение размеров клеток и хлоропластов проводили с помощью автоматизированного анализатора изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия).

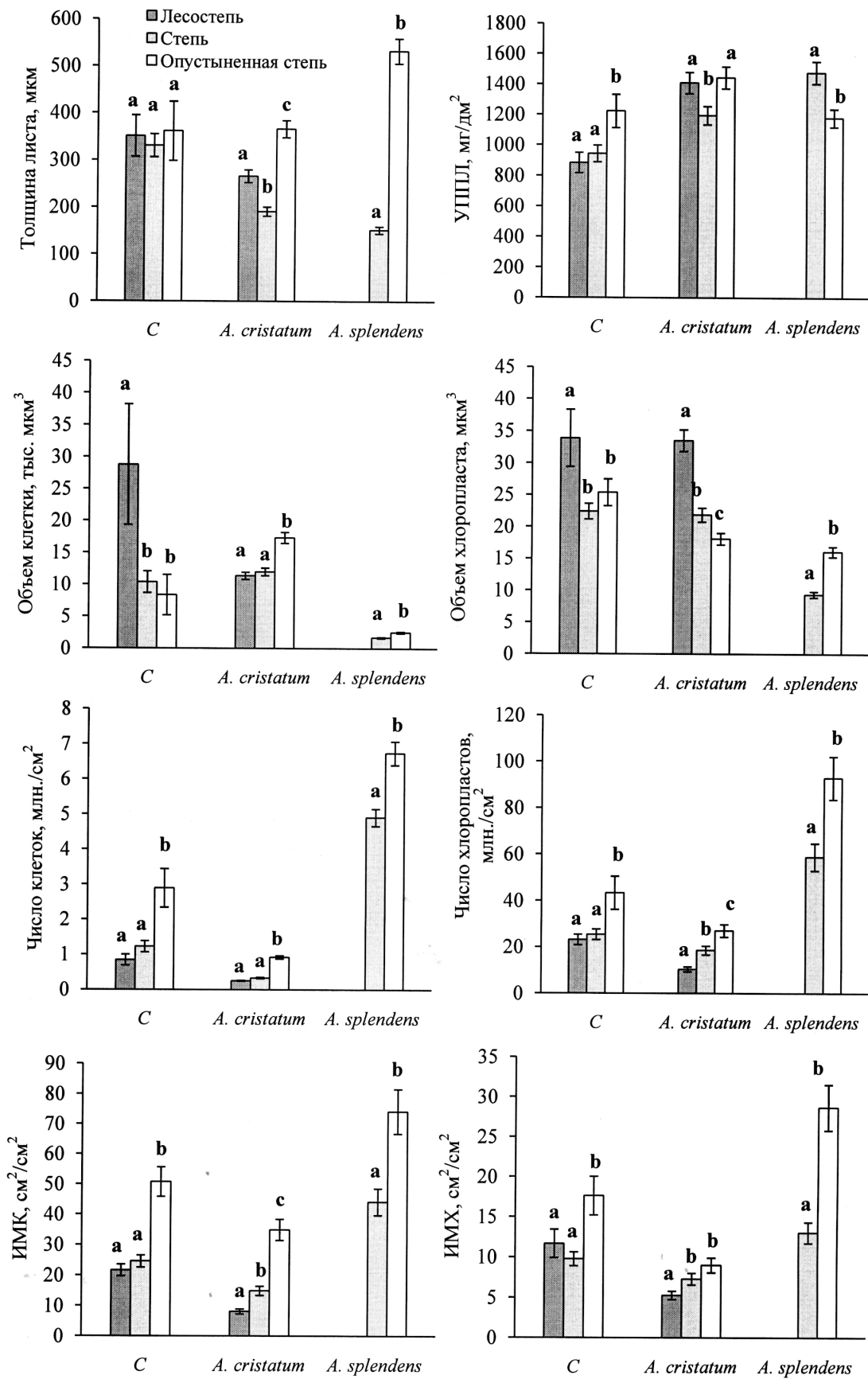


Рис. Изменение параметров листа у изученных видов в Забайкалье и Монголии при усилении аридности климата. Латинскими буквами обозначена достоверность различий. Одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий. С – сообщество./

На рис. показаны изменения параметров листа у изученных видов при усилении аридности климата. Были выявлены различия в направлении изменений изученных параметров вдоль градиента аридности по средним значениям для сообществ и внутри вида. Изменение внешних признаков листьев не обнаружило сходства между показателями сообществ и внутривидовыми тенденциями. Так, толщина листа у отдельных видов в опустыненной степи по сравнению с другими районами увеличивалась в три раза, в то время как значение параметра у разных сообществ было сходным. Среднее значение УППЛ для сообщества увеличивалось вдоль градиента аридности от 880 до 1220 мг/дм². При этом у изученных видов злаков изменения УППЛ в этих географических точках были разнонаправленными – у *A. cristatum* минимальные значения отмечены в степной зоне, а у *A. splendens* – в опустыненной степи. Анализ изменений параметров клеток и хлоропластов показал, что объем клетки в среднем для сообщества уменьшался в направлении с севера на юг, но при этом, внутри каждого из изученных видов в наиболее аридном участке градиента отмечено значимое увеличение этого параметра в полтора раза. Аналогично, объем хлоропласта в сообществе уменьшался с усилением аридности климата. Внутри видов размеры хлоропластов изменялись по-разному – у *A. cristatum* уменьшались, а у *A. splendens* максимальные значения обнаружены в южной точке градиента. В то же время, интегральные показатели мезофилла проявляли сходный характер изменения как на уровне сообщества, так и на внутривидовом уровне. Число клеток и хлоропластов в единице площади листа возрастало с усилением аридности климата как при сравнении сообществ, так и внутри вида. На наш взгляд, такое совпадение не было случайным. Увеличение числа клеток и хлоропластов влияет на величину внутрилистовой ассимиляционной поверхности листа. В ходе исследования было выявлено, что абсолютные значения поверхности мезофилла (ИМК) у *A. cristatum* и *A. splendens* в лесостепи, степи и опустыненной степи отличались от средних значений в сообществах. Так, *A. cristatum* характеризовался более низкими, а *A. splendens* – более высокими значениями ИМК по сравнению со средними для соответствующих сообществ значениями. Однако были выявлены общие для сообществ и видов тенденции изменений, связанные с увеличением общей поверхности мембран клеток и хлоропластов на единицу площади листа в южном направлении вдоль климатического градиента. При этом, как внутри вида, так и между сообществами величина ИМК зависела от числа клеток в единице площади листа, а ИМХ – от числа хлоропластов, а не от их размеров. Возможно, сходство в направлении изменений интегральных параметров мезофилла в ряду сообществ и внутри изученных видов, связано с тем, что злаки, являясь доминантами и эдификаторами степных растительных сообществ, отражают общее направление адаптивных изменений структуры листа. Исходя из полученных результатов, можно предположить, что по параметрам структуры мезофилла ограниченного числа доминирующих видов можно судить о показателях листового полога сообщества в целом.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ № 15-04-04186 и РФФИ № 15-04-06574

ЛИТЕРАТУРА

- Воронин П. Ю., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А., Аненхонов О. А., Блэк К. К., Гунин П. Д., Пьянков В. И.** Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ при аридизации климата Евразии // Физиология растений, 2003. – Т. 50, № 5. – С. 680–687.
- Горшкова А. А., Зверева Г. К.** Экология степных растений Тувы. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 1988. – 117 с.
- Зверева Г. К.** Экологические особенности ассимиляционного аппарата степных растений Центральной Тувы // Экология, 1986. – № 3. – С. 23–27.
- Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Чечулин М. Л., Царенханд Г., Гунин П. Д., Пьянков В. И.** Структурно-функциональные основы экспансии *Ephedra sinica* в степных экосистемах Монголии // Физиология растений, 2004. – Т. 53, № 4. – С. 1–8.
- Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А.** Закономерности изменения удельной плотности листьев у растений Евразии вдоль градиента аридности // Доклады академии наук, 2009. – Т. 428, № 1. – С. 135–138.
- Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Юдина П. К.** Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Физиология растений, 2013. – Т. 60, № 6. – С. 856–864.
- Иванов Л. А., Ронжина Д. А., Иванова Л. А.** Изменение листовых параметров как показатель смены функциональных типов степных растений вдоль градиента аридности // Физиология растений, 2008. – Т. 55, № 3. – С. 332–339.

- Иванова Л. А.** Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология, 2014. – № 2. – С. 109–118.
- Иванова Л. А., Пьянков В. И.** Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Ботанический журнал, 2002. – Т. 87, № 12. – С. 17–28.
- Иванова Л. А., Пьянков В. И.** Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений, 2002. – Т. 49, № 3. – С. 467–480.
- Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К.** Изменение морфологии листа *Betula pendula* Roth. и *B. Pubescens* Ehrh. вдоль зонально-климатической трансекты Урала и Западной Сибири // Экология, 2010. – № 4. – С. 1–9.
- Назаров С. К.** Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaemorus* L. // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск: УрГУ, 1978. – С. 108–111.
- Мокроносоев А. Т.** Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 196 с.
- Пьянков В. И., Кондрачук А. В.** Основные типы структурных перестроек мезофилла листа Восточного Памира при адаптации к высокогорным условиям // Физиология растений, 2003. – Т. 50, № 1. – С. 34–42.
- Пьянков В. И., Мокроносоев А. Т.** Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений, 1993. – Т. 40, № 4. – С. 515–531.
- Юдина П. К., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А., Аненхонов О. А.** Изменение мезоструктуры листьев степных растений вдоль географической трансекты Западного Забайкалья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по материалам XII междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул 28–30 октября 2013 г.). – Барнаул: ИП Колмогоров И. А., 2013. – С. 246–249.
- Юдина П. К., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А.** Внутривидовое варьирование показателей мезоструктуры листа степных растений в Западном Забайкалье // 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. 466–469.
- Castro-Diez P.** Functional traits analyses: Scaling-up from species to community level // Plant Soil, 2012. – Vol. 357. – P. 9–12.
- Diaz S., Cabido M.** Plant Functional Types and Ecosystem Function in Relation To Global Change // Journal of Vegetation Science, 1997. – Vol. 8. – P. 463–474.
- Wright I. J., Reich P. B., Westoby M., Ackerly D. D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen H. C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P. K., Gulias J., Hikosaka K., Lament B. B., Lee T., Lee W. J., Lusk C., Midgley J. J., Navas M.-L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Foot P., Prior L., Pyankov V. I., Roumet C., Thomas S. C., Tjoelker M. G., Veneklaas E. J., Villar R.** The Worldwide Leaf Economics Spectrum // Nature, 2004. – Vol. 428. – P. 821–827.

