

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
Четырнадцатой международной научно-практической конференции
(Барнаул, 25–29 мая 2015 г.)



Барнаул

Издательство
Алтайского государственного
университета
2015

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),
к. б. н. Д.А. Герман (Германия-Барнаул), к. б. н. М.С. Иванова (Барнаул),
проф. К. Кондо (Япония), к. б. н. М.Г. Куцев (Барнаул), к. б. н. С.В. Смирнов (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 XIV международной научно-практической конференции (25–29 мая 2015 г., Барнаул).** – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – 532 с.

ISSN 2313-3929

Сборник содержит научные статьи по материалам четырнадцатой 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.

Мероприятие проведено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 15-04-20280.

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

ISSN 2313-3929

© Издательство Алтайского
государственного
университета, 2015

© Оформление. Издательство
Алтайского государственного
университета, 2015

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 14th International Scientific and Practical Conference
(Barnaul, 25–29 mai 2015)



Барнаул

Издательство
Алтайского государственного
университета
2015

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)
D.A. German, PhD (Barnaul)
M.S. Ivanova, PhD (Barnaul)
K. Kondo, Dr. Sci. Biol, prof. (Japan)
M.G. Kutsev, PhD (Barnaul)
S.V. Smirnov, PhD (Barnaul)
T.A. Terekhina, Dr. Sci. Biol, prof. (Barnaul)
N.V. Friesen, PhD, prof. (Germany)

Proceedings of the 14th International Scientific and Practical Conference (Barnaul, 25–29 May 2015). Barnaul: Altai State University, 2015. 532 p.

ISSN 2313-3929

The book contains research papers of the Forteenth 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)

ФЛОРА ЮЖНОЙ СИБИРИ, МОНГОЛИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

УДК 581.9(470.6)

В.Н. Белоус

V.N. Belous

РАРИТЕТНОЕ СООБЩЕСТВО ВОРОВКОЛЕССКИХ ВЫСОТ (СТАВРОПОЛЬСКАЯ ВОЗВЫШЕННОСТЬ)

RARE COMMUNITY OF VOROVSKOLESSKYE HEIGHTS (STAVROPOL UPLAND)

Методом ярусных доминантов описано реликтовое степное сообщество *Stipa pulcherrima* + *Eremurus spectabilis* в верховье реки Невинка (Воровсколесские высоты). Приведена фитоценотическая таблица, дана характеристика сообщества, описана его структура. Выявлено, что особенности сообщества обусловлены рельефом. Сообщество отличается видовым богатством и представляет значительный природоохранный интерес; включает такие редкие и исчезающие виды, как *Stipa pulcherrima*, *Eremurus spectabilis* и т. д.

Введение

Ставропольская возвышенность представляет одну из основных степных территорий Предкавказья, где сохранились значительные площади травяных экосистем высокого флористического и фитоценотического разнообразия. Здесь, на стыке Кавказской горной страны и южнорусских степных ландшафтов, смыкаются предгорные луговые и равнинные разнотравно-дерновиннозлаковые степи.

Воровсколесские высоты – часть местности останцового массива Ставропольской возвышенности, который наряду с магматическими купольными горными поднятиями Пятигорья морфологически представляет Минераловодскую наклонную равнину в предгорьях Северного Кавказа. Своим южным краем Воровсколесские высоты примыкают к Большому Кавказу, а с севера они ограничены краевой линией прогиба Кубано-Суркульской депрессии.

На восточном отроге Воровсколесских высот расположен фрагмент реликтовой плакорной разнотравно-дерновиннозлаковой степи, знаменательной крупнейшей в Предкавказье ценопопуляцией эремуруса представительного. Вопрос о природе и статусе эремурусника в предгорьях Северного Кавказа остаётся пока открытым. Между тем, с уверенностью можно предположить, что он является остатком ксеротермической биоты, сохранившей специфические растения и существующей в особых гидротермических и почвенных условиях в соответствии с ныне действующими факторами географической среды.

Ряд участков Сычёвско-Воровсколесского массива уже сейчас заповедаются как рефугиумы, где сохраняется генофонд эндемичных, редких и исчезающих растений северо-кавказской степи, ценные объекты природоохраны. Так, здесь расположены памятники природы: степное урочище «Симистожки», Беломечётский песчаный карьер с останками среднемиоценовых наземных животных, а также реликтовый буковый (Чумацкий) лес.

Целью нашего исследования является конкретная характеристика структурно-ценотических признаков и флористического состава раритетного эремурусного (*Eremurus spectabilis*) сообщества с содоминированием ковыля красивейшего (*Stipa pulcherrima*). Оба вида являются объектами охраны федеральной (2008) и региональных Красных книг юга России (1999, 2000, 2007, 2008, 2009, 2012, 2013, 2014).

Природные условия района исследования

Воровсколесские высоты являют собой обособленное холмисто-грядовое низкогорное поднятия площадью около 750 км², сложенное морскими отложениями неогена, и отделённого со всех сторон от эрозионно-аккумулятивной равнины резкими уступами. Рельеф расчленён речными долинами правых притоков реки Кубань. Он осложнён эрозионно-денудационными гривно-ложбинными мезоформами, с изолированными останцовыми плато и холмами. Внутренняя часть Воровсколесского массива понижена и служит водосборным бассейном реки Невинки с разветвлённой системой притоков (Годзевич, 1996). Высоты сложены породами нижнего сармата (песчаники, глины, пески) и среднего миоцена. Осадков выпадает 550–600 мм в год, средние июльские температуры 20–21 °С, январские – 4,5–5 °С (Шальнев, 1995).

Это зона преимущественного развития типичных мицелярно-карбонатных и выщелоченных чернозёмов (Антыков, Стомарев, 1970). На территории массива заметно выражена почвенная мозаика, местами определяется хаотичная смесь суглинков, супеси и песков с щебнем и глыбами песчаника.

Растительный покров Воровсколеских высот сложен сообществами степного и лесного типов растительности, отличается локальным разнообразием. При господстве травяных ценозов преобладает подзональная разнотравно-злаковая степная растительность. На разноориентированных склонах представлены северокавказские луговые, богаторазнотравно-злаковые и разнотравно-дерновиннозлаковые фитоценозы. В силу того, что степные массивы нередко приурочены к участкам с выходами на поверхность материнской породы и продуктам её разрушения, здесь достаточно развиты петрофитные эдафические варианты степей.

Растительность плакорных участков однообразна, местами соподчинена расчленению рельефа, а также обнажениям нижних горизонтов подстилающей породы. Обращённые на юг относительно крутые, сухие и прогреваемые склоны заняты ксерофитными вариантами степей (разнотравно-дерновиннозлаковые), которые имеют здесь довольно широкое и закономерное распространение. Растительный покров представлен рядом степных формаций и их экотопических вариантов, в т. ч. с преобладанием плотно- крупнодерновинных (*Stipa pulcherrima*, *S. capillata*) и мелкодерновинных (*Festuca valesiaca*, *F. rupicola*, *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides*), а также бородачёвых (*Bothriochloa ischaemum*) сообществ. Хотя фитоценотический спектр ценозов достаточно разнообразен, в них беднее представлена группа степного разнотравья, что определяется элементами мезорельефа и связанными с этим количеством солнечной радиации, размерам прихода влаги, составом почвогрунтов.

Пологие склоны северной и западной экспозиций, выровненные местообитания на рыхлых и проливаемых почвенных субстратах заняты, как правило, луговыми предгорными степями. Они представлены богаторазнотравно-злаковыми сообществами, развивающимися в экотопах высокой трофности. Формационный состав их относительно сходный, образуют единый ряд родственных сложно устроенных, полидоминантных степных ценозов. Они двух–трёхъярусные, большего флористического богатства (до 65 видов цветковых растений на 100 м²); общее проективное покрытие 90–100 %. Сравнительно благоприятные условия способствуют развитию довольно обильного разнотравья, различного по ритму роста и высокой требовательности к почвенному плодородию и мезофильных злаков. Маркёрами участков луговых степей служат *Carex humilis*, *Briza australis*, *Brachypodium rupestre*.

Материал и методы исследования

Геоботанические изыскания в описанных ландшафтах выполнены на маршруте в 2014 г., 19 июня. Ценоотические исследования, сбор и обработка полевых материалов проведены по общепринятым геоботаническим методам. Описания проводились на площадках размером 10 × 10 м. Маршрутные рекогносцировочные исследования касались выяснения основных закономерностей состава флоры, особенностей строения ковыльника эремурусного, а также экологических факторов, определяющих приуроченность описываемого сообщества. Описания проводились вдоль эдафических и экологических градиентов и были сопряжены с характером почвенно-растительного покрова.

Для оценки обилия видов на пробной площадке использовали модифицированную шкалу: «г» – встречается редко, «+» – незначительное участие ценопопуляции вида в фитоценозе (проективное покрытие менее 1 % площадки), 1 – особи многочисленны, но проективное покрытие их достигает до 5 %, 2 – от 6 до 15 %, 3 – от 16 до 25 %, 4 – от 26 до 50 %, 5 – более 51 % (Миркин и др., 1989).

Цитируемые сообщества описаны нами на основе ярусных доминантов. Координаты крайних частей сообщества 44°23'032 с. ш., 42°20'657 в. д. и 44°22'432 с. ш., 42°22'267 в. д. (Ставропольский край, Андроповский р-он, в 1,5 км западнее станицы Воровсколеская). Виды в таблице объединены в экологически и ценоотически значимые группы (кустарники, злаки и осоки, бобовые растения и разнотравье); в каждой из групп они приведены в алфавитном порядке. Латинские названия растений приведены в соответствии со сводками С.К. Черепанова (1995), «Флора европейской части СССР», «Флора Восточной Европы».

Эколого-биологические и хорологические особенности доминантов сообщества

Stipa pulcherrima С. Koch – крупноплоднодерновинный фитоценотически важный, устойчивый и адаптивный региональный «строитель» сообществ. В ряде ландшафтов центральной части Северного Кавказа выступает эдификатором (доминирует/содоминирует) или же на правах ассектатора принимает актив-

ное участие в формировании травостоя подзональных предгорных и горных степей. Географический тип – понтическо-южносибирский.

Eremurus spectabilis Vieb. – корневищный мезоксерофитный геофит эфемероидного типа развития, один из четырёх видов рода, обитающих на Кавказе (Мордак, Таманян, 2006). Эремурус представительный – восточнопричерноморско-кавказско-переднеазиатский вид с дизъюнктивным ареалом. В юго-восточной части Европы и на Северном Кавказе находятся реликтовые островные местонахождения таксона на северной границе ареала (Белоус, 2013, 2014). Вид был описан с территории Ставропольского края (locus classicus): «Между реками Кумой и Саблей» (Федченко, 1935).

В пределах Северного Кавказа вид точно обитает в отдельных локусах Центрального Предкавказья, Восточного (предгорные субаридные районы прикаспийской части), Центрального (Безенгийская и Садоно-Унальская семиаридные котловины Скалистого хребта) и Западного (ландшафты Северо-Юрской депрессии и останцовые водораздельные меловые хребты) Кавказа. Местообитания вида связаны с возвышенными степными, низкогорными и среднегорными горностепными ландшафтами. Распределение его популяций определяется элементами мезорельефа и связываемыми с этим количеством солнечной радиации, оводнённостью и эдафическими условиями экотопов (Белоус, 2014). Большая часть местообитаний приходится на Ставропольскую возвышенность и горы-лакколлиты Пятигорья (Белоус, 2013; Белоус, Елистратов, 2014). На возвышенности вид тяготеет к сухим инсолированным глинистым или каменистым склонам степных балок, в нижнем и среднем горном поясе – к склоновым ландшафтам с хорошо прогреваемыми, дренируемыми местоположениями на мелкоземистых скелетных (хрящеватых) почвах, а также к щебнистым (в т. ч. меловым) субстратам из продуктов выветривания материнской породы.

Эремурус произрастает в составе незамкнутых ксерофитных горностепных травяных и кустарниковых группировок, в редколесье, среди шибляка на известняковых и мергелистых склонах. Вид встречается в виде небольших зарослей, групп, реже – одиночными экземплярами. Практически по всему ареалу численность эремуруса невысокая.

Особенности участка и признаки местообитания сообществ

На территории Воровсколеских высот сообщество эремуруса с доминированием/ содоминированием *Stipa pulcherrima* встречено однажды, в пределах крутосклонного грядового поднятия (г. Пикет) северо-западного простирания в 1,0–1,5 км к западу от станицы Воровсколеская в верховьях р. Невинка. Ограниченной полосой около 3 км оно занимает преимущественно средние части хорошо инсолированного и прогреваемого склона юго-юго-западного румба. Крутизна склона варьирует в пределах 30–40°; высотные отметки – от 60 до 70 м. Абсолютная максимальная высота местности – 809 м над ур. м. Площадь описываемого фитоценоза довольно значительная – около 6–7 га (примерно 25–30 % территория склона). Почвы хорошо аэрированы и дренированы благодаря неглубоко расположенному горизонту с продуктами разрушения коренной породы. Окружение представлено травяными олигодоминантными петрофитными сообществами и группировками. На участке соблюдается заповедный режим.

Результаты и их обсуждение

В рамках сообщества выделено три варианта, различающихся составом ценофлоры, структурой, обилием (покрытием) видов. Характеризуемые ниже варианты отражают наиболее дробные экотопические единицы, сопряжённые с экологическим режимом и водно-физическими свойствами мест произрастания.

1. Эремурусово-ковыльно-разнотравное сообщество (*Herbae stepposae* – *Stipa pulcherrima* – *Eremurus spectabilis*) на щебнистых по гранулометрическому составу ксероморфных почвах малой и средней мощности.

Сообщество отличается пестротой флористического состава и включает значительное число видов степного комплекса, широко распространённых в предгорьях центральной части Северного Кавказа и на Ставропольской возвышенности. В травяном ярусе основную роль играют стержнекорневые многолетники с разветвлённым каудексом. С заметным обилием присутствуют крупнодерновинные (*Stipa pulcherrima*, *S. capillata*) и мелкодерновинные (*Festuca rupicola*, *F. valesiaca*, *Koeleria cristata*) степные злаки. Они образуют устойчивую группу видов, отражающих региональную специфику дерновиннозлаковых фитоценозов. С низкой константностью встречаются немногочисленные эфемеры (*Acinos arvensis*, *Arenaria serpyllifolia*, *Alyssum calycinum*, *A. desertorum*, *Pleconax conica*) и эфемероиды (*Allium sphaerocephalon*) с низким обилием.

Первый травяной подъярус (от 120 до 130 см) слагают эремурус (соцветия), *Verbascum lychnitis* (генеративные побеги), второй (средняя высота травостоя 70–80 см) – виды степного ксерофитного разнотравья, третий (от 10 до 30 см) – однолетники и листья злаков.

Среди аспекттивных видов ценофлоры *Onobrychis vassilczenkoi*, *Medicago romanica*, *Galium ruthenicum*, *Stachys atherocalyx*, *Euphorbia stepposa*, которые выделяются своим обилием (покрытием) и постоянством. Кустарники (*Rosa canina*) встречаются единично. Определяется высокая красочность сообщества от представителей видов разнотравья.

2. Эремурусово – разнотравное сообщество с заметным участием ковыля в роли ассектатора (*Herbae stepposae – Eremurus spectabilis + Stipa pulcherrima*) на супесчаных, сильно щебнисто-каменистых почвах (описание № 2).

Фитоценоз занимает средние части склонов на обнажениях материнской породы и продуктах её разрушения. Поверхность участка покрыта мелкими и крупными (до 10 × 15 см) обломками песчаника. Каменистость почв 20–30 %.

Сообщество относительное изреженное (общее проективное покрытие варьирует от 50 до 60 %), псаммо-петрофитное, преимущественно трёхъярусное. Оно включает виды преимущественно разнотравно-дерновиннозлаковой степи. Ценофлора также включает значительное число термоксерофитных растений предгорной степи – *Agropyron pectinatum*, *Artemisia campestris*, *Cleistogenes bulgarica*, *Jurinea arachnoidea*, *Potentilla adenophylla*, *Botriochloa ischaemum*, *Anthyllis macrocephala*, *Syrenia siliculosa*, *Ajuga chia* и кальцепетрофитных (*Astragalus demetrii*, *Dianthus pseudoarmeria*, *Allium albidum*, *Onobrychis vassilczenkoi*, *Elytrigia trichophora*, *Campanula taurica*, *Erysimum cuspidatum* и др. Заметную роль в травостое играют крупно- и мелкодерновинные злаки. Единично встречается *Rosa canina*. Все они в совокупности придают травостое яркий аспект.

Первый подъярус высотой 120–130 см формируют соцветия эремуруса, *Verbascum lychnitis*, второй (в среднем 60–70 см) – виды степного разнотравья, третий (25–30 см) – мелкодерновинные злаки и примитивные степные полукустарнички (*Scutellaria polyodon*, *Teucrium polium*, *Thymus marschallianus*).

3. Ковыльное сообщество с содоминированием эремуруса (*Stipeta pulcherrimae + Eremurus spectabilis*) в верхней и средней частях склона на маломощных дерновых, слабо каменистых почвах (описание № 3).

В качестве доминанта-эдификатора выступает *Stipa pulcherrima*, содоминирует *Eremurus spectabilis*. В транзитных частях склонов целевое сообщество характеризуется сомкнутым травостоем, общее проективное покрытие надземных побегов составляет в среднем от 90 до 100 %. Сомкнутый травостой образован дерновинами ковыля *Stipa pulcherrima* (частное покрытие 50–60 %) и растениями эремуруса (покрытие в среднем 30 %).

Хорошо выражена ярусная структура травостоя. Выделяются три морфологических подъяруса. Высота верхнего, представленного соцветиями эремуруса, варьирует от 120 до 130 см. Второй однородный подъярус (35–40 см) составляют листья крупных дерновин ковыля, третий (20–30 см) – прикорневые листья эремуруса.

Удельное видовое разнообразие здесь невелико. Сообщество является обеднённым вариантом предыдущих двух. Красочность сообщества от представителей видов разнотравья невысокая.

Список видов растений, характеризующих флористический состав, относительное обилие/ проективное покрытие каждого компонента конкретного фитоценоза представлены в таблице 1.

Таблица 1

Варианты сообщества *Stipa pulcherrima + Eremurus spectabilis*

Виды растений	№ 1	№ 2	№ 3
Кустарники, кустарнички			
<i>Ephedra distachya</i> L.	.	.	+
<i>Rosa canina</i> L.	r	r	r
Злаки, осоки			
<i>Agropyron pectinatum</i> (Bieb.) Beauv.	+	1	1
<i>Botriochloa ischaemum</i> (L.) Keng	1	2	r
<i>Bromopsis riparia</i> (Rehm.) Holub.	1	1	+

Продолжение таблицы 1

Виды растений	№ 1	№ 2	№ 3
<i>Carex humilis</i> Leys.	г	+	.
<i>Cleistogenes bulgarica</i> (Bornm.) Keng	г	2	.
<i>Elytrigia trichophora</i> (Link) Nevski	+	1	+
<i>Festuca rupicola</i> Heuff.	1	1	г
<i>F. valesiaca</i> Gaudin	2	2	1
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	1	1	+
<i>Melica transsilvanica</i> Schur.	+	1	+
<i>Poa angustifolia</i> L.	+	.	.
<i>Stipa capillata</i> L.	г	+	г
<i>S. pulcherrima</i> C. Koch	2	2	4
Бобовые растения			
<i>Anthyllis macrocephala</i> Wend.	г	г	.
<i>Astragalus austriacus</i> Jacq.	г	+	+
<i>A. demetrii</i> Charadze	+	1	+
<i>A. onobrychis</i> L.	г	.	1
<i>Lotus caucasicus</i> Kuprian. ex Juz.	г	г	г
<i>Medicago romanica</i> Prod.	3	2	1
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	.	г	.
<i>Onobrychis inermis</i> Stev.	+	г	.
<i>O. vassilczenkoi</i> Grossh.	2	2	1
<i>Oxytropis pilosa</i> (L.) DC.	г	г	.
<i>Trifolium ambiguum</i> Bieb.	.	+	.
Разнотравье			
<i>Achillea nobilis</i> L.	+	+	г
<i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy	+	+	г
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	+	+	г
<i>Ajuga chia</i> Schreb.	.	г	.
<i>Allium albidum</i> Fisch. ex Bieb.	+	+	+
<i>A. sphaerocephalon</i> L.	г	г	г
<i>Alyssum calycinum</i> L.	г	+	+
<i>A. desertorum</i> Stapf	+	+	г
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	г	+	+
<i>Artemisia campestris</i> L.	1	2	+
<i>A. austriaca</i> Jacq.	.	.	г
<i>Asparagus officinalis</i> L.	г	г	.
<i>Camelina microcarpa</i> Andrz.	г	г	.
<i>Campanula taurica</i> Juz.	2	2	1
<i>Carduus nutans</i> L.	.	г	г
<i>Carlina vulgaris</i> L.	г	г	.
<i>Centaurea micranthos</i> Gmel.	г	.	г
<i>Cichorium inthybus</i> L.	+	+	.
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	г	г	г
<i>Crinitaria villosa</i> (L.) Grossh.	.	.	1
<i>Dianthus pseudoarmeria</i> Bieb	+	+	.
<i>Draba nemorosa</i> L.	.	.	г
<i>Eremurus spectabilis</i> Bieb.	1	2	4
<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck.	.	г	.
<i>E. stepposa</i> Zoz	2	2	1
<i>Echium russicum</i> J.F. Gmel.	+	.	.
<i>Eryngium campestre</i> L.	г	г	г
<i>Erysimum cuspidatum</i> (Bieb.) DC.	.	г	.

Окончание таблицы 1

Виды растений	№ 1	№ 2	№ 3
<i>Euphrasia pectinata</i> Ten.	2	1	+
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	r	r	r
<i>Galium ruthenicum</i> Willd.	3	2	+
<i>Hypericum perforatum</i> L.	2	2	1
<i>Hieracium pilosella</i> L.	r	r	.
<i>Iris taurica</i> Lodd.	.	r	r
<i>Jurinea arachnoidea</i> Bunge	+	+	+
<i>Linum austriacum</i> L.	+	+	+
<i>Linaria genistifolia</i> (L.) Mill.	r	.	.
<i>Phlomis pungens</i> Willd.	r	r	+
<i>Potentilla adenophylla</i> Boiss. et Hohen.	+	1	+
<i>P. recta</i> L.	.	.	r
<i>Plantago lanceolata</i> L.	+	+	.
<i>Pleconax conica</i> (L.) Šourková	r	.	.
<i>Polygala comosa</i> Schkuhr	+	+	.
<i>Psephellus dealbatus</i> (Willd.) Boiss.	2	1	.
<i>P. leucophyllus</i> (Bieb.) C. A. Mey.	+	.	.
<i>Reseda lutea</i> L.	.	+	.
<i>Rhinanthus vernalis</i> (N. Zing.) Schischk. et Serg.	r	r	.
<i>Salvia tesquicola</i> Klok. et Pobed.	1	1	+
<i>S. verticillata</i> L.	+	+	.
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	+	+	.
<i>Scorzonera stricta</i> Hornem.	r	r	.
<i>Scutellaria polyodon</i> Juz.	1	2	1
<i>Sideritis montana</i> L.	.	r	.
<i>Silene densiflora</i> D'Urv.	+	.	.
<i>Stachys atherocalyx</i> C. Koch	2	1	+
<i>Syrenia siliculosa</i> (Bieb.) Andrz.	.	r	.
<i>Teucrium polium</i> L.	1	2	1
<i>Thesium arvense</i> Horvatovszky	+	+	.
<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	1	2	+
<i>Turritis glabra</i> L.	r	.	.
<i>Verbascum lychnitis</i> L.	1	2	2
<i>Veronica jacquinii</i> Baumg	+	1	+

Примечание: Под номерами (например, № 1, № 2, № 3) обозначены номера геоботанических описаний вариантов.

Заключение

1. Впервые для региона Северного Кавказа дана фитоценотическая характеристика таксонов с участием эремуруса представительного. В цитируемых сообществах основными ценозообразователями (эдификаторами или ассектаторами) выступают *Eremurus spectabilis* и *Stipa pulcherrima*, занесённые в федеральную и ряд региональных Красных книг юга России.

2. Несмотря на большой набор общих видов и кажущееся сходство характеризующих сообществ, определяются три экотопических варианта. Фациальные различия, касаемые состава ценофлоры, структуры, обилия видов конкретных фитоценозов, обусловлены особенностями увлажнения и теплового режима, а также эдафическими условиями местообитаний.

3. Цитируемые в данной работе сообщества представляет значительный природоохранный интерес для северо-кавказского региона и их следует признать ценными объектами, нуждающимися в специальных мерах региональной охраны. Для сохранения необходимо строго регламентировать возможные, в т. ч. пастбищные и рекреационные нагрузки.

ЛИТЕРАТУРА

- Антыков А.А., Стомарев А.Я.** Почвы Ставрополя и их плодородие. – Ставрополь: Кн. изд-во, 1970. – С. 80, 265.
- Белоус В.Н.** Череш (Эремурус) предствительный – *Eremurus spectabilis* Vieb. // Красная книга Ставропольского края. Том 1. Растения. – Ставрополь: Изд-во «ИП Андреев И.В.», 2013. – С. 78.
- Белоус В.Н.** К распространению, экологии, биологии и охране *Eremurus spectabilis* Vieb. на Северном Кавказе // Флорологія та фітосоціологія. – Т. 3–4. – Київ: Фітон, 2014. – С. 48–52.
- Белоус В.Н., Елистратов О.А.** Эремурус представительный как объект охраны в регионе Кавказских Минеральных Вод // Проблемы экологической безопасности и сохранения природно-ресурсного потенциала: Матер. науч.-практ. конф. – Ставрополь, 2014. – С. 26–29.
- Белоус В.Н.** Фиторазнообразие урочища «Семистожки» (Центральное Предкавказье) // Самарский научный вестник. – 2015 (в печати).
- Годзевич Б.Л.** Тектоника и морфоструктура Ставрополя // Вестник Ставропольского государственного университета, 1996. – № 6. – С. 28.
- Иконников С.С.** Эремурус, Ширяш – *Eremurus* Vieb. // Флора европейской части СССР. – Л.: Изд-во Наука, 1979. – Т. 4. – С. 211–214.
- Литвинская С.А.** Эремурус замечательный – *Eremurus spectabilis* Vieb. // Красная книга Краснодарского края (растения и грибы). – Краснодар: ООО «Дизайн Бюро № 1», 2007. – С. 354–356.
- Литвинская С.А.** Эремурус замечательный – *Eremurus spectabilis* Vieb. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 88–90.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.** Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – С. 208.
- Мордак Е.В., Таманян К.Г.** *Eremurus* Vieb. // Конспект флоры Кавказа. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2006. – Т. 2. – С. 116–117.
- Муртазалиев Р.А., Теймуров А.А.** Череш представительный – *Eremurus spectabilis* Vieb. // Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала, 2009. – С. 78–79.
- Попов К.П.** Эремурус замечательный – *Eremurus spectabilis* Vieb. // Красная книга Республики Северная Осетия – Алания. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – Владикавказ: Изд-во «Проект-Пресс», 1999. – С. 53.
- Тимухин И.Н., Туниев Б.С.** Эремурус замечательный – *Eremurus spectabilis* Vieb. // Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. Часть 1. Растения и грибы. – Майкоп: Качество, 2012. – С. 172.
- Умаров М.У.** *Eremurus spectabilis* Vieb. – Череш представительный // Красная книга Чеченской Республики. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. – Грозный, 2007. – С. 118.
- Федченко Б.А.** Эремурус, Ширяш – *Eremurus* M.V. // Флора СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – Т. 4. – С. 37–52. Флора европейской части СССР / Под ред. Ан.А. Фёдорова (тт. 1–6), Н.Н. Цвелёва (тт. 7–8). Т. 1. – Л.: Наука, 1974. – 404 с.; Т. 2. – Л.: Наука, 1976. – 234 с.; Т. 3. – Л.: Наука, 1978. – 257 с.; Т. 4. – Л.: Наука, 1979. – 355 с.; Т. 5. – Л.: Наука, 1981. – 379 с.; Т. 6. – Л.: Наука, 1987. – 254 с.; Т. 7. – СПб.: Наука, 1994. – 319 с.; Т. 8. – Л.: Наука, 1989. – 411 с. Флора Восточной Европы / Под ред. Н.Н. Цвелёва (тт. 9–11). Т. 9. – СПб.: Наука, 1996. – 456 с.; Т. 10. – СПб., 2001. – 670 с.; Т. 11. – М., СПб., 2004. – 536 с.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб.: Мир и семья – 95, 1995. – 990 с.
- Шальнев В.А.** Ландшафты Ставропольского края. – Ставрополь: Ставропольский гос. пед. ун-т, 1995. – С. 42–43.
- Шхагапсоев С.Х.** Эремурус замечательный – *Eremurus spectabilis* Vieb. // Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. – Нальчик: Издат. центр «Эль-Фа», 2000. – С. 261.

SUMMARY

Description of relic steppe community *Stipa pulcherrima* + *Eremurus spectabilis* on upper reaches of the river Nevinka (Vorovscolesskye Heights) has been performed according to the method of level dominant approach. The phytosociological table and the characteristic of community are given; its vegetation structure has been described. The peculiarities of community are caused by a relief. The communities are typical of their richness in species, including such rare and endangered ones as *Stipa pulcherrima*, *Eremurus spectabilis* etc., which have significant value for nature protection purposes.

УДК 582.542.11:581.95(571.55)

Е.А. Бондаревич, Н.Н. Коцюржинская

E.A. Bondarevich, N.N. Kotsyurzhinskaya

**НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ *TRIPOGON CHINENSIS* (FRANCH.) HACK.
(POACEAE) В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ**

**NEW LOCATIONS OF *TRIPOGON CHINENSIS* (FRANCH.) HACK.
(POACEAE) IN EAST TRANSBAIKALIA**

В ходе полевых работ в Восточном Забайкалье (Акшинский район) были найдены новые пункты произрастания реликтового *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. (Poaceae), внесенного в Красную книгу России (Пробатова, 2008) и в региональные Красные книги. Для фитоценозов, в которых отмечался злак, было выполнено 17 геоботанических описаний. Анализ данных выявил относительную видовую бедность этого типа растительных сообществ, набор видов, сопутствующий популяциям *T. chinensis*, и относительно высокую устойчивость вида к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам. Изучение описаний посредством расчета индексов биоразнообразия не выявило существенных различий у географически удаленных фитоценозов, подвергающихся антропогенному воздействию и практически не затронутых хозяйственной деятельностью. Вероятно, это связано с высокой долей участия *T. chinensis* в них, его высокой адаптированностью и небольшим количеством и долей участия остальных видов.

Небольшой плотнодерновинный злак *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. отличается высокой адаптированностью к климатическим условиям Забайкалья. Он произрастает на скалистых поверхностях (в углублениях и лощинах) и на маломощных каменистых почвах, в условиях резкого перепада температур и дефицита влаги. Так на южных склонах, где отмечается *T. chinensis*, создаются особые микроклиматические условия. Зимой и ранней весной они получают в несколько раз больше тепла, чем северные, и являются малоснежными или бесснежными (снег также сдувают ветра и в целом количество осадков незначительное – 5–8 % от годового), а летом склоны очень сухие и теплые (Гилева, 2010). Температура при этом в зимний период может опускаться ниже –40 °С (иногда и до –50 °С), а в летний период температура воздуха может приближаться к +40 °С (по данным ближайших метеорологических станций сел Кыра и Акша)¹, каменистая поверхность при этом получает максимум инсоляции и прогревается еще сильнее. Такие особенности произрастания в значительной мере отличают злак от иных, и позволяют ему занимать узкую экологическую нишу. Так популяции *T. chinensis* отмечаются только по хорошо прогреваемым крутым сильнокаменистым сухим склонам и скалам в горах юга Даурии: хребты Аргунский, Кличкинский, Нерчинский, отроги г. Сохондо и Могойтуйского хр. (Гилева, Сараева, 2002; Кулаков, 2010), г. Чихалан (Даурский биосферный заповедник) (Кирилук и др., 2009), отроги хр. Становика. Ареал вида охватывает южные районы Забайкальского края и юг Дальнего Востока (отмечен в трёх пунктах Еврейской АО и Хабаровского края), Маньчжурию, Корейский полуостров и Монголию (Пробатова, 2008). В Даурии вид встречается на северной границе ареала, однако его численность и распространённость на этой территории до конца не изучена.

В ходе экспедиционных исследований в 2013–2014 гг. отмечены и изучены новые пункты, где произрастает *T. chinensis*. Эти местообитания характеризуются сложным рельефом, значительно различаются по видовому составу, а часть из них находятся под мощным антропогенным воздействием.

Целью работы было изучение видового состава участков петрофитной трехбородниковой степи, отмеченной в Акшинском р-не Забайкальского края.

Согласно данным Красной книги России (Пробатова, 2009), на территории России известно всего около 10 местонахождений вида, с общей численностью от 1 до 5 тыс. экземпляров. Однако даурская часть ареала оказалась значительно большей, и численность вида на этой территории во много раз выше.

В ходе полевых исследований отмечены популяции *T. chinensis* в следующих пунктах: Акшинский район, окр. с. Курулга, на северной оконечности села, по вершине и южному склону сильнощебнистого мелкосопочника (50°07'21.99» с. ш., 112°45'42.93» в. д.), в 7-и км на север с. Курулга, урочище «Илигир» (доли-

1 URL: http://climatebase.ru/station/30949/#.UuST_GxIUzk.vk
URL: <http://climatebase.ru/station/30957/>

на р. Джаргалантуй) (50°11'21.54» с. ш., 112°45'30.01» в. д.), падь «Байцы», в 800 м в северном направлении от предыдущего пункта (50°11'24.32» с. ш., 112°45'37.46» в. д.). Местонахождения *T. chinensis* в этом районе ранее не были известны, и особенности видового состава рассматриваются впервые.

Материалы и методы

Материалами работы служили геоботанические описания, выполненные в 2013 (4 шт.) и 2014 гг. (13 шт.). Видовые названия растений приведены по «Флоре Сибири» (Ломоносова, 1990).

Полевые исследования проводились маршрутным и полустационарным методами с использованием описательных геоботанических методов (Воронов, 1973; Сорокина и др., 2012). Площадь описаний зависела от распределения изучаемого *T. chinensis* по площадкам и составляла от 100 до 250 м². Оценку обилия проводили по шкале Друде с модификацией в цифровую шкалу А.П. Шенникова (по: Сорокина и др., 2012).

Расчет индексов биоразнообразия проводили с помощью программы «PAST», ver. 1.52 (Hammer et al., 2001). Были вычислены следующие показатели: число видов (Taxa – S), индивидуальность фитоценоза (Individuals), индексы биоразнообразия: доминирования (Dominance – D), Симпсона (Simpson – 1–D), Шеннона (Shannon – H), Менхиника (Menhinick – D_{Mn}), Маргалефа (Margalef – D_{Mg}) и α -Фишера (Fisher alpha) (Мэгарран, 1992; Лебедева, Криволицкий, 2002). Графики построены в MS Excel 2010.

Результаты и обсуждение

Площадки, описанные у с. Курулга характеризуются значительной нарушенностью. Растительные сообщества представлены кустарниковой (*Pentaphylloides parvifolia* (Fisch. ex Lehm.) Sojak и род *Spiraea*) низкотравной трехбородниково-тимьяно-холоднопопынной горной степью, где доминантами являются *Artemisia frigida* Willd., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Potentilla leucophylla* Pall., *Thymus dahuricus* Serg., *T. chinensis*. На площадках (всего выполнено 5 описаний) отмечалось от 14 до 19 видов растений (рис. 1 а). Высота травостоя 5–8 см, кустарниковый ярус до 20 см, общее покрытие травянистого яруса 30–40 %. В растительном сообществе наблюдается антроподинамическая дигрессия, связанная с перевыпасом пастбищ с.-х. животными. Доля участия *T. chinensis* в фитоценозе 40–50 %. Также для популяции злака отмечалась значительная численность – от 21 до 52 куртин на м² (общая площадь популяции 200–300 м²), и практически все куртины на момент наблюдения имели генеративные побеги. Состояние популяции удовлетворительное.