УДК 582.931+504.064.3

Флуктуирующая асимметрия листьев: механизм формирования и применение в фитоиндикации

Fluctuating asymmetry of leaves: the mechanism of forming and using in phytoindication

В. И. Полонский, И. С. Полякова

V. I. Polonskiy, I. S. Polyakova

Красноярский государственный аграрный университет, 660049, Красноярск, пр. Мира, 90
E-mail: vadim.polonskiy@mail.ru, polyakovaira@bk.ru

Реферат. С целью анализа возможного механизма формирования величины флуктуирующей асимметрии листа проведено сравнительное исследование количественной анатомии эпидермиса различающихся по ширине половин листьев *Syringa josikaea* Jacq. В течение онтогенеза листа прослежено закономерное понижение плотности основных клеток эпидермы в меньшей части половине листа по сравнению с большей. Индекс устьиц имел равное значение у разновеликих частей листа. Заключается, что уровень флуктуирующей асимметрии листа сирени венгерской обусловлен главным образом меньшей скоростью деления клеток в меньшей части листа. С целью усовершенствования метода фитоиндикации загрязнения окружающей среды проведено сравнительное исследование величины индекса флуктуирующей асимметрии (ФА) отдельных листьев (ИФАП) и пар супротивных листьев (ИФАС) *Syringa josikaea* Jacq. Растения росли в различных по степени загрязнения районах г. Красноярск. Контрольный участок был представлен территорией, расположенной на окраине города вблизи лесного массива, – микрорайон Академгородок. В качестве опыта служили территории, находящиеся в центральной части Красноярск, загрязненные в основном выхлопными газами автотранспорта. В контроле ИФАС и ИФАП составили соответственно 0,030 и 0,024, а в опытах 0,044 и 0,032. Сделано заключение, что для оценки качества городской среды целесообразно проводить вычисления индекса ФА, основываясь на измерении морфологического признака целых супротивных листьев, а не половин отдельных листьев. Указанный подход к биоиндикации качества окружающей среды обладает более высокой чувствительностью и меньшей относительной погрешностью.

Summary. The comparative study of quantitative anatomy of the epidermis in *Syringa josikaea* Jacq. leaf parts of different width was conducted in order to analyze the possible mechanism of formation of the value of fluctuating leaf asymmetry. A regular decrease in the density of main epidermal cells in the smaller leaf part compared with the bigger one was traced during leaf ontogeny. Stomatal index was equal in different sized leaf parts. It was concluded that the level of fluctuating leaf asymmetry in lilac was mainly due to a lower rate of cell division in the smaller part of leaf. In order to improve the method of bioindication of environmental pollution the comparative study of the index fluctuating asymmetry (FA) of individual leaves (IFAH) and the pairs opposite leaves (IFAO) *Syringa josikaea* Jacq. was done. Plants were grown in various places of Krasnoyarsk differing on the degree of contamination. A control plot was located on the outskirts of city near the forest – Akademgorodok. The experimental territories were located in the center of Krasnoyarsk, mainly contaminated by exhaust gases of vehicles. In the control IFAO and IFAH were respectively 0.030 and 0.024, or 0.044 and 0.032 in the experiments. It was concluded that to assess the quality of the urban environment it was advisable to carry out calculations of the index FA based on the measurement of morphological sign of entire opposite leaves rather than separate halves of the leaves. This approach to bioindication of environmental quality has a higher sensitivity and lower relative error.

У растений билатеральная симметрия морфологических структур, например, листовых пластинок, как симметрия левого и правого существует в естественных условиях лишь в идеализированном фенотипе (Freeman et al., 1993). Это происходит потому, что в природе организм практически никогда не функционирует при оптимальном сочетании всех условий внешней среды. Стрессоры вызывают возмущения в течение развития организма, которые могут превысить способность последнего корректировать их проявление. В результате регистрируется нестабильность развития, о котором свидетельствуют отклонения в симметрии билатеральных морфологических структур, появление флуктуирующей асимметрии (ФА) (Захаров и др., 2000; Freeman et al., 2003).

Как известно вначале листовая зачаток увеличивается в размерах благодаря делению клеток, затем лист разворачивается и растет далее за счет деления и растяжения клеток (Медведев, 2004). Сведения о том, какие из указанных процессов способствуют появлению ФА листа, в литературе малочисленны (Freeman et al., 2003; Møller, Dongen, 2003; Graham et al., 2010).

Цель настоящего исследования состоит в анализе механизма формирования величины ФА листа в его онтогенезе и возможного применения индекса ФА супротивных листьев сирени венгерской в фитоиндикации загрязнения городской среды.

Материалы и методы

В работе была использована сирень венгерская, *Syringa josikaea* Jacq. – широко распространенный в городских зеленых насаждениях вид растений. Сирень произрастала в двух контрастных по степени загрязненности условиях г. Красноярск: контроль и опыт. Контрольный участок был представлен относительно чистой территорией с отсутствием промышленных объектов, чрезвычайно низкой интенсивностью движения автотранспорта и расположенной на юго-западной окраине города вблизи лесного массива (микрорайон Академгородок). В качестве опыта служили территории, находящиеся в центральной части Красноярска, загрязненные в основном выхлопными газами автотранспорта (Шабалина, Демьяненко, 2011; Полонский, Полякова, 2014): Железнодорожный р-н (участок Красная площадь), Ленинский р-н (участок КрасТЭЦ), Октябрьский р-н (участок проспект Свободный).

Следуя известной методике (Захаров и др., 2000), при изучении реакции растений сирени в каждом исследуемом участке города отбирали не менее 200 шт. (100 пар) листьев (табл. 1). Эту операцию выполняли в нижней части кроны с 5–10 растений для каждой выбранной городской территории. В работе выполняли промеры ширины левой и правой половин молодых (май и июнь) и полностью сформированных листьев (сентябрь). Согласно стандартной методике (Захаров и др., 2000), на листовой пластинке ровно посередине делали сгиб и в этом месте измеряли ширину каждой половины листа. Кроме того, в работе измеряли ширину целых супротивных листьев. Измерения выполняли линейкой с точностью 0,5 мм. На основании полученных значений ширины половин листа или целых листьев вычисляли индекс ФА листа (Захаров и др., 2000; Полонский, Полякова, 2014). Индекс ФА отдельного листа, который характеризовал асимметричность собственно листовой пластинки (ИФАП), выражали как отношение разности значений ширины левой и правой половин листа к их сумме (Захаров и др., 2000). При определении индекса ФА пары супротивных листьев с учетом вклада асимметрии половин каждого листа (ИФАС), использовали частное от деления разности между шириной одного целого листа и шириной другого листа из пары супротивных листьев на их сумму.

Таблица 1

Количественная анатомия эпидермиса различающихся по ширине частей листьев разного возраста сирени венгерской

Сроки наблюдения	Часть листа	Средняя ширина части листа, мм	Индекс устьиц, %	Количество на 1 мм ² поверхности листа	
				устьиц	основных клеток эпидермы
Май	меньшая	13,0	4,0	126,7 ± 4,4 а	3067 ± 47 а
	большая	15,2	4,0	128,9 ± 3,3 г	3078 ± 50 г
Июнь	меньшая	13,6	7,8	151,1 ± 2,0 б	1774 ± 16 б
	большая	15,1	7,9	153,3 ± 3,2 д	1793 ± 15 д
Сентябрь	меньшая	27,9	9,4	112,2 ± 1,4 в	1078 ± 6 в*
	большая	31,7	9,2	114,4 ± 1,6 е	1128 ± 5 е*

Примечание. В таблице представлена средняя арифметическая величина и ошибка средней; значения в строках со знаком (*) различаются между большей и меньшей частями листа в пределах одного его возраста существенно при $p \leq 0,05$; значения в строках с разными буквами различаются между меньшими частями листьев разного возраста существенно при $p \leq 0,05$; значения в строках с разными буквами различаются между большими частями листьев разного возраста существенно при $p \leq 0,05$.

Исследование эпидермиса листа проводили модифицированным методом отпечатков по Полаччи, используя бесцветный лак для ногтей. Подсчет количества основных клеток эпидермы и устьиц в поле зре-

ния микроскопа известной площади производили на репликах в 20-кратной повторности. Всего на репликах было изучено 1600 полей зрения (по 40 на каждом из 10 листьев, взятых для измерений в мае, 10 листьев, проанализированных в июне и 20 листьев, использованных для анализа в сентябре). По результатам подсчета клеток эпидермиса определяли индекс устьиц (долю устьиц от общего числа основных клеток эпидермы плюс числа устьиц) в разных половинах листа.

Статистическую обработку полученных данных проводили методами дисперсионного и корреляционного анализов с помощью стандартных компьютерных программ Microsoft Excel. Достоверность результатов оценивали, используя t-критерий Стьюдента при $p \leq 0,05$.

Результаты

Усредненные данные, представленные в табл. 1, свидетельствуют о том, что с возрастом листа плотность эпидермальных клеток и устьиц (кроме июня) падала. Величина индекса устьиц с возрастом листа монотонно возрастала. У молодых листьев (май, июнь) между меньшей и большей частями листа не было отмечено достоверных различий в плотности основных клеток эпидермы, а у взрослых листьев (сентябрь) менее широкой части листа соответствовала меньшая плотность основных клеток эпидермы (различия существенны при $p \leq 0,05$). Плотность устьиц и величины индекса устьиц на обеих частях листа были практически равными независимо от его возраста. Следовательно, в меньшей по ширине части листа не была снижена доля основных клеток эпидермы, перешедших к третьей фазе роста – дифференцировке, оцениваемой по образованию устьиц.

В табл. 2 приведены результаты вычисления значений индекса ФА у сирени венгерской, определенных с помощью измерения целых листьев, а также их половин в зависимости от места произрастания растений. Можно видеть, что величины ИФАП и ИФАС листьев, вычисленные для растений, произрастающих в Академгородке (контроль), существенно отличались в меньшую сторону от таковых значений для растений, взятых из загрязненных городских территорий (опыт). Последнее в сочетании с данными о ширине листьев свидетельствует об ухудшении условий для роста растений в опытных вариантах. Величины ИФАС листьев для всех вариантов существенно (на 25–47 %) превышали значения ИФАП независимо от условий произрастания растений в г. Красноярске. Наибольшие абсолютные величины индекса ФА и максимальные различия в отношении ИФАС/ИФАП отмечались для опытного варианта (район проспекта Свободный).