Фитоценозы с участием *T. chinensis*, описанные в урочище «Илигир», характеризуется следующими особенностями. Растительный покров значительно отличается от предыдущего местообитания и представлен абрикосником с участками петрофитной сибирскоковыльно-луково-трехбородниковой и луково-трехбородниковой степью. Доминанты и содоминанты фитоценоза: *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Allium senescens* L., *A. bidentatum* Fisch. ex Prokh., *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., *T. chinensis*, *Festuca litvinovii* (Tzvelev) E. V. Alexeev, *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam., *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl., *Pentaphylloides parvifolia*, *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schltdl., виды р. *Spiraea*. В 2013 г. количество осадков и их распределение, было более равномерным в вегетационный период, и поэтому повсеместно отмечался *Lomatogonium carinthiacum* (Wulfen) Rchb. На площадках (по 4 описания сделанных в 2013 и 2014 гг.) встречалось от 12 до 24 видов растений (рис. 1 а). Высота травостоя составляла 15–20 см, а кустарникового яруса до 1–1,2 м, покрытие от 30 до 60 %. Доля участия в растительном сообществе изучаемого злака колебалась в пределах 30–50 %. Фитоценозы не нарушены, т. к. располагаются на скалистом и сильнощебнистом южном и юго-западном склоне, угол наклона которого 25–30°. Основным негативным фактором выступает пирогенный, но популяция *T. chinensis* после пожара в 2008 г. сохранилась и практически не пострадала. Численность куртин вида изменялась от 4–6 до 63–71 на 1 м² (на участках чистой трехбородниковой степи). Общая площадь популяции больше 3700 м², и она является наиболее крупной в этом районе исследования и соответственно общая численность только на этом участке, при среднем количестве куртин 15 шт./м² больше 50 тысяч. Растения имели значительное число генеративных побегов, семена, собранные в популяции в августе 2013 г. характеризовались высокой всхожестью (90–95 %). Состояние популяции хорошее.

Площадка, описанная в 800 м к северу, в долине ручья (падь «Байца», пер. с бурятского «Скала») на скалистом юго-восточном склоне имела наиболее специфические условия и состав. Изучаемый злак заселял расщелины и поверхности скал, частично его популяция располагалась на крутом (больше 40–45°) склоне, образуя чистую трехбородниковую степь, он также проникал в кустарниковые заросли *Armeniaca sibirica*

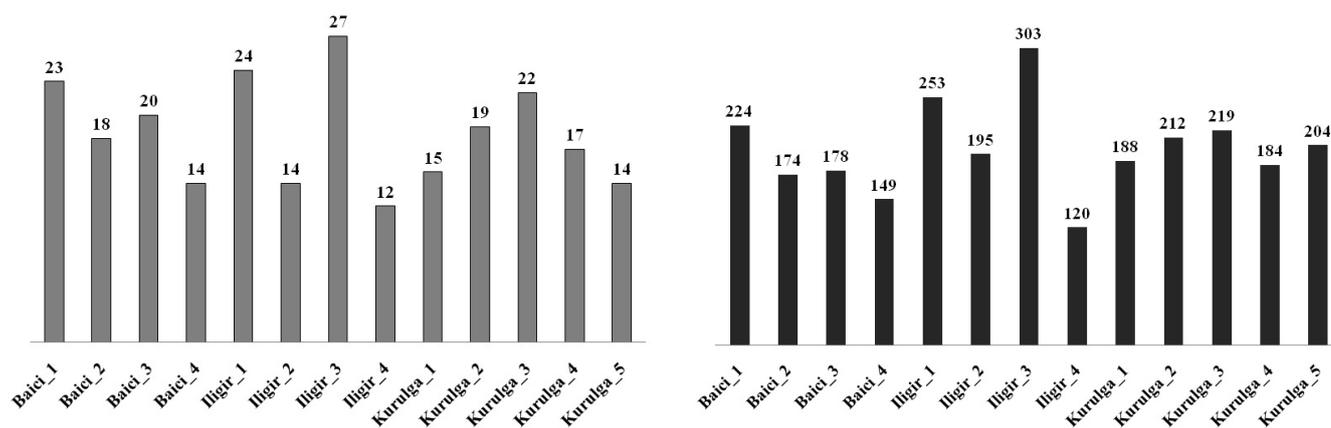


Рис. 1. Число видов в описаниях (а) и выравненность видового обилия (б).

в трехбородниково-серобородниково-луковой степи. Доминантами и содоминантами сообщества являлись *Allium senescens*, *Armeniaca sibirica*, *Carex korshinskyi* Kom., *Spodiopogon sibiricus* Trin., *T. chinensis*. Общее проективное покрытие травянистого яруса 30–35 % (скалистые выступы), и 50–60 % – на склоне, доля участия в фитоценозе трехбородника китайского составляла от 10 (скалы) до 50 %. Численность злака – 26–42 куртины на м², популяция находится в хорошем состоянии.

Ассектаторами сообществ с участием *T. chinensis* в районе исследования являлись *Achnatherum sibiricum*, *Allium bidentatum*, *A. senescens*, *Festuca litvinovii*, *Orostachys malachophylla* (Pall.) Fisch., *Pentaphylloides parvifolia*, *Potentilla leucophylla* Pall., *Stellera chamaejasme* L.

Оценка биоразнообразия с использованием индексов выявила следующие особенности (рис. 1б, табл. 1).

Таблица 1

Индексы биоразнообразия, рассчитанные для описаний с участием *T. chinensis* и рассчитанные программой «PAST, 1.52», пакетом «Diversity indices»

Индексы биоразнообразия	Название площадок						
	Baici_1	Baici_2	Baici_3	Baici_4	Iligir_1	Iligir_2	Iligir_3
Доминирования D	0,0749	0,0878	0,1469	0,2089	0,0789	0,1216	0,0628
Симпсона 1–D	0,9251	0,9121	0,8531	0,7911	0,921	0,8784	0,9372
Шеннона H	2,855	2,615	2,471	2,054	2,875	2,358	3,049
Менхиника D _{Mn}	1,537	1,365	1,499	1,147	1,509	1,003	1,551
Маргалёфа D _{Mg}	4,065	3,295	3,667	2,598	4,157	2,465	4,55
α-Фишера α-Fisher	6,425	5,042	5,782	3,786	6,513	3,457	7,166
e ^{H/S*}	0,7556	0,7596	0,5915	0,557	0,7388	0,7546	0,7809

	Iligir_4	Kurulga_1	Kurulga_2	Kurulga_3	Kurulga_4	Kurulga_5
Доминирования D	0,1756	0,1571	0,1097	0,0898	0,0997	0,1348
Симпсона 1–D	0,8244	0,8429	0,8903	0,9102	0,9002	0,8652
Шеннона H	2,053	2,175	2,523	2,724	2,538	2,267
Менхиника D _{Mn}	1,095	1,094	1,305	1,487	1,253	0,9802
Маргалёфа D _{Mg}	2,298	2,674	3,36	3,897	3,068	2,444
α-Фишера α-Fisher	3,32	3,834	5,053	6,096	4,57	3,407
e ^{H/S*}	0,6491	0,5869	0,6563	0,6924	0,7442	0,689

* – Соотношение индекса Шеннона к числу видов в степени к экспоненциальной функции.

Численность видов на отдельных площадках изменялась значительно, что зависело от характера подстилающей поверхности, угла наклона склона, и, опосредованно связанного с ними, количества влаги в почве. Так фитоценозы с минимальным количеством видов (рис. 1 а) отмечались на скалах и крупных валунах (с фрагментарным и маломощным почвенным покровом). Напротив, больше видов отмечалось в кустарниковых зарослях, где мощность почвенного покрова больше и условия оптимальнее. Интересным является значение выравненности видового обилия (рис. 1б), который показывает равномерность распределения видов по их обилию в сообществе. Выравненность максимальна, если все виды в сообществе имеют равное обилие, и минимальна, когда один вид имеет обилие, превышающее обилия всех остальных видов, которые имеют только по единице обилия (Лебедева, Криволицкий, 2002). Так, описания, выполненные в урочище «Илигир» (Iligir_3 и Iligir_1) проявили наибольшее значение выравненности, а наименьшее значения этого показателя проявились в нарушенных сообществах (Kurulga_1) и на скалистых и сильнокаменистых поверхностях, где растения занимали только трещины и доля участия *T. chinensis* максимальна.

Значение остальных индексов биоразнообразия представлено в таблице 1.

В расчёте каждого индекса присутствует общее число видов, и большинство описаний имеет близкие по значениям величины. Это связано с тем, что существует прямая зависимость между видовым богатством и выровненностью видового обилия с величинами индексов, что находит отражение в математических моделях, используемых для их вычисления. Однако при анализе полученных данных произошло вычленение некоторых сообществ. Так, фитоценоз Baici_1 имеет большее значение по индексам Маргалефа и α -Фишера по сравнению с большинством других (кроме Iligir_1 и Iligir_3). Такое значение индексов в отмеченных описаниях указывает на большее количество разнообразных экологических ниш, их частичным перекрыванием, большим количеством стратегий выживания и более высоким уровнем конкуренции между видами за ресурсы среды.

С другой стороны, индексы биоразнообразия не позволили провести четкую дифференцировку нарушенных и ненарушенных сообществ (Бондаревич, Коцюржинская, 2014), что, вероятно, связано с бедностью видового состава, характеризующего данный тип фитоценозов и высокой относительной долей участия *T. chinensis*, которая часто превышала 30–40 %.

Таким образом, сообщества с участием злака *T. chinensis*, характеризуются специфическим видовым составом, обусловленным воздействием неблагоприятных абиотических факторов. Данные сообщества уязвимы и требуют создания локальных охраняемых территорий для их сохранения. Антропогенное воздействие на них выражается, прежде всего, в степных пожарах, которые могут приводить к выгоранию мощного слоя почвы и к уничтожению популяций *T. chinensis*.

ЛИТЕРАТУРА

Бондаревич Е.А., Коцюржинская Н.Н. Использование индексов биоразнообразия для оценки флоры дубняков Восточного Забайкалья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам XIII междунар. науч.-практ. конф. (20–23 октября 2014 г., Барнаул). – Барнаул: Концепт, 2014. – С. 40–44.

Воронов А.Л. Геоботаника. – М.: Высш. шк., 1973. – 84 с.

Гилева М.В., Сараева Л.И. Трехбородник китайский *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack.: Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (растения) / Ред. А.П. Островский и др. – Чита: Стиль, 2002. – С. 24.

Гилева М.В. Состояние ценопопуляций *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) в Восточном Забайкалье и их рациональное использование. – Новосибирск: Наука, 2010. – С. 8–10.

Кирилюк О.К., Кирилюк В.Е., Горошко О.А., Сараева Л.И., Сеница С.М., Бородин Т.И., Ткаченко Е.Э., Бриних В.А. Биосферный заповедник «Даурский». – Чита: «Экспресс-издательство», 2009. – С. 27–37.

Кулаков В.С. Орографическая схема. Атлас Забайкальского края / Колл. авторов. – Чита: «Экспресс-издательство», 2010. – С. 15.

Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А. Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия. – М.: изд-во НУМЦ, 2002. – С. 57–65.

Ломоносова М.Н. *Tripogon* Roemer et Schultes – Трехбородник // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1990. – Т. 2. – С. 233.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Пер. с англ. Матвеевой Н.В., под ред. Чернова Ю.И. – М.: Мир, 1992. – С. 14–17.

Пробатова Н.С. Трехбородник китайский – *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Гл. ред. колл.: Ю. П. Труннев и др.; сост. Р.В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 456–457.

Сорокина Г.А., Пахарькова Н.В., Шаикова Т.Л., Субботин М.А. Учебная полевая практика по геоботанике: учеб.-метод. пособие. – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2012. – 30 с.

Hammer Ø., Harpe D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*, 2001. – Vol. 4, No. 1. – P. 9.

SUMMARY

During field work in East Transbaikalia (Akshinsky District) new locations of relic *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. (Poaceae), listed in the Red Book of Russia (Probatova, 2009) and in the regional Red Data Book were found. For phytocenoses, which celebrated herb, we performed 17 descriptions. Analysis of the data revealed the types of poverty of this type of plant communities, a set of species, populations of *T. chinensis* collateral and the relatively high stability of species to adverse abiotic and biotic factors. The study descriptions by calculating indices of biodiversity showed no significant differences in geographically remote phytocenoses exposed to anthropogenic impact and virtually unaffected by human activities. This is probably due to the high stakes *T. chinensis* in them, its high adaptability, and a small amount and the participation of other species.

УДК 581.9

Е.Г. Лагунова, А.И. Райхерт

E.G. Lagunova, A.I. Raichert

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЗАКАЗНИКА «КРАСНОТУРАНСКИЙ БОР»

ANALYSIS OF FLORA OF THE WILDLIFE AREA «KRASNOTURANSKIY BOR»

В статье приводится комплексный анализ флоры заказника «Краснотуранский бор». Определена роль синантропного компонента в сложении исследуемой флоры, выявлены редкие виды растений.

Заказник «Краснотуранский бор» расположен в южной части Красноярского края, на территории Краснотуранского района, на землях сельскохозяйственного назначения и лесного фонда, в границах Идринского лесхоза, а также включает в себя горный массив хребта Большой Сайбар. Общая площадь заказника 40140 га. На исследуемой территории широко представлены леса, луга и степи.

В непосредственной близости с заказником расположены два населенных пункта: с. Краснотуранск, являющийся районным центром, и с. Лебяжье; возле побережья Красноярского водохранилища, разбит детский оздоровительный лагерь «Олимп»; по краю Краснотуранского бора располагаются садовые и дачные участки, кроме того, исследуемый бор используется и в рекреационных целях. Эти факторы приводят к антропогенной трансформации флоры, которая проявляется в изменении видового состава растительных сообществ и подвержена синантропным изменениям.

В результате исследований во флоре заказника «Краснотуранский бор» был установлен 221 вид высших сосудистых растений, которые принадлежат 36 семействам и 131 роду. Систематический анализ флоры показал, что флора на 97,2 % состоит из покрытосеменных растений, которые насчитывают 34 семейства (94,4 %), 127 родов (96,9 %) и 215 видов (97,2 %). Из них на двудольные приходится 168 видов (76,0 %), на однодольные – 47 видов (21,2 %). Сосудистые споровые растения представлены одним семейством – Equisetaceae (2,8 %), 1 родом – *Equisetum* (0,7 %). На их долю приходится 3 вида (1,4 %) – *E. arvense*, *E. pratense* и *E. sylvaticum*. Голосеменные также представлены одним семейством – Pinaceae (2,8 %), в это семейство входит 3 рода, каждый род представлен одним видом – *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*.

Анализ семейственно-видового спектра показывает, что процент участия ведущих семейств составляет 72,8 % (161 вид). Ведущее положение во флоре заказника «Краснотуранский бор» принадлежит семействам Asteraceae и Poaceae. Лидирует семейство Asteraceae, включающее в себя 31 вид, что составляет 14,0 % от общего числа видов. На втором месте семейство Poaceae, которое представлено 29 видами (13,1 %). Эти семейства характеризуют флору исследуемого района как континентальную (Малышев, 1972). Третье место занимает семейство Fabaceae – 20 видов (9,0 %). Обилие видов семейства Fabaceae свойственно степным флорам Сибири (Пешкова, 1972), а в районе исследования – остепненным лугам и степям. На настоящих долинных и лесных лугах доля видов этого семейства достаточно велика за счет мезофильных видов (*Lathyrus pratensis*, *Trifolium pratense*, *Medicago sativa*, *Vicia sepium* и др.), а на остепненных лугах и в степях – за счет ксерофитных видов (*Thermopsis lanceolata*, *Oxytropis pilosa*, *O. strobilacea* и др.). Семейство Rosaceae представлено 17 видами (7,7 %). Виды семейства Rosaceae имеют преимущественное распространения на лугах, некоторые виды отмечены в лесах. Семейство Ranunculaceae представлено 14 видами (6,3 %). Представители семейства Ranunculaceae распространены в основном на лугах. Семейство Brassicaceae включает 13 видов (5,9 %). Из них 46,2 % – сорные растения, и их распространение связано с антропогенным фактором. Менее распространенные семейства – Caryophyllaceae, включающее 12 видов (5,4 %), Scrophulariaceae, насчитывающее 9 видов (4,0 %) и Boraginaceae – 6 видов (2,7 %).

Ведущими во флоре заказника «Краснотуранский бор» являются роды *Artemisia* и *Poa*, которые включают в себя по 5 видов, что составляет 2,3 % от общего числа видов исследуемой флоры. На втором месте 3 рода – *Carex*, *Vicia*, *Potentilla*, они включают по 4 вида (1,8 %). Роды *Silene*, *Astragalus*, *Medicago*, *Geranium*, *Vupleurum*, *Androsace*, *Pedicularis*, *Galium*, *Plantago*, *Equisetum*, *Urtica* включают по 3 вида (1,4 %).

Расчеты по формуле Л.И. Малышева (1976) указывают на преобладание в районе исследования аллохтонных тенденций в развитии флоры ($A = -0,78$).

Географический анализ показал преобладание Евразийской группы, в состав которой входит 107 видов (48,4 %). В голарктическую группу входит 58 видов (26,2 %). Североазиатская географическая группа

включает 35 видов (15,8 %). Космополитная группа включает 12 видов (5,4 %). Многие виды, относящиеся к космополитной группе, имеют широкую экологическую приуроченность, встречаются очень широко на исследуемой территории и являются сорными: *Urtica dioica*, *U. urens*, *Draba nemorosa*, *Chenopodium album*, *Lepidium ruderales* и другие. Видов с центральноазиатским ареалом – 6 (2,8 %). Они встречаются, как правило, в степях и на остепненных лугах. Южно-Сибирский вид один (0,5 %), это *Alchemilla orbicans*. Азиатско-американских видов 2 (0,9 %): *Carex duriuscula* и *Hordeum jubatum*, они встречаются в степях.

Ведущую роль во флоре заказника занимают мезофиты, включающие 124 вида (56,1 %). Это объясняется широким распространением пойменных и лесных лугов, березовых рощ. Широкое распространение имеют мезоксерофиты (26,7 %). Представители этой экологической группы произрастают на остепненных лугах, а также в сосновых лесах. Ксерофиты представлены 27 видами и составляют 12,2 % от общего числа видов флоры заказника. Они характерны для остепненных лугов и степей. Мезогигрофиты включают 4 вида (1,8 %) и гигрофиты – 7 видов (3,2 %).

Биоморфологический анализ показал, что во флоре заказника «Краснотуранский бор» ведущая роль принадлежит травянистым поликарпикам. Они составляют 71,0 % от общего числа видов и представлены 157 видами. В их основе крупные семейства Poaceae, Ranunculaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Asteraceae и другие. Среди травянистых поликарпиков преобладает группа короткокорневищных растений – 58 видов (26,2 %). Также широко распространены длиннокорневищные растения, которые насчитывают 41 вид (18,5 %). Третье место занимают стержнекорневые и каудексные растения. Они представлены 35 видами (15,8 %), большинство из которых обитает на остепненных лугах и в степях. Рыхлокустовые растения включают 15 видов (6,8 %), они приурочены к хорошо аэрируемым, достаточно увлажненным почвам и произрастают в основном на пойменных и лесных лугах. Плотнокустовые включают 5 видов (2,3 %) и приурочены к сильно задернованным лугам, встречаются в степях. Клубнеобразующие растения представлены 1 видом (0,5 %) – *Aconitum volubile*, который был встречен на лесных лугах. Монокарпические травы распространены в меньшей степени, в их составе 48 видов (21,7 %). Однолетние растения представлены 28 видами (12,6 %), двулетние растения – 20 видами (9,0 %). Широко распространены двулетними растениями на исследуемой территории являются *Chamaerhodos erecta*, *Melilotus albus*, *Erigeron acris* и др. Многие монокарпические травы, произрастающие на исследуемой территории, являются сорными растениями (*Sisymbrium loeselii*, *Berteroa incana*, *Carum carvi*, *Chorispora sibirica*, *Lepidium ruderales* и др.). Деревья и кустарники в большей степени встречаются в лесах и на лесных лугах. Деревья включают 7 видов (3,1 %), кустарники – 5 видов (2,3 %). Полудревесные растения включают три вида (1,4 %).

Синантропная флора включает виды, произрастающие на антропогенных и антропогенно-нарушенных местообитаниях. В заказнике «Краснотуранский бор» насчитывается 110 синантропных видов, что составляет 49,8 % от общего числа флоры.

Ведущими семействами в синантропной флоре являются Asteraceae, включающее 7,2 % от общего числа видов синантропной флоры, Poaceae – 5,0 %, Brassicaceae – 5,0 %, Rosaceae – 4,5 %, Fabaceae – 4,5 %, Lamiaceae – 3,2 %, Caryophyllaceae – 2,3 %, Scrophulariaceae – 1,8 %, Ranunculaceae – 1,8 %, Boraginaceae – 1,4 %. Для изучения степени антропогенной трансформации флоры рассчитан индекс синантропности флоры заказника «Краснотуранский бор» (I_s), который равен 0,5.

Растения синантропной фракции можно разделить на два основных компонента: аборигенный (виды местной флоры или апофиты) и адвентивный (виды, появившиеся на данной территории в результате хозяйственной деятельности человека) (Ульянова, 1998; Пяк, Мерзлякова, 2000 и др.).

Доля апофитов во флоре исследуемой территории составляет 79,0 % от общего числа синантропных видов, или 87 видов. Среди апофитов (Протопопова, 1991) выделены:

– эвапофиты (облигатные апофиты) – 24 вида (21,8 %). Они практически полностью перешли на антропогенно нарушенные местообитания. Эвапофитами являются *Urtica dioica*, *U. urens*, *Arabis pendula*, *Berteroa incana*, *Chorispora sibirica*, *Descurainia sophia* и другие наиболее активные представители флоры, которые характерны для многих нарушенных местообитаний и распространены повсеместно на исследуемой территории;

– гемиапофиты (факультативные апофиты) – 37 видов (33,6 %). Примерами таких растений являются *Equisetum arvense*, *Agropyron cristatum*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Hordeum brevisubulatum*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia* и другие, активно распространяющиеся на антропогенных местообитаниях, но сохраняющие прочные позиции в естественных сообществах виды;

– неустойчивые (случайные) апофиты – 26 видов (23,6 %). *Polygonatum odoratum*, *Cerastium arvense*, *Silene repens*, *Stellaria dichotoma*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Geum aleppicum* и другие виды образуют случайный антропофобный элемент антропогенно нарушенных мест обитания с низкой активностью расселения.

Индекс апофитизации оценивает вклад аборигенных видов в синантропную флору. Для заказника «Краснотуранский бор» он имеет показатель $I_{ap} = 0,79$.

Доля адвентивных видов флоры заказника «Краснотуранский бор» составляет 10,4 % (23 вида). Для анализа адвентивных видов были использованы следующие классификации.

По способу заноса и натурализации согласно классификации (Протопопова, 1991) нами выделены следующие группы:

– ксенофиты – 19 видов (17,2 %), занесенные случайно (*Nonea pulla*, *Arctium tomentosum*, *Abies sibirica*, *Echinochloa crusgalli*, *Setaria viridis* и др.);

– эргазиофиты – 3 вида (2,7 %), занесенные преднамеренно (*Pinus sylvestris*, *Crataegus sanguinea*, *Hippophae hamnoides*).

По степени натурализации:

– колонофиты – 3 вида (2,7 %) – виды, прочно закрепившиеся в новых местообитаниях, но не распространяющиеся в них (*Abies sibirica*, *Crataegus sanguinea*, *Hippophae hamnoides*);

– эпекофиты – 16 видов (14,5 %) – виды-пришельцы, которые расселяются по нарушенным местообитаниям (*Artemisia glauca*, *A. annua*, *Sisymbrium loeselii*, *Chenopodium album*, *Cannabis sativa*);

– агриофиты – 4 вида (3,6 %) – заносные растения, которые внедряются в естественные сообщества (*Pinus sylvestris*, *Leptopyrum fumarioides*, *Capsella bursa-pastoris*, *Arctium tomentosum*).

Индекс адвентизации заказника «Краснотуранский бор» $I_{ad} = 0,09$.

Таким образом, преобладание в синантропной флоре заказника «Краснотуранский бор» апофитных видов над адвентивными свидетельствует о значительном многообразии флоры и подчеркивает сохранность аборигенной флоры.

На исследуемой территории были встречены редкие виды растений – *Cypripedium macranthon*, *C. calceolus* и *C. guttatum*. Перечисленные виды встречаются на закустаренных лугах и в смешанных лесах. Все популяции очень малы, представлены одиночными особями и группами по 3–5 особей на большом удалении друг от друга.

ЛИТЕРАТУРА

Малышев Л.И. Флористические спектры Советского союза // История флоры и растительности Евразии. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. – С. 17–40.

Малышев Л.И. Количественная характеристика флоры Путорана. – Новосибирск: Наука, 1976. – 188 с.

Пешкова Г.А. Степная флора Байкальской Сибири. – Новосибирск: Наука, 1972. – 207 с.

Протопопова В. В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. – Киев, 1991. – 202 с.

Пяк А.И., Мерзлякова И.Е. Сосудистые растения города Томска. – Томск, 2000. – 80 с.

Ульянова Т.Н. Сорные растения во флоре России и других стран СНГ. – СПб.: ВИР, 1998. – 233 с.

SUMMARY

Results of complex research of flora of the wildlife area «Krasnoturanskyi bor» are given in the article. The role of a synanthropic component in addition of the studied flora is defined. The rare plant species have been identified.

УДК 582.26(285.23)574.4

С.Б. Нурашов, Э.С. Саметова

S.B. Nurashov, E.S. Sametova

ВОДОРОСЛИ РАХМАНОВСКОГО ОЗЕРА (КАЗАХСТАНСКИЙ АЛТАЙ)

ALGAE OF RAKHMANOVSK LAKE (KAZAKHSTAN ALTAI)

В настоящей статье представлены результаты изучения видового состава водорослей озера Рахмановского Катон-Карагайского национального природного парка. В этом озере насчитывается 249 видов, разновидностей и форм водорослей, относящихся к 4 отделам, 10 классам, 25 порядкам, 45 семействам и 71 родам. Ведущая роль в разнообразии принадлежит диатомовым и зеленым водорослям.

Рахмановское озеро расположено на территории Катон-Карагайского национального природного парка Восточно-Казахстанской области на высоте 1760 м, в узкой долине, зажатой среди крутых лесистых склонов гор. Его площадь равна 1,14 кв. км, длина – 2,6 км, ширина – 0,6 км, длина береговой линии – 5,6 км.

Вода озера зеленовато-синего цвета, прозрачность достигает глубины более 7 м. В летнее время поверхностные слои не прогреваются выше 10–12 градусов. Температура воды у дна около 4,5 градусов. Такая низкая температура объясняется высокогорным положением и сравнительно большой глубиной (максимальная глубина – 30,6 м) озера, а также притоком в него воды из холодных ключей. Озеро проточное, питается за счет вод рек и снеготаяния. Дно озера покрыто бурым илом. Береговая полоса устлана песком, галькой и крупными валунами. Озеро с севера и юга окружено довольно скалистыми хребтами, более полого спускаются к озеру хребты, примыкающие к юго-западному побережью.

В озеро впадает речка Верхняя Арасанка и вытекает Нижняя Арасанка (Рахмановка). На северо-западном берегу озера, на небольшой прибрежной площадке, находятся теплые радиоактивные источники. Температура воды в ключах от 24 до 40 градусов (Гвоздецкий, 1971).

Материалом для данной статьи послужили пробы фитопланктона, бентоса и перифитона, собранные из разных частей озера. Отбор, фиксацию камеральную обработку проб проводили по общеизвестным методам, принятым в альгологии (Водоросли, 1989; Определитель..., 1951, 1953, 1982, 1983; Царенко, 1990).

Первые сборы проб из озера нами проводилось в 2006 году, был обнаружен 131 вид, из которых 90 видов принадлежало диатомовым, 15 видов – зеленым, и 2 вида – сине-зеленым водорослям (Нурашов, 2014).

Летом 2014 г. снова собирали материал. В результате исследований определен видовой состав водорослей озера Рахмановского, включающий 249 видов, разновидностей и форм водорослей, относящихся к 4 отделам, 10 классам, 25 порядкам, 45 семействам и 71 роду (табл.).

Таксономический анализ показывает, что среди отделов особенно богат и разнообразен Bacillariophyta, в котором сосредоточено 171 видов и разновидностей, форм, т.е. почти одна из трех частей общего количества водорослей (68,7 %), которые объединены в 34 рода, относящихся к 21 семейству, 13 порядкам и 3 классам. По числу таксонов ведущее место занимают роды *Pinnularia* – 24 таксона, *Navicula* – 16, *Cymbella* – 15, *Gomphonema* – 14, *Eunotia* – 13, *Surirella* – 11, *Cyclotella* – 8, *Neidium* – 6, *Fragilaria* – 6, *Nitzschia* – 5 таксонов.

Результаты анализа видовой структуры представителей отдела Chlorophyta показали, что обнаруженные нами в озере 63 вида и разновидности водорослей объединены в 25 родов, относящихся к 14 семействам, 5 порядкам и 4 классам. Порядок *Desmidiiales* включает 38 видов и разновидностей или более 60 % от общего их количества в отделе: наибольшее количество видов и разновидностей в составе родов *Euastrum* (15), *Closterium* (6), *Cosmarium* (6), *Pleurotanium* (4). Особенно много их на болотистых берегах озера, где вода сравнительно теплая, прозрачная и много высших водных растений. На берегу и на мелководных частях озера обнаружены заросли нитчатых водорослей из родов *Spirogira* Link., *Ulotrix* Kutzing на которых было выявлено разнообразные эпифитные виды микроводорослей.

Среди представителей зеленых водорослей в озере наибольший интерес вызывают виды из рода *Micrasterias* (*M. rotata* (Grev.) Ralfs., *M. radiosa* Ralfs.). А так же из порядка *Oedogoniales*, род *Bulbochaete* – *Bulbochaete mirabilis* Witter., которые редко встречаются в водоемах других регионов Казахстана.

Таблица

Систематический состав водорослей озера Рахмановского (Казахстанский Алтай)

Отдел водорослей	Количество					Процент от общего количества
	классов	порядков	семейств	родов	видов	
Цианопрокaryota	2	6	9	11	14	5,6
Chlorophyta	4	5	14	25	63	25,3
Bacillariophyta	3	13	21	34	171	68,7
Charopyta	1	1	1	1	1	0,4
Всего 4	10	25	45	71	249	100

Обнаруженные представители отдела Цианопрокaryota включает 14 видов, относящихся к 11 родам, 9 семействам, 6 порядкам и 2 классам. Часто встречались виды *Merismopedia glauca* (Ehr.) Nig., *Gloeocapsa turgida* (Kutz.) Hollerb., *Sphaeronostoc kihlmanii* (Lemm.) Elenk., *Oscillatoria irrigua* (Kutz.) Gom. Редко встречались такие виды как *Mastigocladus laminosus* Cohn ex Kirchner, *Scytonema mirabile* (Dillw.) Born., *Tolyptothrix lanata* Wartm.

Из харовых водорослей (*Charopyta*) в озере обнаружен только 1 вид – *Nitella tenuissima* Desv.) Kutz., где сливаются теплая вода из радиоактивных источников.

Таким образом, при таксономическом анализе выявленных нами видов в озере Рахмановское обнаружено 249 видов, разновидностей и форм водорослей; в основном водоросли представлены пресноводными и широко распространенными видами. Среди обнаруженных видов встречались и редкие виды для водоемов Казахстана.

ЛИТЕРАТУРА

- Масюк Н.П., Кондратьева Н.В., Вассер С.П.* Водоросли. – Киев, 1989. – 608 с.
Нурашов С.Б., Саметова Э.С. Альгофлора озера Маркаколь (Казахстанский Алтай) // Биоразнообразие, сохранение, и рациональное использование генофонда растений и животных: Материалы республик. конф., посв-ой 80-летию заслуженного деятеля науки РУз., проф. Уктама Пратова (Ташкент, 9–10 сентября 2014 г.). – Ташкент, 2014. – С. 51–52.
 Определитель пресноводных водорослей СССР. В 14-ти вып. – М., 1951–1983.
Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. – Киев, 1990. – 198 с.

SUMMARY

This article presents the results of a study of the algae species composition of Rahmanovsk lake in Katon-Karagai National Park. In this lake there are 249 species, varieties and forms of algae, belonging to the 4 divisions, 10 classes, 25 orders, 45 families and 71 genera. Leading diversity belongs to diatoms and green algae.

УДК 582.288(574)

Е.В. Рахимова, Г.А. Нам, Б.Д. Ермакова, У.К. Жетигенова, Б.Ж. Есенгулова, Н. Жахан
Y.V. Rakhimova, G.A. Nam, B.D. Yermekova, U.K. Jetigenova, B.Zh. Yessengulova, N. Zhakhan

ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ МИКОБИОТЫ ЮГО-ЗАПАДНОГО АЛТАЯ (В ПРЕДЕЛАХ КАЗАХСТАНА)

INVENTORY OF MYCOBIOTA IN SOUTH-WEST ALTAI (WITHIN KAZAKHSTAN)

На территории Юго-Западного Алтая обнаружено восемь таксонов из царства Protozoa, один таксон – из царства Chromista и 411 таксонов собственно грибов из царства Fungi. Наиболее многочисленным является класс Basidiomycetes – 138 таксонов, класс Ascomycetes насчитывает 130 таксонов, класс Urediniomycetes представлен 67 видами, класс Ustilaginomycetes – 11. Класс Hyphomycetes на территории исследований насчитывает 26 видов, класс Coelomycetes – 38 видов. Один вид обнаружен в виде стерильного мицелия.

Природно-территориальный комплекс Юго-Западный Алтай расположен на территории Казахстана в междуречье рек Убы и Нарына и включает систему следующих хребтов: Убинский, Ивановский, Ульбинский, Линейский, Коксуйский, Бухтарминский, Тигирекский, Холзун, Западная Листвяга. Высота большей части хребтов составляет 1500–2800 м над ур. моря (Котухов и др., 2006). В пределах описываемой территории находится Западно-Алтайский государственный природный заповедник.

Изучение микобиоты Юго-Западного Алтая проводилось крайне неравномерно и большей частью на территории заповедника. Опубликованный в 2007 году список грибов заповедника (Нам, 2007) включал 122 вида. В дополнительный список (Нам и др., 2008), изданный годом позже, внесены 59 видов из сборов материалов маршрутных экспедиций по заповеднику 2006–2007 гг. и из литературных источников (Флора споровых растений Казахстана, 1956–1985). В настоящее время многие группы грибов подверглись значительному пересмотру, в связи с чем возникла необходимость ревизии видового состава микобиоты Юго-Западного Алтая.

Материалом для статьи послужила ревизия гербарных образцов Гербарного фонда Института ботаники и фитоинтродукции республики Казахстан, литературных данных (Флора споровых растений Казахстана, 1956–1985; Валиева, Данилова, 2003; Данилова, Валиева, 2003; Нам, 2007; Нам и др., 2008, 2011) и собственные сборы авторов из районов исследований, выполненные по международному проекту «Инвентаризация микобиоты и альгофлоры Алтайской горной страны».

При составлении списка микобиоты использована система Ainsworth and Bisby (2001). Названия видов грибов и авторы приведены в соответствии с базой данных Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>), названия мучнисторосяных грибов – согласно Краткому иллюстрированному определителю мучнисторосяных грибов (Рахимова и др., 2014), названия питающих растений приведены в соответствии с Плантариум, определителем растений on-line (www.plantarium.ru).

В представленном ниже списке насчитывается 420 таксонов грибов из 231 рода. Виды, относящиеся в настоящее время к царствам Protozoa и Chromista, традиционно включены в список.

Царство Protozoa, отдел Мухомycota, класс Мухомycetes

Порядок Liceales, семейство Lycogalaceae

Lycogala epidendrum (J. C. Vauxb. ex L.) Fr. – на *Betula pendula* Roth

Порядок Physarales, семейство Physaraceae

Fuligo septica (L.) F. H. Wigg. – на *Pinus sylvestris* L., *Salix* sp., *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth
Badhamia panicea (Fr.) Rostaf. – на *Abies sibirica* Ledeb.

Physarum cinereum (Batsch) Pers. – на *Abies sibirica* Ledeb., *Solanum tuberosum* L.

Ph. compressum Alb. & Schwein. – на *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L.

Ph. nutans Pers. – на *Abies sibirica* Ledeb., *Salix* sp., *Betula pendula* Roth

Ph. viride (Bull.) Pers. var. *viride* – на *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth

Diderma radiatum (Rostaf.) Morgan – на *Abies sibirica* Ledeb.

Царство Chromista, класс Oomycetes, порядок Peronosporales, семейство Peronosporaceae
Plasmopara nivea (Unger) J. Schröt. – на *Aegopodium podagraria* L., *Aegopodium* sp.

Царство Fungi, подцарство Ascomycota, класс Ascomycetes, подкласс Dothideomycetidae
Порядок Dothideales, семейство Botryosphaeriaceae
Guignardia abietella-sibirica (Schwarzman & Tartenova) Vasyag. – на *Abies sibirica* Ledeb.