Таблица 2

Величины индекса ФА листа (ИФАП), индекса ФА пары целых супротивных листьев (ИФАС) и их отношений растений сирени венгерской, произрастающих в различных по уровню загрязнения районах г. Красноярска

Показатель	Место произрастания растений				Среднее в опыте
	Академгородок (контроль)	Красная площадь (опыт)	КрасТЭЦ (опыт)	Проспект Свободный (опыт)	
Объем выборки листьев, шт.	324	256	206	282	248
Ширина листа, мм	73,2 ± 1,2 а	51,6 ± 0,8б	59,2 ± 1,1в	59,8 ± 1,2 в	56,9
Ширина листа, опыт/контроль, %	100	70,5	80,9	81,7	77,7
ИФАП	0,024 ± 0,001а*	0,030 ± 0,001 б*	0,031 ± 0,002 б*	0,035 ± 0,003 б*	0,032
ИФАС	0,030 ± 0,002 а*	0,044 ± 0,004 б*	0,040 ± 0,003 б*	0,047 ± 0,004 б*	0,044
ИФАС/ИФАП, %	125,0	146,7	129,0	134,3	136,7
Опыт/контроль, %	ИФАП	100	125	146	133,3
	ИФАС	100	147	133	145,7

Примечание. В таблице представлена средняя арифметическая величина и ошибка средней; значения в колонках с разными буквами различаются существенно между собой в пределах каждой строки по t-критерию при $p \leq 0,05$; значения со знаком (*) в строках различаются существенно между собой в пределах каждой колонки при $p \leq 0,05$.

Обсуждение

Если объективно регистрируется результат угнетения роста одной из частей листа, логично предположить, что механизм данного явления состоит или в замедлении скорости процессов деления клеток в этой стороне листа и/или уменьшении степени растяжения клеток. Согласно полученным результатам (табл. 1), плотность основных клеток эпидермы, измеренная в меньшей части листа, по сравнению с большей частью практически всегда была ниже, при этом различия у молодых (май, июнь) листьев были несущественными, а у полностью развитых (сентябрь) статистически доказанными. Значит, линейные размеры этих клеток у менее развитой части листа по сравнению с большей частью не могут быть меньше. Следовательно, причиной появления асимметричных половин листа в любом его возрасте не является угнетение фазы растяжения клеток в меньшей части листовой пластинки. В качестве таковой причины, скорее всего, выступает процесс неодинакового клеточного деления в обеих частях листа.

Как известно, на двух сторонах примордия начинает функционировать краевая меристема, дающая начало всем клеткам листовой пластинки (Медведев, 2004). По-видимому, процесс неодинакового клеточного деления в разных половинах асимметричного листа, является следствием того, что на различных сторонах примордия одна краевая меристема более активна, чем другая. Под влиянием неблагоприятных экологических факторов деление клеток в меристемах, принадлежащих двум половинам листовой пластинки, вероятно рассинхронизируется. Предполагается, что природа этого явления является гормональной. Как показали результаты, механизм появления асимметрии листа не связан ни с фазой растяжения клеток, ни с фазой их дифференциации (Polonskiy, Polyakova, 2015).

Различия между загрязненными территориями и относительно чистым контролем по показателю ИФАС были заметно выше, чем по ИФАП, что может говорить в пользу большей чувствительности подхода к биомониторингу среды при использовании целых листьев, вместо их половин. Подчеркнем, что поскольку для вычисления индекса ФА использовался показатель ширины целых листьев, а не их половин, то при одинаковой абсолютной ошибке измерения ширины с помощью линейки относительная ошибка измерения в первом случае была вдвое ниже.

Опыт использования подобных целым супротивным листьям структур у хвойных растений *Pinus sylvestris* L. для оценки стабильности их развития описан в литературе (Kozlov et al., 2002). Авторы на основе измерений длины и массы каждой из двух хвоинок, расположенных в одной мутовке, продемонстрировали наличие ФА, усиливающейся в неблагоприятных условиях внешней среды, что совпадает с полученными нами результатами.

Заключение

На основании полученных экспериментальных данных можно констатировать, что плотность основных клеток эпидермы, измеренная в меньшей части листа сирени венгерской по сравнению с большей частью, у молодых листьев была практически равной, но имела существенно низкую величину у полностью развитых листьев. Это предполагает, что причиной возникновения асимметричных половин листа является процесс неодинакового клеточного деления в обеих половинах листа, а не угнетение фазы растяжения клеток в меньшей части листовой пластинки.

Величина индекса ФА, вычисленная для пары целых простых супротивных листьев (ИФАС) сирени венгерской по сравнению с величиной индекса ФА, определенной на основе измерений двух разных половин одного и того же листа (ИФАП), имела более высокое значение. При этом указанные различия усиливались под воздействием неблагоприятных внешних факторов по сравнению с фоновыми условиями. Полученные в работе результаты позволяют говорить о том, что пространственно друг от друга более отдаленные билатеральные морфологические структуры листьев способны заметнее проявлять их ФА. Причина этого, по-видимому, может заключаться в более высокой вероятности ошибки в реализации наследственной информации у формирующихся пар супротивных листьев по сравнению с половинами одного листа.

Прикладное значение выполненного исследования состоит в том, что подход к определению индекса флуктуирующей асимметрии на основе измерения ширины целых супротивно расположенных листьев (ИФАС) вместо их половин (ИФАП) повышает чувствительность метода сравнительной оценки степени загрязнения городской среды, проводимого на основе фитоиндикации с использованием сирени венгерской, а также снижает относительную ошибку измерения.

ЛИТЕРАТУРА

Захаров В. М., Баранов А. С., Борисов В. И. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности развития: методологическое руководство для заповедников. – М.: Центр экологической политики России, 2000. – 66 с.

Медведев С. С. Физиология растений. – СПб.: Санкт-Петербургский ун-т, 2004. – 336 с.

Полонский В. И., Полякова И. С. Сирень венгерская – перспективный биоиндикатор для сравнительной оценки степени загрязнения городской среды // Вестник Красноярского государственного аграрного университета, 2014. – № 2. – С. 89–92.

Шабалина О. М., Демьяненко Т. Н. Оценка влияния загрязнения среды и почвенных факторов на показатели флуктуирующей асимметрии листа березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в г. Красноярске // Вестник Красноярского государственного аграрного университета, 2011. – № 12. – С. 134–139.

Freeman D. C., Graham J. H., Emlen J. M. Developmental stability in plants: symmetries, stress and epigenesis // *Genetica*, 1993. – Vol. 89, No. 1. – P. 97–119.

Freeman D. C., Graham J. H., Emlen J. M. et al. Plant Developmental instability: New Measures, Applications, and Regulation // *Developmental instability. Causes and Consequences*. – Oxford.: Oxford University Press, 2003. – P. 367–386.

Graham J. H., Raz S., Hel-Or H. et al. Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications // *Symmetry*, 2010. – Vol. 2, No. 3. – P. 466–540.

Kozlov M. V., Niemela P., Junttila J. Needle fluctuating asymmetry is a sensitive indicator of pollution impact on Scots pine (*Pinus sylvestris*) // *Ecological Indicators*, 2002. – Vol. 1, No. 4. – P. 271–277.

Møller A. P., Dongen S. V. Ontogeny of asymmetry and compensational growth in elm *Ulmus glabra* leaves under different environmental conditions // *International Journal of Plant Sciences*, 2003. – Vol. 164, No. 4. – P. 519–526.

Polonskiy V. I., Polyakova I. S. Increased Size of Epidermal Cells in *Syringa josikaea* Jacq. Smaller Leaf Side as an Adaptive Mechanism for Reducing Its Asymmetry // *Russian Journal of Developmental Biology*, 2015. – Vol. 46, No. 6. – P. 356–361.

УДК 581.192:633.878.32(571.54)

Изменение микроэлементного состава листьев и коры гибридов тополя в промышленном городе

Changes in trace element composition of poplar hybrids in industrial city

Н. Е. Кошелева¹, М. Ф. Дорохова¹, Ф. Г. Курбанова²

N. E. Kosheleva, M. F. Dorokhova, F. G. Kurbanova

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Географический факультет, 119991, ГСП-1, г. Москва, Ленинские горы, д. 1. E-mail: nataalk@mail.ru; dorochova@mail.ru

²Московское городское отделение Русского географического общества, 109017, г. Москва, Старомонетный пер., 29. E-mail: Kurbanova.Fatima@rgo.ru

Реферат. Представлены геохимические данные, полученные в 2014 году, характеризующие широкую группу тяжелых металлов и металлоидов в коре и листьях гибридов тополей, растущих в г. Улан-Удэ (Бурятия). Обнаружена техногенная трансформация микроэлементного состава городских деревьев, а также различия в содержании микроэлементов в разных органах растений. Выявлены приоритетные загрязнители окружающей среды города.

Summary. Geochemical data obtained in 2014 which characterize a large group of heavy metals and metalloids in the bark and leaves of poplar hybrids growing in Ulan-Ude (Buryatia) are presented. Technogenic transformation of trace element composition of urban trees in relation to the background contents has been identified including the differences between the plant organs. Priority pollutants in the city have been discovered.

Введение

Гибриды тополя, используемые в озеленении г. Улан-Удэ, обладают высокой адаптационной способностью и растут во всех функциональных зонах города, включая промышленную. Это определяет актуальность изучения их микроэлементного состава для оценки экологического состояния городской среды.

Цель данной работы – выявить особенности микроэлементного состава листьев и коры гибридов тополя (род *Populus*), произрастающих в условиях промышленного города, на примере г. Улан-Удэ. Для ее достижения решались следующие задачи: 1) проанализировать микроэлементный состав листьев и коры гибридов тополя при варьировании техногенной нагрузки в разных функциональных зонах города; 2) установить различия в накоплении микроэлементов (МЭ) между ассимилирующими (листья) и многолетними (кора) органами деревьев; 3) оценить индикаторные возможности листьев и коры тополей.

Город Улан-Удэ находится в Западном Забайкалье в 100 км к востоку от озера Байкал в Иволгино-Удинской межгорной впадине, при слиянии рек Селенги и Уды. Для него характерен резко континентальный климат с большими сезонными колебаниями температур воздуха и атмосферных осадков. Среднегодовая температура воздуха составляет $-0,1$ °С, в январе она равна $-23,3$ °С, в июле $+19,8$ °С; в течение года выпадает в среднем 265 мм осадков с максимальными значениями в августе. В почвенном покрове преобладают каштановые, дерновые лесные и аллювиальные почвы; в пойме р. Селенги встречаются также лугово-болотные и болотные почвы. Большие площади занимают антропогенно преобразованные почвы – урбаноземы, культуроземы (почвы огородов), индустриоземы (почвы промышленных зон). В черте города сохранились фрагменты естественной лесной растительности, представленные сосняками рододендровыми, сосняками разнотравно-злаковыми и сосняками остепненными. Однако преобладают искусственно созданные сообщества скверов и газонов с доминированием гибридов тополя в древесном ярусе и большим участием рудеральных видов в составе травяного яруса.