Семейство Micropeltidaceae
Stomiopeltis pinastris (Fuckel) Arx – на *Pinus sibirica* Du Tour, *P. sylvestris* L.
Rhizothyrium abietis Naumov – на *Abies sibirica* Ledeb.

Порядок Hysteriales, семейство Acrospermaceae
Acrospermum compressum Tode – на *Aconitum monticola* Steinb.

Семейство Mytiliniaceae
Lophium mytilinum (Pers.) Fr. – на *Pinus sibirica* Du Tour

Порядок Mucosphaerellales, семейство Mucosphaerellaceae
Davidiella macrocarpa Crous, K. Schub. & U. Braun – на *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.
Mucosphaerella adusta Lindau – на *Convolvulus arvensis* L.
M. fragariae (Tul. & C. Tul.) Lindau – на *Comarum palustre* L.
M. ranunculi (P. Karst.) Lind – на *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz
M. ribis (Sacc.) Lindau – на *Ribes nigrum* L.
M. sajanyca Petr. – на *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) Dittrich
M. tassiana (De Not.) Johanson – на *Allium altaicum* Pall., *Agropyron tarbagataicum* N. Plotn., *Elytrigia repens* (L.) Nevski

Порядок Pleosporales, семейство Cucurbitariaceae
Cucurbitaria caraganae P. Karst. – на *Caragana arborescens* Lam.

Семейство Leptosphaeriaceae
Leptosphaeria modesta Rabenh. – на *Archangelica decurrens* Ledeb., *Bupleurum* sp.
L. striata G. Winter – на *Pedicularis* sp.

Семейство Melanommataceae
Herpotrichia nigra R. Hartig – на *Abies sibirica* Ledeb.

Семейство Montagnulaceae
Montagnula dura (Niessl) Crivelli – на *Bupleurum* sp.

Семейство Phaeosphaeriaceae
Phaeosphaeria sparsa (Fuckel) (Fuckel) Shoemaker & C. E. Babc. – на *Dactylis glomerata* L.

Семейство Pleosporaceae
Platysporoides punctiformis (Niessl) Shoemaker & C. E. Babc. – на *Seseli* sp.
Pleospora sp. – на *Scutellaria altaica* T. R. Fisher ex Sweet
Pyrenophora pellita (Fr.) Sacc. – на *Betula* sp.

Семейство Venturiaceae
Lasiobotrys lonicerae (Fr.) Kunze – на *Lonicera altaica* Pall.
Venturia inaequalis (Cooke) G. Winter – на *Malus baccata* (L.) Barkn., *M. prunifolia* (Willd.) Borkh.

Подкласс Erysiphomycetidae, порядок Erysiphales, семейство Erysiphaceae

Blumeria graminis (DC.) Speer – на *Milium effusum* L., *Phleum pratense* L.

Erysiphe aquilegiae DC. var. *ranunculi* (Grev.) R. Y. Zheng & G. Q. Chen – на *Ranunculus* sp., *Aconitum leucostomum* Worosch.

E. artemisiae Grev. – на *Artemisia dracunculus* L., *Artemisia vulgaris* L.

E. biocellata Ehrenb. – на *Stachyopsis oblongata* (Schrenk) M. Por & Vved.

E. cichoracearum DC. var. *cichoracearum* – на *Inula britannica* L.

E. cynogossi (Wallr.) U. Braun – на *Echium vulgare* L.

E. galeopsidis DC. – на *Dracocephalum integrifolium* Bunge, *Galeopsis tetrahit* L., *Nepeta sibirica* L., *Phlomooides tuberosa* (L.) Moench, *Phlomooides* sp.

E. pisi DC. var. *cruchetiana* (S. Blumer) U. Braun – на *Ononis antiquorum* L.

E. pisi DC. var. *pisi* – на *Medicago falcata* L.

E. polygoni DC. – на *Polygonum aviculare* L., *Rumex crispus* L., *Rumex* sp.

E. sordida L. Junell – на *Plantago cornuti* Gouan, *P. major* L.

Leveillula taurica (Lév.) G. Arnaud – на *Artemisia dracunculus* L., *Inula britannica* L., *I. salicina* L.

Microsphaera alphitoides Griff. et Maubl. var. *alphitoides* – на *Quercus robur* L.,

M. berberidis Lév. var. *berberidis* – на *Berberis sibirica* Pall.

M. hedwigii Lév. – на *Viburnum opulus* L.

M. lonicerae G. Winter var. *ehrenbergii* U. Braun – на *Lonicera altaica* Pall., *Lonicera* sp.

M. ludens (Salm.) S. Blumer var. *lathyri* U. Braun – на *Lathyrus pratensis* L.

M. ornata U. Braun var. *europaea* U. Braun – на *Betula pendula* Roth

M. trifolii (Grev.) U. Braun var. *trifolii* – на *Amoria repens* (L.) C. Presl., *Lathyrus humilis* (Ser.) Spreng., *L. pratensis* L., *Lathyrus* sp., *Trifolium pratense* L.

M. vanbruntiana W. R. Gerard var. *vanbruntiana* – на *Sambucus sibirica* Nakai

Phyllactinia guttata (Wallr.: Fr.) Lév. – на *Crataegus korolkowii* L. Henry

Podosphaera clandestina (Wallr.: Fr.) Lév. var. *clandestine* – на *Crataegus* sp.

Sawadaea bicornis (Wallr.) Homma – на *Acer negundo* L.

Sphaerotheca aphanis (Wallr.) U. Braun var. *aphanis* – на *Alchemilla* sp.

S. euphorbiae (Cast.) E. S. Salmon – на *Euphorbia* sp.

S. ferruginea (Schltdl.) L. Junell – на *Sanguisorba officinalis* L. (рис. 1)

S. fusca (Fr.) S. Blumer – на *Taraxacum* sp.

S. paeoniae L. Y. Zhao – на *Paeonia anomala* L.

Подкласс Leotiomycetidae, порядок Helotiales, семейство Cudoniaceae

Spathularia flavida Pers.

Семейство Dermateaceae

Calloria neglecta (Lib.) B. Hein – на *Urtica cannabina* L.

Dermea padi (Alb. et Schw.) Fr. – на *Padus avium* Mill.

Leptotrochila repanda (Fr.) P. Karst. – на *Galium boreale* L.

Mollisia cinerea (Batsch) P. Karst. – на *Salix phylicifolia* L.

M. crumenuloides Rehm – на *Abies sibirica* Ledeb.

Niptera sensitiva Hazsl. – на *Rubus idaeus* L.

Семейство Helotiaceae

Cenangium ferruginosum Fr. – на *Pinus sylvestris* L.

Crocicreas cyathoides (Bull.) S. E. Carp. – на *Urtica cannabina* L.

Godronia spiraeae (Rehm) Seaver – на *Spiraea chamaedryfolia* L.

G. ribis (Fr.) Seaver – на *Ribes meyeri* Maxim.

Hymenoscyphus calyculus (Fr.) W. Phillips – на *Betula pendula* Roth

Семейство Hyaloscyphaceae

Belonidium mollissimum (Fuckel) Raitv. – на *Urtica cannabina* L.

Brunnipila clandestina (Bull.) Baral – на *Rubus idaeus* L.
Dasyscyphella nivea (R. Hedw.) Raitv. – на *Rubus idaeus* L.
Lachnellula calycina (Schumach.) Sacc. – на *Abies sibirica* Ledeb.
L. chrysophthalma (Pers.) P. Karst. – на *Pinus sibirica* Du Tour
Lachnum corticola (Masse) M. P. Sharma – на *Betula pendula* Roth
L. relicinum (Fr.) P. Karst. – на *Aconitum apetalum* (Huth) B. Fedtsch.
Neodasyscypha cerina (Pers.) Spooner – на *Abies sibirica* Ledeb.

Семейство Rutstroemiaceae

Rutstroemia firma (Pers.) P. Karst. – на *Populus tremula* L.

Семейство Sclerotiniaceae

Encoelia fascicularis (Alb. & Schwein.) P. Karst. – на *Populus tremula* L.
Sclerotinia sclerotiorum (Lib.) de Bary – на *Helianthus* sp.

Порядок Rhytismatales, семейство Rhytismataceae

Coccomyces viridis (Richon) Sacc. – на *Populus tremula* L.
Cyclaneusma niveum (Pers.) DiCosmo, Peredo & Minter – на *Pinus sylvestris* L.
Hypoderma rubi (Pers.) DC. – на *Rubus idaeus* L.
Lirula nervisequa (DC.) Darker – на *Abies sibirica* Ledeb.
Lophodermium arundinaceum (Schrad.) Chevall. – на *Achnatherum caragana* (Trin.) Nevski, *Bromopsis benekenii* (Lange) Holub
L. laricinum Duby – на *Larix sibirica* Ledeb.
L. pinastri (Schrad.) Chevall. – на *Pinus sibirica* Du Tour., *P. sylvestris* L., *Picea obovata* Ledb.
Propolis farinosa (Pers.) Fr. – на *Populus tremula* L.
Pseudorhytisma bistortae (DC.) Juel – на *Bistorta major* Gray
Rhytisma salicinum (Pers.) Fr. – на *Salix niedzwieckii* Goerz, *S. pyrolifolia* Ledeb.
Trybliodopsis pinastri (Pers.) P. Karst. – на *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L.

Подкласс Pezizomycetidae, порядок Pezizales, семейство Discinaceae

Gyromitra esculenta (Pers.) Fr., *G. infula* (Schaeff.) Quél., *Pseudorhizina sphaerospora* (Peck) Pouzar

Семейство Helvellaceae

Helvella pezizoides Afzel.

Семейство Morchellaceae

Morchella esculenta (L.) Pers.

Семейство Pezizaceae

Adelphella babingtonii (Sacc.) Pfister, Matočec & I. Kušan – на *Abies sibirica* Ledeb.
Peziza depressa Pers., *P. fimeti* (Fuckel) E. C. Hansen, *P. repanda* Wahlenb., *P. vesiculosa* Bull.

Семейство Pyronemataceae

Aleuria aurantia (Pers.) Fuckel, *A. bicucullata* Boud., *Anthracobia melaloma* (Alb. & Schwein.) Boud.,
Geopyxis carbonaria (Alb. & Schwein.) Sacc., *Humaria hemisphaerica* (F. H. Wigg.) Fuckel, *Octospora leucoloma*
Hedw., *Otidea onotica* (Pers.) Fuckel
Pseudombrophila deerrata (P. Karst.) Seaver – на *Heracleum dissectum* Ledeb.
Pyronema omphalodes (Bull.) Fuckel
Scutellinia scutellata (L.) Lambotte – на *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour
Tarzetta cupularis (L.) Svrček, *Trichophaea gregaria* (Rehm) Boud.

Семейство Sacroscyphaceae

Pithya vulgaris Fuckel – на *Abies sibirica* Ledeb.

Семейство Sarcostomataceae

Urnula craterium (Schwein.) Fr. – на *Populus tremula* L.

Подкласс Sordariomycetidae, *Insertae sedis*

Thyronectria berolinensis (Sacc.) Seaver – на *Ribes nigrum* L.

Порядок Diaportales, Семейство Valsaceae

Valsa abietis Fr. – на *Pinus sylvestris* L.

Порядок Нурocreales, семейство Ceratostomataceae

Melanospora chionea (Fr.) Corda – на *Abies sibirica* Ledeb.

Порядок Нурocreales, семейство Clavicipitaceae

Claviceps purpurea (Fr.) Tul. – на *Alopecurus pratensis* L.

Epichloe typhina (Pers.) Tul. & C. Tul. – на *Dactylis glomerata* L.

Семейство Nectriaceae

Cosmospora viridescens (C. Booth) Gräfenhan & Seifert – на *Abies sibirica* Ledeb.

Nectria cinnabarina (Tode) Fr. – *Sorbus sibirica* Hedl. (рис. 2)

N. peziza (Tode) Fr. – на *Betula pendula* Roth

N. phaeostoma Speg. – на *Robinia pseudoacacia* L., *Caragana arborescens* Lam.

N. ribis (Tode) Rabenh. – на *Ribes nigrum* L.

Порядок Phyllachorales, семейство Phyllachoraceae

Polystigma fulvum Pers. ex DC. – на *Padus avium* Mill.

P. rubrum (Pers.) DC. – на *Padus avium* Mill.

Telimenella gangraena (Fr.) Petr. – на *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., B. Mey. & Schreb.

Порядок Sordariales, семейство Lasiosphaeriaceae

Lasiosphaeria hirsuta (Fr.) A. N. Mill. & Huhndorf – на *Salix* sp.

L. ovina (Pers.) Ces. & De Not. – на *Betula pendula* Roth

Порядок Verrucariales, семейство Thrombiaceae, *Genera Insertae Sedis*

Strickeria rostrata (P. Karst.) Kuntze – на *Ribes atropurpureum* C. A. Mey.

Порядок Xylariales, семейство Clupeosphaeriaceae

Clupeosphaeria tamillana (Fr.) Lambotte – на *Conium maculatum* L.

Семейство Diatrypaceae

Diatrype stigma (Hoffm.) Fr. – на *Betula* sp.

Семейство Xylariaceae

Anthostomella foveolaris (Sacc. & Berl.) Rappaz – на *Sorbus sibirica* Hedl.

Nemania serpens (Pers.) Gray – на *Salix* sp.

Daldinia concentrica (Bolton) Ces. & De Not. – на *Betula* sp.

Подцарство Basidiomycota, класс Basidiomycetes, подкласс Tremellomycetidae

Порядок Auriculariales, семейство Auriculariaceae

Auricularia auricula-judae (Bull.) Quéf. – на *Abies sibirica* Ledeb.

Eocronartium muscicola (Pers.) Fitzp. – на *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Wernst.

Exidia glandulosa (Bull.) Fr. – на *Sorbus aucuparia* L.

Порядок Dasyscyphales, семейство Dasyscyphaceae

Dasyscypha chrysocomus (Bull.) Tul. – на *Salix starkeana* Willd.

D. stillatus Nees – на *Abies sibirica* Ledeb.

Порядок Tremellales, семейство Tremellaceae

Tremella mesenterica Retz. – на *Betula pendula* Roth

Подкласс Agaricomycetidae, порядок Agaricales, семейство Agaricaceae

Agaricus arvensis Schaeff., *A. campestris* L., *A. sylvaticus* Schaeff., *Chlorophyllum agaricoides* (Czern.)

Vellinga

Crucibulum laeve (Huds.) Kambly – на *Abies sibirica* Ledeb.

Nidularia pulvinata (Schwein.) Fr. – на *Salix* sp.

Семейство Amanitaceae

Amanita muscaria (L.) Lam., *A. regalis* (Fr.) Michael, *A. strobiliformis* (Paulet ex Vittad.) Bertill., *A. vaginata* (Bull.) Lam.

Семейство Clavariaceae

Mucronella calva (Alb. & Schwein.) Fr. – на *Abies sibirica* Ledeb.

Семейство Coprinaceae

Panaeolus semiovatus (Sowerby) S. Lundell & Nannf., *P. papilionaceus* (Bull.) Quéf.

Семейство Cortinariaceae

Cortinarius amoenolens Rob. Henry ex P. D. Orton, *C. argentatus* (Pers.) Fr., *C. bolaris* (Pers.) Fr., *C. col-linitus* (Pers.) Fr., *C. olearioides* Rob. Henry, *C. sciophyllus* Fr., *C. simulatus* P. D. Orton, *C. trivialis* J. E. Lange, *C. triumphans* Fr., *C. turgidus* Fr., *C. variicolor* (Pers.) Fr., *Inocybe rimosa* (Bull.) P. Kumm.

Семейство Entolomataceae

Entoloma majaloides P. D. Orton

Семейство Hydnangaceae

Laccaria laccata (Fr.) Berk.

Семейство Lycoperdaceae

Bovista plumbea Pers., *B. pusilla* (Batsch) Pers., *Lycoperdon molle* Pers. – на *Abies sibirica* Ledeb.

L. perlatum Pers., *L. pratense* Pers., *L. pyriforme* Schaeff. – на *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth, *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem.

Семейство Marasmiaceae

Armillariella mellea (Vahl) P. Kumm.

Семейство Pluteaceae

Pluteus cervinus (Schaeff.) P. Kumm. – на прелом пне *Pinus sylvestris* L.

Семейство Strophariaceae

Agrocybe praecox (Pers.) Fayod, *Gymnopilus hybridus* (Gillet) Maire, *G. picreus* (Pers.) P. Karst., *Hypholoma capnoides* (Fr.) P. Kumm., *H. fasciculare* (Huds.) P. Kumm., *H. sublateritium* (Schaeff.) Quéf., *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.) Singer & A.H. Sm., *Pholiota aurivella* (Batsch) P. Kumm., *Ph. spumosa* (Fr.) Singer, *Ph. squarrosa* (Vahl) P. Kumm., *Stropharia coronilla* (Bull.) Quéf.

Порядок Boletales, семейство Boletaceae

Boletus edulis Bull., *B. pinophilus* Pilát & Dermek, *Buchwaldoboletus lignicola* (Kallenb.) Pilát, *Leccinellum griseum* (Quéf.) Bresinsky & Manfr. Binder, *Leccinum aurantiacum* (Bull.) Gray, *L. melaneum* (Smotl.) Pilát & Dermek, *L. scabrum* (Bull.) Gray, *L. versipelle* (Fr. & Hök) Snell

Семейство Gomphidiaceae

Gomphidius glutinosus (Schaeff.) Fr., *Chroogomphus rutilus* (Schaeff.) O. K. Mill.

Семейство Paxillaceae

Paxillus involutus (Batsch) Fr., *Tapinella panuoides* (Fr.) E.-J. Gilbert

Семейство Suillaceae

Boletinus cavipes (Opat.) A. H. Sm. & Thiers, *Suillus collinitus* (Fr.) Kuntze, *S. luteus* (L.) Roussel

Порядок Cantharellales, семейство Cantharellaceae

Cantharellus cibarius Fr.

Семейство Hydnumaceae

Hydnum repandum L.

Порядок Hymenochaetales, семейство Hymenochaetaceae

Coltricia perennis (L.) Murrill

Phellinus chrysoloma (Fr.) Donk – на *Abies sibirica* Ledeb.

Ph. hartigii (Allesch. & Schnabl) Pat. – на *Abies sibirica* Ledeb.

Ph. tremulae (Bondartsev) Bondartsev & P. N. Borisov – на *Populus tremula* L.

Trichaptum abietinum (Dicks.) Ryvarden

T. biforme (Fr.) Ryvarden – на *Betula pendula* Roth

Порядок Phallales, семейство Gomphaceae

Clavariadelphus pistillaris (L.) Donk, *Ramaria abietina* (Pers.) Quél., *R. flava* (Schaeff.) Quél., *R. formosa* (Pers.) Quél.

Семейство Phallaceae

Mutinus ravenelii (Berk. & M. A. Curtis) E. Fisch.

Порядок Polyporales, семейство Fomitopsidaceae

Antrodia heteromorpha (Fr.) Donk – на *Abies sibirica* Ledeb.

A. xantha (Fr.) Ryvarden – на *Abies sibirica* Ledeb.

Fomitopsis officinalis (Vill.) Bondartsev & Singer

F. pinicola (Sw.) P. Karst.

Ischnoderma resinatum (Schrad.) P. Karst. – на *Abies sibirica* Ledeb.

Osteina obducta (Berk.) Donk – на *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb.

Phaeolus schweinitzii (Fr.) Pat. – на *Abies sibirica* Ledeb.

Piptoporus betulinus (Bull.) P. Karst.

Семейство Ganodermataceae

Ganoderma aphlanatum (Pers.) Pat. – на *Populus tremula* L., *Abies sibirica* Ledeb.

G. lucidum (Curtis) P. Karst.

Семейство Gloeophyllaceae

Gloeophyllum sepiarium (Wulfen) P. Karst. – на *Pinus sibirica* Du Tour, *Abies sibirica* Ledeb.

Семейство Meruliaceae

Bjerkandera adusta (Willd.) P. Karst. – на *Betula pubescens* Ehrh.

B. fumosa (Pers.) P. Karst. – на *Betula pendula* Roth

Junghuhnia collabens (Fr.) Ryvarden – на *Abies sibirica* Ledeb.

Merulius tremellosus Schrad. – на *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth

Serpula lacrymans (Wulfen) J. Schröt.

Семейство Polyporaceae

Cerrena unicolor (Bull.) Murrill – на *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth, *Malus domestica* Borkh.

Daedaleopsis confragosa (Bolton) J. Schröt. – на *Padus avium* Mill., *Salix lanata* L.

D. tricolor (Bull.) Bondartsev & Singer – на *Salix sibirica* Pall.

Datronia mollis (Sommerf.) Donk – на *Abies sibirica* Ledeb.

Fomes fomentarius (L.) Fr. – на *Padus avium* Mill., *Betula pendula* Roth

Lenzites betulina (L.) Fr. – на *Betula pendula* Roth

Perenniporia subacida (Peck) Donk – на *Abies sibirica* Ledeb.

Pleurotus ostreatus (Jacq.) P. Kumm. – на сухостойном дереве

P. citrinopileatus Singer – на *Abies sibirica* L.

Podofomes corrugis (Fr.) Pouzar – на *Abies sibirica* Ledeb.

Polyporus melanopus (Pers.) Fr. – на *Abies sibirica* Ledeb.

P. varius (Pers.) Fr.

Psynoporus cinnabarinus (Jacq.) P. Karst. – на *Betula pendula* Roth, *Sorbus sibirica* Hedl.

Sidera vulgaris (Fr.) Miettinen – на *Abies sibirica* Ledeb.

Skeletocutis amorpha (Fr.) Kotl. – на *Abies sibirica* Ledeb.

Trametes hirsuta (Wulfen) Lloyd – на *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth, *Sorbus sibirica* Hedl.,

Populus tremula L.

T. ochracea (Pers.) Gilb. & Ryvardeen – на *Abies sibirica* Ledeb.

T. versicolor (L.) Lloyd – на *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth, *Sorbus sibirica* Hedl.

Семейство Sistotremataceae

Trechispora mollusca (Pers.) Liberta – на *Abies sibirica* Ledeb.

Insertae sedis

Oxyporus pearsonii (Pilát) Komarova – на *Abies sibirica* Ledeb.

Порядок Russulales, семейство Bondarzewiaceae

Bondarzewia montana (Quel.) Singer – на *Abies sibirica* Ledeb.

Heterobasidion annosum (Fr.) Bref – на *Abies sibirica* Ledeb.

Семейство Hericiaceae

Hericium alpestre Pers. – на *Abies sibirica* Ledeb.

H. cirrhatum (Pers.) Nikol. – на *Betula pendula* Roth

H. coralloides (Scop.) Pers. – на *Betula pendula* Roth

Семейство Russulaceae

Lactarius deliciosus (L.) Gray, *L. picinus* Fr., *Russula aeruginea* Lindbl. ex Fr., *R. adusta* (Pers.) Fr., *R. delica* Fr., *R. emetica* (Schaeff.) Pers., *R. fragilis* Fr., *R. rubra* (Fr.) Fr., *R. vesca* Fr., *R. violacea* QuéL., *R. xerampelina* (Schaeff.) Fr.

Порядок Tricholomatales, семейство Tricholomataceae

Clitocybe gibba (Pers.) P. Kumm.

Muscena galericulata (Scop.) Gray – на пеньке *Salix alba* L.

M. polygramma (Bull.) Gray

Tricholoma equestre (L.) P. Kumm.

T. populinum J.E. Lange

Tricholomopsis rutilans (Schaeff.) Singer

Xeromphalina campanella (Batsch) Kühner & Maire

Класс Urediniomycetes, порядок Microbotryales, семейство Microbotryaceae

Microbotryum silenes-inflatae (DC. ex Liro) G. Deml & Oberw. – на *Viscaria vulgaris* Bernh.

Порядок Uredinales, семейство Coleosporiaceae

Coleosporium ligulariae Thüm., II, – на *Ligularia altaica* DC., *L. sibirica* (L.) Cass., *L. glauca* (L.) O. Hoffm.

C. tussilaginis (Pers.) Lév. – на *Campanula* sp.

Семейство Cronartiaceae

Cronartium flaccidum (Alb. & Schwein.) G. Winter – на *Paeonia anomala* L.

Семейство Melampsoraceae

Melampsora euphorbiae (Ficinus & C. Schub.) Castagne – на *Euphorbia pilosa* L., *Euphorbia* sp.

M. salicina Desm. – на *Salix caprea* L., *Salix* sp.

M. populnea (Pers.) P. Karst. – на *Populus nigra* L., *P. tremula* L., *P. laurifolia* Ledeb.

Семейство Phragmidiaceae

Phragmidium andersonii Shear – на *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Potentilla* sp.

Ph. devastatrix Sorokin, – на *Rosa canina* L., *R. alberti* Regel

Ph. fusiforme J. Schröt. – на *Rosa canina* L.

Ph. mucronatum (Pers.) Schldtl. – на *Rosa beggeriana* Schrenk

Ph. potentillae (Pers.) P. Karst. – на *Potentilla* sp.

Ph. rosae-lacerantis Diet. – на *Rosa acicularis* Lindl.

Ph. rubi-idaei (DC.) P. Karst. – на *Rubus idaeus* L.

Ph. tuberculatum Jul. Müll. – на *Rosa acicularis* Lindl.; *R. canina* L., *R. glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr.

Trachyspora intrusa (Grev.) Arthur – на *Alchemilla sibirica* Zamelis

Xenodochus carbonarius Schldtl. – на *Sanguisorba officinalis* L.

Семейство Pucciniaceae

Gymnosporangium clavariiforme (Wulfen) DC. – на *Sorbus sibirica* Hedl. (рис. 3)

G. juniperi Link – на *Sorbus sibirica* Hedl., *Sorbus* sp.

Puccinia acetosae (Schumach.) Körn. – на *Rumex aquaticus* L.

P. angelicae (Schumach.) Fuckel – на *Angelica* sp.

P. arenariae (Schumach.) J. Schröt. – на *Cerastium pauciflorum* Steven ex Ser.

P. argentata (Schultz) G. Winter – на *Impatiens noli-tangere* L.

P. behenis G. H. Otth – на *Silene nutans* L., *S. repens* Patrin

P. brachypodii G. H. Otth – на *Anthoxanthum alpinum* A. Love & D. Love.

P. calcitrapae DC. – на *Cirsium helenioides* (L.) Hill

P. caricina DC. – на *Ribes rubrum* L.

P. chaerophylli Purton – на *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. var. *nemorosa* (M. Bieb.) Trautv.

P. chrysanthemi Roze – на *Artemisia absinthium* L.

P. circaeae Pers. – на *Circaea alpina* L.

P. cnici-oleracei Pers. – на *Cirsium helenioides* (L.) Hill

P. dactylidina Bubák – на *Dactylis glomerata* L.

P. dioicae Magnus – на *Taraxacum officinale* F. H. Wigg., *Urtica dioica* L.

P. elymi Westend. – на *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvelev.

P. eriophori Thüm., I – на *Senecio nemorensis* L.

P. iridis Wallr. – *Iris loczyi* Kanitz

P. isiacae (Thüm.) G. Winter – на *Dodartia orientalis* L.

P. koeleriicola Tranzschel – на *Koeleria cristata* (L.) Pers.

P. lasiagrostis Tranzschel – на *Achnatherum splendens* (Trin.)

P. melasmiioides Tranzschel – на *Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link.

P. menthae Pers. – на *Mentha arvensis* L.

P. poarum Nielsen – на *Poa pratensis* L., *Tussilago farfara* L.

P. porri (Sowerby) G. Winter – на *Allium altaicum* Pall.; на *Allium* sp.

P. punctata Link – на *Galium boreale* L., *G. krylovii* Iljin, *G. verum* L.

P. punctiformis (F. Strauss) Röhl. – на *Cirsium helenioides* (L.) Hill.

P. recondita Dietel & Holw. – на *Alopecurus pratensis* L., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Pulmonaria*

mollis Wulfen ex Hornem

P. ribesii-caricis Kleb. – на *Ribes nigrum* L., *R. rubrum* L.
P. rubefaciens Johanson – на *Galium krylovii* Iljin (рис. 4)
P. saussureae Thüm. – на *Saussurea latifolia* Ledeb.
P. scorzonerae (Schumach.) Jacky – на *Scorzonera* sp.
P. sessilis J. Schröt. – на *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova, *D. fuchsii* (Druce) Soo, *D. incarnata* (L.)

Soo

P. sogdiana Kom. – на *Aulacospermum anomalum* (Ledeb.) Ledeb.
Uromyces dactylidis G. H. Otth – на *Aconitum leucostomum* Vorosch., *Aconitum* sp.
U. fallens (Arthur) Barthol. – на *Lupinaster pentaphyllus* Moench
U. geranii (DC.) G. H. Otth & Wartm. – на *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer, *Geranium* sp.
U. laevis Körn. – на *Euphorbia buchtormensis* C. A. Mey ex Ledeb., *Euphorbia* sp.
U. lineolatus (Desm.) J. Schröt. – на *Scirpus sylvaticus* L.
U. pisi-sativi (Pers.) Liro – на *Lathyrus gmelini* Fritsch., *L. humilis* (Ser.) Spreng., *L. tuberosus* L., *Lathyrus* sp.

U. trifolii-repentis Liro – на листьях *Trifolium hybridum* L.
U. veratri (DC.) J. Schröt. – на *Veratrum nigrum* L., *Veratrum* sp.
U. viciae-craccae Const. – на *Vicia cracca* L.
Aecidium delphinii Barthol. – на *Delphinium elatum* L.

Семейство Pucciniastraceae

Hyalopsora polypodii (Pers.) Magnus. – на *Cystopteris dickieana* R. Sim.
Melampsorium betulinum (Pers.) Kleb. – на *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth, *B. rotundifolia*

Spach. (рис. 5)

Pucciniastrum areolatum (Fr.) G. H. Otth – на *Padus avium* Mill.
Uredinopsis macrosperma (Cooke) Magnus – на *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.

Семейство Raveneliaceae

Triphragmium ulmariae (DC.) Link – на *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.

Класс Ustilaginomycetes, подкласс Exobasidomycetidae, порядок Doassansiales

Семейство Doassansiaceae

Doassansia sagittariae (Fuckel) J. C. Fisch. – на *Sagittaria sagittifolia* L.

Порядок Tilletiales, семейство Tilletiaceae

Tilletia controversa J. G. Kühn – на *Elytrigia repens* (L.) Nevski
T. secalis (Corda) J. G. Kühn – на *Secale cereale* L.

Подкласс Ustilaginomycetidae, порядок Urocystales, семейство Urocystaceae

Urocystis anemones (Pers.) G. Winter – на *Anemonoides caerulea* (DC.)

Порядок Ustilaginales, семейство Anthracoideaceae

Anthracoidea arenariae (Syd.) Nannf. – на *Carex caespitosa* L.
A. caricis (Pers.) Bref. – на *Carex caespitosa* L.

Семейство Glomosporiaceae

Thecaphora lathyri J. G. Kühn – на *Lathyrus aureus* (Steven ex Fisch. & C. A. Mey.) D. Brand

Семейство Ustilaginaceae

Ustilago avenae (Pers.) Rostr. – на *Avena sativa* L., *A. fatua* L.
U. bullata Berk. – на *Bromus squarrosus* L.
U. nuda (C. N. Jensen) Rostr. – на *Triticum* cult.
U. maydis (DC.) Corda – на *Zea mays* L.

Класс *Hyphomycetes*

- Alternaria alternata* (Fr.) Keissl – на *Heracleum sibiricum* L.
A. humicola Oudem. – на *Stipa* sp.
A. porri (Ell.) Cif. – на *Allium ivashzenkoae* Kotukhov
Bipolaris sorokiniana (Sacc.) Shoemaker – на *Dactylis glomerata* L.
Botrytis cinerea Pers. – на *Heracleum dissectum* Ledeb.
Cercospora rubigo Cooke & Harkn. – на *Spiraea media* Schmidt
Cladosporium epiphyllum (Pers.) Nees – на *Salix* sp.
C. fasciculare Fr. – на *Allium* sp.
C. herbarum (Pers.) Link – на *Allium ivashzenkoae* Kotukhov, *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch.,
Betula pendula Roth, *Equisetum pratense* Ehrh., *Thalictrum collinum* Wall.
Cladosporium sp. – на *Caragana arborescens* Lam.
Ditangium cerasi (Schumach.) Costantin & L. M. Dufour – на *Abies sibirica* Ledeb.
Fusarium oxysporum Schltdl. – на *Aconogonon alpinum* (All.) Schur
Fusicladiella melaena (Fuckel) S. Hughes – на *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch.
Fusicladium martianoffianum (Thüm.) K. Schub. & U. Braun – на *Populus tremula* L.
Oedocephalum glomerulosum (Bull.) Sacc. – на *Abies sibirica* Ledeb.
Passalora rosae (Fuckel) U. Braun – на *Rosa acicularis* Lindl.
Pseudocercospora opuli (Höhn.) U. Braun & Crous – на *Viburnum opulus* L.
Ramularia archangelicae Lindr. – на *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch.
R. arvensis Sacc. – на *Comarum palustre* L.
R. bergeniae Vasyag. – на *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch
R. bistortae Fuckel – на *Aconogonon alpinum* (All.) Schur
R. brunnea Peck – на *Tussilago farfara* L.
R. decipiens Ellis & Everh. – на *Rumex confertus* Willd.
R. sambucina Sacc. – на *Sambucus sibirica* Nakai
Rutola graminis (Desm.) J. L. Crane & Schokn. – на *Heracleum sibiricum* L.
Sphacelia graminearum Schwarzman & Philimonova – на *Alopecurus pratensis* L.

Класс *Coelomycetes*

- Anaphysmene heraclei* (Lib.) Bubák – на *Heracleum sibiricum* L.
Ascochyta allii Hollós – на *Allium ivashzenkoae* Kotukhov
A. borjomi Bondartsev – на *Caragana arborescens* Lam.
A. lathyri Trail – на *Lathyrus frolovii* Rupr.
Camarosporium spiraeae Cooke – на *Spiraea hypericifolia* L.
Ceuthospora pithyophila (Bres. & Sacc.) Höhn. – на *Pinus sylvestris* L.
Coniothyrium pruni McAlpine – на *Padus avium* Mill.
Cylindrosporium betulae Davis – на *Betula pendula* Roth
C. spiraeicola Ellis & Everh. – на *Spiraea chamaedrifolia* L.
C. veratrinum Sacc. & G. Winter – на *Veratrum* sp.
Diplodina cirsii Grove – на *Cirsium helenioides* (L.) Hill
Dothiorella sibiraeae Murashk. & Sieling – на *Sibiraea altaiensis* (Laxm.) C. K. Schneid.
Hendersonia equiseti Trail – на *Equisetum pratense* Ehrh.
Kabatia mirabilis Bubák – на *Lonicera altaica* Pall. (рис. 6)
Leptostroma laricinum Fuckel – на *Larix sibirica* Ledeb.
Melasmia lonicerae Jacz. – на *Lonicera altaica* Pall.
Phaeoseptoria festucae R. Sprague – на *Festuca valesiaca* Gaudin
Phoma abietella-sibirica Schwarzman – на *Abies sibirica* Ledeb.
Ph. alliicola Sacc. & Roum. – на *Allium ivashzenkoae* Kotukhov
Ph. complanata (Tode) Desm. – на *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.
Ph. spiraeina Pass. – на *Spiraea chamaedrifolia* L.
Phomopsis eryngicola Traverso – на *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch.
Phyllosticta dictamnica Lobik – на *Dictamnus angustifolius* G. Don ex Sweet

Plenodomus agnitus (Desm.) Gruyter, Aveskamp & Verkley – на *Ligularia* sp.
Rhizosphaera pini (Corda) Maubl. – на *Abies sibirica* Ledeb.
Rh. radicata Naumov – на *Abies sibirica* Ledeb.
Sclerotiopsis piceana (P. Karst.) Died. – на *Abies sibirica* Ledeb.
Selenophoma aristidae Kalymb. – на *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski
Septogloeum populiperdum Moesz & Smarods – на *Populus tremula* L.
Septoria albopunctata Cooke – на *Vaccinium uliginosum* L.
S. geranii Roberge ex Desm. – на *Geranium pratense* L.
S. martianoffiana Thüm. – на *Paeonia* sp.
S. phyllachoroides Pass. – на *Elymus* sp.
S. stachydis Roberge ex Desm. – на *Stachys sylvatica* L.
S. ulmariae Oudem. – на *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.
Septoria sp. – на *Spiraea chamaedrifolia* L., *Dactylorhiza longifolia* (L. Neumann) Aver., *D. fuchsii* (Druce) Soo, *D. incarnata* (L.) Soo.
Sphaeronaema piliferum Sacc. – на *Abies sibirica* Ledeb.
Vermicularia herbarum Westend. – на *Dianthus superbus* L.