В черте г. Улан-Удэ расположено 49 промышленных предприятий с суммарными выбросами более 30 тонн загрязняющих веществ в год (Петелин, 2010). Крупнейшими являются авиационный, силикатный, вертолетный, локомотиво-вагоноремонтный заводы, а также производство металлических изделий «Улан-Удэстальмост». Город является крупным железнодорожным узлом, через него проходит Транссибирская магистраль в Монголию и Китай. Территорию г. Улан-Удэ пересекают автомагистрали Иркутск – Улан-Удэ –

Чита и Улан-Удэ – Кяхта. Автопарк столицы Бурятии насчитывает около 800 тыс. машин. Значительный вклад в загрязнение города вносят две ТЭЦ, работающие на каменном угле и дающие огромную массу твердых отходов. Зола углей по сравнению с земной корой обогащена В, Мо, As, Be, Pb, W, Ge, Sb (Геохимия..., 1990).

Материалы и методы

Отбор проб растительного материала на территории города проведен во второй половине июля 2014 г. с шагом 0,7–1 км (рис. 1). В этих же точках отобраны пробы почв из поверхностного (0–10 см) горизонта. Листья и кора отбирались с деревьев приблизительно одного возраста, с диаметром стволов 20–30 см. Согласно методике (Терехина, 2010), листья без черешков собирали на высоте 1,5–2,0 м по периметру кроны с нескольких деревьев. Пробы коры толщиной 1–1,5 см срезались ножом на высоте 1–1,5 м по окружности ствола, предварительно очищенного жесткой щеткой от пыли и лишайников. Всего было отобрано по 111 проб коры и листьев, из них 7 – на окраинах города, в относительно незагрязненных районах, представляющих собой местный (урбанизированный) фон.

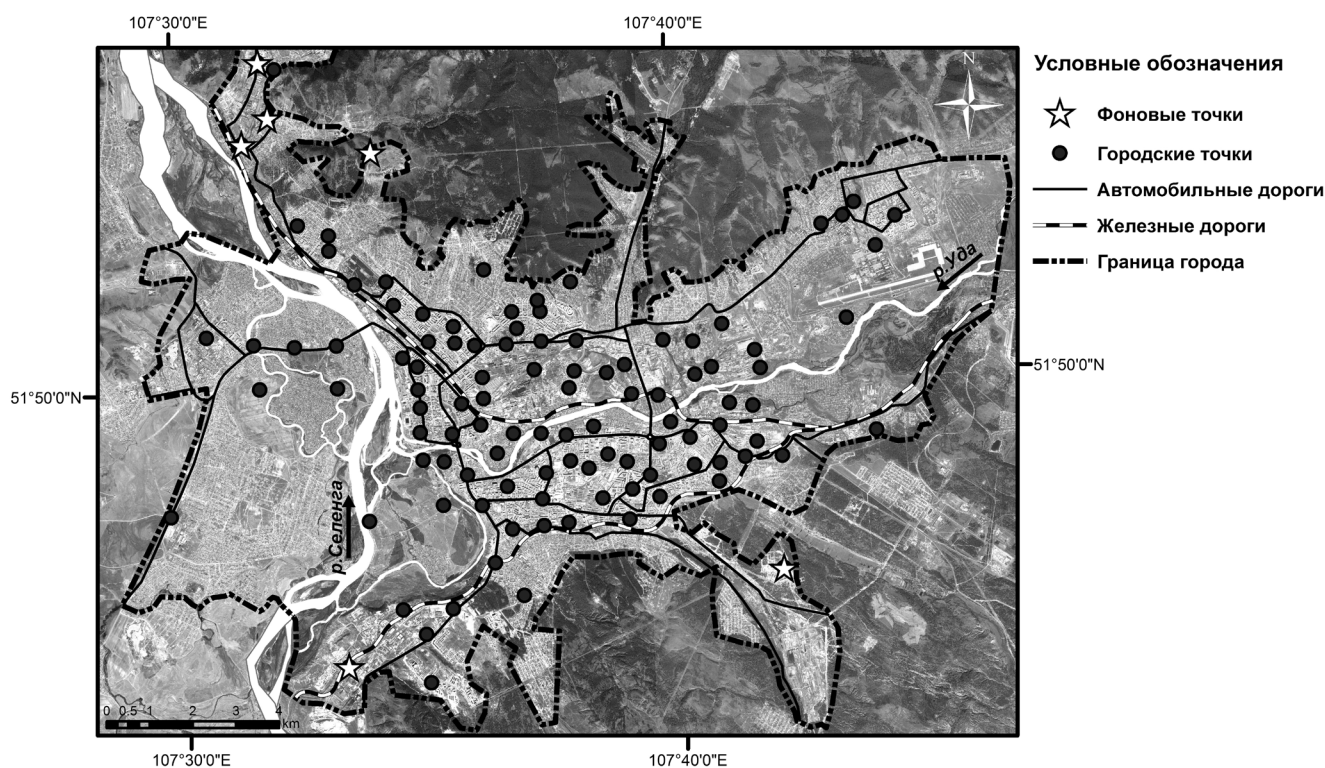


Рис. 1. Карта отбора проб (белые звездочки – фоновые точки, кружки – городские).

Так как на поверхности листьев осаждаются частицы пыли и почвы, они промывались под водопроводной водой, затем споласкивались дистиллированной (Sæbø et al., 2012). Пробы высушивались в бумажных пакетах до абсолютно сухого состояния в сушильном шкафу при +70 °С в течение 6–7 часов. МЭ в растительном материале и в почвах определялись методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой во ВНИИ минерального сырья. Для определения зольности проведено сухое озоление растительного материала, основанное на сжигании проб с кислородом при высоких температурах (Баргальи, 2005).

Для выявления биогеохимических особенностей гибридов тополя фоновых территорий состав их листьев сравнивался со средними концентрациями МЭ в ежегодном приросте растительности суши (Добровольский, 2003). Геохимическая специализация тополей определялась формулой, в числителе которой приводятся концентрирующиеся элементы с их кларками концентрации KK , в знаменателе – деконцентрирующиеся с кларками рассеяния KP .

На основе средних содержаний МЭ в листьях и коре городских тополей для разных функциональных зон рассчитывались коэффициенты концентрации Kc и рассеяния Kp , позволяющие оценить накопление или

рассеяние МЭ по сравнению с фоном: $Kc = Ca/C\phi$ и $Kp = C\phi/Ca$, где $C\phi$, Ca – концентрации элемента в фоновых и городских образцах соответственно.

Различия в содержании МЭ между органами гибридов тополя характеризовались акропетальным коэффициентом (АК), который рассчитывался как отношение содержания МЭ в сухом веществе коры S_k к их содержанию в сухом веществе листьев S_l : $AK = S_k/S_l$.

Результаты и обсуждение

При оценке техногенной трансформации микроэлементного состава городских растений эталоном сравнения обычно служат данные, полученные в фоновых (ненарушенных хозяйственной деятельностью) условиях. Однако в г. Улан-Удэ тополь представлен только искусственными насаждениями и практически не встречается за пределами города. В этой связи местный геохимический фон определен нами по пробам, собранным на окраинах города, где отсутствует интенсивное антропогенное воздействие. Таким образом, речь идет не о природном, а об урбанизированном фоне. Для выявления геохимических особенностей состава гибридов тополя в городских посадках на территории Улан-Удэ содержание МЭ в их листьях сопоставлялось с микроэлементным составом ежегодного прироста растительности суши (Добровольский, 2003) и со средним содержанием в *Populus nigra*, произрастающем в фоновых условиях в Европе (Djingova et al., 2004) (табл. 1).

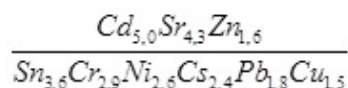
Таблица 1

Среднее содержание МЭ (мкг/г сухого вещества) в листьях гибридов тополя урбанизированного фона г. Улан-Удэ в сравнении с глобальными кларками

Показатели	Cd	Sr	Zn	Co	Mo	Pb	Ni	Cu	Sb	Cr	Sn	Cs	W
Фон, г. Улан-Удэ	0,20	150	48,2	0,56	0,40	0,70	0,76	5,25	0,02	0,62	0,07	0,05	0,03
Глобальные кларки ^{а)}	0,04	35,0	30,0	0,50	0,50	1,25	2,00	8,00	н.д.	1,80	0,25	0,12	н.д.
Содержание в листьях <i>Populus nigra</i> ^{б)}	0,20	118	н.д.	0,70	н.д.	1,25	1,78	5,05	0,04	0,40	н.д.	0,10	н.д.

^{а)} в ежегодном приросте растительности суши по (Добровольский, 2003); ^{б)} по данным (Djingova et al., 2004); н.д. – нет данных.

Биогеохимическая формула для листьев тополей урбанизированного фона г. Улан-Удэ относительно кларков В.В. Добровольского (2003) имеет вид:



Она показывает выраженное накопление в листьях Cd и Sr. Микроэлементный состав листьев гибридов тополя в фоновых участках г. Улан-Удэ в целом сходен с таковым у *Populus nigra* в незагрязненных районах Европы, отличаясь, главным образом, несколько повышенным содержанием Sr и пониженным – Pb и Ni.

У каждого вида растения химический состав разных органов и тканей может весьма существенно различаться, что обусловлено выполняемыми ими функциями, морфологией, соотношением основных источников поступления вещества, а также физиологической ролью элементов (Ковалевский, 1969). Гибриды тополя в фоновых районах г. Улан-Удэ характеризуются разными уровнями накопления МЭ в листьях и коре. Только три МЭ из изученных нами – Cs, Cu, Cd – в листьях и коре находятся в близких концентрациях. Еще четыре – Sr, Co, Mo и Mn – максимально накапливаются в листьях, т.е. имеют базипетальный тип распределения (Сабинин, 1955). Остальные (Cr, Ni, Zn, Ge, Zr, Sn, Sb, W, Pb, Fe) наиболее интенсивно аккумулируются в коре, т.е. характеризуются акропетальным типом распределения. Накоплению МЭ в листьях препятствует биогеохимический барьер (Ковалевский, 1991), а также вымывание МЭ из листьев с дождевыми осадками, максимум которых в Улан-Удэ приходится на летний период.

Поступление МЭ от транспорта и разнообразных промышленных предприятий в окружающую среду г. Улан-Удэ вызывает изменение микроэлементного состава городских растений. По сравнению с фоновыми значениями в листьях гибридов тополя в г. Улан-Удэ содержится существенно больше W ($Kc = 2,9$), Ni (2,1), Sb (1,8) при незначительном накоплении Ge (1,4), Mo (1,3) и Zn (1,3). W, Sb и Ge поступают глав-

ным образом с выбросами и отходами ТЭЦ. Производство металлических изделий и транспорт поставляют в окружающую среду г. Улан-Удэ основную массу Ni. Источником Sb, помимо сжигания угля, является также строительная индустрия (О состоянии..., 2014).