Mycelia sterilia

Rhizomorpha subcorticalis P. Micheli ex Pers. – на *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Populus tremula* L.

На территории Юго-Западного Алтая обнаружено восемь таксонов из царства Protozoa, один таксон из царства Chromista, и 411 таксонов собственно грибов из царства Fungi. Наиболее многочисленным является класс *Basidiomycetes* – 138 таксонов, из которых шесть относятся к подклассу *Tremellomycetidae* и 132 – к подклассу *Agaricomycetidae*. Класс *Ascomycetes* насчитывает 130 таксонов, распределяющихся по



Рис. 1. Выход сумки из клейстотеция *Sphaerotheca ferruginea* на *Sanguisorba officinalis*, шкала 25 мкм.

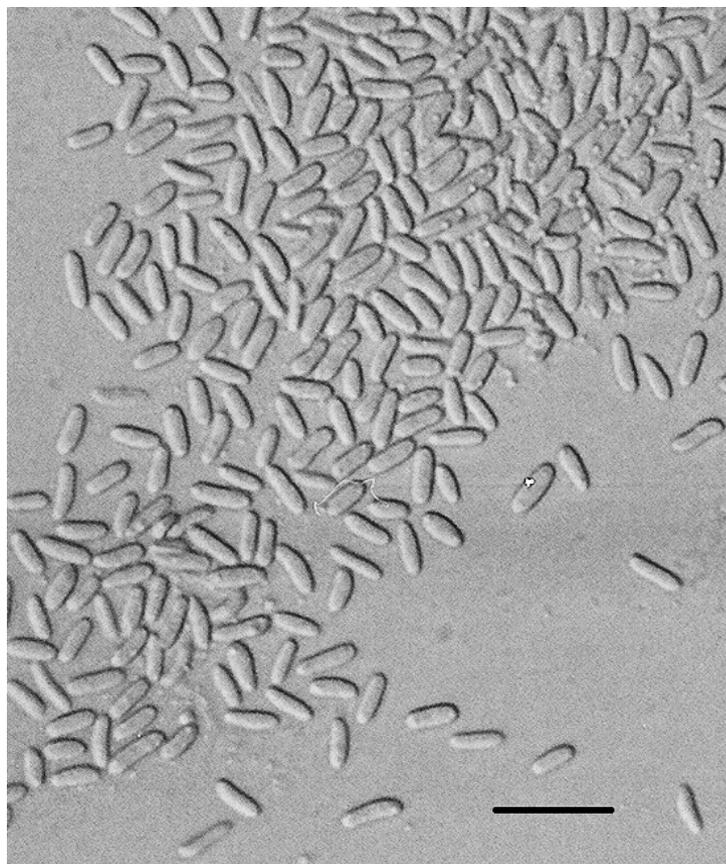


Рис. 2. Конидии *Nectria cinnabarina* на *Sorbus sibirica*, шкала 15 мкм.

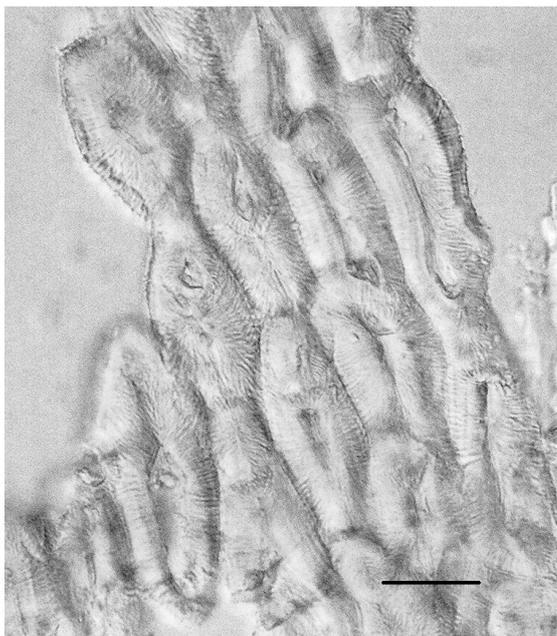


Рис. 3. Клетки перидия *Gymnosporangium clavariiforme* на *Sorbus sibirica*, шкала 25 мкм.

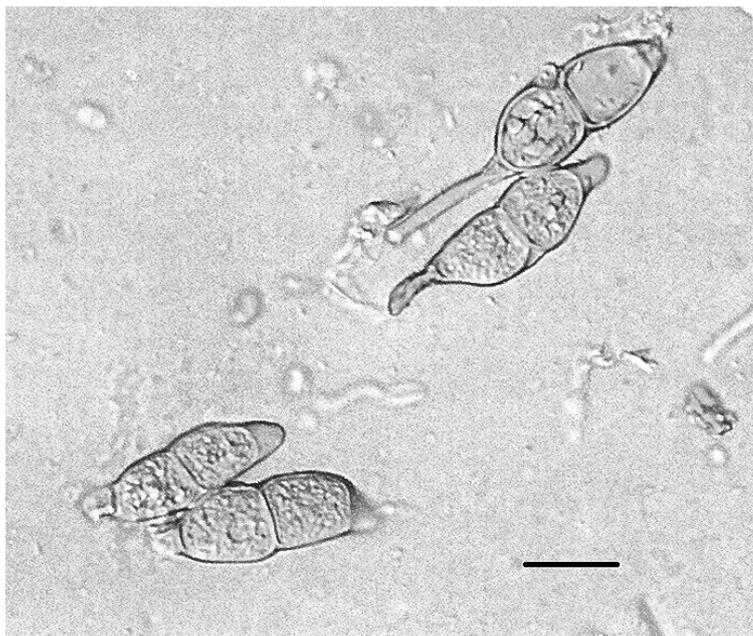


Рис. 4. Телиоспоры *Puccinia rubefaciens* на *Galium krylovii*, шкала 20 мкм.

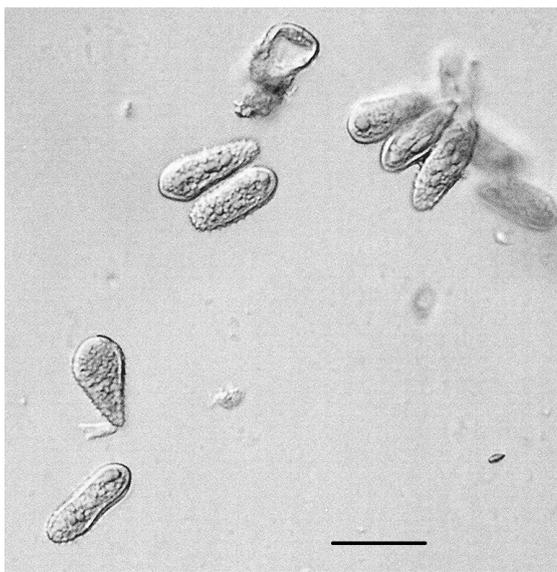


Рис. 5. Урединиоспоры *Melampsorium betulinum* на *Betula rotundifolia*, шкала 30 мкм.

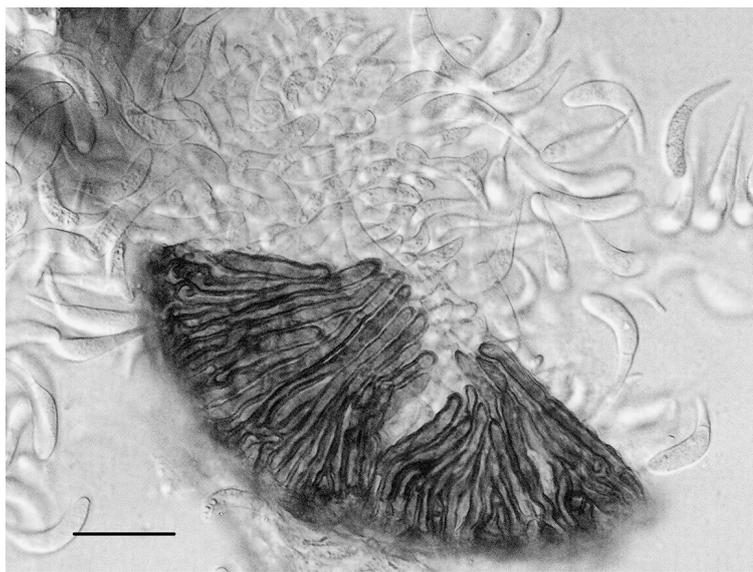


Рис. 6. Ложы и споры *Kabatia mirabilis* Bubák на *Lonicera altaica* Pall., шкала 25 мкм.

подклассам следующим образом: подкласс Dothideomycetidae – 23 таксона, подкласс Erysiphomycetidae – 28, подкласс Leotiomycetidae – 34, подкласс Pezizomycetidae – 24, подкласс Sordariomycetidae – 21 таксон. Класс Urediniomycetes представлен 67 видами, из которых 45 являются представителями семейства Pucciniaceae. Довольно слабо (11 таксонов) представлен класс Ustilaginomycetes, из подкласса Exobasidiomycetidae обнаружено три вида, из подкласса Ustilaginomycetidae – восемь. Класс Hyphomycetes на территории исследований насчитывает 26 видов, класс Coelomycetes – 38 видов. Один вид обнаружен в виде стерильного мицелия.

ЛИТЕРАТУРА

База данных Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>)

Валиева Б.Г., Данилова А.Н. Болезни интродуцентов, вызываемые ржавчинными грибами в ботанических садах Казахстана // Материалы 2-ой международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы в экологии». – Караганда, 2003. – Ч. 1. – С. 256–258.

Данилова А.Н., Валиева Б.Г. Мучнисторосяные грибы в Алтайском Ботаническом саду // Ботанические исследования в Казахстане. Материалы научной конференции, посвященной памяти М.С. Байтенова. – Алматы, 2003. – С. 260–263.

Котухов Ю.А., Данилова А.Н., Ануфриева О.А. Современное состояние популяций редких и исчезающих растений Восточного Казахстана. – Алматы: Tethys, 2006. – С. 13–21.

Нам Г.А. К микобиоте Западно-Алтайского природного государственного заповедника // Тр. Западно-Алтайского заповедника. – Алматы: Tethys, 2007. – Т. 1. –С. 24–35.

Нам Г.А., Рахимова Е.В., Ермекова Б.Д., Абиев С.А., Есенгулова Б.Ж., Кызметова Л.А. Грибы Казахстанского Алтая (конспект видов). – Алматы: «Интеллект», 2011. – 298 с.

Нам Г.А., Рахимова Е.В., Ермекова Б.Д., Есенгулова Б.Ж., Кызметова Л.А. Дополнение к микобиоте Западно-Алтайского Государственного природного заповедника // Материалы 7-ой Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – Барнаул, 2008. – С. 210–213.

Рахимова Е.В., Нам Г.А., Ермекова Б.Д. Краткий иллюстрированный определитель мучнисторосяных грибов Казахстана и приграничных территорий. – Новосибирск: Издательство ЦРНС, 2014. – 129 с.

Флора споровых растений Казахстана. – Алма-Ата: Наука. – Т. 1–10, 12,13. – 1956–1985.

Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi (eds. Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C., Stalpers J.A.). 9th ed. – CABI, 2001. – 655 p.

Plantarium, определитель растений on-line (www.plantarium.ru)

SUMMARY

On the territory of South-West Altai 8 taxa from the kingdom *Protozoa*, 1 taxon from the kingdom *Chromista*, and 411 taxa of the actual fungi from the kingdom *Fungi* were found. The most numerous is the class *Basidiomycetes* – 138 taxa, class *Ascomycetes* includes 130 taxa, class *Urediniomycetes* presents 67 species and class *Ustilaginomycetes* – 11. In the study area class *Hyphomycetes* includes 26 species, class *Coelomycetes* – 38 species. One species is detected as a sterile mycelium.

УДК 581.41

А.С. Селиверстова, Н.В. Степанов

A.S. Seliverstova, N.V. Stepanov

СРАВНЕНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ACHILLEA MILLEFOLIUM* L. SENSU LATO В ЕНИСЕЙСКО-ЧУНСКОМ ФРАГМЕНТЕ АРЕАЛА

COMPARISON OF CENOPOPULATIONS OF *ACHILLEA MILLEFOLIUM* L. SENSU LATO IN YENISEY-CHUNSKY PART OF ITS AREA

Проведен сравнительный морфологический анализ в популяциях *Achillea millefolium* с различными географическими и ценогическими признаками. Наиболее таксономически важные параметры для рода *Achillea* – длина и ширина средних листьев, ширина и длина долей средних листьев, ширина рахиса средних листьев, длина и ширина корзинок, а также количество язычковых цветков. Признак, по которому наблюдали наибольшее различие между популяциями – это длина корзинки. Ценопопуляции *Achillea millefolium* из окрест. Красноярска характеризуются сходством по таким признакам, как длина и ширина долей верхних листьев, длина конечных долек верхних листьев и длина конечных долек средних листьев. Для популяций Чунского р-на Иркутской обл. характерно сходство по ширине конечных долек верхних листьев, длине долей средних листьев и ширине долек средних листьев.

Тысячелистник обыкновенный занимает важное место в практической жизни человека, и изучение его экологии представляется актуальным. Как декоративное растение тысячелистник прекрасно смотрится на клумбах и делает их более живописными и яркими. *A. millefolium* является лекарственным растением. Листья очень богаты эфирными маслами, алкалоидами, ахилленом (Красноборов, Кашина, 1979). В состав эфирного масла входит хамазулен, гликозиды, смолы, дубильные вещества, аминокислоты, витамин К, каротин, аскорбиновая кислота. Тысячелистник предпочитает сухие лесные опушки, разреженные леса, склоны, кустарники, суходольные луга, железнодорожные насыпи, окраины полей (Флора Сибири, 1997). Часть этих мест являются антропогенно нарушенными и не пригодными для сбора лечебного растительного сырья (Налимова, 2003). Ограничения связаны с тем, что тысячелистник может накапливать вредные вещества, такие как тяжелые металлы (кобальт, свинец) и др. (Егорова и др., 2009).

Амплитуда изменения морфологических признаков довольно широка и до конца не изучена. Вариательны признаки листьев, соцветий. В связи с этим, цель исследования заключалась в проведении сравнительного морфологического анализа ценопопуляций *A. millefolium* в Енисейско-Чунском фрагменте ареала. Сбор материала и полевые исследования проводили на протяжении июля–сентября 2013 г. в фазу цветения и плодоношения *A. millefolium* на территории п. Октябрьский Чунского р-на Иркутской обл. (56°4' с. ш., 99°27' в. д.) в двух фитоценозах: суходольный луг (В) и опушка соснового леса (С) и в Красноярском кр. в окрест. г. Красноярска (55°59' с. ш., 92°46' в. д.) в трех фитоценозах: опушка березового леса (А); суходольный луг (D) и березовый лес (Е). Расстояние между географическими объектами около 417 км.

У каждого гербарного образца (всего 128 растений) определяли следующие морфологические параметры: высота растения (V1), верхний лист (длина листа (V2 – верхний, V9 – средний), ширина листа (V3 – верхний, V10 – средний), длина доли (V4 – верхний лист, V11 – средний лист), ширина доли (V5 – верхний лист, V12 – средний лист), длина конечной доли (V6 – верхний лист, V13 – средний лист), ширина конечной доли (V7 – верхний лист, V14 – средний лист), ширина рахиса (V8 – верхний лист, V15 – средний лист), длина корзинки (V6), ширина корзинки (V17), количество язычковых цветков (V18). Средние арифметические рассчитаны по всем параметрам гербарных образцов. Данные обработаны статистически при помощи MS Excel 2003 и Statistica 6.0.

Результаты морфологических исследований представлены в таблице 1.

Растения, принадлежащие к ценопопуляции березового леса г. Красноярска (табл. 1), отличаются самыми высокими значениями практически всех морфологических параметров, кроме ширины конечной дольки (V7) – суходольный луг Иркутской обл. (В) и суходольный луг г. Красноярска (D), а также признака V18 (количество язычковых цветков) – опушка березового леса г. Красноярска (А). Межпопуляционные различия у одноименных параметров сравнивали при помощи критерия Стьюдента (при $n = 50$, $\alpha = 0,01$, $t_{st} = 2,678$). Результаты представлены в таблице 2 и таблице 3.

Таблица 1

Средние арифметические значения морфологических признаков у *A. millefolium*

Параметры	Ценопопуляции				
	A	B	C	D	E
V1	669,6	530,7	450,6	663,7	<u>761,2</u>
V2	23,6	24	22,2	24	<u>27,4</u>
V3	4,6	4,2	3,9	4,2	<u>7,3</u>
V4	3,1	3	2,7	2,8	<u>3,6</u>
V5	1,2	1	0,9	1	<u>1,4</u>
V6	0,7	0,7	0,7	0,8	<u>0,9</u>
V7	0,2	<u>0,3</u>	0,2	<u>0,3</u>	0,2
V8	0,6	0,5	0,6	0,6	<u>0,7</u>
V9	60	49	42	51	<u>62</u>
V10	9,9	6,7	6,2	7,6	<u>13,9</u>
V11	5,7	4,2	4,0	4,5	<u>6,8</u>
V12	2,5	1,6	1,6	1,6	<u>2,9</u>
V13	0,9	0,9	0,9	0,9	<u>1,3</u>
V14	0,2	2,7	0,2	0,2	<u>0,3</u>
V15	0,7	0,5	0,5	0,6	<u>0,8</u>
V16	4,9	4,3	4,1	4,8	<u>5,3</u>
V17	2,6	2,2	2,1	2,6	<u>2,8</u>
V18	<u>5,2</u>	5,0	4,9	4,9	4,7

Примечание: выделены максимальные для изученных популяций величины средних.

Таблица 2

Значения коэффициентов Стьюдента при оценке достоверности различий средних значениям одноименных морфологических признаков в исследованных популяциях *A. millefolium* (V1–V9)

Варианты сравнения ценопопуляций	Параметр								
	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V7	V8	V9
A–B	<u>10,665</u>	<u>9,319</u>	<u>5,157</u>	<u>7,503</u>	2,286	<u>8,478</u>	<u>8,581</u>	<u>10,518</u>	<u>7,278</u>
A–C	<u>8,847</u>	0,781	1,621	1,505	2,500	0,807	0,192	1,811	<u>4,522</u>
A–D	0,286	0,048	0,246	0,250	0,359	0,386	0,947	0,221	0,538
A–E	1,073	2,436	2,541	1,057	0,364	0,396	0,039	0,207	0,592
B–C	<u>2,343</u>	1,157	0,719	1,375	1,195	1,311	1,568	0,833	1,963
B–D	<u>3,451</u>	0,038	0,028	0,844	0,230	2,001	0,675	1,790	0,391
B–E	<u>3,551</u>	1,780	<u>3,066</u>	1,376	2,172	1,255	0,962	2,485	3,039
C–D	<u>7,447</u>	1,087	0,582	0,436	0,946	<u>2,873</u>	2,375	0,917	2,385
C–E	<u>5,215</u>	<u>2,782</u>	<u>3,358</u>	2,207	<u>3,276</u>	1,810	0,526	1,820	<u>5,019</u>
D–E	1,568	1,779	<u>2,971</u>	1,890	2,371	0,443	1,673	1,098	2,676

Примечание: выделены $t_{st} > t_{st}'$.

Анализ коэффициентов Стьюдента показал, что по параметру V1 достоверно не отличаются между собой опушка березового леса (A), суходольный луг (D) и березовый лес г. Красноярска (E). Данный признак не имеет таксономического значения. Различия ценопопуляций по высоте могут быть связаны с климатом, с увлажнением почвы и освещением мест произрастания растений. По признаку V2 достоверно отличаются опушка березового леса г. Красноярска (E) – суходольный луг Иркутской обл. (B) и суходольный луг г. Красноярска (D) – березовый лес г. Красноярска (E).

По признаку V3 достоверно различаются суходольный луг Иркутской обл. (B), опушка соснового леса Иркутской обл. (C), суходольный луг г. Красноярска (D) – березовый лес г. Красноярска (E). Возможно, что причина этому – достаточно много влаги, освещения – довольно оптимальный климат для произрастания. Листовая пластинка широкая, растение не испытывает кислородного голодания, производит гораздо большее количество органических веществ. Данный признак имеет таксономическое, а также и биологическое значение.

Таблица 3

Значения коэффициентов Стьюдента при оценке достоверности различий средних значениям одноименных морфологических признаков в исследованных популяциях *A. millefolium* (V10–V18)

Варианты сравнения цено- популяций	Параметр								
	V10	V11	V12	V13	V14	V15	V16	V17	V18
A–B	<u>3,865</u>	<u>6,303</u>	<u>3,731</u>	8,414	8,207	8,209	28,356	17,595	25,519
A–C	<u>4,779</u>	<u>4,384</u>	<u>4,777</u>	0,365	0,264	<u>4,808</u>	<u>4,931</u>	<u>4,425</u>	2,006
A–D	0,614	0,720	1,109	0,090	0,134	0,454	0,152	0,047	0,481
A–E	2,180	1,336	0,654	1,197	0,187	0,433	1,992	0,943	<u>3,003</u>
B–C	0,872	0,578	0,033	0,575	1,417	0,693	0,826	0,532	0,806
B–D	1,130	0,989	0,006	0,700	0,882	<u>4,275</u>	<u>3,784</u>	<u>3,919</u>	0,952
B–E	<u>3,841</u>	<u>3,339</u>	<u>3,614</u>	2,164	0,747	<u>5,361</u>	<u>5,004</u>	<u>5,156</u>	1,944
C–D	1,887	1,534	0,033	0,048	0,688	<u>3,028</u>	<u>4,217</u>	<u>4,130</u>	0,000
C–E	<u>4,160</u>	<u>3,577</u>	<u>3,524</u>	2,372	1,830	<u>4,622</u>	<u>5,339</u>	<u>5,307</u>	1,300
D–E	<u>3,255</u>	<u>2,893</u>	<u>3,471</u>	2,446	1,438	2,594	2,295	1,529	1,533

По признаку V4 достоверно различаются опушка березового леса г. Красноярска (А) и суходольный луг Иркутской обл. (В). Данный признак имеет таксономическое значение, так как используется в определителях при идентификации вида. По V5 достоверно различаются опушка соснового леса Иркутской обл. (С) и березовый лес г. Красноярска (Е). Ценопопуляции различны, но в меньшей степени, чем по длине доли верхнего листа. Данный признак имеет таксономическое значение, так как используется в определителях при идентификации вида.

По признаку V6 достоверно различаются опушка березового леса г. Красноярска (А) – суходольный луг Иркутской обл. (В), опушка соснового леса Иркутской обл. (С) – суходольный луг г. Красноярска (D). Ценопопуляции различны в большей степени, чем по ширине доли верхнего листа, но в меньшей степени, чем по длине доли верхнего листа. Данный признак имеет таксономическое значение, так как используется в определителях при идентификации вида.

По признакам V7 и V8 достоверно различаются только опушка березового леса г. Красноярска(А) – суходольный луг Иркутской обл. (В). Данный признак имеет таксономическое значение, так как используется в определителях при идентификации вида.

По признаку V9 достоверно различаются опушка березового леса г. Красноярска (А) – суходольный луг Иркутской обл. (В), опушка соснового леса Иркутской обл. (С) и опушка соснового леса Иркутской обл. (С), суходольный луг г. Красноярска (D) – березовый лес г. Красноярска (Е).

По признакам V10, V11 достоверно различаются опушка березового леса г. Красноярска (А) – суходольный луг Иркутской обл. (В), опушка соснового леса Иркутской обл. (С) и суходольный луг Иркутской обл. (В), опушка соснового леса Иркутской обл. (С), суходольный луг г. Красноярска (D) – березовый лес г. Красноярска (Е). Признак V10 не имеет таксономического значения, так как по длине среднего листа нельзя определить его видовую принадлежность, имеет большое биологическое и экологическое значения, а признак V11 имеет таксономическое значение, так как используется в определителях при идентификации вида. Возможно, различия ценопопуляций по признаку V11 связаны с климатом, с увлажнением почвы и освещением мест произрастания данных ценопопуляций.

По признаку V12 достоверно различаются опушка березового леса г. Красноярска (А) – суходольный луг г. Красноярска (D), березовый лес г. Красноярска (Е) и суходольный луг Иркутской обл. (В), опушка соснового леса Иркутской обл. (С), суходольный луг г. Красноярска (D) – березовый лес г. Красноярска (А). Данный признак имеет таксономическое значение, так как используется в определителях при идентификации вида.

По признакам V13 и V14 достоверно различаются только опушка березового леса г. Красноярска (А) и суходольный луг Иркутской обл. (В).

По признакам V15, V16 и V17 достоверно не различаются опушка березового леса г. Красноярска (А) – суходольный луг г. Красноярска (D), березовый лес г. Красноярска (Е) и березовый лес г. Красноярска (А) – суходольный луг г. Красноярска (D). Имеет таксономическое значение.

По V18 различаются опушка березового леса г. Красноярска (А) – опушка соснового леса Иркутской обл. (С), суходольный луг Иркутской обл. (В). Данный признак не имеет таксономического значения.

В качестве значимых можно отметить признаки: длину и ширину средних листьев, ширину и длину долей средних листьев, ширину рахиса средних листьев, длину и ширину корзинок, а также количество язычковых цветков. По полученным данным, эти признаки являются таксономически важными (Краснобров, Кашина, 1979; Флора Сибири, 1997).

Менее значимыми оказались признаки: длина верхних листьев, длина и ширина доли верхних листьев, длина и ширина долек верхних листьев, ширина рахиса верхних листьев, длина и ширина долек средних листьев. По данным признакам собранные экземпляры оказались наиболее сходными. Указанные признаки не имеют важного таксономического значения, что подтверждается их редким использованием в определителях, и они реже используются для идентификации видов тысячелистника.

К ключевым признакам, выражающим наибольшее различие между ценопопуляциями, можно отнести высоту растения, ширину верхних листьев, длину и ширину средних листьев, ширину и длину долей средних листьев, ширину рахиса средних листьев, длину и ширину корзинок, а также количество язычковых цветков. С помощью кластерного анализа была получена дендрограмма сходства исследованных экземпляров в пределах пяти ценопопуляций (рис. 1).

На рисунке 1 заметно выделяются четыре кластера. В первый кластер объединяются 13 экземпляров, принадлежащих березовому лесу г. Красноярска (Е), и 1 экземпляр из опушки березового леса г. Красноярска (А). Очевидное включение экземпляров из березового леса в один кластер объясняется их высокими показателями по многим признакам (табл. 1).

Во второй кластер попали семь экземпляров из суходольного луга Иркутской обл. (В), семь экземпляров из березового леса города Красноярска (Е), 19 экземпляров из опушки соснового леса Иркутской обл. (С) и один экземпляр из опушки березового леса г. Красноярска (А). Основную массу этого кластера составляют экземпляры из опушки соснового леса (С). К ней прилегают поровну экземпляры из березового леса Красноярска (Е) и суходольного луга Иркутской обл. (В). Родство между ценопопуляциями суходольного луга (В) и опушки соснового леса Иркутской обл. (С) объясняется их положением в одном географическом районе исследования, а между суходольным лугом Иркутской обл. и березовым лесом г. Красноярска наблюдается довольно интересная связь, возможно, по некоторым параметрам признаков.

Третий – самый большой по размеру кластер, образуют представители всех ценопопуляций. Среди них пять экземпляров из березового леса г. Красноярска (Е), девять – из опушки березового леса г. Красноярска (А), 13 – из суходольного луга Иркутской обл. (В), шесть – из опушки соснового леса Иркутской обл. (С) и девять – из суходольного луга г. Красноярска (D). Большинство экземпляров кластера относится к су-

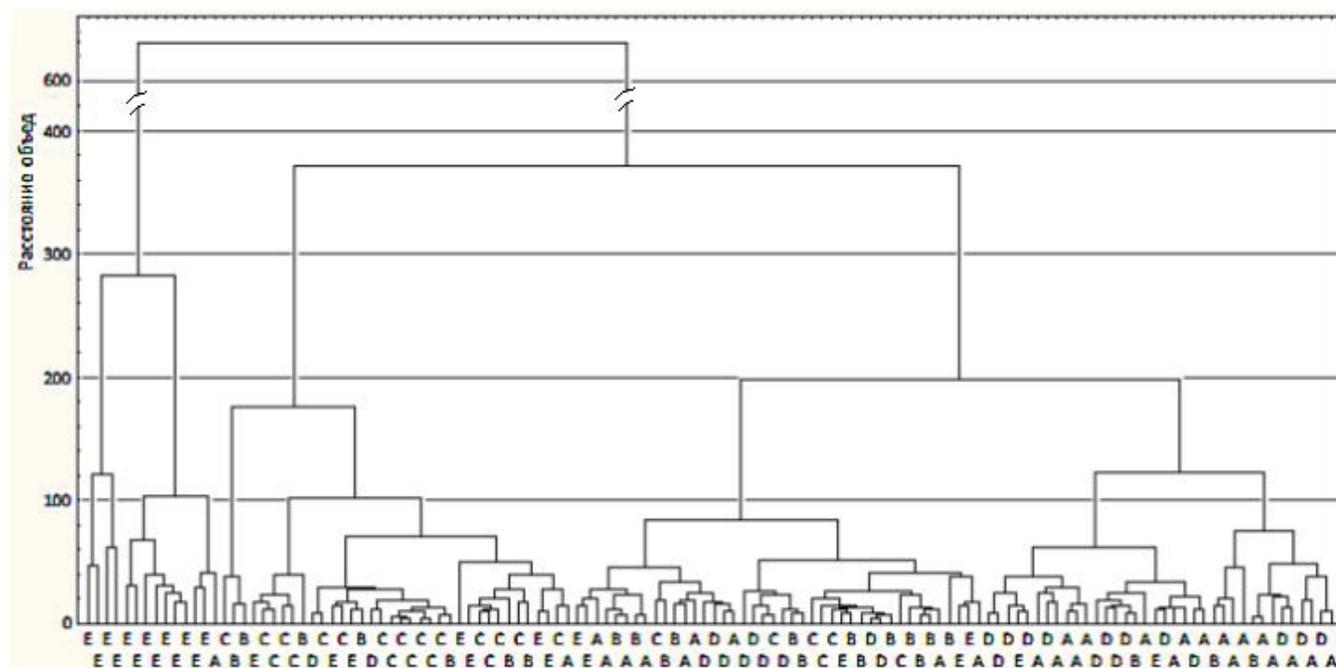


Рис. 1. Дендрограмма 128 экземпляров *Achillea millefolium* по признакам V1–V18 для ценопопуляций А, В, С, D и Е.

ходольному лугу Иркутской обл. (В), далее поровну следуют экземпляры из опушки березового леса (А) и суходольного луга г. Красноярска (D). Родство между ценопопуляциями суходольных лугов Иркутской обл. (В) и г. Красноярска (D) наблюдается по экотопу. Причина родства между суходольным лугом Иркутской обл. (В) и опушкой березового леса г. Красноярска (А) неизвестна.

Четвертый кластер образовали экземпляры из березового леса г. Красноярска (А) – 17, суходольного луга Иркутской обл. (В) – три, суходольного луга г. Красноярска (D) – 14 и березового леса г. Красноярска (Е) – два экземпляра. Большую часть кластера составляют ценопопуляции опушки березового леса (А) и суходольного луга г. Красноярска (D). Их сродство объясняется одним географическим районом.

Наиболее тесно связаны растения на опушке березового леса (А) и суходольном лугу г. Красноярска (D), так как входят в один кластер (4) и принадлежат одному району. Наибольшее различие наблюдается между популяциями г. Красноярска и Чунского р-на по длине корзинки. В географическом аспекте наблюдается заметная дифференциация популяций. Тысячелистник Красноярска образует весьма компактные кластеры, отделяющиеся от растений из окрест. Иркутской обл. В отношении ценопопуляционных характеристик популяции также наблюдается специфичность *A. millefolium*. Наибольшее своеобразие наблюдается у ценопопуляций березового леса в окрест. г. Красноярска. Также большое сродство имеют ценопопуляции опушки березового леса и суходольного луга г. Красноярска. Ценопопуляции Чунского р-на в значительной мере сходны с другими исследованными ценопопуляциями.

ЛИТЕРАТУРА

Егорова И.Н., Григорьева Т.И., Присянникова О.И., Громов К.Г., Мухамадияров Р.А. Содержание тяжелых металлов в тысячелистнике обыкновенном, произрастающем на территории Кемеровской области // *Фундаментальные исследования*, 2009. – № 7. – С.80–82.

Красноборов И.М., Кашина Л.И. Определитель растений юга Красноярского края. – Новосибирск: Наука, 1979. – 670 с.

Налимова Н.В. Флористическое разнообразие и проблемы сохранения популяций редких видов растений государственного природного заповедника «Присурский»: диссертация // Н.В. Налимова – Йошкар-Ола, 2003. – 337 с.

Флора Сибири. Т. 13: Asteraceae (Compositae) / Сост. И.М. Красноборов, М.Н. Ломоносова, Н.Н. Тупицына и др.: В 14 Т. – Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН, 1997. – 472 с.

SUMMARY

Cenopopulations of genus *Achillea* were studied on the basis of comparing morphological analysis of geographic and coenotic characters. The length and width of the middle leaves, width and length of the average segment of the leaves, rachis width of medium leaf, length and width of the baskets, as well as the number of ray flowers are the most important and taxonomically significant parameters. The length of the basket is the most important characteristic for the identifying the differences between the studied cenopopulations. Cenopopulations of *Achillea millefolium* from near of Krasnoyarsk showed similarities on such characters as the length and width of the segments of the upper leaves, the length of the end slices of the upper leaves and the length of the final medium leaf lobes. Cenopopulations of Chunsky area were similar by the width of the end slices of the upper leaves, the length of the segment of the average width of the leaves and middle lobes of the leaves.

УДК 632.51

Т.А. Терехина

T.A. Terekhina

КАРАНТИННЫЕ СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ ЮЖНОЙ СИБИРИ

QUARANTINE WEEDS OF SOUTHERN SIBERIA

В статье рассмотрены и охарактеризованы карантинные сорные растения, ограниченно распространенные на территории Сибири. Указаны места произрастания *Ambrosia trifida*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Solanum triflorum*, *Cyclachaena xanthiifolia* и их вредоносность.

Карантинные растения – это особенно вредоносные и опасные виды сорняков, ограниченно распространенные на определенной территории. Чаще всего они попадают с продовольственным зерном, различными грузами сельскохозяйственного назначения, кормами для животных. В новых для себя условиях эти виды в отсутствие вредителей и болезней начинают активно расселяться.

В конце 2014 г. вышел приказ № 501 Министерства сельского хозяйства России, в котором был утвержден перечень карантинных растений как не зарегистрированных на территории Российской Федерации, так и ограниченно распространенных. За растениями, внесенными в данные списки, ведется постоянный контроль карантинными инспекциями регионов, однако ареалы их постоянно расширяются в связи с увеличением нарушенных открытых мест обитаний.

В прежнем списке растений, ограниченно распространенных на территории России, фигурировали амброзия полыннолистная, амброзия трехраздельная, амброзия многолетняя, горчак ползучий, паслен колочий, паслен трехцветковый, паслен каролинский, род повилика. В современном списке из выше перечисленных видов отсутствует паслен трехцветковый.

На территории Сибири ограниченно встречаются амброзия полыннолистная, горчак ползучий, паслен трехцветковый, представители рода повилика. Однако, хотя и перечень видов меняется, адвентивные виды продолжают расселяться и меняют структуру растительности.

Ambrosia trifida L. – амброзия трехраздельная из сем. Asteraceae Dumort (Сложноцветные). Крупное мощное однолетнее растение до 150 см высотой. Занесена из Северной Америки (Мексика) (Никитин, 1983; Виноградова, 2010). Распространилась по территории Японии, Китая, в странах Западной Европы, Грузии (Гостева, 1983). Впервые на территории СССР собрана в г. Сухуми в 1924 г. К 1974 г. была найдена на территории Башкирии, Северной Осетии, Чечено-Ингушетии, Краснодарском, Приморском и Хабаровском кр., в Амурской, Волгоградской, Воронежской, Иркутской, Куйбышевской, Оренбургской, Пензенской, Пермской и Саратовской обл. В европейской части России амброзия трехраздельная несколько позже найдена в Ростовской обл., в Санкт-Петербурге, в Ленинградской, Самарской обл., Удмуртии, Башкирии. В странах Восточной Европы встречается в Латвии, Молдавии и Белоруссии.

Отмечена среди новых для Центрального Кавказа заносных видов (Карантинное..., 2002). С середины 80-х гг. этот сорняк стал наблюдаться на окраинах Владикавказа: на пустырях, садовых участках, обочинах дорог, изредка в жилых кварталах, наблюдается проникновение в горную часть региона (Москаленко, 2001).

Л.М. Абрамова (1997) считает, что в будущем возможно интенсивное расселение амброзии в экосистемах степной зоны и южной лесостепи, которое приведет к значительным изменениям синантропной растительности. Необходим мониторинг за очагами заноса. Амброзия трехраздельная имеет явную тенденцию распространяться на север до 60° с. ш. 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. Выделяя горькие вещества и эфирные масла, амброзия аллелопатически подавляет другие растения (Марьюшкина, 1982).

В.В. Никитин (1983) указывал ее наличие на территории Иркутской обл. к 1974 г. На территории Алтайского кр. амброзия трехраздельная была обнаружена в 1980 г. в Первомайском р-не у с. Жилино. Появившийся очаг был уничтожен карантинной инспекцией. Этот вид потенциально является очень опасным в

условиях степи и лесостепи. Растения цвели, плодоносили и давали зрелые семена на территории ботанического сада Алтайского госуниверситета (Терехина и др., 1999; Терехина, Мишина, Копытина, 2002).

Количество листьев постепенно увеличивалось в течении всего вегетационного периода от недели к неделе в среднем на два листа, и к концу сезона на центральном побеге было до 22 листьев. В начале роста 22 июня при наличии 2–4 листьев высота растений в среднем была $1,6 \pm 0,1$ см. 17 июля на центральном побеге было 10–12 листьев, а высота составляла в среднем $14,0 \pm 4,1$ см. К моменту бутонизации растения достигли в среднем 63,4 см и имели в среднем 16,0 листьев. К концу вегетации имели максимум 128,5 см высоты.

Таким образом, благодаря своей высокой биологической пластичности и отсутствию естественных врагов, амброзия широко внедрилась в естественные и искусственные растительные группировки и продолжает расселяться далее.

Ambrosia artemisiifolia L. – амброзия полыннолистная из сем. Asteraceae. Однолетнее растение высотой 20–150 см с рассеянным опушением. Корень стержневой, с мощным разветвлением, проникает в глубину до 4 м (Москаленко, 2001). *Ambrosia artemisiifolia* естественно произрастает во всех провинциях Канады, в восточных и юго-восточных штатах США. Популяции центральных и западных регионов США рассматриваются как вторичные (Виноградова, 2010).

Амброзия полыннолистная развивается из высеянных семян, цветет, но образовать зрелые семена часто не успевает из-за довольно длительного вегетационного периода – более 100 дней. В Европу вид был завезен в 1873 г. с семенами клевера красного. Ареал распространения его очень велик: большая часть стран Европы, Северная и Южная Америки, Северная Африка, Азия. В России амброзия полыннолистная впервые была обнаружена в 1918 г. на территории Ставропольской сельскохозяйственной опытной станции. В эти же годы карантинное растение было обнаружено и в Краснодарском кр. В Ростовской обл. первые очаги сорняка появились в начале пятидесятых, в Приморском кр. – в начале 60-х гг. прошлого столетия. В настоящее время территории Северо-Кавказского региона и Приморского края являются зоной широкого распространения амброзии полыннолистной.

Уже в 20–30 гг. появились очаги сорняка на Украине, Северном Кавказе, Закавказье и Казахстане (Дзыбов, 1989). В 1940 г. амброзия начинает угрожать одной из важнейших сельскохозяйственных зон – Кубани, где была обнаружена в 18-ти районах. 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). Только в Краснодарском кр. площади засорения увеличились с 369 тыс. га в 1963 г., 962 125 га в 1974 г. (Никитин, 1983), до нескольких миллионов гектаров в 1986 г. В 60-е гг. началось нашествие амброзии на юге Дальнего Востока, в 80-е гг. сорняк появился в Средней Азии (Дзыбов, 1989). В настоящее время площади засорения амброзией продолжают неуклонно увеличиваться.

Первые находки сорняка в юго-западной части Башкортостана относятся к 1934 г. (Абрамова, 1997). Массовый занос этих растений произошел в 1975 г. как следствие большого перевоза кормов для животных из-за засухи. А.В. Дмитриев и др. (1994) приводят обобщенные данные о распространении амброзии полыннолистной на территории Чувашии, где обнаружены цветущие растения и ни одного экземпляра со зрелыми плодами. В 60-х – начале 70-х гг. этими авторами амброзия полыннолистная была обнаружена в Ульяновской обл.: в г. Барыше и Инзе. В 1982 г. единичные экземпляры вида найдены в Мордовии на железнодорожных станциях. Большое количество вегетирующих экземпляров вида найдено в Татарстане, в Республике Марий-Эл. В последнее время амброзия полыннолистная проникла во многие районы Волжско-Камского региона и вошла в состав адвентивной флоры. В центре и на юге Волжско-Камского региона, в лесостепной и степной зонах он начинает проникать в агрофитоценозы. Распространение амброзии полыннолистной в Волжско-Камском регионе происходит исключительно при транспортировке в основном сельскохозяйственных грузов.

А.В. Дмитриев и др. (1994) приводят данные о нахождении амброзии полыннолистной как нового вида для флоры Ярославской обл. Она была обнаружена в окрест. г. Рыбинска. Ближайшим местонахождением адвентивного вида считают Ивановскую обл.

Амброзия полыннолистная приводится среди новых для флоры Карелии видов сосудистых растений. Она зарегистрирована в окрест. г. Сыктывкара. В г. Кургане этот сорный вид встречается на сорных местах, газонах, у стен домов.

Таким образом, амброзия полыннолистная произрастает в 37 областях и краях Российской Федерации. Северная граница возможной натурализации амброзии полыннолистной проведена с учетом продолжительности светового дня в период вегетации, и проходит по широте 55° с. ш., а в Центральной и Восточной Сибири опускается южнее – до 50° с. ш. В областях, расположенных выше этой границы, развитие сорняка заканчивается фазой цветения – начала плодоношения, семена при этом не вызревают. В России амброзия полыннолистная засоряет площадь около 6 млн. га (Карантинные..., 2002). Однако свой потенциальный ареал она пока не заняла, поэтому возможно дальнейшее расселение вида вглубь страны.

Вид распространен как сорное в посевах, по обочинам дорог, вдоль канав, вблизи животноводческих ферм, на пустырях, реже на лугах. Амброзия полыннолистная указывается для Советского Дальнего Востока, куда занесена, вероятно, из европейской части России, куда она проникла вместе с семенами клевера и других технических культур. Не исключена возможность заноса этого вида в РФ с фуражным зерном непосредственно из Америки (Москаленко, 2001). Пыльца этого растения вызывает аллергические заболевания у людей (Сосудистые растения..., 1989).

Родина амброзии полыннолистной – Северная Америка. Распространена в Европе: Австрия, Бельгия, Великобритания, Венгрия, Германия, Италия, Польша, Португалия, Словакия, Франция, Чехия, Швейцария, Швеция, Югославия, Азербайджан, Молдова, Украина; в Азии: Корея, Япония, Китай, Казахстан; Северной и Центральной Америке: Гваделупа, Канада, Куба, Мартиника, Мексика, США; Южной Америке: Аргентина, Боливия, Парагвай, Перу, Уругвай, Чили; а также в Австралии.

Еще в 1983 г. В.В. Никитин указывал это вид для районов Восточной Сибири (Никитин, 1983). В России этот вид найден в Башкирии в Зианчурском р-не (Алексеев и др., 1989). В г. Кургане этот вид встречается на сорных местах, на газонах, у стен домов (Флора Сибири, 1997). Кроме того, указывается для бассейна р. Волги и некоторых районов Восточной Сибири (Никитин, 1983).

На территории Алтайского кр. амброзия полыннолистная карантинной инспекцией была обнаружена у с. Нижняя Каменка Алтайского р-на (1995), на территории г. Бийска, Барнаула (2001) и у с. Большое Угренево Бийского р-на (2000). В с. Большое Угренево амброзия полыннолистная обильно произрастает на территории животноводческой фермы и продвигается вглубь соснового бора на 50 м (Мишина, Терехина, 2002). 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 %. Предполагается, что семена этого растения попали на ферму около 20 лет назад с соевым шротом с Дальнего Востока. Вероятно, недостаточное степень измельчения и пропаривание шрота перед скармливанием крупному рогатому скоту позволила семенам амброзии сохранить всхожесть. Мелкие очаги амброзии на территории в Калманского р-на Алтайского кр. уничтожены карантинной инспекцией. Вид редок в Кемеровской обл., очень редко встречается в Томской обл. на пустырях, обочинах дорог, железнодорожных насыпях (Эбель, 2012). Найден в окрест. г. Новосибирска в пос. Кирова (Ломоносова, Сухоруков, 2000).

В Иркутской обл. впервые обнаружена 1992 г. в Иркутском р-не, ст. Смоленщина, возле фермы, затем в 1999 г. в Шелеховском р-не, п. Большой луг, в огороде, у забора (Зарубин и др., 1999; Зарубин и др., 2001); затем в Иркутске в 2001 г. между остановкой транспорта «Цимлянская» и берегом р. Ангара на газоне около гаражного кооператива. Сравнительно недавно обнаружена в г. Шелехове Иркутской обл. (Конспект..., 2008).

Амброзия полыннолистная – однолетний яровой сорняк, очень живучий, отличающийся большой пластичностью. Размножается семенами, которые образуются в больших количествах. Хорошо развитые растения могут давать по 30–40 тысяч семян, а отдельные экземпляры – до 80–100 тысяч. Семена сохраняют всхожесть в почве до пяти лет и более. Будучи глубоко заделанными и менее подвергаясь действию переменных температур и других климатических факторов, они сохраняются значительно лучше, чем семена, находящиеся на поверхности почвы. Семена дают всходы с глубины до 8 см, причем наибольший процент всходов получается с глубины 1–4 см. Более интенсивно семена прорастают на обрабатываемых землях.

Надземные органы растения вначале развиваются очень медленно, но зато корневая система – усиленно; после образования довольно мощных корней начинается быстрый рост надземных органов. Продолжительность вегетационного периода сильно колеблется в зависимости от времени появления всходов. Амброзия полыннолистная – свето- и теплолюбивое растение. Её семена прорастают только в хорошо прогретой почве обычно через 2–3 недели и больше после начала полевых работ. Массовое появление всходов обычно происходит, когда среднесуточная температура воздуха достигает 8–10 °С (апрель – начало мая). Надземные органы растения вначале развиваются очень медленно, но зато корневая система – усиленно;

после образования довольно мощных корней начинается быстрый рост надземных органов. Продолжительность вегетационного периода сильно колеблется в зависимости от времени появления всходов.

Растения амброзии полыннолистной отрастают даже после нескольких скашиваний и могут давать при этом от 5 до 15 побегов, в зависимости от высоты скашивания. Хорошо переносят затопление водой.

Её цветение продолжается с конца июля до осенних заморозков, при затяжных дождях – до октября. Свежие семена без пребывания при пониженных температурах не прорастают (Hain, Langer, 1998).

Растения амброзии полыннолистной переносят даже небольшое затопление. Более интенсивно ее семена прорастают на обрабатываемых землях. Этот карантинный сорняк сильно иссушает почву, вызывая недобор урожая с.-х. культур. Пыльца его вызывает аллергические заболевания у людей (Москаленко, 2001).

Вид распространен как сорное в посевах, по обочинам дорог, вдоль канав, вблизи животноводческих ферм, на пустырях, реже – на лугах. Были изучены возможности акклиматизации амброзии полыннолистной в 1997–1998 гг. на территории ботанического сада Алтайского госуниверситета в г. Барнауле.

Анализируя структуру побегов амброзии полыннолистной, видно, что высота растений достигала в конце периода вегетации 180 см. Растения имели до 39 побегов первого порядка. Сырая биомасса одного растения колебалась в пределах 3300,0–1916,7 г. Основную часть вегетационного периода (примерно 2/3) растения находились в фазе вегетации, лишь к середине августа 50 % особей сформировали бутоны. Такое позднее наступление генеративной стадии развития привело к тому, что амброзия полыннолистная в эти годы не образовала плодов. Однако в случае благоприятных погодных условий и особенно на песчаных почвах амброзия полыннолистная дает семена, и популяция в окрест. с. Большое Угренево Бийского р-на Алтайского кр. сохраняется в течение длительного времени.

Амброзия полыннолистная относится к числу биологически агрессивных (инвазионных) видов, чье присутствие ведёт к существенному изменению полуестественных и естественных экосистем, в том числе к вытеснению аборигенных видов.

Solanum triflorum Nutt. – паслен трехцветковый из сем. Solanaceae совершенно напрасно в 2014 г. исключен из списка карантинных объектов. Это однолетнее растение, размножающееся семенами (Москаленко, 2001). Ареал его охватывает северные и западные штаты США. Паслен трехцветковый завезен из США и распространен в Чехословакии, Венгрии, Румынии, Германии. В России он впервые был обнаружен в 1943 г. Н.А. Плотниковым (1966) в окрест. г. Омска на полях Сибирского НИИСХ и затем в плодовом саду Омского сельскохозяйственного института (Ионин, Доронин, 1982, 1983; Никитин, 1983). В гербарии Алтайского госуниверситета имеется экземпляр, собранный нами в лесополосе у с. Ключи в 1977 г. (Силантьева, Усик, 1999). По данным карантинной инспекции, вид впервые зарегистрирован в 1987 г. на территории Алтайского кр. в Ключевском р-не на площади 4 га. В дальнейшем наблюдалось увеличение занимаемой площади до 1755 га в 2002 г. Очаги с очень высокой плотностью засорения пасленом трехцветковым регистрируются на полях в Немецком национальном и Славгородском р-нах на общей площади 154 га. По нашим данным 2012 г., часть посевных площадей в Немецком р-не была занята посадками облепихи крушиновидной в окрест. с. Кусак, в которых паслен продолжает произрастать в значительном обилии.

В результате изучения развития паслена трехцветкового в условиях сухой степи на территории Немецкого национального р-на в Алтайском кр. в агрофитоценозах *Daucus carota* и *Beta vulgaris* было установлено, что *Solanum triflorum* начинает свое развитие с июня, достигая максимальных размеров и биомассы к концу вегетационного периода. В посевах свеклы изучаемый карантинный сорняк достигает высоты 70 см и биомассы 905,32 г/м².

В начальный период развития паслен трехцветковый имеет один стебель и достигает высоты 2,54 см. К концу вегетационного периода это сильно ветвящееся растение, имеющее в среднем до 16 побегов I порядка, приобретающее кустовидную стелющуюся форму с большим количеством плодов (около 250 на одном растении) и ягод. Каждое растение паслена привносит в почву до 2,5–3 тысяч семян в год.

Проведенные опыты показали семикратное снижение продуктивности корнеплодов моркови при влиянии на нее сорных растений и паслена трехцветкового (Банщиков и др., 2002; Мишина, Терехина, 2002).

В агрофитоценозе свеклы мы наблюдали десятикратное снижение продуктивности культуры за счет влияния на нее сорняков и паслена. Изучаемый карантинный сорняк является слабым конкурентом в условиях агрофитоценозов на поливных землях, однако при снижении плотности популяций других видов занимает нижний и средний ярус. В условиях ботанического сада Алтайского госуниверситета (г. Барнаул) паслен проходил полный цикл развития и образовывал зрелые семена (Терехина и др., 1999). Амброзия

трехраздельная образовывала семена, которые прекрасно прорастали после хранения в холодильнике или промерзшей почве. Ежегодно возобновлялась самосевом и давала большую биомассу и огромное количество семян. Этот вид является очень опасным в условиях степи и лесостепи Алтайского края.

По данным А.В. Верховиной, из Иркутской обл. имеются два сбора паслена трехцветкового, оба из Иркутского р-на, «садоводство «Академсад», улица 4, участок 4, 21 IX 2004, собр. А.С. Плешанов, опр. С.Г. Казановский, Л.В. Бардунов (ИРК)». Для Бурятии А.В. Верховина указывает сборы Суткина в г. Кяхте в 2010 г.

Произрастает в зерновых культурах, картофеле, кормовых травах, встречается иногда густыми куртинами (Терехина и др., 1999).

Паслён трёхцветковый обладает высокой семенной продуктивностью. Хорошо развитые растения сорняка могут образовывать до 10–14 тыс. семян. В почве семена сохраняют жизнеспособность до трёх и более лет (Доронин, 1982; 1991). Растение ядовито.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. (*Iva xanthiifolia* Nuttall) – циклахена дурнишниковидная из сем. Asteraceae Dumort. (Сложноцветные). В России в 30-е гг. прошлого столетия входила в список карантинных объектов. Это однолетнее растение высотой от 30 до 200 см (Никитин, 1983). Вид является аборигенным во флоре североамериканских прерий (Strother, 2006). Считается адвентивным видом к востоку от Миссисипи и в западных штатах США. Отмечен в Калифорнии как засоритель посевов. Завезена в Европу из Северной Америки, на территории России впервые отмечена в 20–30 гг. XX столетия. Произрастает на территории бывшего СССР в южных районах европейской части и на Северном Кавказе, в Западной Европе, Малой Азии, Японии, Китае, Австралии (Никитин, 1983). Циклахена была завезена в Киев еще в середине XIX в. и вначале культивировалась как декоративное растение в ботаническом саду.

На территории Алтайского кр. впервые была зарегистрирована в 1993 г. в Михайловском р-не (Терехина, 1995) как рудеральное растение. Вероятнее всего, она попала со стороны Казахстана с различными грузами. В течение десяти лет циклахена быстро распространилась по территории края. В настоящее время произрастает по нарушенным местообитаниям Кулундинской низменности, Приобского плато и Предалтайской равнины (Силантьева, 2013). А.Л. Эбель (2012) отмечает этот вид как редко встречаемый в Новосибирской и Томской обл.

Семена циклахены всходят с глубины не более 6–8 см, всхожесть семян в почве сохраняется до 6–8 лет. Свежесозревшие семена практически не прорастают. Растет на обочинах дорог, вокруг жилья, ферм, в местах мусорных свалок. Предпочитает богатые как рыхлые, так плотные, необрабатываемые почвы, однако встречается в посевах пропашных культур, как правило, на огрехах. Циклахена захватывает свободные места в сильно нарушенных сообществах. Формирует значительную биомассу, которая практически не используется, так как животные ее не поедают. Интенсивно и обильно развивается в населенных пунктах, в период цветения вызывая аллергию. Вытесняя аборигенные виды, вызывает мощные нарушения в сукцессионном процессе. В посевах культурных растений снижает продуктивность на 30–40 % и более.

Таким образом, амброзия трехраздельная, амброзия полыннолистная, циклахена дурнишниковидная, паслен трехраздельный являются растениями, активно распространяющимися по нарушенным местообитаниям в Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Л.М.** *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* (Asteraceae) на юго-западе Республики Башкортостан // Бот. журн., 1997. – Т. 8, № 1. – С. 66–72.
- Банищikov Б.П., Лапшин В.И., Мишина И.А., Терехина Т.А.** Вредоносность паслена трехцветкового в условиях Западной Сибири // Защита и карантин растений, 2002. – № 9.
- Виноградова Ю.К.** Черная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах. – М.: ГЕОС, 2010. – 506 с.
- Гостева М.И.** Проникновение в СССР новых видов сорных растений из стран Северной Америки: Сб. науч. тр. / Карантинные сорные растения и борьба с ними. – М., 1983. – С. 83–89.
- Гродзинский А.М., Марьюшкина В.Я., Хазиахметов Р.М., Онищенко Л.И.** Опыт статистического анализа ценологических отношений *Ambrosia artemisiifolia* с другими сорными компонентами в некоторых сообществах степной зоны Украинской ССР: Межвуз. науч. сб. / Фитоценология антропогенной растительности. – Уфа, 1985. – С. 40–48.
- Дзыбов Д.С.** Фитоценологический метод борьбы с амброзией полыннолистной *A. artemisiifolia* L. / Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. – Л.: Наука, 1989. – С. 227–229.

Дмитриев А.В., Абрамов Н.В., Папченков В.Г. и др. О распространении *A. artemisiifolia* в Волжско-Камском регионе // Бот. журн., 1994. – Т. 79, № 1. – С. 79–83.

Доронин В.Г. Против паслена трехцветкового // Защита растений, 1982. – № 11. – С. 41.

Доронин В.Г. Сохранение жизнеспособности семян паслена трехцветкового в почве // Защита растений от сорняков, вредителей и болезней. – Вып. 5. – Новосибирск, 1991. – С. 15–19.

Есипенко Л.П. О биологии и распространении *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) в условиях Приморского края // Бот. журн. – 1991. – Т. 76, № 2. – С. 272–279.

Зарубин А.М. Новые данные по адвентивным растениям в Байкальской Сибири / А.М. Зарубин, В.В. Чепинога, А.В. Верхозина, В.А. Барицкая, А.Ю. Прудникова // Материалы к флоре Байкальской Сибири: сб. статей. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2007. – Вып. 1. – С. 130–140.

Зарубин А.М. Новые и редкие адвентивные растения в Иркутской области / А.М. Зарубин, В.В. Чепинога, П.В. Шумкин, В.А. Барицкая, О.П. Виньковская // Turczaninowia, 2001. – Т. 4, вып. 3. – С. 27–34.

Ионин П.Ф., Доронин В.Г. Биологические особенности паслена трехцветкового и меры борьбы с ним // Карантинные сорные растения и борьба с ними: Сб. науч. тр. – М., 1983. – С. 74–82.

Ионин П.Ф., Доронин В.Г. Вредоносность паслена трехцветкового и химические меры борьбы с ним // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки, 1982. – № 2 (68). – С. 37–40.

Карантинное фитосанитарное состояние Российской Федерации на 01.01.2002 г. – М., 2002. – 96 с.

Конспект флоры Иркутской области: Сосудистые растения. – Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2008. – 327 с.

Ломоносова М.Н., Сухоруков А.П. Флористические находки в Южной Сибири // Turczaninowia, 2000. – Т. 3, вып. 4. – С. 64–66.

Марьюшкина В.Я. Аллелопатический потенциал амброзии полыннолистной // Докл. АН УССР. Сер. Биол. – 1982. – № 3. – С. 69–71.

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.

Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. – М.: Наука, 1983. – 455 с.

Плотников Н.А. Новый американский сорняк паслен трехцветковый (*Solanum triflorum* Nutt.) в окрестностях г. Омска // Материалы к III научному совещанию географов Сибири и Дальнего Востока. – Омск, 1966. – Т. I. – С. 54–58.

Силантьева М.М. Конспект флоры Алтайского края. – Барнаул: Изд-во АГУ, 2013. – 520 с.

Силантьева М.М., Усик Н.А. Дополнение к флоре Алтайского края // Turczaninowia, 1999. – Т. 2, вып. 1. – С. 126–127.

Терехина Т.А. Адвентивные растения во флоре Алтайского края // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: сб. науч. тр. – Барнаул: изд-во Алт. ун-та, 1995. – Вып. 1. – С. 229.

Терехина Т.А., Копытина Т.М., Мишина И.А., Мирошников В.Г. Изучение биологических особенностей и возможностей акклиматизации некоторых видов карантинных сорных растений в условиях Алтайского края // Изв. АГУ. – Барнаул, 1999. – № 5. – С. 34–38.

Терехина Т.А., Мишина И.А., Копытина Т.М. Возможности акклиматизации некоторых видов карантинных сорных растений в условиях юга Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: тезисы докл. I Междунар. научно-практ. конф. – Барнаул: изд-во Алт. ун-та, 2002. – С. 95–96.

Эбель А.Л. Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции. – Кемерово: КРОО «Ирбис», 2012. – 567 с.

Hain E., Langer C. Распространение, особенности прорастания и борьба с *Ambrosia artemisiifolia* в Австрии // Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirtsch. – Berlin – Dahlem., 1998. – No 357. – P. 235–236.

SUMMARY

The article discusses and describes quarantine weeds limitedly spread on the territory of Siberia. Locations of *Ambrosia trifida*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Solanum triflorum*, *Cyclachaena xanthiifolia* and their harmfulness are shown.

УДК 581.9+582.47+582.6(4/5)

В.М. Урусов, Л.И. Варченко

V.M. Urusov, L.I. Varchenko

ЗОНЫ КОНТАКТА ГЛОБАЛЬНОГО И РЕГИОНАЛЬНОГО УРОВНЯ: ВИДООБРАЗОВАНИЕ, ЭНДЕМИЗМ

THE CONTACT AREA OF THE GLOBAL AND REGIONAL LEVEL: SPECIATION, ENDEMISM

В статье рассмотрены пути формирования высокогорных и береговых эндемиков в связи с эволюцией экотопов в пределах динамики и тектоники мегаморфоструктур центрального типа и их отдельных макрорайонов.

Ускорение микро- и макроэволюционных процессов у сосудистых растений, если не рассматривать новообразования гибридной природы и «интрогрессивную гибридизацию» в понимании д. б. н. Е.Г. Боброва (1961, 1980), связано, прежде всего, с зонами контакта глобального и регионального уровня на верхнем пределе растительности и в береговой полосе, во-первых, окраинных морей, во-вторых, крупных водоёмов, к которым относятся палеозеро Мерклина на месте современного Берингова пролива и оз. Ханка, в-третьих, мощных водотоков, которые за громадные промежутки времени могут маркироваться, например, древними речными наносами как палеоводотоки системы Праамура, в-четвёртых, на контакте лесов и степей. Причём зоны контакта всегда в той или иной мере подвижны в пространстве и времени, что мы неоднократно констатировали, в т. ч. через выраженный повышенный эндемизм (Урусов, 1993; Урусов и др., 2014), который, оказалось, на Дальнем Востоке (ДВ) России и не только совпадает с почвенно-климатическими условиями верхней границы растительности, химизмом осадков (Качур, 1973; Максимова, 1982), переходом леса в степь, переходом супралиторальных экосистем в сообщества байрачно-береговой зоны, а в линейке геологических веков – с динамикой гигантских структур рельефа, или мегаморфоструктур центрального типа (МЦТ), учение о которых разработано геоморфологической школой Тихоокеанского института географии ДВО РАН (Худяков и др., 1980; Кулаков, 1986; Худяков, 1988 и др.). В этом случае на протяжении как миллионов лет, так и многих десятков миллионов лет однонаправленная эволюция среды обитания или произрастания обеспечила зримый результат дивергентной эволюции в разных высотно-климатических и радиационно-химических этажах наборов экотопов, всё более расходящихся по свойствам климата, почвы, режиму репродукции.

Цель: определить факторы меняющейся среды произрастания и размножения, включая тектонические, определяющие ускорение микро- и макроэволюционных процессов как в глобальных, так и локальных зонах контакта макроландшафтов в т. ч. на побережье Приморья и Хабаровского кр., Курил и в Гипоарктике. Наметить макрорайоны, перспективные для поиска ценных мутаций и новых для науки подвидов и видов.

Задачи: 1) определить базовые составляющие тренда высокогорного видообразования и его геологический возраст; 2) очертить главные причины видообразования на берегах окраинных морей, крупных озёр и водотоков; 3) выявить причины низкой эндемичности флоры зональных лесных ландшафтов в отличие от высокогорий и известняковых массивов; 4) оценить генезис подгольцовых душек, рябин, черник, голубых жимолостей, рододендронов в связи со становлением субальпийских эндемиков; 5) рассмотреть становление арктической флоры в свете идей М.Г. Попова (1969 и др.) и Г.И. Худякова (1988 и др.).

Материал и методика. Предметом настоящего исследования является родовой и видовой эндемизм, разнесённый от Арктической провинции Циркумбореальной области до провинциальных флор Восточно-азиатской области акад. А.Л. Тахтаджяна (1978) и высокогорных и береговых узлов сосредоточения узкоареальных видов (рис. 1, 2). В переводе с греческого «эндемос» – местный. Эндемизм – распространение организмов (эндемиков) в конкретном географическом районе или относительная численность именно местных видов к общему числу видов во флоре административного района, ботанического района или флористической провинции – удобно выражать в процентах.

Высокогорья связаны с очень значительной, превышающей 1/6 общего объёма местных и локальных флор, эндемичностью от Кавказа и Алтая до Сихотэ-Алиня, насыщенных особо древними видами (геологический возраст старше миоценового). Данное участие эндемиков повторяется только в береговых флорах, в

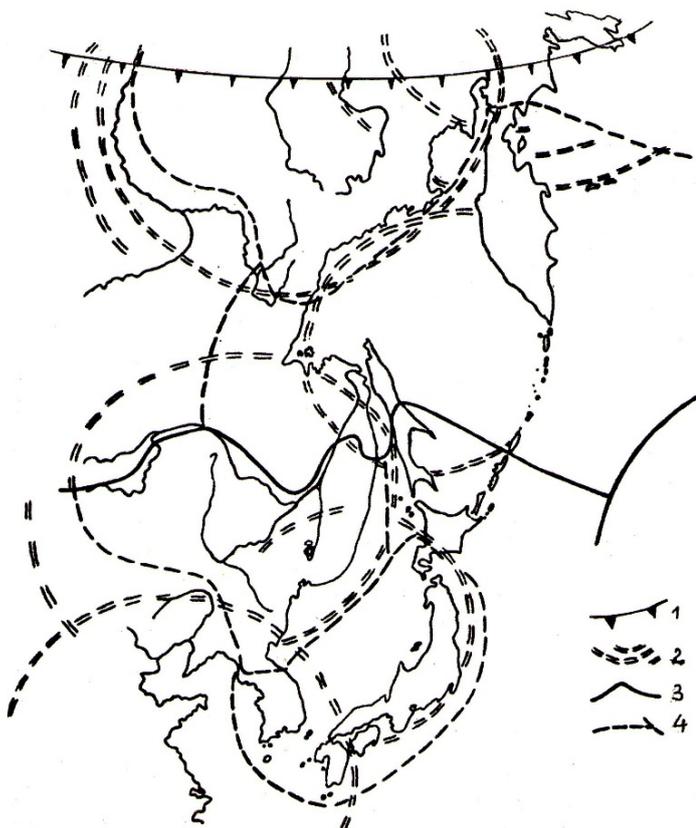


Рис. 1. К проблеме формирования областных и провинциальных флор в системе морфоструктур центрального типа (МЦТ) 1-2-го (Худяков, 1988) и 3-го (Кулаков, 1986 и др.) порядков.

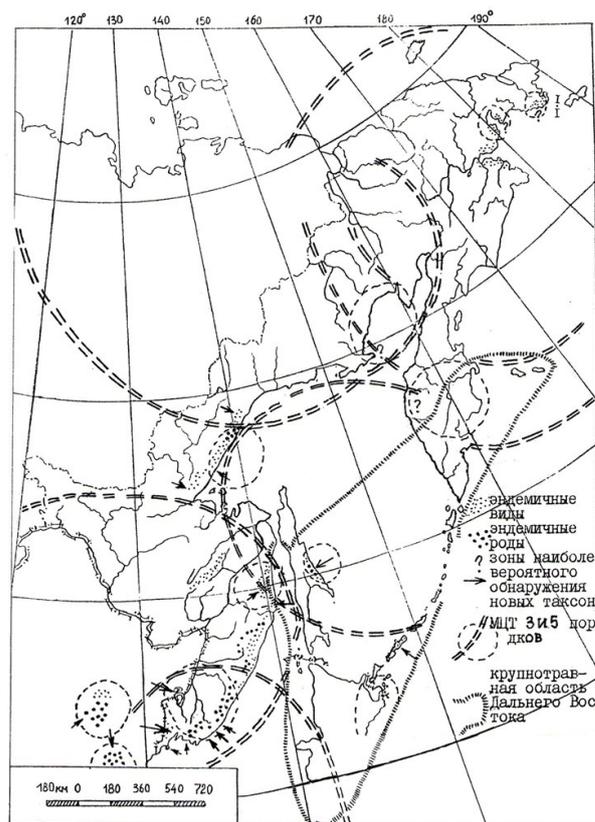


Рис. 2. Локализация современных эндемиков и зоны наиболее вероятного обнаружения новых для науки таксонов подвидового и видового ранга совпадают между собой и с МЦТ 5-го порядка.

особенности, если учесть полиплоиды и местные подвиды. Наоборот, ландшафтные лесные и степные флоры – флоры сниженного эндемизма, что мы связываем с особенностями экстремальных факторов, влияющих на мутагенез, репродукцию, популяционные волны. Зато ландшафтные флоры насыщены характерными видами, возраст которых не моложе миоценового.

Высокогорные и береговые флоры, наложенные на сетку МЦТ 2–5-го порядков (Кулаков, 1986; Худяков, 1988; Ежов, Андреев, 1989), во-первых, вскрывают ретроспективу макрорефугиумов, обеспечивших становление праобластей и прапровинций флоры с явным смещением их к югу в Азии по сравнению с современными границами (Тахтаджян, 1978), во-вторых, объясняют роль арктической флоры как одной из важнейших арктических и гипарктических прафлор М.Г. Попова (1969 и др.), первоначально связанных с Арктической МЦТ Г.И. Худякова (1988 и др.), однако, вовсе не единственной родины флор Северного полушария. Другим сопоставимым макрорефугиумом мы считаем флоры в границах Азиатской низкопорядковой МЦТ Б.В. Ежова, В.Л. Андреева (1989) (рис. 3). В-третьих, они разделяют зоны древнего и четвертичного видообразования (рис. 4), в-четвёртых, ареалами молодого эндемизма маркируют участки суши и макрорайоны, перспективные для поиска новых для науки видов и ценных наследственных форм, например, аналогичных лилии сахалинской и рододендрону Боброва (Врищ, 1972, 2010).

В этой статье мы специально не касаемся интрогрессивного варианта эволюции, рассчитанного природой как способ выживания в маятнике изменения климата за пределами обычных возможностей эволюции как адаптации. И это несмотря на установленный нами факт наличия среднемиоценовых и раннечетвертичных гибридов у хвойных (например, *Pinus × funebris*, *P. × densi-thunbergii*, *P. × funebri-thunbergiana*, *P. × litvinovii* и достаточно молодых негибридных эндемиков (неэндемиков?) у них же (*Juniperus conferta*).

Результаты исследования данной линейки проблем в виде обзоров нами уже публиковались (Урусов, Лобанова, 2009; Урусов, Варченко, 2014). Теперь мы сужаем, заостряем задачи.

По геологическому возрасту различаются молодые (в геологическом смысле) эндемы – неоэндемики, например, выделенные прежде всего из-за их недавнего, в пределах первых миллионов лет, возникновения,

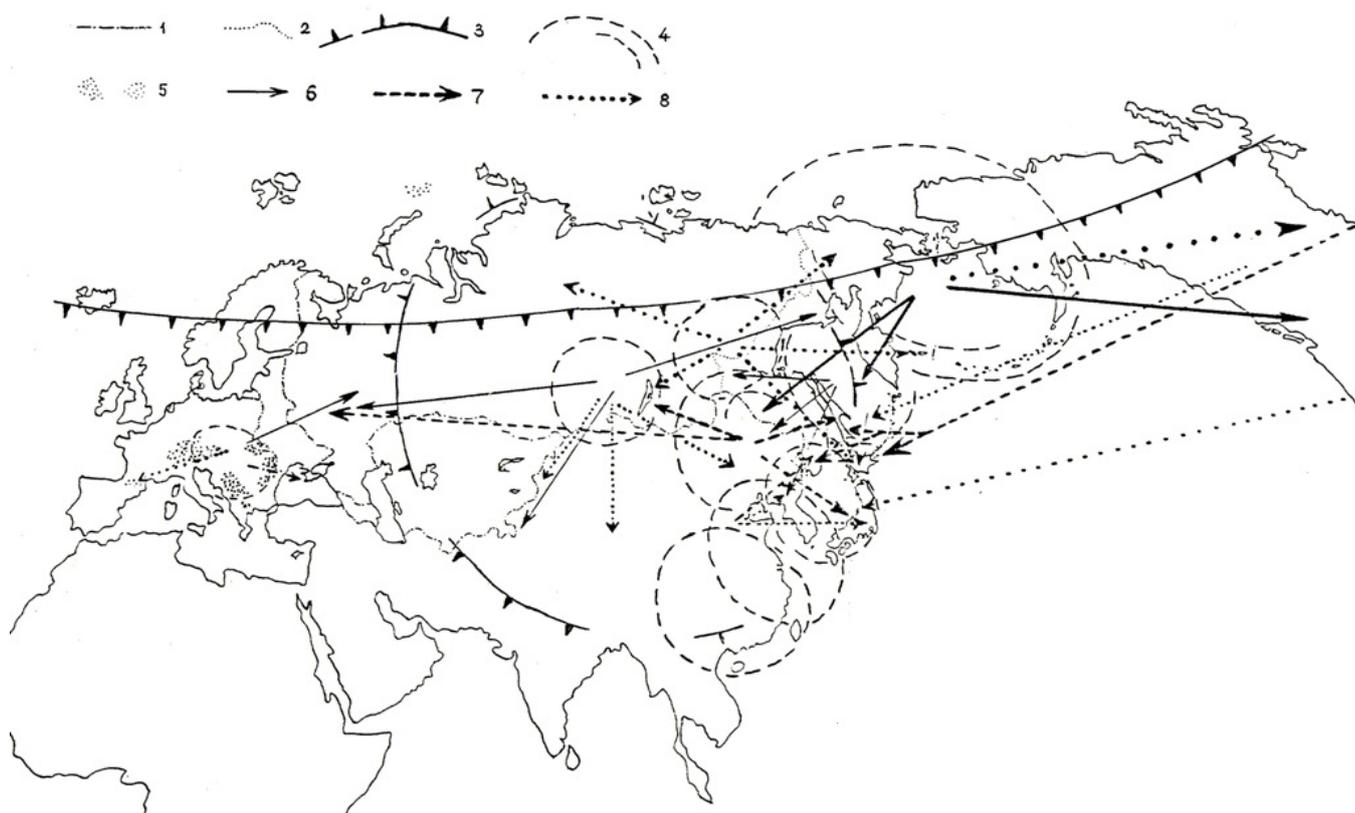


Рис. 3. Роль гигантских МЦТ в формировании и распротерании флористических эндемиков субальп, тайги и лесов неморального ряда неравноценна по крайней мере с рубежа кайнозоя.