Еще более разнообразный спектр МЭ накапливается в коре гибридов тополя, растущих в городе: по сравнению с фоновыми значениями в ней существенно больше Cr ($K_c = 4,3$), Ni (2,8), W (1,9), Mo (1,7). В несколько меньших количествах аккумулируются Pb ($K_c = 1,6$), Sn (1,4), Cs (1,4), Ge (1,3), Sr (1,3), Cd (1,3). Основным источником Cr в окружающей среде города является производство готовых металлических изделий, Pb – ТЭЦ и строительная промышленность (О состоянии..., 2014).

Таким образом, кора городских тополей в целом характеризуется более высоким по сравнению с листьями содержанием всех МЭ, за исключением W, Sb и Zn, которые интенсивно накапливаются в листьях.

В условиях промышленного города, несмотря на повышенную аккумуляцию многих МЭ, сохраняются различия в содержаниях МЭ между листьями и корой гибридов тополя, свойственные этим деревьям на незагрязненных территориях, о чем свидетельствуют величины акропетального коэффициента (рис. 2). В листьях и коре городских тополей накапливаются те же МЭ, что и на фоновых территориях; те же МЭ в листьях и коре находятся в близких концентрациях. Однако по сравнению с урбанизированным фоном в г. Улан-Удэ кора гибридов тополя содержит существенно больше Cr, Pb и Ni, поступающих в атмосферу из антропогенных источников (рис. 2).

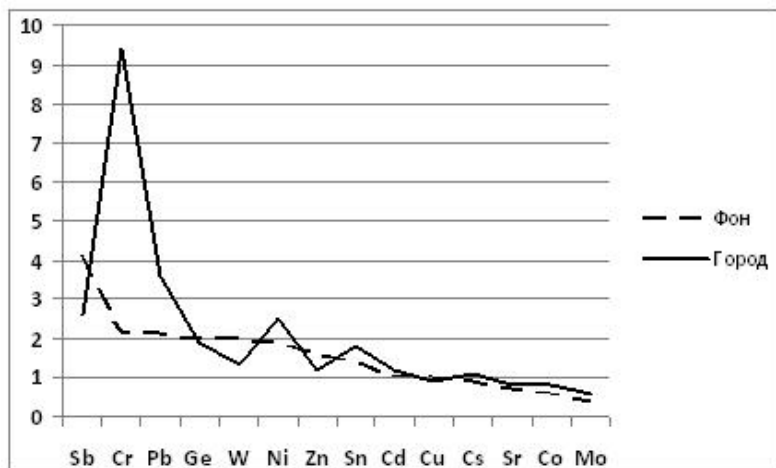


Рис. 2. Акропетальные коэффициенты микроэлементов в гибридах тополя в фоновых условиях и в г. Улан-Удэ.

Микроэлементный состав листьев (табл. 2) и коры тополей значительно варьирует в разных функциональных зонах города, что указывает на воздействие локальных источников загрязнения атмосферы. Для большинства элементов коэффициент вариации C_v составляет 25–98 %, для Ni и Cr он повышается до 200 % и более.

Максимальное накопление листьями тополя Ni ($K_c = 8,4$), Sb (3,0), Sn (1,6) и Cu (1,5) приходится на транспортную зону, которая подвержена не только воздействию автомобильного транспорта, но и шлама ТЭЦ, перевозимого в открытом виде по дорогам. В листьях тополя вблизи автодорог происходит деконцентрация такого биофильного элемента, как Mn ($K_p =$

1,6), что может свидетельствовать о ингибировании его поглощения другими МЭ. Промышленная зона отличается наибольшей биоаккумуляцией листьями тополя МЭ с высокой технофильностью: W ($K_c = 3,9$), Ge (2,2), Cd (1,6), а также Zn (1,7) и Sr (1,5) и пониженным относительно фона содержанием Cr ($K_p = 1,9$). В усадебной зоне в листьях накапливается максимальное количество Mo ($K_c 1,7$).

В коре гибридов тополя максимальное накопление Cr ($K_c = 8,1$), Ni (4,7), Mo, W (2,3), Cd (2,0) отмечается в промышленной зоне; Pb (2,0), Sn (1,9) и Ge (1,8) – в усадебной зоне; Sb (1,5) – в транспортной.

Таблица 2

Среднее содержание МЭ (мкг/г сухого вещества) в листьях гибридов тополя на территории г. Улан-Удэ

Функциональная зона (число точек)	Cd	Sr	Zn	Co	Mo	Pb	Ni	Cu	Sb	Cr	Sn	Cs	W
Рекреационная (11)	0,22	153	66,6	0,79	0,55	0,52	1,08	5,79	0,03	0,51	0,07	0,07	0,07
Усадебная (14)	0,19	204	56,3	0,37	0,69	0,58	0,65	4,98	0,04	0,45	0,07	0,04	0,06
Жилая 2-5-этажная (43)	0,19	178	55,9	0,58	0,45	0,70	1,12	5,79	0,03	0,77	0,07	0,06	0,07
Транспортная (11)	0,28	169	74,5	0,57	0,59	0,72	6,41	7,78	0,05	0,50	0,11	0,06	0,09
Промышленная (15)	0,33	224	80,8	0,52	0,46	0,80	0,92	6,53	0,03	0,33	0,07	0,05	0,10
В среднем по городу	0,23	186	62,9	0,55	0,51	0,68	1,62	5,96	0,03	0,60	0,08	0,06	0,07

Источником МЭ в коре деревьев является атмосфера, тогда как в листья МЭ поступают также из почвы (Баргальи, 2005), поэтому на накопление МЭ в листьях в большой степени влияет содержание их подвижных форм в почвах. Таким образом, элементный состав устойчивых в условиях промышленного города растений дает возможность оценить состояние, как воздушной среды, так и почвы. Полученные данные по микроэлементному составу гибридов тополя в г. Улан-Удэ позволяют выделить приоритетные загрязнители окружающей среды города – W, Sb, Cr, Ni, Mo, Cd, Pb. Кора городских тополей имеет более высокое по сравнению с листьями содержание почти всех МЭ, ее состав отражает многолетнее загрязнение атмосферы города.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-27-00083).

ЛИТЕРАТУРА

- Баргальи Р.** Биогеохимия наземных растений. – М.: ГЕОС, 2005. – 457 с.
- Геохимия окружающей среды / Сост. Ю.Е. Саев, Б.А. Ревич, Е.П. Янин и др. – М.: Недра, 1990. – 335 с.
- О состоянии и охране окружающей среды Республики Бурятия в 2013 году: Государственный доклад. – Улан-Удэ: Издательский дом “ЭКОС”, 2014. – 134 с.
- Добровольский В. В.** Основы биогеохимии. – М.: Издательский центр «Академия», 2003. – 400 с.
- Ковалевский А. Л.** Биогеохимия растений. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1991. – 294 с.
- Ковалевский А. Л.** Основные закономерности формирования химического состава растений // Биогеохимия растений: Труды Бурятского ин-та естеств. наук БФ СО АН СССР, 1969. – Вып. 2. – С. 6–28.
- Петелин С. М.** Улан-Удэ и Байкальский целлюлозно-бумажный завод – главные загрязнители озера Байкал // Экологические проблемы Байкальского региона: Мат-лы Респ. науч.-практ. конф. – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского гос. ун-та, 2010. – С. 168–172.
- Сабинин Д. А.** Физиологические основы питания растений. – М.: АН СССР, 1955. – 514 с.
- Терехина Н. В.** Методические указания к проведению фитогеохимических исследований: учеб.-метод. пособие. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2010. – 25 с.
- Djingova R., Kuleff I., Markert B.** Chemical fingerprinting of plants // Ecological Research, 2004. – Vol. 19. – P. 3–11.
- Sæbø A., Popok R., Nawrot B., Hanslin H. M., H. Gawronski S. W.** Plant species differences in particulate matter accumulation on leaf surfaces // Science of the Total Environment, 2012. – No. 427–428. – P. 347–354.

Содержание

Геоботаника и ресурсование

Денисова Г. Р., Гусева А. А. Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Dracocephalum fragile</i> Turcz. ex Benth. на северной границе ареала	5
Пермитина В. Н., Султанова Б. М., Курмантаева А. А. Пространственная дифференциация почвенно-растительного покрова низкогорного хребта Каратау	8
Терехина Т. А., Елесова Н. В., Копытина Т. М. Растительность юго-западной части проектируемого национального парка «Горная Колывань» (Алтайский край)	14
Тихонова И. В., Мухортова Л. В., Данилова И. В., Михайлова И. А. Исследование лесопригодности почв для хвойных лесов Республики Тыва с помощью ГИС	23
Димеева Л. А., Усен К., Султанова Б. М., Исламгулова А. Ф., Зверев Н. Е., Иманалинова А. А., Масимжан М., Аблайханов Е. Т. Фитоценоотическое разнообразие горных хребтов и межгорных долин восточной части Северного Тянь-Шаня	29
Сафронова И. Н., Нарантуя Н. О современном состоянии степей в Завханском аймаке (Монголия)	34
Ситпаева Г. Т., Гемеджиева Н. Г., Мусаев К. Л., Рамазанова М. С. Ресурсная оценка диких сородичей культурных растений хребтов Тарбагатай, Саур, Манырак	38
Шишмарев В. М., Шишмарева Т. М. Изучение запасов лекарственных растений Бурятии	48
Елесова Н. В., Овчарова Н. В. Растительный покров природного заказника «Касмалинский» (Алтайский край)	52
Кубентаев С. А., Данилова А. Н. Состояние популяций и запасы <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh. на хребте Ивановский	57
Лысенко В. В., Усен К., Димеева Л. А., Масимжан М., Аблайханов Е. Т. Растительность Коскудукской лесной дачи и прилегающей части долины реки Чу (Казахстан)	64
Соколова Г. Г. Оценка стабильности развития клевера белого (<i>Trifolium repens</i> L.) в окрестностях г. Алейска (Алтайский край)	68
Тушигмаа Ж. Состояние разнотравно-осокового подтаежного сосняка Западного Хэнтэя Монголии	71
Нарантуя Н. Влияние природных и антропогенных факторов на структуру ценопопуляций <i>Geranium pratense</i> L. в луговых сообществах Монголии	75

Изучение растительного покрова Алтая, Сибири и Монголии

Зарубина Е. Ю. Флора разнотипных водоемов Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения (полуостров Ямал)	78
Королюк А. Ю., Лебедева М. В., Санданов Д. В., Отмахов Ю. С. Климатическое моделирование ареалов степных сообществ Западной Сибири и Южного Урала	83
Пунина Е. О., Гнутиков А. А., Носов Н. Н., Мякошина Ю. А., Коцинян А. Р., Добрякова К. С., Райко М. П., Мачс Э. М., Крапивская Е. Е., Шмаков А. И., Родионов А. В. Исследование злаков Алтая: итоги, проблемы, перспективы	87

Молекулярные методы в исследовании растений и хемосистематика отдельных таксонов

Андропова Е. В., Мачс Э. М., Филиппов Е. Г. Генетический полиморфизм <i>Cypripedium calceolus</i> , <i>C. macranthon</i> , <i>C. shanxiense</i> , <i>C. × ventricosum</i> (Orchidaceae) по данным пиросеквенирования	95
Асбаганов С. В., Кобозева Е. В., Агафонов А. В. Система размножения и дифференциация <i>Sorbocotoneaster pozdnjakovii</i> в сравнении с <i>Sorbus sibirica</i> и <i>Cotoneaster melanocarpus</i>	101
Беленикин М. С., Криницына А. А., Логачева М. Д., Купцов С. В., Сперанская А. С. Секвенирование <i>de novo</i> и сравнительный анализ хлоропластных геномов четырех видов рода <i>Allium</i> , произрастающих в условиях высокогорий или на равнинах	107
Ефимов С. В., Дегтярева Г. В., Терентьева Е. И., Самигуллин Т. Х., Вальехо-Роман К. М. Взаимоотношение видов <i>Paeonia anomala</i> , <i>P. intermedia</i> и <i>P. hybrida</i> (Paeoniaceae) по данным о последовательностях ITS ядерной рибосомной ДНК и <i>ycf1</i> хлоропластной ДНК	112

Евдокимов И. Ю. Современное представление о системе семейства Ranunculaceae Juss.	117
Елисафенко Т. В., Кубан И. Н., Дорогина О. В. Молекулярно-генетические исследования сибирских видов рода <i>Viola</i> L.	123
Терентьева Е. И., Дегтярева Г. В., Ефимов С. В., Самигуллин Т. Х., Варлыгина Т. И. Использование морфологических и молекулярных методов для определения видовой принадлежности растений рода <i>Liparis</i> (Orchidaceae) в ГПБ заповеднике «Кедровая падь»	131
Филиппов Е. Г., Андропова Е. В. Генетическая структура популяций представителей рода <i>Cypripedium</i> (<i>C. calceolus</i> , <i>C. macranthon</i> , <i>C. shanxiense</i> и <i>C. × ventricosum</i>) России по данным аллозимного анализа	137
Добрякова К. С. Изменчивость последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 видов <i>Elymus</i> , связанная с гибридизацией и рекомбинацией: филогенетическая сеть NeighbourNet	143
Звягина Н. С., Дорогина О. В. Уточнение таксономического статуса криптического вида <i>Hedysarum setigerum</i> по данным морфологического и карпологического анализов и ISSR-маркирования	148
Михайлова Ю. В. Исследование ДНК для решения вопросов систематики <i>Sileneae</i> DC. (Caryophyllaceae Juss.)	153

Морфология и биология отдельных видов

Васфилова Е. С., Сушенцов О. Е. Влияние светового режима на рост и сезонное развитие растений лабазника вязолистного (<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.)	158
Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю. Обзор фитолитов некоторых видов диких и культурных злаков	162
Боярских И. Г. Биология опыления и проявление партенокарпии у <i>Lonicera caerulea</i> (Caprifoliaceae) ...	167
Долганова З. В. Виды подрода <i>Limniris</i> рода <i>Iris</i> в селекции на повышение генеративной продуктивности сортов	173
Зверева Г. К. Распределение надземной фитомассы и структурные особенности хлоренхимы у луговых злаков	184
Мезина Н. С., Олонова М. В. К изучению жизненной формы <i>Poa palustris</i> (Poaceae) в таежной зоне Западной Сибири	188
Ржевский С. Г. Анатомио-морфологическое исследование <i>Artemisia armeniaca</i> Lam. и <i>Artemisia latifolia</i> Ledeb.	192
Новикова В. Н., Косачев П. А. Особенности анатомического строения плода и черешка листа у видов <i>Seseli</i> (Ariaceae) Алтайского края и их таксономическое значение	196
Понкратьева С. В. Некоторые аспекты изучения «ведьминых метел» мутационного типа в Сибири	199
Щепилова О. Н., Щепилов А. Ю., Попова Т. В. Биологическая характеристика избранных видов семейства Compositae Giseke	203
Аверьянова Е. А. Особенности биологии редкого вида <i>Orchis picta</i> Loisel. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье	207
Гладышева О. В. Онтогенез и семенная продуктивность <i>Lavandula angustifolia</i> Mill. при интродукции в ЦЧР	212
Ковригина Л. Н., Камынина Н. А. Метамерная изменчивость и сопряженность признаков стебля у ячменя двурядного (<i>Hordeum vulgare</i> L.)	217
Любезнова Н. В. Особенности морфологического и анатомического строения <i>Minuartia circassica</i> (Albov) Woronow ex Grossh. и <i>Minuartia oreina</i> (Mattf.) Schischkin, возникшие в разных сообществах альпийского пояса северо-западного Кавказа	221
Петрова С. Е. Спектр жизненных форм и эколого-географический анализ зонтичных (Umbelliferae) Алтайского края и Республики Алтай	226

Охрана растений

Белоус В. Н. Синэкологические особенности <i>Calophaca wolgarica</i> (L. fil.) DC. на примере степных ландшафтов Ставрополя	230
Золотухин Н. И. Растения из Красной книги России в лесостепной долине реки Чулышман (Восточный Алтай) по материалам Алтайского и Центрально-Черноземного заповедников	236

Золотухин Н. И. О некоторых местонахождениях сосудистых растений из Красной книги Алтайского края по материалам Алтайского и Центрально-Черноземного заповедников	243
Крещенок И. А., Старченко В. М. Методы сохранения редких видов папоротников долины р. Буря (Амурская область)	246
Мухтубаева С. К., Ситпаева Г. Т., Данилов М. П., Шорманова А. А. Редкие растения ущелий Саты и Кольсай хребта Кунгей Алатау	249
Шурупова М. Н. Динамика малочисленной популяции редкого вида <i>Saussurea baicalensis</i> (Adams) B. L. Rob. на Кузнецком Алатау	257

Роль ботанических садов в изучении и сохранении биоразнообразия растений

Гэрэлчулуун Я. Интродукция <i>Dasiphora fruticosa</i> (L.) Rydb. в Ботаническом саду Монголии	261
Чурикова О. А. Размножение секуринегги (<i>Securinega suffruticosa</i> (Pall.) Rehd.) в культуре <i>in vitro</i>	265
Киселева Т. И., Мирохина И. А. Особенности размножения представителей рода <i>Thuja</i> L. (Cupressaceae) в лесостепном приобье	268
Путенихина К. В. Сохранение генофонда кедра сибирского при интродукции в Башкирском Предуралье и на Южном Урале	273
Евдокимов И. В., Корчагов С. А., Карбасникова Е. Б., Андропова М. М. Результаты интродукции дендрофлоры Южной Сибири и Монголии в дендрологическом саду ВГМХА имени Н.В. Верещагина	276
Реут А. А., Миронова Л. Н. Первичные результаты семенного размножения некоторых представителей рода <i>Iris</i> L.	280
Чиндяева Л. Н., Киселева Т. И. Сибирские караганы (<i>Caragana</i> Fabr.): опыт интродукции и перспективы использования в озеленении Новосибирска	284
Лях Е. М. Особенности сохранения <i>Myricaria bracteata</i> Royle в ботанических садах	291
Шишкин С. В. Размножение видов и гибридов тополя (<i>Populus</i> L.) зимними стеблевыми черенками ...	295
Кухарева Л. В., Титок В. В., Гиль Т. В. Интродукция лекарственных и пряно-ароматических растений в ЦБС НАН Беларуси	299
Гордеева Г. Н. Интродукция древесных растений сибирской флоры в аридных условиях степной зоны Хакасии	302

Систематика отдельных таксонов

Агафонов А. В., Кобозева Е. В. Репродуктивная дифференциация <i>Elymus komarovii</i> (Poaceae) в связи с проблемой таксономической идентификации	310
Остроумова Т. А., Клюйков Е. В., Лаврова Т. В. Таксономическое положение рода <i>Katapsuxis</i> Raf. среди близких таксонов Umbelliferae (Apiaceae)	316
Рожанская О. А., Шилова Т. В., Горшкова Е. М. Изменчивость таксономических признаков в популяциях растений-регенерантов и генеративных потомств эспарцета песчаного (<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.)	321
Капитонова О. А. К систематике и экологии рогозов (<i>Typha</i> L.) Западной Сибири	325
Трошкина В. И. Методика изучения морфологии листовой пластинки у видов рода <i>Geranium</i> L. (Geraniaceae Juss.) для целей систематики	329
Киприянова Л. М., Бобров А. А. Морфолого-анатомические и молекулярно-генетические особенности видов <i>Stuckenia</i> (Potamogetonaceae) юга Сибири	334
Никифорова О. Д. Древнесредиземноморские элементы в секциях <i>Mediterraneae</i> и <i>Alpestres</i> рода <i>Myosotis</i> (Boraginaceae)	338

Флора Южной Сибири, Монголии и сопредельных территорий

Синицына Т. А. Заметки к распространению <i>Allium pumilum</i> Vved., <i>A. amphibolum</i> Ledeb. и <i>A. vodopjanovae</i> N. Friesen в Алтайском крае	345
Овчарова Н. В., Терёхина Т. А. Инвазивная активность адвентивных видов растений на территории правобережья р. Оби (Алтайский край)	349