Границы России и б. СССР (1), ДВ (2).

Контуры МЦТ: первопорядковых Арктической Г.И. Худякова и Азиатской Б.В. Ежова (3), третьепорядковых Берингской, Алданской, Охотской, Амурской (Сунгарийской), Японской, Корейской, Ангарской и др. А.П. Кулакова (4). Автохтонные сосновые стланики (сосна горная и др.) – 5. Основные пути расселения таёжных или бореальных (6), неморальных (7) и субальпийских (8) флор.

например, борец новокурильский, описанный В.Н. Ворошиловым в 1965 г. с о-ва Кунашир, можжевельник скученный, эндемичный для побережья Японского моря и возникший здесь, вероятно, в первую холодную эпоху четвертичного времени (примерно 1,2 млн. лет назад), а также палеоэндемики – очень древние, типично регрессирующие виды с разомкнутыми дизъюнктивными ареалами, происходящие из мелового периода и палеогена (на юге ДВ – микробиота перекрёстнопарная, на севере – пихта изящная, или грациозная).

А.И. Толмачёв (1959) для Сахалина выделил два типа эндемизма: 1) древний высокогорный из обособленных видов (и родов – по крайней мере род миякея), потерявших связь с современной флорой и уцелевших в изолятах по западным и особенно восточным горным системам Сахалина; 2) полувидовой эндемизм голоценового происхождения из видов, обособившихся очень недавно. В сущности, возраст полувидовых эндемиков Толмачёва не голоценовый, равный 10–12 тыс. лет, а, как минимум, плейстоценовый, превышающий у сосудистых растений 600–700 тыс. лет. У видов фауны темп видообразования (макроэволюция) настолько ускоряется, что подвиды действительно могут сформироваться чуть ли не за голоцен. В области крупнотравья ДВ как особой формы растительного покрова, согласно работам В.Л. Морозова и Г.А. Белой (1988 и др.), возраст основных крупнотравных таксонов несколько превышает 1,8–2 млн. лет и в основном соответствует возрасту неоэндемиков (Урусов, 1998).

К. б. н. Н.Н. Гурзенков (1969 и др.) специально изучал хромосомные числа эндемиков ДВ и подразделил их на 4 группы в соответствии с принятой к тому времени цитотаксономической их классификацией: 1) палеоэндемики, т. е. древние таксоны, изолированные в систематическом отношении и имеющие диплоидные наборы хромосом; 2) патроэндемики – диплоиды узкой территории, давшие начало полиплоидным таксонам на соседних территориях; 3) схизоэндемики, возникшие на базе исходного таксона путём его дробления, у этих викариатов одно число хромосом; 4) апоэндемы, образованные путём полиплоидии или гибридизации от диплоидного таксона (таксонов) или от вида меньшей пloidности. Это явно вторичные виды.

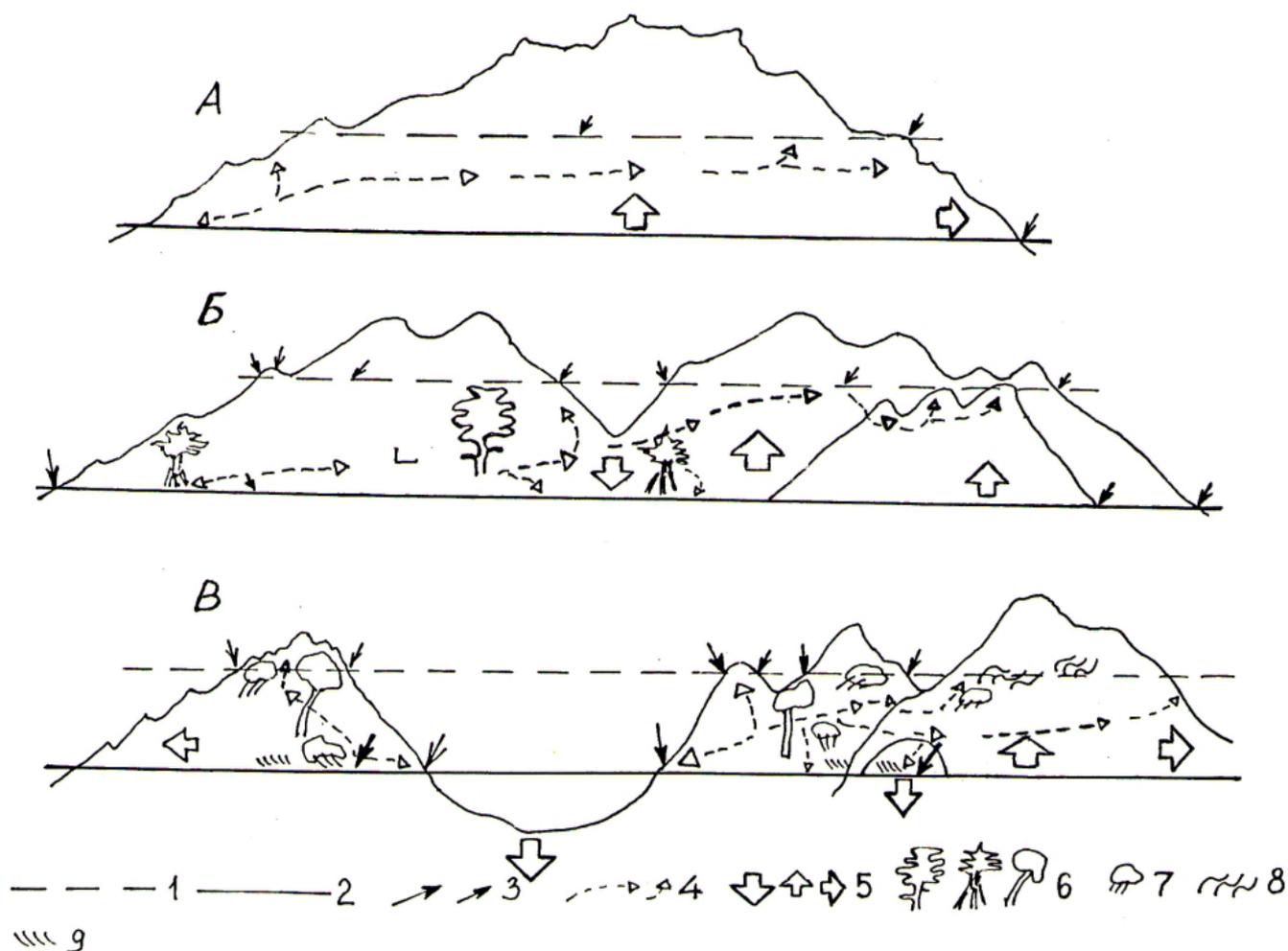


Рис. 4. Таксонообразование и эволюция жизненных форм в связи с тектоническими процессами на уровне мега-МЦТ А.П. Кулакова (1986). А – фаза воздымания МЦТ (начиная, может быть, с архея – протерозоя), когда конвергировали типы и классы; Б – фаза стабилизации и конструктивного развития (палеозой), Закладываются порядки и семейства современных сосудистых растений; В – фаза погружения (мезозой-кайнозой). Формируются роды растений и видовые ряды.

1 – верхний, эдафический, предел растительности, 2 – уровень моря, 3 – зоны активной некогерентной эволюции, 4 – важные направления когерентной эволюции в условиях расселения и приспособления к разным условиям увлажнения, опыления и т.п., 5 – основные тектонические движения (погружение, воздымание, растяжение), 6 – высокие деревья, 7 – высокие кустарники, 8 – стланны, 9 – многолетние травы.

Н.Н. Гурзенков предлагает различать и криптоэндемики, у которых при сходной морфологии иное число хромосом. Эта классификация эндемиков не подходит к семействам и родам, не склонным образовывать полиплоиды: семейства Сосновые, Кипарисовые, Аралиевые, роды лотос, эвриала (сем. Кувшинковые), смородина (сем. Камнеломковые), пузыреплодник (сем. Розовые) и др.

Н.Н. Гурзенков (1969) делит эндемики Приморья и Приамурья также и на группы по их экотопам: 1) Горные и скальные эндемики Сихотэ-Алиня (16 видов): микробиота перекрёстнопарная (Кипарисовые), дрёма Ольги, борцы сихотэ-алинский, Воробьёва, скальный, Десулави (Лютиковые), камнеломка астильбовидная (Камнеломковые), очиток сихотэалинский (Толстянковые), роза (или шиповник) сихотэалинская, рябинник сумахолистный (Розовые), горичник (китагавия) синеголовоколистный (Зонтичные), змееголовик многоцветный (Губоцветные), соснуреи советская и жемчужная, крестовник сихотэалинский, бузульник сихотэалинский (Астровые, или Сложноцветковые), рододендрон сихотинский (Вересковые; теперь рододендрон сихотинский сводится к подвиду р. даурского (Недолужко, 1995). Сюда же следовало бы добавить как минимум горичник изящный, рододендрон подъяльниковый, который Д.Л. Врищ и В.М. Урусовым отнесён к предположительным гибридам рододендрона золотистого и р. короткоплодного; 2) Эндемики-кальцефилы Южного Сихотэ-Алиня (волжанка малая, кровохлёбка великолепная, полынь ольгинская). К ним сто-

ит добавить копеечник уссурийский. Более или менее «разбавленные» гибридацией эндемы известняков в последнее время описаны В.М. Урусовым (1999); 3) Скально-приморские виды побережья Японского моря: ветреница короткоцветоножковая (Лютиковые), крупка сердечникоцветная (Крестоцветные), горичник прибрежный, борщевик Ворошилова (Зонтичные), губастик отпрысковый (Норичниковые). Сюда же можно отнести и другие эндемы, например, эдельвейс Палибина; 4) Эндемы побережья оз. Ханка (молочай ханкайский, тимьян маньчжурский, остролодочник ханкайский); 5) Селемджинско-буреинские (среднеамурские) эндемы: борец селемджинский (Лютиковые), камнеломки селемджинская и Коржинского (Камнеломковые).

Анализируя хромосомные наборы эндемов, Н.Н. Гурзенков приходит к выводу о наличии среди них: 1) палеоэндемов (микробиота); 2) консервативных эндемов, систематически и географически изолированных от ближайших родственных видов (среди них горные и скальные эндемы Сихотэ-Алиня: крестовник сихотэалинский, роза сихотэалинская, борец сихотэалинский, вероника ольгинская, змееголовник многоцветный, дрёма Ольги, борцы Десулави и Воробьёва, скально-приморские губастик отпрысковый, крупка сердечникоцветковая, кальцефилы волжанка малая, кровохлёбка великолепная – они могут быть отнесены к консервативным схизоэндемикам, зее-буреинские камнеломки Коржинского, селемджинская; 3) прогрессивных неоэндемов-эндемов (это горные и скальные эндемы Сихотэ-Алиня: соссуреи жемчужная и советская, рододендрон сихотинский, из них молодыми видами являются горичник синеголовоиковый, камнеломка астильбовидная, скально-приморцы горичник прибрежный, борщевик Ворошилова, ветреница короткоцветоножковая, зеебуреинский борец селемджинский, приханкайцы: остролодочник ханкайский, молочай ханкайский, тимьян маньчжурский. Из этого списка полиплоидом является только молочай ханкайский. Сравним ситуацию с полиплоидами на супралиторали, где они если и не доминируют, то в изобилии (Пробатова и др., 1984 и др.).

Если эндемизм берегов, в том числе и за счёт галофильных полиплоидов, которых здесь от 40 % от общего числа видов – *Calamagrostis deschampsoides*, *C. epigeios* ssp. *extremiorientalis*, *Hierochloa glabra*, *Poa macrocalyx*, *Zoysia japonica*, *Orostachys iwarenge*, *Trifolium pacificum*, *Artemisia littoricola* (Пробатова и др., 1984) – составляет 9–20 %, эндемизм высокогорий – 14 %, в первую очередь, из-за обилия мутаций, во вторую очередь – из-за таксонов-субальпийцев полиплоидной природы, то в промежуточной зоне тайги, смешанных темнохвойно-широколиственных и смешанных неморальных лесов эндемов около 1–2 %. И только при учёте скальных известняковых эндемов местный эндемизм лесной зоны возрастает до 6 %, например, на древних барьерных рифах бассейна р. Партизанская (= р. Сучан) в Приморье. Вот так проявляется механизм адаптивной эволюции видов сосудистых растений, макроуровень которой определяется не только стрессированной репродукцией в зонах контакта глобального уровня, но и смещением этих зон за громадные периоды времени в связи с динамизмом МЦТ (Урусов, 1999).

В высокогорном варианте, разумеется, эндемичны *Microbiota decussata*, *Alnus mandshurica*, *Rhododendron bobrovii*, *Rh. sichotense*, *Rubus komarovii*, *Sorbus schneideriana*, *Lonicera maximowiczii*, в низкогорно-прибрежном – *Alnus japonica*, *Betula schmidtii*, *Rosa maximowicziana*, *Celastrus orbiculata*, *Tilia koreana*, *T. divaricata*, *T. mandshurica*, *Fraxinus rhynchophylla* и т.п. И всё же *Rhododendron sichotense* в его карликовой модификации на первой морской террасе оз. Благодатное (юг Тернейского р-на Приморья) не обладает наследственной низкорослостью (вывод Д.Л. Врищ), что укладывается в новизну современной экологической ситуации данного побережья, подтверждает громадные периоды времени, необходимые как для видо-, так и подвидообразования на морских берегах. То есть здесь нужна ещё на порядки большая продолжительность отбора в подобной или близкой среде, чтобы получить подвид или вид. То же самое можно сказать о карликовых модификациях *Lilium pensylvanicum* в субальпах г. Снежная (Сихотэ-Алинь) – дать им ещё не менее 300 тыс. лет однонаправленного отбора и таких же жёстких популяционных волн, что имели место в погружившихся в море горах Охотии – и мы будем иметь аналог низкорослости, закреплённой на уровне подвида или вида, как у *Lilium sachalinensis* Vrihzc (Врищ, 1972).

Эволюция биоты в зонах контакта глобального уровня при наличии как сходных, так и контрастных движителей этого процесса дала малосопоставимые результаты. У берега химизм почвы и воздуха (Качур, 1973) определяет, даже диктует перевес полиплоидии в макроэволюционном процессе (Пробатова и др., 1984). В этом же мы видим причину молодого видообразования в зоне заплеска и в целом на осыхающем шельфе, ширина которого в Южном Приморье достигала десятков километров и даже 140 км в заливе Петра Великого при гляциоэвстатической (ледниковой) регрессии моря на 110–130 м (Короткий, 1981; Урусов, 1988): как раз в ареале множества супралиторальных эндемов, например, розы Максимовича, остролодочников, гетеропапусов, дендрантем.

В горах новообразования, скорее всего, обусловлены всплеском мутаций, вызванных солнечной радиацией, которая здесь превышает низогорную в 1,5 раза и более. О.В. Квитко (2009) для потомства пихты сибирской на границе леса в высокогорьях Западного Саяна выявила увеличение патологических митозов и микроядер по крайней мере в 1,5–2 раза.

Обсуждение результатов исследования

Итак, где мы должны искать молодые пригодные для хозяйственного использования мутации? Разумеется, в зоне контакта материк-океан как на супралиторали, так и морских террасах до высоты примерно 100–150–200 м над ур. м. Ясно, что указанные относительно большие высоты представляют интерес там, где «лестницы террас» свидетельствуют о мощных и даже недавних воздыманиях суши на юге Сахалина и Курил. Где сосредоточены молодые подвиды и виды? Здесь же. А область крупнотравья в целом богата позднеплиоцен-четвертичными эндемиками и «сниженными альпийцами», хотя в своём ядре крупнотравная флора является, скорее всего, наследием древней высокогорной тайги восточного края Азиатского материка между 38–55° с. ш. И эта флора сохранила общие черты с восточнопацифической таёжной (бореальной и ультрабореальной) на северо-западе Северной Америки.

Где же искать самые древние эндеми субальп? Сабины даурская и Саржента, микробиота, стланиковый тис, заманиха, рябины Шнейдера и бузинолистная, рододендроны Боброва и сихотинский, голубые жимолости и жимолости Шамисса и Максимовича, ряд видов курильских бамбуков – саз, разнообразие ветрениц, наконец, приурочены к альпийским и субальпийским экосистемам как периметров окраинных морей, так и субрегиональным высокогорьям и даже микрорайонам, где к рубежу плейстоцена произошли просадки высокогорий (Приамурье, Приморье, юг Сахалинской области, Курилы без Малой Курильской гряды (Урусов, 1988). Смещение микробиотников до высоты 150–350 м над ур. м. и сабинников до 200–400 м на материке и первых метров у моря на Сахалине и юге Курил как раз свидетельство неравномерного (блокового с перекосом) окраинных высокопорядковых тектонических плит (Урусов и др., 2007).

И, в то же время, нельзя забывать о том, что в процессе развития МЦТ от воздымания, куполообразования, формирования высокогорий с образованием новых флор и ландшафтов в пределах МЦТ 2–3-го порядков с диаметром от 1000 км, во-первых, смещаются зоны контакта глобального уровня, что очень важно –

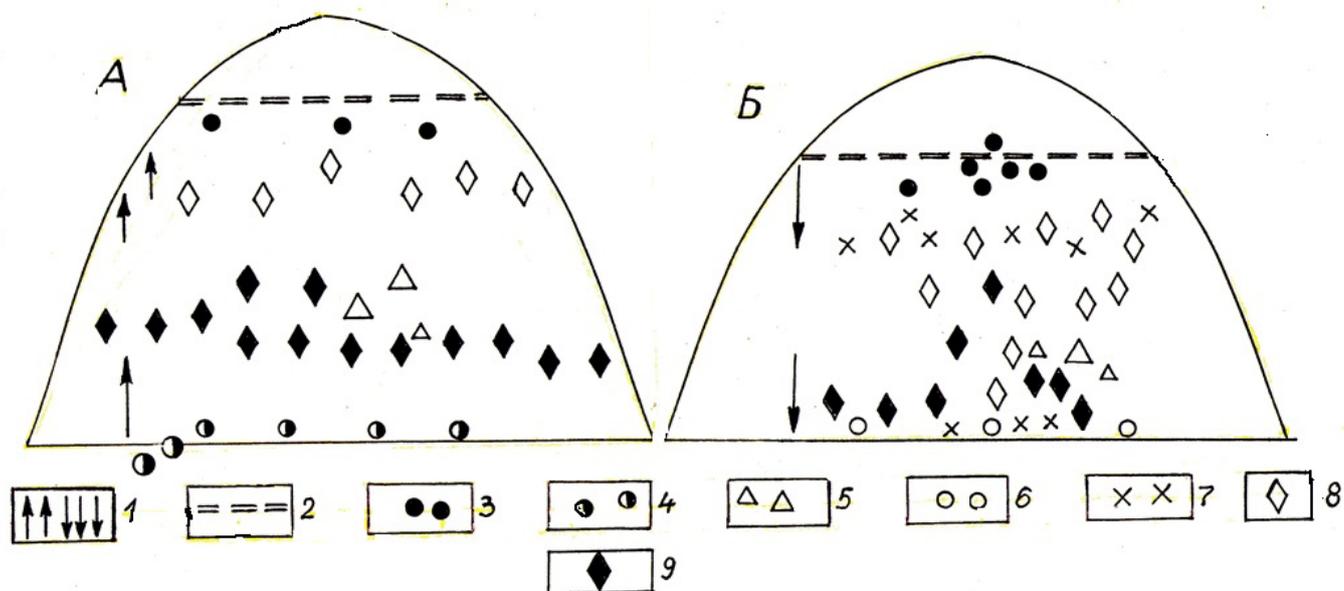


Рис. 5. Эволюция видов и экосистем в связи с особенностями фаз развития низкопорядковых (2–3-х порядков) МЦТ на примере Дальнего Востока. А – в фазу воздымания формируются высокогорный и береговой эндемизм. Б – при проседании, погружении МЦТ «схлопываются» высотные зоны, а молодые (четвертичные) эндеми видового ранга возникают в связи с гляциоэвстатической регрессией Мирового океана.

1 – преобладающие тектонические движения, 2 – верхний предел растительности, 3 – эндеми мела-олигоцена в субальпах, 4 – древние эндеми супралиторали, 5 – олигоцен-миоценовые эндеми известняков, 6 – четвертичные эндеми супралиторали, 7 – гибридогенный эндемизм эпохи «схлопывания» растительных зон, 8 – характерные виды тайги олигоцен-миоценового возраста, 9 – миоценовые ландшафтообразователи ряда *Abies holophylla*.

со скоростью в несколько мм в год по вертикали, – а это приемлемая для эволюции-адаптации скорость преобразования экотопов. Во-вторых, воздымание МЦТ перемещает виды и экосистемы в условиях высокогорий. В этом варианте тектонических событий на верхних этажах высокогорных экосистем формируются микротермные формы, которые разделяются с родительскими популяциями не пригодными для родителей экотопами и эдатопами, что обеспечивает становление эндемиков высокогорья. Однако подобная ситуация наблюдается на нижнем уровне МЦТ, где отступающие степь или море представляют новообразованиям достаточно обширный ресурс иногда даже вдоль побережий соседних морей (рис. 5) (Урусов, 1998). Впрочем, важные детали влияния тектоники и климатической ротации на адаптивную эволюцию мы разбирали не раз (Урусов и др., 2007, 2014 и др.). Позже через млн. и десятки млн. лет при погружении центров морфоструктур вниз с образованием изолированных горных хребтов и даже окраинных морей, в-третьих, идёт формирование характерных видов, заполняющих эти МЦТ и выходящих за контуры, например, ландшафтообразующих двухвойных сосен (рис. 6), а также видов, образующих «кедрово-» (*Pinus koraiensis*) и чернопихтово- (*Abies holophylla*) широколиственные полидоминантные леса, от которых человек оставил редины и островки, наконец, автохтонных зимнеголых лесов, предстепья и даже степей по периферии возника-

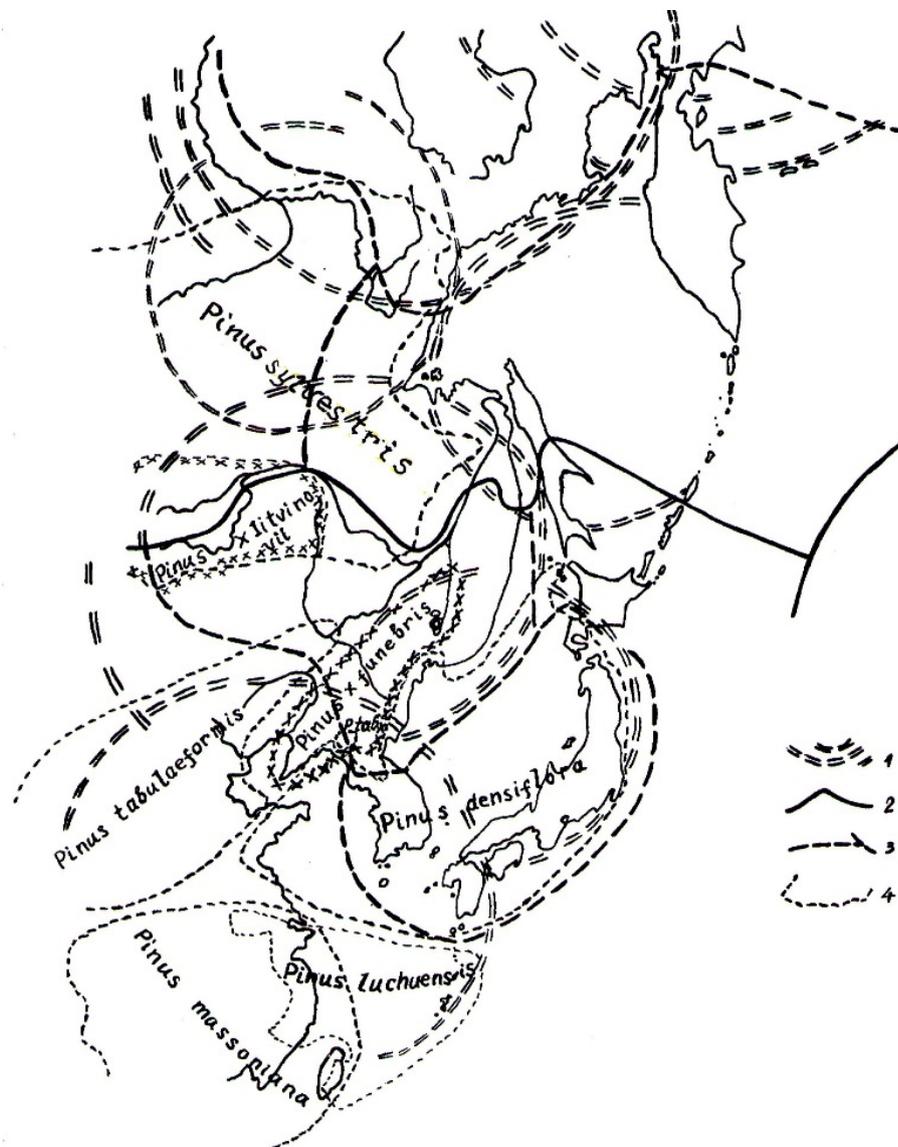


Рис. 6. Современные представления об ареалах двухвойных сосен Восточной Азии на сетке флористических границ А.Л. Тахтаджяна (1978 и др.) и мегаморфоструктур центрального типа (МЦТ) А.П. Кулакова (1986 и др.).

1 – контуры МЦТ 3-го порядка (в холодные эпохи плейстоцена МЦТ являются макрорефугиумами биологического разнообразия).

Границы: 2 – флористических областей, 3 – флористических провинций, 4 – ареалов сосен (гибридные таксоны не всегда приурочены к зонам перекрытия контуров МЦТ).

ющих водоёмов и микро- и макроэволюционной линейкой плиоцен-четвертичных видов, моложе которых только гибридные таксоны (Урусов и др., 2007), в-четвёртых, вертикальные зоны насыщенности эндемиками (впрочем, как и гибридами) являются, с одной стороны, разновременными волнами эндемизма, с другой – макрорефугиумами со следами древнейшего видообразования. Они разделены во времени и пространстве и на древних горных узлах (Джугджур, Сихотэ-Алинь, Восточно-Сахалинский хребет, горы Японии, Восточно-Маньчжурские горы Корейского полуострова и юго-запада Приморья в РФ) маркируют эпохи эволюционных переломов и ротационного маятника в системе стадиал-межстадиал (Величко, 1969), скоротечность которой не может быть освоена эволюцией-адаптацией (Урусов, 1988, 1998). В-пятых, этап тектонического погружения обеспечивает схлопывание, наложение высотных ландшафтных зон, когда эндемики, возникшие на верхнем пределе растительности, оказываются смещёнными на разные абсолютные высоты по супралитораль включительно (рис. 7) из-за перекосов в погружении блоков суши, отграниченных региональными и местными разломами (Атлас Приморского края, 1998, с. 16). Вот становление гибридной с признаками гетерозиса *Betula × paraermanii* в высоких горах Сихотэ-Алиня и на берегах Татарского пролива связано именно с таким схлопыванием высотных зон растительности.

Выводы

1. Динамика морфоструктур центрального типа обеспечивает становление генетически устойчивых форм из-за совпадения темпа адаптивной эволюции и тектонических процессов.
2. Древний (поздний мел-олигоцен) эндемизм связан как со сместившимися на небольшие высоты, так и оставшимися выше 1000–1500 м над ур. м. высокогорьями. Вот почему субальпийцы уцелевают в низкогорьях.
3. Сформировавшиеся в мелу-олигоцене высокогорные стланики-почвообразователи *Taxus nana*, *Sabina sargentii*, *Microbiota decussata* и др., включая душекии, заманиху, бадан, являясь тупиковыми ветвями



Рис. 7. Приморье, Тернейский р-он, Сихотэ-Алиньский госзаповедник. Супралитораль оз. Благодатное. Субальпийец эдельвейс Палибина + эндеми и реликты степей у моря. Конец сентября 2005 г.

эволюции, завершившейся в экстремальных режимах химизма, солнечной радиации и температурного режима, обладают органическим сырьём, которое следует изучить как органическое сырьё, восстанавливающее иммунодефицит. Однажды этот ресурс высокогорий будет востребован как ресурс прорыва.

4. МЦТ 3-го порядка по периметру маркируются самыми древними субальпийскими стланиками. Узкие эндемы чаще сравнительно молоды и привязаны к высокопорядковым МЦТ. Характерные виды ландшафтных областей и флористических провинций, привязанные к Арктическому бассейну и низкопорядковым МЦТ (первого и второго порядков) имеют особо широкие, в т.ч. циркумполярные ареалы и викариантов на Аляске и в Канаде.

5. Эндемы береговой черты в основном четвертичного возраста или являются сниженными альпийцами. Они сформированы стрессуемой репродукцией в условиях жёстких химизма и радиации, которые обусловили массовый мутагенез, контролируемый усиленными на порядки против нормы популяционными волнами. Поэтому на переходе к среднегорьям на современных высотах 400–800 м над ур. м. уровень эндемизма около 1 %.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Приморского края. – Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 1998. – 50 с.

Бобров Е.Г. Интрогрессия и гибридизация во флоре Байкальской Сибири // Бот. журн., 1961. – Т. 46, № 3. – С. 313–327.

Бобров Е.Г. Об интрогрессивной гибридизации и её значение в эволюции растений // Бот. журн., 1980. – Т. 65, № 8. – С. 1065–1070.

Величко А.А. Природные этапы плейстоцена северного полушария: Автореф. дис. ... д. г. н. – М., 1969. – 41 с.

Вриц Д.Л. Лилии Дальнего Востока и Сибири. – Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1972. – 111 с.

Вриц Д.Л., Майоров И.С., Урусов В.М., Варченко Л.И. Экология видов и форм рододендронов Сихотэ-Алиня // Вестн. ТГЭУ, 2010, – № 4 (56). – С. 110–124.

Гурзенков Н.Н. Кариологические характеристики некоторых эндемиков 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. Оруденение в морфоструктурах центрального типа мантийного заложения. – М.: Наука, 1989. – 126 с.

Качур А.Н. Некоторые данные о химическом составе осадков Среднего Сихотэ-Алиня // Природа и человек. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. – С. 149–153.

Квитко О.В. Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской: Автореф. дис. ... канд. биолог. наук. – Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2009. – 19 с.

Короткий А.М. Палеогеографические рубежи плейстоцена: принципы выделения, обоснование возраста и корреляция // Развитие природной среды в плейстоцене. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 5–28.

Кулаков А.П. Морфоструктура востока Азии. – М.: Наука, 1986. – 175 с.

Максимова В.Ф. Фитоиндикация в системе океан-континент // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. – М.: Наука, 1982. – С. 149–162.

Морозов В.Л., Белая Г.А. Экология дальневосточного крупнотравья. – М.: Наука, 1988. – 255 с.

Недолужко В.А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1995. – 208 с.

Попов М.Г. Растительный мир Сахалина. – М.: Наука, 1969. – 136 с.

Пробатова Н.С., Седеце В.П., Соколовская А.П. Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения БПИ ДВНЦ АН СССР. – Владивосток, 1984. – Вып. 31. – С. 89–116.

Тахтаджян А.Л. Флористические области земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.

Толмачёв А.И. О флоре острова Сахалина // Комаровские чтения БПИ АН СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – 103 с.

Урусов В.М. Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – 356 с.

Урусов В.М. Структура разнообразия и происхождения флоры и растительности юга Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1993. – 129 с.

Урусов В.М. География и палеогеография видообразования в Восточной Азии (сосудистые растения). – Владивосток: 1998. – 167 с.

Урусов В.М. Новые виды хребта Чандолаз // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. – Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 1999. – Вып. 4. – С. 113–120.

Урусов В.М., Лобанова И.И., Варченко Л.И. Хвойные российского Дальнего Востока – интересные объекты изучения, охраны, разведения и использования. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – 440 с.

Урусов В.М., Вриц Д.Л., Варченко Л.И. Узловые моменты эволюции флор и ландшафтов Дальнего Востока в мезозое-кайнозое // Географический вестн. Пермского гос. нац.-исслед. ун-та, 2014. – № 3 (30). – С. 26–37.

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.

Худяков Г.И. Антиподальные структуры земли и их эволюция // Тихоокеанский ежегодник, 1988. – С. 85–91.

SUMMARY

The article discusses ways of forming mountainous and coastal endemics in relation to the evolution of ecotypes within the dynamics and tectonics megamorphostructures of central type and their individual macro-regions.

УДК 581.9

Б.С. Харитонцев

B.S. Kharitoncev

АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ГИБРИДОВ *EQUISETUM* И ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ИХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ НА ЮГЕ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF *EQUISETUM* HYBRIDS AND INTERPRETATION OF THEIR LOCALITIES IN THE SOUTH OF THE TYUMEN REGION

Впервые собраны гибриды хвощей подродового ранга, визуально сходные с родительскими видами подрода *Equisetum*, но имеющие стойкие анатомические признаки родительских видов подрода *Hippochaetaete*. Анализируется время возникновения гибридов на юге Тюменской области.

На юге Западной Сибири отмечено произрастание девяти видов рода *Equisetum* (Флора Сибири, 1998), а также трех гибридных видов (Пейдж, Гуреева, 2009; Пейдж, Гуреева, Мочалов, 2009 и др.). Выделяемые виды subgenus *Equisetum* и subgenus *Hippochaetaete* настолько глубоко различаются друг от друга габитуально, что их можно считать производными разных флор: гигромезофитной флоры Гинкго (subgenus *Equisetum*) и ксерофитной флоры Вельвичии (subgenus *Hippochaetaete*).

E. palustre × *E. variegatum*. Стебель 6-гранный, ребра с рядами туповатых бугорков. Зубцы влагалищ узкотреугольные (как у хвоща болотного), но с окаймлением, округлорасширяющимся к верхушке и отделившейся (отламывающейся) верхушкой, колленхима первичной коры радиальнорядовая (как у хвоща пестрого), но воздухоносные валекулярные полости по форме и размерам, как у хвоща болотного (рис. 1). Собран по песчаной насыпи вдоль низинного болота с зарослями хвоща болотного у ст. Абаевской Ярковского р-на 25 VII 2014. Б.С. Харитонцев (рис.1).

E. variegatum × *E. pratense*. Растение кустистое – от вертикального корневища отходят 5–6 тонких стеблей. Ребра с острыми, местами слабо крючковидными бугорками. Стебель глубоко ребристый. Ребра с «рядовой» колленхимой как у хвоща ветвистого, пучки стелы с массивными обкладками из склеренхимы. Собран 12 IX 2011 по песчаному берегу озера в 2 км южнее ж. д. вокзала Менделеево, Б.С. Харитонцев (рис.1).

E. scirpoides × *E. palustre*. Растение многостебельное, веточки 1 порядка вертикальные. Ребра с рядами островатых бугорков. Зубцы влагалища с буровато-коричневыми верхушками, с отламывающимся беловатым кончиком. Стебель со сплошным кольцом ассимиляционной паренхимы под эпидермой и рядами клеток ассимиляционной колленхимы между валекулярными полостями. Механическая обкладка пучков развита. Собран по иловатым местам на суглинках в пойме р. Иртыш окрестностей г. Тобольска, 03 IX 2014. Б.С. Харитонцев (рис. 1.).

E. ramosissimum × *E. sylvaticum*. Растения многостебельные, ветвление до четвертого уровня, веточки прижатые к стеблю. Ребра с туповатыми бугорками. Зубцы влагалищ широкотреугольные буроватые с окончаниями. Зубцы влагалища бурые, слабо окаймленные узкотреугольные. Ребра с закруглением, типичным для хвоща лесного. В первичной коре в ребрах развита пластинчатая ассимиляционная колленхима, ниже располагается запасная паренхима (рис. 1). Растения собраны в пойме Иртыша по уплотненному иловатому суглинку террасы вблизи д. Бизино Тобольского р-на 29 VIII 2014. Б.С. Харитонцев.