Макаров В. П., Неслухов А. Д., Пак Л. Н., Желибо Т. В., Банщикова Е. А. Флора травянистых растительных сообществ Национального парка «Чикой» в бассейне р. Аца	355
Митрофанова Е. Ю. Фитопланктон пелагиали и одного из крупных притоков Телецкого озера в период летнего нагревания	360
Рахимова Е. В., Нам Г. А., Ермакова Б. Д., Асылбек А. М., Жахан Н., Такиева Ж. М. Виды грибов и грибоподобных организмов Алтая, новые для территории Казахстана	368
Желудева Е. В., Макрый Т. В. Своеобразие лишенофлоры Северного Охотоморья: специфичные и редкие виды	373
Ишмуратова М. Ю., Тлеукенова С. У., Додонова А. Ш., Гаврилькова Е. А. К оценке современного видового состава эндемичных растений флоры Карагандинской области	381
Косачев П. А., Вайц М. А. Состав видов рода <i>Euphrasia</i> (Orobanchaceae) Алтайской горной страны	386
Нелина Н. В., Кудабаева Г. М., Данилов М. П., Веселова П. В. Типы антропогенных нарушений растительного покрова ущелий Мерке и Каракыстак западной части Киргизского Алатау (Северный Тянь-Шань)	388
Нелина Н. В., Кудабаева Г. М., Мухтубаева С. К., Билибаева Б. К. К видовому составу флоры ущелий Мерке и Каракыстак западной части Киргизского Алатау	392
Харпухаева Т. М. Предварительные данные о лишенобиоте Тункинского национального парка	399
Урусов В. М., Варченко Л. И. Эволюция видов и ландшафтов как функция тектонических процессов и разномасштабной динамики климата	402
Садырова Г. А. Флора парка имени Первого президента Республики Казахстан	415
Кокорева И. И., Отрадных И. Г., Съедина И. А. Современная флора Шу-Илейских гор (Северный Тянь-Шань)	418
Лагунова Е. Г., Васильева О. А. Адвентивные виды во флоре города Абакана	427

Экология растений и фитоиндикация

Бородулина И. Д., Земцова А. Я., Назарюк Н. И., Салыкова В. С. Комплексная оценка биохимических показателей плодов смородины черной и золотистой в условиях лесостепной зоны Алтайского края	431
Валиулина А. Ф., Подойникова П. А., Голованова Т. И. Влияние pH среды на взаимоотношение растений томатов и грибов рода <i>Trichoderma</i>	434
Заревина К. С., Стецов Г. Я., Силантьева М. М. Влияние биологически активных веществ на яровую пшеницу в экстремальных условиях	437
Хлебцова Л. П., Никитина Е. Д., Пронина Р. Д. Соматоклональная изменчивость в культуре незрелых зародышей <i>Triticum aestivum</i> L.	442
Шелепова О. В., Семенова М. В., Шанцер И. А., Степанова Н. Ю. Генетические и морфологические особенности южно-сибирских популяций <i>Mentha arvensis</i> L.	446
Веселова П. В., Кудабаева Г. М., Димеева Л. А. Влияние степени нарушенности растительного покрова на видовой состав растений долины р. Сырдарья	451
Дмитриева О. А., Романова Н. Г. Оценка жизненного состояния <i>Pinus sylvestris</i> L. в искусственных посадках г. Топки	458
Тимофеев И. В., Кошелева Н. Е. Оценка эколого-геохимического состояния древесных растений в горно-промышленных ландшафтах (г. Закаменск, Республика Бурятия)	463
Гуков Г. В., Розломий Н. Г. Биологические и лесоводственные свойства лиственницы на Дальнем Востоке (Приморский край)	473
Земцова А. Я., Зубарев Ю. А., Гунин А. В., Мёрзель Й.-Т. Общее содержание фенольных веществ в плодах сортообразцов облепихи (<i>Hippophae rhamnoides</i> L.) различного эколого-географического происхождения	477
Лебедева В. П., Сорокина Г. А., Гаевский Н. А. Применение флуоресцентных методов в фитоиндикации	480
Тайсумов М. А., Крапивина Е. А., Кушалиева Ж. А. Распределение видов биоты ксилотрофных макромицетов Чеченской республики по флористическим районам	486
Хрусталева М. А. Экобиогеохимические исследования моренных ландшафтов	494

Юдина П. К., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А. Параметры мезофилла листа как индикаторы изменения функциональных свойств растительных сообществ и видов в степях Западного Забайкалья и Монголии	501
Полонский В. И., Полякова И. С. Флуктуирующая асимметрия листьев: механизм формирования и применение в фитоиндикации	506
Кошелева Н. Е., Дорохова М. Ф., Курбанова Ф. Г. Изменение микроэлементного состава листьев и коры гибридов тополя в промышленном городе	511

Contents

Geobotany and resource science

Denisova G. R., Guseva A. A. Ontogenetic structure of coenopopulations of <i>Dracocephalum fragile</i> Turcz. ex Benth. at the northern limits of the area	5
Permitina V. N., Sultanova B. M., Kurmantajeva A. A. Spatial differentiation of soil and vegetation cover of mountain range Karatau	8
Terekhina T. A., Elesova N. V., Kopytina T. M. The vegetation of the south-western part of the planned National Park “Mountain Kolyvan” (Altai Territory)	14
Tikhonova I. V., Mukhortova L. V., Danilova I. V., Mikhaylova I. A. The investigation of Tuva soil suitability for coniferous forest with GIS	23
Dimeyeva L. A., Ussen K., Sultanova B. M., Islamgulova A. F., Zverev N. E., Imanalinova A. A., Masimzhan M., Ablaihanov E. T. Phytocoenotic diversity of mountain ranges and intermountain valleys of the eastern part of the Northern Tien Shan	29
Safronova I. N., Narantuya N. About modern condition of steppes of Zavchan aimag (Mongolia)	34
Sitpayeva G. T., Gemejyeva N. G., Musayev K. L., Ramazanov M. S. The resource assessment of wild relatives of cultivated plants on Tarbagatai, Saur, Manyrak mountain ridges	38
Shishmarev V. M., Shishmareva T. M. Study of stocks of medicinal plants of Buryatia	48
Elesova N. V., Ovcharova N. V. Vegetation of the natural reserve «Kasmalinsky» (Altai Region)	52
Kubentaev S. A., Danilova A. N. State of populations and stocks of <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh. on the Ivanovsky ridge	57
Lyssenko V. V., Ussen K., Dimeyeva L. A., Masimzhan M., Ablaihanov E. T. Vegetation of Koskuduk forest area and the adjacent part of the Chu river valley	64
Sokolova G. G. Estimation of stability of development of white clover (<i>Trifolium repens</i> L.) in the vicinity of the city of Aleysk (Altai Krai)	68
Tushigmaa J. State of herbs-sedge subtaiga pine forest of Western Khentei, Mongolia	71
Narantuya N. The natural and human impacts on coenopopulation structure of <i>Geranium pratense</i> L. in meadow community of Mongolia	75

Study of vegetation of Altai, Siberia and Mongolia

Zarubina E. Yu. Flora of heterogeneous reservoirs of Bovanenkovо oil-gas condensate field (Yamal Peninsula) ..	78
Korolyuk A. Yu., Lebedeva M. V., Sandanov D. V., Otmakhov Yu. S. Climatic modeling of steppe plant communities distribution in Western Siberia and Southern Urals	83
Punina E. O., Gnutikov A. A., Nosov N. N., Myakoshina Yu. A., Kotsinyan A. R., Dobryakova K. S., Rayko M. P., Machs E. M., Krapivskaya E. E., Shmakov A. I., Rodionov A. V. Study of Altai cereals: results, problems and prospects	87

Molecular methods in the study of plants and chemosystematics

Andronova E. V., Machs E. M., Filippov E. G. Genetic polymorphism of <i>Cypripedium calceolus</i> , <i>C. macranthon</i> , <i>C. shanxiense</i> , <i>C. × ventricosum</i> (Orchidaceae) inferred from pyrosequencing data	95
Asbaganov S. V., Kobozeva E. V., Agafonov A. V. Reproductive system and differentiation of <i>Sorbocotoneaster pozdnjakovii</i> in comparison with <i>Sorbus sibirica</i> and <i>Cotoneaster melanocarpus</i>	101
Belenikin M. S., Krinitsina A. A., Logacheva M. D., Kuptsov C. V., Speranskaya A. S. <i>De novo</i> sequencing and comparative analysis of the chloroplast genome of four species of the genus <i>Allium</i> , growing in various altitude ...	107
Efimov S. V., Degtjareva G. V., Terenteva E. I., Samigullin T. Kh., Valiejo-Roman C. M. Phylogenetic relationships of the <i>Paeonia anomala</i> , <i>P. intermedia</i> and <i>P. hybrida</i> (Paeoniaceae) inferred from nuclear ITS rDNA and plastid <i>ycf1</i> gene	112
Evdokimov I. Yu. Modern view on the system of family Ranunculaceae Juss.	117

Elisafenko T. V., Kuban I. N., Dorogina O. V. Molecular genetic studies of Siberian species of the genus <i>Viola</i> L.	123
Terentjeva E. I., Degtjareva G. V., Efimov S. V., Samigullin T. H., Varlygina T. I. Species delimitation in <i>Liparis</i> (Orchidaceae) based on morphological and molecular methods in reserve «Kedrovaya Pad'»	131
Filippov E. G., Andronova E. V. Genetic structure of the Russian <i>Cypripedium</i> populations (<i>C. calceolus</i> , <i>C. macranthon</i> , <i>C. shanxiense</i> and <i>C. × ventricosum</i>) inferred from allozyme data	137
Dobryakova K. S. The ITS 1-5.8S-ITS2 sequences variability of <i>Elymus</i> L. species associated with hybridization and recombination: phylogenetic network NeighbourNet	143
Zvyagina N. S., Dorogina O. V. A re-assessment of taxonomic status of the cryptic species <i>Hedysarum setigerum</i> using morphological and carpological analyses and ISSR markers	148
Mikhaylova Yu. V. DNA study for <i>Sileneae</i> DC. (Caryophyllaceae Juss.) systematics	153

Morphology and biology of different species

Vasfilova E. S., Sushentsov O. E. Influence of light regime on the growth and seasonal development of meadow-sweet plants (<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.)	158
Speranskaya N. Yu., Solomonova M. Yu. Phytoliths overview of some species of wild and cultivated grasses	162
Boyarskikh I. G. Pollination biology and manifestation of parthenocarpy in <i>Lonicera caerulea</i> (Caprifoliaceae) ..	167
Dolganova Z. V. Species of subgenus <i>Limniris</i> of genus <i>Iris</i> in breeding on increasing of generative productivity of cultivars	173
Zvereva G. K. The distribution of overground phytomass and structural features of chlorenchyma of meadow grasses	184
Mezina N. S., Olova M. V. Studying the living form of <i>Poa palustris</i> (Poaceae) in taiga zone of Western Siberia	188
Rzhevskiy S. G. Anatomical-morphological study of <i>Artemisia armeniaca</i> Lam. and <i>Artemisia latifolia</i> Ledeb. ...	192
Novikova V. N., Kosachev P. A. Features of anatomical structure of the fruits and the petioles of <i>Seseli</i> species (Apiaceae) in Altai krai and their taxonomic significance	196
Ponkratjeva S. V. Some aspects of the study of “witches’ broom” of mutation type in Siberia	199
Shchepilova O. N., Shchepilov A. Y., Popova T. V. Biological characteristic of selected species of the family Compositae Giseke	203
Averyanova E. A. Features of biology of rare species <i>Orchis picta</i> Loisel. (Orchidaceae) in the Sochi Black Sea region	207
Gladysheva O. V. Ontogenesis and seed productivity of <i>Lavandula angustifolia</i> Mill. at introduction in the Central Chernozem Region	212
Kovrigina L. N., Kamynina N. A. Metameric variability and character conjugation of the stem from two-row barley (<i>Hordeum vulgare</i> L.)	217
Lyubeznova N. V. Features of morphological and anatomical structure of <i>Minuartia circassica</i> (Albov) Woronow ex Grossh. and <i>Minuartia oreina</i> (Mattf.) Schischkin, emerged in different communities of the alpine belt of north-west Caucasus	221
Petrova S. E. The spectrum of life forms, ecological and geographical analysis of Umbelliferae of Altai Krai and Altai Republic	226