Как следует из перечня гибридов, все они подродового уровня. Надежным отличительным признаком гибридов можно считать сочетание обычной паренхимы (виды subgenus *Equisetum*) и пластинчатой ассимиляционной колленхимы (виды subgenus *Hippochaetaete*), отмеченное нами для найденных гибридов. Если образование гибридов с *E. scirpoides* в определенной мере объяснимо (хвощ камышковый – типичный таежный вид), то *E. ramosissimum*, тяготеющий к степным ландшафтам, встречается на юге области крайне редко (отмечен нами вблизи коренного берега Иртыша в окрест. г. Тобольска), *E. variegatum* – более горный

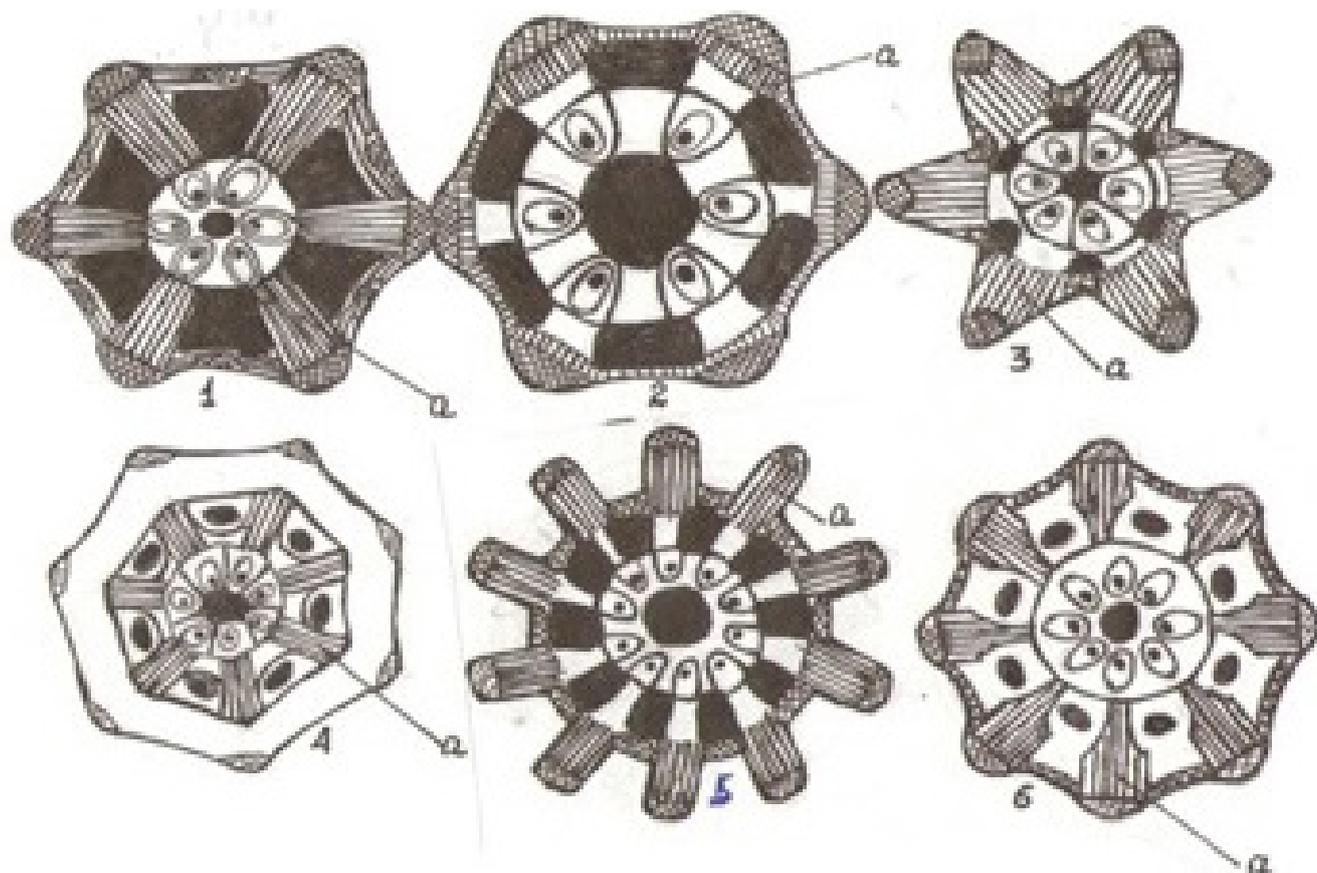


Рис.1. Поперечные срезы стеблей *Equisetum*: 1 – *E. variegatum*; 2 – *E. ramosissimum*; 3 – *E. variegatum* × *E. pratense*; 4 – *E. scirpoides* × *E. palustre*; 5 – *E. ramosissimum* × *E. sylvaticum*; 6 – *E. variegatum* × *E. palustre*; а – ассимиляционная пластинчатая колленхима.

вид, нежели равнинный (вид собран нами на придорожных луговинах вблизи ст. Сетово Тобольского р-на). Расселение растений регулируется в основном климатическими факторами: уровнем радиации (ось зональности) и степенью влагообеспеченности (ось региональности). Если в целом соотносить отношение подвидов хвощей к климатическим факторам, виды subgenus *Hippochaetaete* более зависимы в расселении от фактора тепла, виды *Equisetum* – от степени влажности. Кроме этого, нахождение гибридов хвощей с участием *E. ramosissimum* говорит о произрастании хвоща ветвистого в местах сохранившихся гибридных форм и свидетельствует о продвижении термофильных видов в палеогеографическом прошлом до широты южной тайги в Западной Сибири.

В этом случае интерпретация местонахождений *Equisetum* выглядит следующим образом. Гибрид *E. scirpoides* × *E. palustre* является наиболее древним, доплейстоценовым. Это подтверждается широким распространением гибрида в пойме Иртыша.

В местах произрастания гибрида *E. palustre* × *E. variegatum* при массовом произрастании одного вида (*E. palustre*), второй родительский вид не обнаружен или вследствие недостаточно тщательных поисков, или при отсутствии его здесь. В последнем случае гибрид можно считать наследием плейстоцена времени перемещения арктоальпийцев (*E. variegatum*) по Западносибирской равнине.

Два оставшиеся гибрида имеют из родительских видов одного общего – *E. ramosissimum*. Хвощ ветвистый собран в месте произрастания гибрида *E. ramosissimum* × *E. pratense*, но не найден в местах произрастания гибрида *E. ramosissimum* × *E. sylvaticum*. Термофильный характер *E. ramosissimum* (Флора Сибири, 1998), разорванность дизъюнкции ареала и ближайшие местонахождения в Омской обл., свидетельствуют, по нашему мнению, о голоценовом времени возникновения его гибридов на юге Тюменской обл. (термический оптимум голоцена).

ЛИТЕРАТУРА

Пейдж К.Н., Гуреева Н.И. Новый гибрид хвоща из Западной Сибири / К.Н. Пейдж, Н.И. Гуреева // Систематические заметки по материалам гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета, – 2009. – Вып. 101– С. 15–21.

Пейдж К.Н., Гуреева Н.И., Мочалов А.С. Новый для Сибири гибрид хвоща / К.Н. Пейдж, Н.И. Гуреева, А.С. Мочалов // Систематические заметки по материалам гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета, 2009. – Вып. 101. – С. 21–22.

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

SUMMARY

For the first time we collected hybrids of subgenus rank, visually similar to the parent species of the subgenus *Equisetum*, but they have a long-lasting anatomical characteristics of the parent species of the subgenus *Hippochaetaete*. Analyzed the occurrence of hybrids in the South of the Tyumen region.

УДК 581.9(571.15)

И.А. Хрусталева

I.A. Khrustaleva

ФЛОРА БОРОВ ДЕЛЬТ ЛОЖБИН ДРЕВНЕГО СТОКА

FLORA OF THE PINE FORESTS DELTAS ANCIENT RAVINES

Приведены сведения о флоре боров дельт ложбин древнего стока, которая насчитывает 648 видов высших сосудистых растений, относящихся к 301 роду и 75 семействам. Работа выполнена на основе материалов полевых исследований 1995–2009 гг.

Согласно природному районированию Алтайского края (Природное районирование ..., 1958), исследуемая территория относится к зоне сухой степи и выделена как область дельт ложбин древнего стока. «Южные» боры образуют несколько массивов – Срост, Большой и Малый Гатский, Северный, Коростелевский, Локтевский, Шульбинский. Между ними расположены степные пространства (Узкая, Коростелевская, Бельгагачская степи). Между Малым и Большим Гатскими борами находится Солено-Озерная степь со множеством горько-соленых озер и солонцово-солончаковыми комплексами. Между Сростенским и Гатскими борами так же лежит обширное пространство с комплексом озер Бычье – Золотое.

Для области дельт ложбин древнего стока характерна большая степень вертикальной расчленённости рельефа, достигающая на отдельных участках 20–30 м. Основу строения поверхности составляют бугристо-грядовые формы. Дюны имеют высоту 4–8 м (до 10 м) и отстоят друг от друга на 100–200 м. К пониженным участкам дельтовых образований древних ложбин стока приурочены многочисленные озерные котловины. В виде отдельных массивов в дельтовых зонах древних ложбин стока встречаются ячеистые и бугристые пески, а так же дюнные цепи (Земцов и др., 1988). Речная сеть отсутствует, гидрография представлена только озерами и плоскими западинами рельефа с весенними тальми водами. Озера различны по размеру и минерализации, отличаются малыми глубинами. По характеру притока и стока – бессточные (Белов, Лобова, 1935; Иванова, 1935). Климат района резко континентальный. Годовая сумма осадков в районе Гатских, Северного и Коростелевского боров составляет 310–320 мм. В районе Локтевского и Шульбинского боров наблюдается повышение количества осадков до 350 мм в год (Сляднев, Фельдман, 1958).

На древнеаллювиальных песках под сосновыми борами формируются дерново-подзолистые почвы. Материнскими породами для них служат тонко- и среднезернистые рыхлые пески. Грунтовые воды залегают на глубине 2–3 и 4 м. С поверхности у этих почв залегает небольшой мощности (3–10 см) слой слабо связанного бесструктурного песка. Ниже, до глубины 50–60 см, прослеживается подзолистый горизонт, так же песчаный (Почвы..., 1959). Растительность представлена лесными, луговыми, степными, галофитными и прибрежно-водными сообществами.

Флора боров дельт ложбин древнего стока изучалась в пределах локальных флор: оз. Угловое (Срост), Северка (Северный бор), Малиновое Озеро (Большой Гатский бор), Шадруха (Коростелевский бор), Канонерка (Шульбинский бор), Локоть (Локтевский бор). В пределах каждого бора было обследовано еще несколько участков, проведены маршрутные исследования. Полевые исследования проводились в 1995–2009 годах. Учтены и данные, приводившиеся П.Н. Крыловым в работе «Степи Западной части Томской губернии» (1916) для этой области.

Флора боров дельт ложбин древнего стока насчитывает 648 видов высших сосудистых растений, относящихся к 301 роду и 75 семействам. Сосудистые споровые (хвощи, плауны, папоротники) представлены 12 видами из 6 семейств и 7 родов. При этом наибольшее число видов имеет род *Equisetum* (6 видов). Только *Equisetum hyemale* – обычный вид в сухих борах. Таксономическое разнообразие голосеменных так же невелико – три вида из двух семейств и двух родов. *Pinus sylvestris* – основная лесообразующая порода, а *Ephedra distachya* встречается по опушкам и в степных сообществах.

Основа флоры – покрытосеменные растения (636 видов – 98,1 %). Это представители 69 семейств и 294 родов. Общее число видов однодольных – 149 (23,0 %), двудольных – 485 видов (74,8 %). Соотношение однодольных и двудольных – 1 : 3,3. На одно семейство, в среднем, во флоре приходится 8,6 вида. Наиболее крупные семейства и роды представлены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1

Крупнейшие семейства флоры боров дельт ложбин древнего стока

Семейство	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
Asteraceae	41	96	14,8
Poaceae	28	65	10,0
Fabaceae	14	41	6,3
Chenopodiaceae	14	41	6,3
Rosaceae	14	36	5,6
Cyperaceae	8	32	4,9
Brassicaceae	18	32	4,9
Caryophyllaceae	13	26	4,0
Ranunculaceae	12	25	3,9
Scrophulariaceae	8	20	3,1
Polygonaceae	6	18	2,8
Lamiaceae	12	17	2,6
Boraginaceae	8	16	2,5

Таблица 2

Ведущие роды флоры боров дельт ложбин древнего стока

Род	Число видов	% от общего числа видов
<i>Carex</i>	22	3,4
<i>Artemisia</i>	15	2,3
<i>Potentilla</i>	15	2,3
<i>Astragalus</i>	11	1,7
<i>Rumex</i>	10	1,5
<i>Salix</i>	10	1,5
<i>Juncus</i>	10	1,5
<i>Veronica</i>	9	1,4
<i>Ranunculus</i>	8	1,2
<i>Chenopodium</i>	8	1,2
<i>Allium</i>	8	1,2
<i>Poa</i>	8	1,2

Наиболее крупные семейства во флоре боров ложбин древнего стока – Asteraceae и Poaceae, что свойственно в целом для бореальных флор. Положение семейства Fabaceae на 3 месте характеризует флору как степную (Карамышева, Рачковская, 1973). Разнообразие засоленных местообитаний обуславливает значительную роль семейства маревых. В число ведущих входят такие семейства как Rosaceae, обилие видов которого достигается за счет рода *Potentilla* (15 видов), представленного степными (ксерофитными), а также луговыми и лесными (мезофитными) видами. На седьмом месте находится семейство Brassicaceae, представленное так же, в основном, аридными родами и видами. Видовое богатство осоковых и лютиковых связано с развитием специфических местообитаний с достаточным и избыточным увлажнением при общей сухости климата. На заболоченных участках, по берегам озер осоковые и лютиковые выступают в качестве доминантов и эдификаторов.

Число одновидовых семейств – 27 (37,3 % от общего числа семейств). Это – Butomaceae, Hydrocharitaceae, Alismataceae, Lentibulariaceae, Polemoniaceae, Menyanthaceae, Asclepiadaceae, Cuscutaceae, Viburnaceae, Dipsacaceae, Valerianaceae, Elaeagnaceae, Polygalaceae, Santalaceae, Lythraceae, Parnassiaceae, Urticaceae, Violaceae, Hypericaceae, Paeoniaceae, Molluginaceae, Hypolepidaceae, Thelypteridaceae, Athyriaceae, Dryopteridaceae, Pinaceae, Ephedraceae.

Во флоре боров дельт ложбин древнего стока среднее число видов в одном роде – 2,2. В десяти крупнейших родах содержится 118 видов (18,0 %). Наиболее многовидовым является род *Carex* (22 вида), один

из самых крупных и распространенных родов Голарктики. Осоки встречаются почти повсеместно, принимая большое участие в формировании растительного покрова, в особенности сырых и болотных биотопов. В нашей флоре род *Carex* представлен преимущественно пойменно-болотными и степными видами. Род *Artemisia* занимает по числу видов второе место (15 вида). В число наиболее крупных входит род *Potentilla*, представленный как степными, так и мезофитными лесными и луговыми видами.

Род *Astragalus* – один из наиболее многовидовых во флоре, занимающий обычно в других флорах Центральной Азии лидирующее положение (Карамышева, Рачковская, 1973). Его высокий ранг свидетельствует о тесной связи с флорами степей и полупустынь Казахстана и Турана. В число наиболее крупных входят *Ranunculus*, *Juncus*, *Salix*, характеризующие ее как бореальную. Виды рода *Juncus* связаны, в основном, с влажными и переувлажненными местообитаниями, берегами водоемов, солонцеватыми и солончаковатыми лугами. Представители рода *Salix* – это, в основном, пойменные и маргинально-боровые виды, а рода *Ranunculus* – луговые и лесные. Одной из особенностей родового-видового спектра флоры является присутствие такого рода как *Chenopodium* в числе наиболее крупных, связанного как с засоленными, так и с нарушенными хозяйственной деятельностью местообитаниями.

При характеристике флоры любой территории наибольший интерес вызывают широко распространенные виды, определяющие ее облик, а так же оригинальные элементы. Преобладающий тип растительности на исследуемой территории – сосновые леса. Основная лесообразующая порода – *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* и *Populus tremula* образуют небольшие по площади массивы по опушкам боров. Для сосняков характерно практически полное отсутствие кустарникового яруса, разреженный травяной ярус. Ксерофильные виды играют наибольшую фитоценотическую роль в его составе. Мохово-лишайниковый ярус может иметь проективное покрытие до 80–90 % в старовозрастных сосняках, или отсутствует совсем. По флористическому составу боры дельт ложбин древнего стока заметно отличаются от северо-восточных боров (Бурлинского, Кулундинского, Касмалинского, Барнаульского). На всем протяжении в этих борах встречаются *Pulsatilla multifida*, *P. flavescens*, *Ranunculus polyanthemos*, *Dianthus versicolor*, *Elisanthe viscosa*, *Gypsophila altissima*, *G. paniculata*, *Herniaria polygama*, *Otitis borysthenica*, *O. wolgensis*, *Silene chlorantha*, *S. multiflora*, *Androsace maxima*, *Salix acutifolia*, *Alyssum obovatum*, *A. turkestanicum*, *Chamaerhodos erecta*, *Potentilla acaulis*, *P. humifusa*, *Rosa laxa*, *Oxytropis campanulata*, *Kitagawia baicalensis*, *Artemisia marschalliana*, *Hieracium filifolium*, *Scorzonera ensifolia*, *Allium nutans*, *Carex praecox*, *C. supina*, *Calamagrostis epigeios*, *Cleistogenes squarrosa*, *Festuca beckeri*, *Hierochloa repens*, *Koeleria glauca*, *Leymus racemosus*, *Stipa anomala*. Такие виды, как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, имеют единичные местонахождения и не играют заметной роли в растительном покрове.

Для южных боров характерны кустарниковые заросли по опушкам и по открытым травянистым ложбинам, образованные *Spiraea hypericifolia*, *S. crenata*, *Caragana frutex*, *Rosa laxa*. По опушкам Большого Гатского и Шульбинского боров в таких сообществах встречаются лианы *Clematis glauca*, *C. orientalis*.

Наибольшее количество оригинальных элементов флоры этих южных боров связано с песками, псаммофитными степями – *Pulsatilla turczaninowii*, *Mollugo cerviana*, *Arenaria viscida*, *Chenopodium acuminatum*, *Corispermum declinatum*, *C. hyssopifolium*, *C. orientale*, *C. sibiricum*, *Kochia laniflora*, *Syrenia montana*, *S. siliculosa*, *Euphorbia caesia*, *Astragalus altaicola*, *A. ammodytes*, *A. roseus*, *Oxytropis floribunda*, *Convolvulus lineatus*, *Dodartia orientalis*, *Linaria genistifolia*, *Veronica biloba*, *V. verna*, *Achillea micrantha*, *Chondrilla brevirostris*, *Ch. juncea*, *Ch. rouillieri*, *Jurinea albicaulis*, *Ju. cyanoides*, *Iris loczyi*, *Allium pallasii*, *Agropyron fragile*, *Eragrostis amurensis*, *E. minor*, *E. pilosa*, *Poa bulbosa*.

Географическое положение боров дельт ложбин древнего стока в степной зоне, наличие внутри боров участков степной растительности объясняет присутствие во флоре значительного числа степных видов. Свойственны только этим южным борам *Dianthus leptopetalus*, *Dianthus ramosissimus*, *Ferula soongarica*, *Gagea fedtschenkoana*, *Gagea bulbifera*, *Tulipa patens*, *Allium tulipifolium*. Все эти виды распространены по опушкам и не проникают глубоко в лес.

По плоским глинистым днищам ложбин древнего стока встречаются на значительном протяжении комплексы лугово-солонцевой и солончаковой растительности (урочище Солено-Озерная степь, системы засоленных ложбин в Гатских борах) со специфическими видами-галофитами. По берегам горько-соленых озер в понижениях рельефа встречаются болотно-солончаковые луга, которые развиваются в чрезвычайно сложных и своеобразных условиях. В травостое преобладают *Hordeum brevisibulatum*, *Elytrigia repens*, *Carex diluta*, встречается галофитное разнотравье – *Plantago cornutii*, *Saussurea amara*, *Glaux maritima*, *Triglochim maritima*, *Tripolium vulgare* и др. Растительность солончаков представлена в основном зарослями сочных од-

нолетних солянок (*Salicornia europaea*, *Suaeda corniculata*, *S. prostrata*, *Salsola soda*). Встречаются и полусуккулентные виды – *Limonium gmelinii*, *Lepidium perfoliatum*, *Saussurea amara*, *S. salsa*, *Atriplex pedunculata*, *Plantago maritima* и др. На солончаках по кромке горько-соленых озер распространены растительные сообщества, образованные гиперксерофильными и галоксерофильными полукустарничками, принадлежащие к пустынному типу растительности, где доминирует *Atriplex verrucifera*.

Во флоре «южных» боров можно выделить виды, встречающиеся на засоленных местообитаниях и не встречающиеся в других борах (*Lotus strictus*, *Ononis arvensis*, *Sphaerophysa salsula*, *Galium amblyophyllum*, *Artemisia schrenkiana*, *Ligularia thyrsoides*, *Allium hymenorhizum*, *Baeothryon pumilum*, *Bolboschoenus popovii*, *Juncellus pannonicus*, *Crypsis aculeata*, *C. schoenoides*, *Eremopyrum triticeum*, *Festuca arundinacea*).

Болотные массивы встречаются спорадически и небольшими участками по берегам слабосоленых озер. В основном представлены тростниковые болота (займища). В большинстве случаев их образует *Phragmites australis*, встречаются в подобных местообитаниях *Typha latifolia*, *T. angustifolia*. Один из исследованных болотных участков расположен в окрест. с. Шадруха в Коростелевском бору. Древесный ярус образует *Betula pendula*, травянистый – осоки с участием *Thelypteris palustris*. На осоковых кочках с большим обилием встречаются орхидеи – *Cypripedium macranthon*, *Epipactis helleborine*, *Orchis militaris*, отмечался (Крылов, 1916) *Herminium monorchis*.

Область дельт ложбин древнего стока – это область распространения аллювиальных песков, на которых сформировались сосновые леса. Отличается сложным рельефом, динамичным гидрологическим режимом, мозаичностью почвенного и растительного покрова. Флора этой территории богата и разнообразна по составу элементов, обладает специфическими чертами. Наибольшее количество оригинальных элементов флоры этих южных боров связано с песками, псаммофитными степями.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В.Д., Базилевич Н.И., Занин Г.В., Иванина Л.И., Карманов И.И., Кравцова В.И., Розанов А.Н. Природные районы Алтайского края (без Горно-Алтайской АО) // Природное районирование Алтайского края. -

УДК 581.9(571.15)

И.А. Хрусталева, Т.О. Стрельникова, О.А. Куприянов

I.A. Khrustaleva, T.O. Strelnikova, O.A. Kuprijanov

НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ В АЛТАЙСКОМ КРАЕ

FINDS OF RARE SPECIES IN THE ALTAI REGION

В статье приведены данные о новых местонахождениях редких растений, включенных в Красную книгу Алтайского края: *Stipa pennata* L., *Stipa lessingii* Trin. et Rupr., *Stipa zalesskii* Wilensky, *Fritillaria meleagroides* Patrin. ex Schult. et Schult., *Astragalus roseus* Ledeb., *Limonium suffruticosum* (L.) Kuntze. Образцы хранятся в Гербарии Кузбасского ботанического сада (КУЗ).

В ходе ботанических исследований, посвященных изучению редких растений юга Сибири, на территории Алтайского края выявлены новые местонахождения некоторых редких видов растений. Эти сведения дополняют информацию о распространении «краснокнижных» видов в равнинной левобережной части Алтайского края (Красная книга..., 2006; Силантьева и др., 2013).

***Stipa pennata* L.**

Благовещенский р-он, между с. Степное Озеро и оз. Плотавка, луговые степи. 52,76311° с. ш., 80,9618° в. д., Н = 68 м над ур. м. 23 VI 2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

Волчихинский р-он, балочная система между сс. Новокормиха-Коминтерн, степи по склонам балки. 52,14836° с. ш., 80,16751° в. д., Н = 246 м над ур. м. 22 VI 2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

Мамонтовский р-он, между сс. Первомайское и Украина, луговая степь. 52°53'24,0» с. ш., 82°33'04,8» в. д., Н = 171 м над ур. м. 19 VI 2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

Ребрихинский р-он, 5 км С-В с. Ясная Поляна, верховья речки Куличихи, балка, степной склон. 53°15,969' с. ш., 82°18,651' в. д., Н = 165 м над ур. м. 15 VI 2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

Тюменцевский р-он, между Королёвским и Тюменцево, луговые степи. 53,23644° с. ш., 81,44786° в. д., Н = 122 м над ур. м. 24 VI 2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

***Stipa lessingii* Trin. et Rupr.**

Ребрихинский р-он, 5 км С-В с. Ясная Поляна, верховья речки Куличихи, балка, степной склон. 53°16' с. ш., 82°17' в. д., Н = 183 м над ур. м. 16 VI 2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

Волчихинский р-он, балочная система между сс. Новокормиха-Коминтерн, степи по склонам балки. 52,14836° с. ш., 80,16751° в. д., Н = 246 м над ур. м. 22 VI 2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

***Stipa zalesskii* Wilensky**

Волчихинский район, балочная система между сс. Новокормиха-Коминтерн, степи по склонам балки. 52,14836° с. ш., 80,16751° в. д., Н = 246 м над ур. м. 22 VI 2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

Мамонтовский р-он, между сс. Первомайское и Украина, луговая степь. 52°53'24,0» с. ш., 82°33'04,8» в. д., Н = 171 м над ур. м. 19 VI 2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

***Fritillaria meleagroides* Patrin. ex Schult. et Schult.**

Ребрихинский р-он, окр. с. Подстепное, солонцеватый луг. 52° 56' 14,5» с.ш., 82° 01' 44,2» в.д., Н = 189 м над ур. м. 18.VI.2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

***Astragalus roseus* Ledeb.**

Родинский район, долина Кучука в окр. с. Новотроицкое – Ниж. Кучук, степи. 52,67338° с. ш., 80,09805° в. д., Н = 88 м над у.м. 23.VI.2013. Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.

***Limonium suffruticosum* (L.) Kuntze**

Бурлинский р-он, 6 км сев. с. Бурла, окр. оз. Джульсульты, солончак по берегу. 53,37615° с. ш., 78,25513° в. д., Н = 69 м над ур. м. 21 IX 2009. И.А. Хрусталева.

ЛИТЕРАТУРА

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

Силантьева М.М., Гребенникова А.Ю., Кирина А.О., Косачев П.А., Елесова Н.В., Овчарова Н.В., Гребенникова А.Е. Новые сведения о распространении редких и исчезающих видов растений, включенных в «Красные книги» федерального и регионального уровня на территории Алтайского края // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы XII международной научно-практической конференции (Барнаул, 27–31 октября 2013 г.). – Барнаул, 2013. – С. 175–182.

SUMMARY

The article presents data on new localities of rare plants included in the Red Data Book of the Altai region: *Stipa pennata* L., *Stipa lessingii* Trin. et Rupr., *Stipa zaleskii* Wilensky, *Fritillaria meleagroides* Patrin. ex Schult. et Schult., *Astragalus roseus* Ledeb., *Limonium suffruticosum* (L.) Kuntze. Herbarium specimens are stored in the Herbarium of the Kuzbass Botanical garden (KUZ).

УДК 581.93(571.1)

С.А. Шереметова

S.A. Sheremetova

ОСОБЕННОСТИ ПОЯСНО-ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ФЛОРЫ БАСЕЙНА РЕКИ ТОМИ

FEATURES OF BELT-ZONAL STRUCTURE OF FLORA OF TOM' RIVER BASIN

В статье представлены данные о поясно-зональной структуре флоры бассейна р. Томи, основанные на базе исследования 22 модельных бассейнов. Гетерогенность изученной флоры обусловлена влиянием различных факторов, сложившихся в условиях довольно большого разнообразия ландшафтов, где выражена и зональная и вертикальная поясность.

Флористические исследования флоры высших сосудистых растений бассейна р. Томи проводились на базе 22 модельных бассейнов (притоков р. Томи) V и IV порядков: Кабырза, Мундыбаш, Теш, Верхняя и Нижняя Терси, Казыр, Уса, Ускаг, Бунгарап, Черновой Нарык, Тайдон, Уньга, Аба, Промышленная, Лебяжья, Стрелина, Сосновка, Тугояковка, Порос, Самуська, Басандайка, Кисловка. В результате исследований установлено, что флора сосудистых растений бассейна р. Томи насчитывает 1560 видов, в том числе 238 адвентивных растений (Шереметова, 2011).

Географическое положение бассейна р. Томи на стыке Алтае-Саянской горной области и юго-восточной части Западно-Сибирской равнины обуславливает наличие как равнинных, так и горных элементов в составе флоры. Для флоры бассейна Томи выделены соответствующие поясно-зональные комплексы (горный, равнинный и азональный), включающие группы (элементы), которые отражают распространение видов в системе широтных зон растительного покрова: лесная, лесостепная и степная; и их высотные аналоги: аркто-альпийская, альпийская, монтанная, горно-лесная и горно-степная, а также азональная (плюризонная) группы (табл. 1).

При выделении высотных (поясных) и зональных групп учитывались соответствующие работы современных исследователей, описавших флористические комплексы разных высотных поясов (Юрцев, 1968), эколого-географические группы на основе поясно-зонального или высотного распределения видов (Пешкова, 1972; Красноборов, 1976; Ханминчун, 1980; Малышев, Пешкова, 1984; Ревушкин, 1988; Антипова, 2008; Дулепова, 2014 и др.). Латинские названия родов и видов приведены по 14 (дополнительному) тому «Флоры Сибири» (Лукманова, Доронькин, 2003) и по «Конспекту флоры Сибири» (2005).

В целом для исследуемой флоры преобладающими являются равнинный (около 42 % видов от общего числа видов) и азональный (около 38 %) комплексы. В составе равнинного, наиболее представительным является лесной элемент, включающий 22 % видов флоры, а за вычетом азонального комплекса составляющий 36 %. Азональный комплекс представлен в основном луговыми, болотными, прибрежно-водными и синантропными видами с небольшим участием петрофитной группы.

Зональное положение бассейна р. Томи определяет довольно высокое участие (20 %, без учета азональных – 32 %) в составе флоры в целом и флорах модельных бассейнов видов, свойственных сообществам лесостепной зоны (*Anemone sylvestris*, *Asparagus officinalis*, *Bromopsis sibirica*, *Campanula glomerata*, *Carex caryophylla*, *Centaurea scabiosa*, *Fragaria viridis*, *Hypericum perforatum*, *Inula salicina*, *Phlomis tuberosa*, *Polygonatum odoratum*, *Pulsatilla flavescens*, *Vicia amoena*) и степной зон (*Adonis vernalis*, *Agropyron cristatum*, *Alyssum desertorum*, *Veronica incana*, *Viola dissecta*, *Thalictrum petaloideum*, *Scorzonera austriaca*, представители р. *Stipa*).

Собственно высокогорные виды, включающие аркто-альпийский, альпийский и монтанный элементы, занимают в составе флоры бассейна р. Томи 14 % (23 % без учета азональных). Горно-степной (*Allium clathratum*, *Astragalus alopecurus*, *Astragalus ceratoides*, *Dracocephalum peregrinum*, *Bupleurum bicaule*, *Erysimum altaicum*, *Eritrichium pectinatum*, *Onosma gmelinii*, *Leibnitzia anandri*, *Ziziphora clinopodioides*, представители р. *Thymus*) и горно-лесной (*Aconitum baicalense*, *Adenophora lamarckii*, *Cystopteris altajensis*, *Chrysosplenium sibiricum*, *Geranium laetum*, *Saussurea latifolia*, *Ranunculus krylovii*, *Polypodium vulgare*, *P. sibiricum*) элементы представлены небольшим количеством видов (2–3 % от общего состава, 4–5 % без учета азонального комплекса).

Таблица 1

Соотношение поясно-зональных групп во флоре бассейна р. Томи и модельных бассейнов

Комплексы	Группы	Кабрза	Мундыбаш	Теш	Казыр	Уса	В. Терсь	Н Терсь	Тайдон	Нарык	Бунгарап	Промышленная	Аба	Ускат	Уньга	Стрелина	Лебяжья	Сосновка	Тугояковка	Самуьска	Басандайка	Кисловка	Порос	Томь
Горный	аркто-альпийская	26	18	–	31	38	35	25	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	48
	альпийская	36	21	–	55	60	50	34	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	84
	монтанная	29	27	21	24	33	27	26	6	5	3	3	3	3	3	2	2	3	3	3	4	3	3	57
	горно-лесная	40	33	28	23	34	32	32	17	11	15	10	8	10	12	10	8	11	11	8	13	9	10	42
	горно-степная	22	24	11	10	12	11	12	–	–	1	1	7	8	16	6	–	–	–	–	–	2	–	–
	ИТОГО	153	123	60	143	177	155	129	25	17	19	20	19	29	21	12	10	14	14	11	19	12	13	272
Равнинный	лесная	183	182	180	165	181	188	184	165	148	161	146	131	135	152	147	144	160	167	176	198	187	182	296
	лесостепная	53	51	48	32	36	43	48	60	59	51	63	73	83	82	69	75	55	56	48	75	54	46	159
	степная	–	–	–	–	–	–	–	–	5	10	48	71	95	65	22	28	19	14	8	36	18	9	99
	ИТОГО	236	233	228	197	217	231	232	225	212	222	257	275	313	299	238	247	234	237	232	309	259	237	554
Азональный	азональная (плуризональная)	226	260	226	206	236	262	215	229	226	210	222	221	232	254	222	229	216	231	244	251	258	285	496

Следует отметить, с одной стороны, гетерогенность флоры бассейна реки Томи, сложившуюся под влиянием различных флористических комплексов, с другой стороны, удивительную сбалансированность в общем составе флоры элементов лесной (36 %), горной (33 %), степной и лесостепной (31 %) поясно-зональных групп.

Из 257 видов, представленных во флорах всех модельных бассейнов, и составляющих так называемое «ядро флоры», большинство (более 50 %) связаны с лесными сообществами (*Aconitum septentrionale*, *Aconitum volubile*, *Adenophora lilifolia*, *Anemonoides altaica*, *A. caerulea*, *Adonis sibirica*, *Adoxa moschatellina*, *Anthriscus sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Daphne mezereum*, *Equisetum sylvaticum*, *Paris quadrifolia*, *Pulmonaria mollis*, *Thalictrum minus*, *Viola uniflora*, *Viburnum opulus*).

Азональный элемент объединяет около 36 % видов от состава флоры. Большая часть группы представлена представителями прибрежно-водных и луговых сообществ (*Agrostis tenuis*, *Alisma plantago-aquatica*, *Acetosella vulgaris*, *Achillea asiatica*, *Alopecurus aequalis*, *Alopecurus pratensis*, *Caltha palustris*, *Calystegia sepium*), незначительная часть (около 8 %) относится к синантропным видам (*Berteroa incana*, *Barbarea stricta*, *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*).

Соотношение поясно-зональных комплексов показывает, что во флорах модельных бассейнов в основном сохраняются пропорции, свойственные флоре бассейна в целом. В связи с широким распространением лугово-болотных сообществ, в особенности с продвижением к северной части бассейна, и высокой степенью антропогенной трансформации котловинной части, плюризональные виды занимают от 37 % от общего состава во флорах горных бассейнов (Уса) до 50–53 % во флорах равнинных бассейнов (Нарык, Самуська, Порос).

Анализ поясно-зональной структуры модельных бассейнов без учета азонального комплекса показывает, что их флора, как и флора бассейна р. Томи в целом, имеет «лесной» характер, т. к. лесные виды являются преобладающей группой для флор всех модельных бассейнов. Второе место во всех исследуемых флорах занимает группа лесостепных видов, что обусловлено тем, что для исследуемой территории «климатически зональной является лесостепь» (Куминова, 1949, с. 29).