Plant protection

Belous V. N. The synecological features of <i>Calophaca wolgarica</i> (the Stavropol region’s steppe landscapes as an example)	230
Zolotukhin N. I. Plants from the Red Data Book of Russia in the forest-steppe valley of the Chulyshman River (East Altai) on materials of the Altai and Tsentral’no-Chernozemny Reserves	236
Zolotukhin N. I. Some locations of the vascular plants from the Red Data Book of the Altai region on materials of the Altai and Tsentral’no-Chernozemny Reserves	243

Kreshchenok I. A., Starchenko V. M. The methods of preservation of rare species of ferns of Bureya River valley (Amur Region)	246
Muchtubaeva S. K., Sytpaeva G. T., Danylov M. P., Shormanova F. F. Rare plants of Saty and Kolsai canyons and Kungei Alatau ridge	249
Shurupova M. N. Dynamics of small population of rare species <i>Saussurea baicalensis</i> (Adams) B.L. Rob. in the Kuznetsk Alatau	257

The role of botanical gardens in the study and conservation of plant diversity

Gerelchuluun Ya. Introduction <i>Dasiphora fruticosa</i> (L.) Rydb. in the Botanical Garden of Mongolia	261
Churikova O. A. Propagation of <i>Securinega suffruticosa</i> (Pall.) Rehd. <i>in vitro</i>	265
Kiseleva T. I., Mirokhina I. A. Propagation pattern of the genus <i>Thuja</i> L. (Cupressaceae) representatives in the forest-steppe circumob area	268
Putenikhina K. V. Gene pool preservation of Siberian stone pine under introduction in Bashkir Cis-Urals and the South Urals	273
Evdokimov I. V., Korchagov S. A., Karbasnikova E. B., Andronova M. M. The results of the introduction of dendroflora of the South Siberia and Mongolia in the dendrological garden VGMHA named after N.V. Vereshchagin	276
Reut A. A., Mironova L. N. Primary results of seed breeding of some species of the genus <i>Iris</i> L.	280
Chindyaeva L. N., Kiseleva T. I. Siberian pea shrubs (<i>Caragana</i> Fabr.): experience of introduction and prospects of use in urban plantings in Novosibirsk	284
Lyakh E. M. Peculiarities of conservation of <i>Myricaria bracteata</i> Royle in botanical gardens	291
Shishkin S. V. Propagation of poplar (<i>Populus</i> L.) Species and hybrids by stem cuttings	295
Kuchareva L. V., Titok V. V., Gill T. V. Introduction of medical and aromatic plants in CBG NAS of Belarus	299
Gordeeva G. N. Introduction of woody plants of Siberian flora in the arid conditions of the steppe zone of Khakassia	302

Systematics of different taxa

Agafonov A. V., Kobozeva E. V. Reproductive differentiation of <i>Elymus komarovii</i> (Poaceae) in connection with a problem of taxonomical identification	310
Ostroumova T. A., Kljuykov E. V., Lavrova T. V. Taxonomic position of the genus <i>Katapsuxis</i> Raf. and related genera of the Umbelliferae (Apiaceae)	316
Rozhanskaya O. A., Shilova T. V., Gorshkova E. M. Variability of taxonomic characteristics in populations of regenerated plants and generative progenies of <i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.	321
Kapitonova O. A. To the taxonomy and ecology of cattails (<i>Typha</i> L.) of West Siberia	325
Troshkina V. I. The study method of the morphology of leaf of the genus <i>Geranium</i> L. species (Geraniaceae Juss.) for the taxonomy	329
Kipriyanova L. M., Bobrov A. A. Morphological, anatomical and molecular genetic features of <i>Stuckenia</i> species (Potamogetonaceae) in the south of Siberia	334
(Nikiforova O. D. Ancient Mediterranean elements in the sections <i>Mediterraneae</i> and <i>Alpestres</i> of genus <i>Myosotis</i> Boraginaceae)	338

Flora of South Siberia, Mongolia and adjacent areas

Sinitsyna T. A. Notes to distribution of <i>Allium pumilum</i> Vved., <i>A. amphibolum</i> Ledeb. and <i>A. vodopjanovae</i> N. Friesen in Altai krai	345
Ovcharova N. V., Terekhina T. A. Invasive activity of adventitious plant species in the right bank of the r. Ob' (Altai territory)	349
Makarov V. P., Nesluhov A. D., Pak L. N., Zhelibo T. W., Banshchikova E. A. Flora of herbaceous plant communities of the National Park "Chikoy" in the Atsa river basin	355
Mitrofanova E. Yu. Phytoplankton of a pelagic zone and one of the large tributaries of Lake Teletskoye during the period of summer heat	360

Rakhimova E. V., Nam G. A., Yermekova B. D., Assylbek A. M., Zhakhan N., Takiyeva Zh. M. Altai species of fungi and fungal-like organisms, new for the territory of Kazakhstan	368
Rakhimova E. V., Nam G. A., Yermekova B. D., Assylbek A. M., Zhakhan N., Takiyeva Zh. M. Originality of the lichen flora of Northern Okhotomor'ye (Region of the northern coast of the Sea of Okhotsk): specific and rare species	373
Ishmuratova M. Yu., Tleukenova S. U., Dodonova A. Sh., Gavrilkova H. A. To the evaluation of specific diversity of endemic plants of Karagandy Region's flora	381
Kosachev P. A., Vait's M. A. The composition of the species of the genus <i>Euphrasia</i> (Orobanchaceae) in Altai Mountains	386
Nelina N. V., Kudabayeva G. M., Danilov M. P., Vesselova P. V. The types of anthropogenic disturbance of vegetative cover of the Merke and Karakystak gorges of the western part of the Kyrgyz Alatau (northern Tien Shan) ..	388
Nelina N. V., Kudabayeva G. M., Mukhtubayeva S. K., Bilibayeva B. K. The species composition of the flora of the Merke and Karakystak gorges of the western part of the Kyrgyz Alatau	392
Kharpukhaeva T. M. Preliminary data about lichen biota of Tunkinskiy national park	399
Urusov V. M., Varchenko L. I. Evolution of species and landscapes as a function of tectonic processes and the different scale climate dynamics	402
Sadyrova G. A. Park named after the first President of the Republic of Kazakhstan	415
Kokoreva I. I., Otradnykh I. G., S'edyna I. A. Modern flora the Shu-Ile Mountains (the Northern Tien Shan)	418
Lagunova E. G., Vasileva O. A. Adventitious species of the flora of the city of Abakan	427

Plant ecology and phytoindication

Borodulina I. D., Zemtsova A. J., Nazaryuk N. I., Salykova V. S. Complex assessment of biochemical parameters of fruits of black currant and golden currant in the forest-steppe zone of the Altai Territory	431
Valiulina A. F., Podoynikova P. A., Golovanova T. I. Effect of pH of the medium on the relationship of tomato and fungi of the <i>Trichoderma</i>	434
Zarevina K. S., Stetsov G. Ya., Silantyeva M. M. Influence of biologically active substances on <i>Triticum aestivum</i> L. in extreme conditions	437
Khlebova L. P., Nikitina E. D., Pronina R. D. Somaclonal variation in immature embryo culture of <i>Triticum aestivum</i> L.	442
Shelepova O. V., Semenova M. V., Schanzer I. A., Stenanova N. U. Genetic and morphological traits of South-Siberian populations <i>Mentha arvensis</i> L.	446
Vesselova P. V., Kudabayeva G. M., Dimeyeva L. A. Influence of degree of vegetation cover disturbance on species composition of the Syrdaria river valley	451
Dmitrieva O. A., Romanova N. G. Assessment of <i>Pinus sylvestris</i> L. vital status in artificial plantings in Topki town	458
Timofeev I. V., Kosheleva N. E. Environmental and geochemical assessment of woody plants in the nonferrous mining landscape (Zakamensk, Buryat Republic)	463
Gukov G. V., Rozlomiy N. G. Biological and silvicultural properties of larch in the Far East (Primorskiy Region)	473
Zemtsova A. J., Zubarev Y. A., Gunin A. V., Mörsel Jörg-Thomas The content of polyphenols in the fruits of seabuckthorn (<i>Hippophae rhamnoides</i> L.) varieties belonging to different eco-geographical origin	477
Lebedeva V. P., Sorokina G. A., Gaevsky N. A. Application of fluorescent methods in phytoindication	480
Taysumov M. A., Krapivina E. A., Kushalieva J. A. Distribution of biota of xylophilic macromycetes of the Chechen Republic in floristic regions	486
Khrustaleva M. A. Eco Biogeochemical studies of moraine landscapes	494
Yudina P. K., Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Ivanov L. A. Leaf mesophyll traits as the indicators for functional properties of plant communities and species in Transbaikalia and Mongolia steppes	501
Polonskiy V. I., Polyakova I. S. Fluctuating asymmetry of leaves: the mechanism of forming and using in phytoindication	506
Kosheleva N. E., Dorokhova M. F., Kurbanova F. G. Changes in trace element composition of poplar hybrids in industrial city	511

Научное издание

Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии

Сборник научных статей по материалам
Пятнадцатой международной научно-практической конференции
(Барнаул, 23–26 мая 2016 г.)

Ответственные редакторы: А.И. Шмаков, Т.М. Копытина
Технический редактор: А.В. Волынкин
Корректоры: Т.М. Копытина, М.С. Иванова, Т.А. Сеницына
Верстка оригинал-макета: А.В. Волынкин

Фото на обложке из коллекции П.А. Косачева

Подписано в печать 16.05.2016 г.
Объем 65,6 уч.-изд. л. Формат 64×90 1/8. Бумага офсетная.
Гарнитура Times New Roman. Тираж 100 экз. Заказ №3612.
Отпечатано в типографии «Концепт»,
656049, г. Барнаул, пр-т Социалистический, 85,
т./ф.: (3852) 36-82-51, concept-print@yandex.ru
www.concept-print.ru