Элементы горного комплекса не занимают лидирующего положения, в большей степени они представлены во флорах бассейнов горных рек (Мундыбаш, Кабырза, Верхняя и Нижняя Терси, Уса, Казыр) – от 20 до 28 %. В остальных флорах их участие не превышает 5 %. Высокогорные виды более многочисленны во флорах бассейнов рек Кузнецкого Алатау, где наиболее развиты высокогорные ландшафты, поэтому многие арктальпийские и альпийские виды отмечены только в этих районах (*Astragalus saralensis*, *Dasystephana algida*, *Dasiphora fruticosa*, *Carex lachenalii*, *Chamaenerion latifolium*, *Dichodon cerastoides*, *Hierochloe alpina*, *Rhodiola rosea*, *Oxytropis alpina*, *Sanguisorba alpina*, *Salix turczaninowii*, *Cortusa altaica*, *Oxyria digyna*, *Lloydia serotina*, *Claytonia joanneana*, *Saussurea alpina*). В Горной Шории виды, свойственные горно-тундровым и альпийско-луговым сообществам, находят подходящие условия только на отдельных горных вершинах: Патын, Культайга, Муштаг, Зеленая (*Aquilegia glandulosa*, *Doronicum altaicum*, *Gastrolychnis tristis*, *Hedysarum consanguineum*, *Pedicularis compacta*, *Sibbaldia procumbens*), довольно представительна группа альпийских видов (*Aquilegia sibirica*, *Bergenia crassifolia*, *Pilosella dublitzkii*, *Parietaria micrantha*, *Hieracium chamar-dabanense*, *Juniperus sabina*). Только в Горной Шории отмечены такие виды, как *Dracocephalum krylovii*, *Rhododendron aureum*, *Woodsia calcarea*, *Asplenium septentrionale*.

Полученные данные по соотношению поясно-зональных и хорологических элементов позволяют рассмотреть вопросы об истоках формирования флоры бассейна и отметить роль географических элементов в сложении отдельных поясно-зональных групп (табл. 2). Альпийские виды значительно (соотношение 1 : 1,75) превышают численность аркто-альпийских, что, по-видимому, объясняется большим влиянием центров видообразования, расположенных в Центральной Азии и Южной Сибири. Это подтверждается высоким присутствием эндемичных и субэндемичных хорологических (сибирско-центральноазиатских) элементов в составе группы альпийских видов (табл. 2), в сумме составляющих около 74 %. Сходная закономерность наблюдается и в остальных монтаных группах (монтанной, горно-лесной и горно-степной). Влияние на формирование флоры бассейна р. Томи регионов Северной Азии, откуда проникали на юг Сибири гипарктические растения, особенно заметно по составу аркто-альпийской группы, которая включает только голарктические и палеарктические виды. В составе комплекса равнинных поясно-зональных групп (лесной, степной, лесостепной) большее участие принимают палеарктические и европейско-азиатские виды, а лесная группа отличается ещё и высоким содержанием голарктических видов. Хорологические группы, выходящие за пределы Азии: голарктическая, палеарктическая, плурегиональная и европейско-азиатская, явля-

Таблица 2

Соотношение видов в составе поясно-зональных и хорологических групп (элементов) флоры бассейна р. Томи

Поясно-зональные		Хорологические группы									
Комплексы	Группы	плюрегиональная	голарктическая	североазиатско-североамериканская	палеарктическая	европейско-азиатская	сибирско-восточноазиатская	сибирско-центральноазиатская	южно-сибирская	эндемичная и субэндемичная	N(y)
альпийская	0	0	2	20	0	0	41	0	21	84	
монтанная	1	9	4	7	4	5	13	2	12	57	
горно-лесная	1	6	0	4	4	4	8	7	8	42	
горно-степная	0	0	2	6	5	2	14	5	7	41	
Равнинный	лесная	4	87	9	94	66	14	12	10	0	296
	степная	0	0	0	54	28	0	17	0	0	99
	лесостепная	1	13	0	90	25	2	19	9	0	159
Азональный	плюризонная	62	174	4	138	60	25	23	7	3	496
N(x)		69	313	29	429	192	52	147	40	51	1322

ются основными источниками формирования комплекса азональных видов флоры бассейна р. Томи.

Таким образом, проведённый анализ показывает гетерогенность структуры флоры бассейна р. Томи, оформившейся благодаря влиянию различных флороценологических комплексов, сложившихся в условиях довольно большого разнообразия ландшафтов, где выражена и зональная и вертикальная поясность. Наибольшее значение в составе флоры на современном этапе имеет равнинный лесной комплекс (22 % от состава флоры), но определенный вклад во флористическое разнообразие вносят группы высотного комплекса, в особенности аркто-альпийская, альпийская и монтанная (в совокупности 14 %), также довольно ощутим вклад климатически обусловленной лесостепной группы (12 %).

ЛИТЕРАТУРА

- Антипова Е.М.* Флора северных лесостепей Средней Сибири: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Томск, 2008. – 35 с.
- Дуленова Н. А.* Флора и растительность развееваемых песков Забайкалья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2014. – 17 с.
- Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Сост. Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова, К.С. Байков и др. – Новосибирск: Наука, 2005. – 362 с.
- Красноборов И.М.* Высокогорная флора Западного Саяна. – Новосибирск: Наука, 1976. – 380 с.
- Куминова А.В.* Растительность Кемеровской области. – Новосибирск, 1949. – 167 с.
- Малышев Л.И.* Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. – Новосибирск: Наука, 1976. – С. 163–186.

Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука, 1984. – 265 с.

Лукманова Л.З., Доронькин В.М. Алфавитные указатели названий растений // Флора Сибири. Т. 14: Дополнения и исправления. Алфавитные указатели. – Новосибирск: Наука, 2003. – С. 111–186.

Пешкова Г.А. Степная флора Байкальской Сибири. – М.: Наука, 1972. – 207 с.

Ревушкин А.С. Высокогорная флора Алтая. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1988. – 320 с.

Ханминчун В.М. Флора Восточного Тану-Ола (Южная Тува). – Новосибирск: Наука, 1980. – 122 с.

Шереметова С.А. Список сосудистых растений бассейна реки Томи // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: сб. научн. тр. – Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2011. – Вып. 17. – С. 43–95.

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

SUMMARY

The article presents data about belt-zonal structure of flora of the Tom' river Basin. These data are based on 22 model basins. Various origin of the investigated flora is conditioned by influence of different factors in wide diversity of landscapes, where belt zonation is expressed.

УДК 581.93(517.3)

Улзийхутаг Энхмаа

Ulziikhutag Enkhmaa

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФЛОРЫ ХРЕБТА БОГДХАН МОНГОЛИИ

TAXONOMIC STRUCTURE OF THE FLORA OF BOGDKHAN MOUNTAIN IN MONGOLIA

Введение

Северная Монголия представляет собой наиболее континентальный участок переходной полосы между лесной и степной областями Евразии. Область хвойных лесов умеренной и холодной Евразии граничит здесь с Даурской флористической провинцией степной и пустынной области Центральной Азии (Кнапп, Хильбиг, 1972). Природные условия Северной Монголии рациональнее всего описывать по крупным регионам: Хангай, Хэнтэй, Прихубсугулье и Эрэндаба (юго-западная Даурия) (Ганболд, 2010).

Хр. Богдхан расположен в Центральном аймаке Монголии. Он прилегает к южной окраине столицы Улан-Батора и находится в пределах следующих географических координат: 47°04'–47°55' с. ш. 106°49'–117°11' в. д. По физико-географическому районированию Монголии горный массив хр. Богдхан является юго-западным отрогом Хэнтэйского нагорья с высотными отметками от 1350 до 2268 м над ур. м. Он расположен на самой южной границе хвойных лесов Евразии. Отделяясь от основного хребта р. Тулой и выдаваясь на юг в степную зону, заповедник окружен горно-степным поясом.

Для территории заповедника площадью 40,8 тыс. га характерно довольно большое число зарегистрированных видов растений, что объясняется разнообразием ландшафтов и положением хр. Богдхан на границе Хэнтэйского горно-таежного (Южно-Сибирского) и Монголо-Даурского горно-лесостепного (Монголо-Дауро-Манжурского) ботанико-географических регионов (Грубов, 1982; Лавренко, 1947; Улзийхутаг, 1989). Это обуславливает богатство и оригинальность как флоры, так и растительности хребта. 22 тыс. га площади заповедника занимают леса, основной лесообразующей породой которых является сибирская лиственница (*Larix sibirica* Ledeb.). В юго-западной части хребта преобладают еловые и лиственнично-еловые леса (Манзушир), в западной и восточной частях произрастают смешанные леса из ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), лиственницы сибирской и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (Нухт, Шажинхурх). У верхней границы лесного пояса и на склонах гор северной экспозиции произрастают в основном кедрово-лиственничные леса. Полукруглые и плоские вершины с высотными отметками от 2050 до 2268 м над ур. м. (Цэцээ гүн, Түшээ гүн, Нарст, Баруунширээт, Зуунширээт) хребта заняты скальными и каменистыми осыпями, лишенными растительности.

Материалы и методы исследований

Маршрутами автора в 1988–2000 гг. были охвачены почти все ущелья охраняемой территории заповедника (Цэцээ гун, Тушээ гун, Ар Асгат, Нарст, Баруунширээт, Зуунширээт и др.) Исследования, в основном, проведены на профилях полустационарным методом. В ряде случаев, исходя из особенностей произрастания отдельных растений и периодов их вегетации, также были заложены временные учетные площадки.

За период полустационарных исследований выполнено 340 геоботанических описаний растительности и собрано 3500 листов гербария по методике А.К. Скворцова (1977) и Д.В. Гельтмана (1995). Кроме литературных источников (Ганболд и др., 1993; Грубов, 1955; Губанов, 1966; Жамсран и др., 1972; Камелин и др., 1992; Флора ..., 1934–1964; Флора ..., 1979; Ханминчун, 1980; Энхмаа, 1995; Enkhmaa, 1995а, б), автор ознакомилась с гербариями Академии наук Монголии (UBA) и Ботанического института им. В. Л. Комарова в Санкт-Петербурге (LE).

Целью исследования явилось изучение структуры флоры заповедника хр. Богдхан Монголии.

Результаты и их обсуждение

В результате проведенных исследований на хр. Богдхан выявлено 75 семейств, 295 родов, 746 видов сосудистых растений (табл. 1, 5). Видовой состав флоры хр. Богдхан составляет 1/4, или около 25 %, флоры Монголии, 64 % – флоры таёжного района Хэнтэйского нагорья, 61,7 % – лесостепного района Монголь-

ско-Даурского нагорья. Хр. Богдхан находится в специфических физико-географических условиях. Здесь можно встретить множество растений, приспособленных к различным экологическим условиям.

Таблица 1

Таксономическая характеристика различных регионов Монголии

Систематическая единица	Заповедник хр. Богдхан	Хэнтэйский регион (Губанов, 1996)	Монгольско-Даурский регион (Губанов, 1996)	Монголия (Губанов, 1996)
Семейство	75	101	107	128
Род	296	399	425	662
Вид	746	995	1149	2823

В состав флоры заповедника хр. Богдхан входят 24 вида хвощей, папоротников и голосеменных, относящихся к 16 родам и 11 семействам. Здесь произрастает 722 вида покрытосеменных растений, относящихся к 279 родам и 64 семействам (96,8 % общего состава флоры) (табл. 2).

Таблица 2

Таксономический состав флоры горного массива хр. Богдхан

№ п/п	Таксономические группы (отдел, класс)	Таксономический состав		
		Семейство / % от состава флоры	Род / % от состава флоры	Вид / % от состава флоры
I.	Equisetophyta Equisetopsida	1/1,33	1/0,34	5/0,668
II.	Pteridophyta Pteridopsida	7/9,33	10/3,39	10/1,337
III.	Pinophyta			
	Confiropsida	2/2,67	4/1,34	70,936
IV.	Chlamydospermatopsida	1/1,33	1/0,34	2/0,267
	Magnoliophyta			
	Liliopsida	11/14,67	50/16,95	168/22,46
	Magnoliopsida	53/70,67	229/77,63	554/74,331
Всего:		75/100	295/100	746/100

Крупнейшие 20 семейств формируют 80,2 % (598 видов) флористического богатства (табл. 3). Общее количество семейств с числом видов более 10 равно 19. Эти семейства включают 589 видов. Флора содержит 21 одновидовое семейство. 2–5-видовых семейств – 30; 5–10-видовых – 6, 11–15-видовых – 4, 16–20-видовых – 4, 21–25-видовых – 3, 26–30-видовых – 1, 31–50-видовых – 2, 51–70-видовых – 2, 71–91-видовых – 2 семейства. Ниже 20-видовых семейств – 65, соответствующих 86,6 %, а больше 23–91-видовые семейства имеют 10 (табл. 5).

Таблица 3

Крупнейшие семейства флоры горного массива Богдхан

№ п/п	Семейство	Число родов	% от состава флоры	Число видов	% от состава флоры	Ранг
1	Compositae	37	12,2	91	12,4	I
2	Roaceae	25	8,5	72	9,7	II
3	Rosaceae	21	7,1	53	7,1	III- IV
4	Leguminosae	10	3,4	53	7,1	III- IV
5	Cyperaceae	5	1,7	48	6,5	V

6	Ranunculaceae	16	5,4	46	6,2	VI
7	Caryophyllaceae	16	5,4	26	3,5	VII
8	Cruciferae	15	5,1	25	3,4	VIII
9	Scrophulariaceae	8	2,7	25	3,3	VIII
10	Apiaceae	17	5,8	23	3,1	VIII
11	Salicaceae	2	0,7	17	2,3	IX
12	Labiatae	11	3,7	17	2,3	IX
13	Alliaceae	1	0,3	16	2,1	X
14	Polygonaceae	4	1,4	16	2,1	X
15	Gentianaceae	4	1,4	14	1,9	XI
16	Primulaceae	4	1,4	13	1,7	XII
17	Boraginaceae	6	2,0	12	1,6	XIII
18	Juncaginaceae	2	0,7	11	1,5	XIV
19	Chenopodiaceae	4	1,4	11	1,5	XIV
20	Orchidaceae	9	3,1	9	1,2	XV
ВСЕГО:		217	73,2	598	80,2	

Из таблицы 3 видно, что 598 видов растений, относящихся к 217 родам, входят в состав 20 наиболее крупных семейств. Это составляет 80,2 % всего видового состава флоры заповедника хр. Богдхан и 73,2 % от общего числа родов. Первые пять мест занимают следующие семейства: Compositae (12,4 %), Gramineae (~9,4 %), Rosaceae (7,2 %), Leguminosae (7,1 %), Cyperaceae (6,4 %), т. е. 42,3 % всего видового состава флоры горного массива Богдхан.

Мы сравнивали состав крупнейших семейств и родов флоры хр. Богдхан и представителей соответствующих 2-х регионов. И в основных чертах он совпадает.

Семейства Compositae и Poaceae занимают первые 2 места во всех представленных регионах, т. е. в

Таблица 4

Количественные соотношения крупнейших семейств флоры горного массива хр. Богдхан и представителей Хэнтэйского горно-таежного (Южно-Сибирского) и Монголо-Даурского горно-лесостепного (Монголо-Дауро-Манжурского) ботанико-географических регионов

№	Семейство	Хэнтэйский горно-таежный регион									
		Хр. Богдхан				г. Хандгайт			г. Улгий шатан		
		Число родов	% от состава флоры	Число видов	% от состава флоры	Число видов	% от состава флоры	№ занимаемого места	Число видов	% от состава флоры	№ занимаемого места
1	Compositae	37	12,5	91	12,4	77	14,2	I	69	14,8	I
2	Poaceae	25	8,4	72	9,7	51	9,4	II	43	9,3	II
3	Leguminosae	10	3,4	53	7,1	34	6,3	V	34	7,3	IV
4	Rosaceae	20	6,7	53	7,1	46	8,5	III	37	8	III
5	Cyperaceae	5	1,7	48	6,5	27	5	VI	27	5,8	VI
6	Ranunculaceae	16	5,4	46	6,2	41	7,6	IV	32	6,9	V
7	Caryophyllaceae	10	3,4	26	3,5	19	3,5	VII	15	3,3	VIII
8	Cruciferae	15	5,1	25	3,4	19	3,5	VII	20	4,3	VII
9	Scrophulariaceae	8	2,7	25	3,4						
10	Apiaceae	17	5,7	23	3,1	12	2,2		13	2,8	IX
11	Lamiaceae					14	2,6	VIII	14	3,0	X
12	Polygonaceae										
13	Chenopodiaceae										
ВСЕГО:		163	55	462	62,3	340	62,8		304	65,4	

№	Семейство	Монголо-Даурский горно-лесостепной регион					
		Хр. Эрэндаваа нуруу			Шаамар		
		Число видов	% от состава флоры	№ занимаемого места	Число видов	% от состава флоры	№ занимаемого места
1	Compositae	98	13	I	84	14	I
2	Рoaceae	84	11	II	66	11	II
3	Leguminosae	62	8	III	42	7	III
4	Rosaceae	54	7	IV	40	6,6	IV
5	Сyperaceae	33	4,3	VI	31	5,1	VI
6	Ranunculaceae	40	5,2	V	33	5,5	V
7	Caryophyllaceae	21	2,7	X			
8	Cruciferae	26	3,4	VII	18	3	VII
9	Scrophulariaceae	24	3,1	VIII	19	3,1	VIII
10	Apiaceae	22	2,8	IX	17	2,8	IX
11	Lamiaceae						
12	Polygonaceae				18	3	VIII
13	Chenopodiaceae						
	ВСЕГО:	464	60		368	61	

горах соответствующих 2-х регионов. Fabaceae и Rosaceae занимают 3–4 место на территории хр. Богдхан. Семейство Fabaceae имеет одинаковое положение в Богдхан, Эрэн даваа и Шаамар, которые относятся к Монголо-Даурском лесо-степном регионам, но г. Хандгайте и г. Улгий занимают 5-е и 4-е место. Сурерасеae имеет везде 6-е место, а хр. Богдхан – 5-е место (табл. 4).

Таблица 5

Семейственно-родово-видовой состав флоры хр. Богдхан

№ п/п	Семейство	Число родов/ % от состава флоры	Число видов/ % от состава флоры
1	I. Equisetophyta		
	1.1. Equisetopsida		
	Equisetaceae L.C. Rich.	1/ 0,34	5/ 0,67
	всего	1/ 0,34	5/ 0,67
2	II. Pteridophyta (Polypodiophyta)		
	1. Pteridopsida		
	Ophioglossaceae R. Br.	1/ 0,34	1/ 0,13
	Sinopteridaceae Koidz.	1/ 0,34	1/ 0,13
	Polypodiaceae R. Br.	1/ 0,34	1/ 0,13
	Hypolepidaceae Pishi-Sermolii	1/ 0,34	1/ 0,13
	Aspidiaceae Mett. ex Frank.	1/ 0,34	1/ 0,13
	Athyriaceae Alst.	4/ 1,36	4/ 0,54
	Woodsiaceae (Diels.) Herter.	1/ 0,34	1/ 0,13
	всего	10/ 3,39	10/ 1,34
9	III. Pinophyta (Gymnospermae)		
	Confiropsida		
	Pinales		
	Pinaceae Lindl.	3/ 1	4/ 0,54
10	Cupressaceae Bartl.	1/ 0,34	3/ 0,40
	всего	4/ 1,34	7/ 0,94

	Chlamydospermatopsida		
11	Ephedraceae Dum.	1/ 0,34	2/ 0,27
	всего	1/ 0,34	2/ 0,27
	IY. Magnoliophyta (Angiospermae)		
	I. Liliopsida (Monocotyledones)		
	1. Monocotyledoneae		
12	Juncaginaceae Lindl.	1/ 0,34	2/ 0,27
13	Poaceae Barnhart (Gramineae Juss.)	25/ 8,47	70/ 9,36
14	Cyperaceae Juss.	5/ 1,69	48/ 6,42
15	Juncaginaceae Juss.	2/ 0,68	11/ 1,47
16	Hemerocallidaceae R. Br.	1/ 0,34	1/ 0,13
17	Alliaceae J. Agardh.	1/ 0,34	16/ 2,14
18	Liliaceae Juss.	2/ 0,68	4/ 0,54
19	Asparagaceae Juss.	1/ 0,34	1/ 0,13
20	Convallariaceae Juss.	2/ 0,68	3/ 0,40
21	Iridaceae Juss.	1/ 0,34	5/ 0,67
22	Orchidaceae Juss.	9/ 3,05	9/ 1,20
	всего	50/ 16,95	168/ 22,46
	2. Dicotyledoneae		
23	Salicaceae Mirb.	2/ 0,68	17/ 2,27
24	Betulaceae S.F. Gray.	1/ 0,34	7/ 0,94
25	Ulmaceae Mirb.	1/ 0,34	1/ 0,13
26	Urticaceae Juss.	2/ 0,68	3/ 0,40
27	Santalaceae R. Br.	1/ 0,34	3/ 0,40
28	Polygonaceae Juss.	4/ 1,36	16/ 2,14
29	Chenopodiaceae Vent.	4/ 1,36	11/ 1,47
30	Caryophyllaceae Juss.	16/ 5,42	26/ 3,48
31	Ranunculaceae Juss.	16/ 5,42	46/ 6,15
32	Berberidaceae Juss.	1/ 0,34	1/ 0,13
33	Hypecoaceae Nakai	1/ 0,34	1/ 0,13
34	Papaveraceae Juss.	2/ 0,68	4/ 0,54
35	Fumariaceae DC.	1/ 0,34	1/ 0,13
36	Cruciferae Juss. (Brassicaceae Burnett.)	15/ 5,08	25/ 3,34
37	Crassulaceae DC.	3/ 1	7/ 0,94
38	Saxifragaceae Juss.	2/ 0,68	6/ 0,80
39	Parnassiaceae S.F. Gray	1/ 0,34	2/ 0,28
40	Grossulariaceae DC.	2/ 0,68	5/ 0,67
41	Rosaceae Juss.	21/ 7,12	54/ 7,22
42	Fabaceae Lindl. (Leguminosae Juss.)	10/ 3,39	53/ 7,09
43	Geraniaceae Juss.	2/ 0,68	8/ 1,07
44	Linaceae S.F. Gray.	1/ 0,34	1/ 0,13
45	Rutaceae Juss.	1/ 0,34	1/ 0,13
46	Polygalaceae R. Br.	1/ 0,34	3/ 0,40
47	Euphorbiaceae Juss.	1/ 0,34	2/ 0,27
48	Empetraceae S.F. Gray.	1/ 0,34	1/ 0,13
49	Violaceae Batsch.	1/ 0,34	7/ 0,94
50	Thymelacaceae Juss.	1/ 0,34	1/ 0,13
51	Onograceae Juss.	2/ 0,68	3/ 0,40
52	Hippuridaceae Link.	1/ 0,34	1/ 0,13
53	Apiaceae Lindl.	17/ 5,72	25/ 3,34
54	Pyrolaceae Lindl.	2/ 0,68	4/ 0,54
55	Ericaceae DC.	2/ 0,68	3/ 0,40
56	Vacciniaceae S.F. Gray.	1/ 0,34	1/ 0,13
57	Primulaceae Vent.	4/ 1,36	13/ 1,74

58	Plumbaginaceae Juss.	2/ 0,68	3/ 0,40
59	Gentianaceae Juss.	4/ 1,36	14/ 1,87
60	Aspleiadaceae R. Br.	2/ 0,68	2/ 0,27
61	Convolvulaceae Juss.	1/ 0,34	2/ 0,27
62	Polemoniaceae Juss.	1/ 0,34	2/ 0,27
63	Boraginaceae Juss.	6/ 2,03	12/ 1,60
64	Verbenaceae Jaume.	1/ 0,34	1/ 0,13
65	Labiatae Juss.	11/ 3,73	17/ 2,27
66	Solanaceae Juss.	1/ 0,34	1/ 0,13
67	Scrophulariaceae Juss.	8/ 2,7	25/ 3,34
68	Plantaginaceae	1/ 0,34	2/ 0,27
69	Rubiaceae Juss.	2/ 0,68	5/ 0,67
70	Caprifoliaceae Juss.	3/ 1	4/ 0,54
71	Adoxaceae Trautv.	1/ 0,34	1/ 0,13
72	Valerianaceae Batsch.	2/ 0,68	3/ 0,40
73	Dipsacaceae Juss.	1/ 0,34	1/ 0,13
74	Campanulaceae Juss.	2/ 0,68	5/ 0,67
75	Compositae Gisece	36/ 12,2	91/ 12,17
	всего	229/ 77,63	554/ 74,33
	Общее число	295/ 100	746/ 100

Мы использовали опубликованные материалы и конспекты ведущих ботаников Н. Улзийхутаг (1989), И.А. Губанова (1996) при анализах флоры хр. Богдхан.

К 10 крупнейшим родам флоры хр. Богдхан относятся *Carex* (36 видов), *Artemisia* (20 видов), *Potentilla* (19 видов), *Allium* (15 видов), *Astragalus* (14 видов), *Oxytropis* (13 видов), *Salix* (13 видов), *Pedicularis* (12 видов), *Poa* (11 видов) и *Polygonum* (10 видов) (табл. 6).

Таблица 6

Количественное соотношение видов основных родов во флоре заповедника Богдхан и соответствующих регионах

Род	Число видов	% от общего числа видов	Ранг	Число видов	% от общего числа видов	Ранг	Число видов	% от общего числа видов	Ранг
	Заповедник хр. Богдхан			Хэнтэйский горно-таежный регион			Монголо-Даурский горно-лесостепной регион		
<i>Carex</i>	36	4,8	I	57	5,2	I	32	2,8	II
<i>Artemisia</i>	20	2,7	II	42	3,8	II	52	4,5	I
<i>Potentilla</i>	19	2,6	III	29	2,6	III	25	2,2	IV
<i>Allium</i>	15	2,0	IV	21	1,9	VI	20	1,7	VI
<i>Astragalus</i>	14	1,9	V	24	2,1	V	21	1,8	V
<i>Oxytropis</i>	13	1,7	VI-VII	25	2,2	IV	27	2,3	III
<i>Salix</i>	13	1,7	VI-VII	25	2,2	IV	19	1,6	VII
<i>Pedicularis</i>	12	1,6	VIII	18	1,6	VII	12	1	X-XI
<i>Poa</i>	11	1,5	IX	14	1,3	IX	12	1	X-XI
<i>Polygonum</i>	10	1,3	X	17	1,5	VIII	15	1,3	VIII
<i>Elymus</i>	9	1,2	XII	8			13	1,1	IX
<i>Saussurea</i>	5	0,7		13	1,2	X	5	0,4	
ВСЕГО:	172	23,1		275	25		248	22	

Семейство Compositae (1-е место) обильно видами *Artemisia* (20 видов), а Cyperaceae (5-е место) обильно видами *Carex* (36 видов). Из таблицы 4 видно, что роды *Carex*, *Artemisia*, *Potentilla* в заповеднике хр. Богдхан и горно-таёжном округе Хэнтэйского хребта занимают первые 3 места, род *Pedicularis* занимает в данных флорах 7 место, а род *Astragalus* – 5 место как в заповеднике хр. Богдхан, так и в горно-таёжном Хэнтэйском и горно-лесостепном Монголо-Даурском регионах. В то же время род *Saussurea* по количеству видов входит в десятку ведущих родов только в Хэнтэйском регионе. Преобладание видов рода *Carex* весьма типично для умеренных флор, что отражает высокую экологическую пластичность рода (Егорова, 1999). Сравнение позиций ведущих семейств сосудистых растений в трёх округах указывает на близость флор заповедника и Хэнтэйского округа, но положение горного массива Богдхан на границе степной зоны определяют проникновение в его флору степных элементов.

Установлено, что в заповеднике хр. Богдхан главенствуют влаголюбивые растения, которые составляют 62,8 % от всего видового состава. На северных склонах и на возвышенностях встречаются холодолюбивые растения, которые в равном соотношении встречаются и в таёжном округе Хэнтэйского нагорья. Растения ксеропетрофитных и мезопетрофитных групп в большинстве своем произрастают на возвышенностях и безлестных склонах заповедника и имеют близкое соотношение с таёжным округом Хэнтэйского нагорья. Исходя из этого, можно с достоверностью утверждать, что флора заповедника хр. Богдхан попадает под влияние остепнения, урбанизации, а также вредного влияния человеческой деятельности.

Во флоре хр. Богдхан по ботанико-географическим ареалам в основном преобладают представители растительности Евразии, Голарктики, Центральной Азии и Сибири. Также встречаются представители флоры Восточной Сибири. Отметим, что значительную роль играют и растения-космополиты, занимающие определенное место во флоре данного хребта. Представители Евразийского, Голарктического, Сибирско-Монгольского, Сибирско-Центральноазиатского, Восточноазиатско-Монгольского ареалов занимают первые 6 мест, где зарегистрировано 669 видов от всего видового состава флоры, что составляет 89,7 %.

Таким образом, результаты исследований структуры флоры показали, что в заповеднике хр. Богдхан Монголии произрастает 24 вида хвощей, папоротников и голосеменных, относящихся к 16 родам и 11 семействам, а так же 722 вида покрытосеменных растений, относящихся к 279 родам и 64 семействам, которые представляют флору из различных ботанико-географических ареалов. Расположение заповедника в черте города Улаанбаатара обуславливает значительное влияние урбанизации и антропогенного пресса, что губительно сказывается на флоре заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

- Ганболд Э., Грубов В.И., Губанов И.А., Дариймаа Ш., Камелин Р.В., Улзийхутаг Н., Энхмаа У.** Сосудистые растения заповедника «Богдо-Ула» (Северная Монголия) // Бот. журн., 1993. – Т. 78, № 8. – С. 53–60.
- Ганболд Э.** Флора Северной Монголии (систематика, экология, география, история развития) // Тр. Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. – М., 2010. – Т. 53. – 254 с.
- Грубов В.И.** Конспект флоры Монгольской Народной Республики (Монг. комиссия АН СССР, вып. 67). – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 308 с.
- Грубов В.И.** Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). – Л.: Наука, 1982. – 442 с.
- Губанов И.А.** Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). – М.: Валанг, 1996. – 136 с.
- Егорова Т.В.** Осоки (*Carex*) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / отв. ред. А.Л. Тахтаджян. – СПб.-Сент-Луис, 1999. – С. 640–642.
- Жамсран Ц., Улзийхутаг Н., Санчир Ч.** Улаанбаатар орчмын ургамал таних бичиг. – Улан-Батор, 1972. – 296 х.
- Камелин Р.В., Губанов И.А., Дариймаа Ш., Ганболд Э.** Сосудистые растения хребта Эрен-Даба (Монгольская Даурия) // Бот. журн., 1992. – Т. 77, № 4. – С. 10–21.
- Кнапп Х.Д., Хильбиг В.** Ботанико-географические элементы растительных сообществ южного макросклона Хэнтэя (МНР) // Бот. журн., 1986. – Т. 72, № 9. – С. 1220–1236.
- Лавренко Е.М.** Евразийская степная область // Геоботаническое районирование СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947. – 152 с.
- Пешкова Г.А.** Степная флора Байкальской Сибири. – М.: Наука, 1972. – 208 с.
- Улзийхутаг Н.** Монгол орны ургамлын аймгийн тойм. – Улан-Батор, 1989. – 209 с.
- Флора СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1964. – Т. 1–30.
- Флора Центральной Сибири / под ред. Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой. – Новосибирск: Наука, 1979. – Т. 1–2. – 1048 с.
- Ханминчун В.М.** Флора Восточного Танну-Ола (Южная Тува). – Новосибирск: Наука, 1980. – 122 с.

Энхмаа У. Особенности флоры заповедника Богдан-ула // Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы: Тр. Междун. конф. (5–9 сентября 2005 г., Улан-Батор, Монголия). – Улаанбаатар, 2005. – С. 89–91.

Энхмаа У. The survey of the complement of vascular plant species on Bogdkhan mountain // Intern. Conferense «Asian ecosystems and their protection» (Ulaanbaatar, 21–25 August 1995): The collection of abstracts. – Ulaanbaatar, 1995a. – P. 20.

Энхмаа У. The useful and rare plants of Bogdkhan mountain // Intern. Conferense «Asian ecosystems and their protection» (Ulaanbaatar, 21–25 August 1995): The collection of abstracts. – Ulaanbaatar, 1995b. – P. 20–21.

SUMMARY

The Bogdkhan mountain has 746 species of vascular plants which are related to 295 genus of 75 families. Flora is an 15 ecological zones and 80 % at them are mountain taiga plants, 72 % is are forest steppe plants. From 9 main groups of distribution the biggest are golarctic, europasian, centralasian and siberianmongolicum.

ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА АЛТАЯ, СИБИРИ И МОНГОЛИИ

УДК 58(571.150)

Н.В. Елесова, М.М. Силантьева

N.V. Elesova, M.M. Silantyeva

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ПЛАНИРУЕМОГО ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «СКАЛЬНЫЙ КАНЬОН НА РЕКЕ КИЗИХА (КАМЕННАЯ РЕЧКА)»

THE VEGETATION OF PROPOSED NATURE MONUMENT «ROCKY CANYON ON THE RIVER KIZIHA (STONE RIVER)»

В статье приводятся результаты полевых флористических и геоботанических работ, проведенных в планируемом памятнике природы «Скальный каньон на реке Кизиха (Каменная речка)» в августе 2014 г. На территории планируемого памятника природы выделены и описаны основные типы растительности и классы формаций. Список редких растений насчитывает 6 видов.

Введение

Памятники природы – уникальные, невозполнимые, ценные в экологическом, научном, культурном и эстетическом отношении природные комплексы, а также объекты естественного и искусственного происхождения (ФЗ «Об особо охраняемых природных территориях» от 15 февраля 1995 г.).

Планируемый памятник природы краевого значения «Скальный каньон на реке Кизиха (Каменная речка)» располагается в Рубцовском р-не Алтайского кр., 8 км юго-восточнее п. Потеряевка, 5 км западнее с. Назаровка.

Памятник природы представляет собой редкий геологический объект на стыке Южной Кулунды и Западного Алтая – скальный каньон на р. Кизиха (Каменная речка). Сама р. Кизиха имеет длину 56 км, площадь водосборного бассейна 660 км² и является правым притоком р. Алей, устье реки находится в 424 км по правому берегу р. Алей. Место проектируемого памятника природы представляет собой каменное ущелье, в котором течет река. Высота правого берега ущелья более 45, левого – 40 м. Расстояние между берегами по верху 85–90, внизу – от 20 до 30 м. Общая протяженность ущелья составляет около 1 км. С северной стороны правый берег круто обрывается в прилегающую долину и под прямым углом уходит на восток, левый переходит в долину. Местное название места – «Щеки». Ущелье сложено из нагромождений мелкозернистого гранита. Правый берег состоит из бесформенных глыб, нависших над ущельем, у левого берега камни отшлифованы ветром, водой и солнцем (Королёв, 2000).

Методика работы

В августе 2014 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 25 геоботанических описаний растительности.

Результаты работы

Вокруг каньона и, особенно на прилегающих слева участках, были выявлены крупные массивы сохранившихся и восстанавливающихся степей, являющихся эталонными для сухостепной зоны. Вокруг каньона встречаются бедноразнотравные дерновиннозлаковые настоящие степи, часто закустаренные (с участием караганы кустарниковой – *Caragana frutex* (L.) С. Koch., таволги зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia* L.) и таволги городчатой (*S. crenata* L.). Доминантами таких степей являются ковыль-волосатик (*Stipa capillata* L.), ковыль Лессинга (*Stipa lessingiana* L.), овсяница валлиская, типчак (*Festuca valesiaca* Gaudin), житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.), ломкоколосник ситниковый (*Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski), мятлик узколистый (*Poa angustifolia* L.), полынь серая (*Artemisia glauca* Pall. ex Willd.), солонечник узкий (*Galatella angustissima* (Tausch.) Novopokr.) и др. Степень сохранности степей очень высокая.

На левой стороне ущелья отмечены бедноразнотравно-тырсоковыльные степи в очень хорошей сохранности, на правой – часть степных участков изменены выпасом и находятся на 3 стадии пастбищной дигрессии (усиленный выпас – полынная стадия). Наиболее часто встречаемые степные ассоциации: караганово-зопниково-тырсоковыльная настоящая степь, зопниково-тырсоковыльная настоящая степь, полынно-осочково-тырсоковыльная настоящая степь, полынно-солонечниково-ковыльная настоящая степь, мятликово-типчачовая настоящая степь и др. Проективное покрытие степной растительности варьирует от 55 до 70 %, на 100 м² можно отметить 10–24 видов растений. Травостой обычно из 2–3 подъярусов, в закустаренных степях кроме травяного, отмечен ярус степных кустарников.

На левом берегу реки в распадке был описан участок полынно-солонечниково-ковыльной настоящей степи с доминированием ковыля-волосатика, солонечника узкого, полыни серой (*Artemisia glauca* + *Galatella angustissima* + *Stipa capillata*). Проективное покрытие 60–65 %, на 100 м² отмечено 24 вида растений. Травостой из 2 подъярусов, первый подъярус образован ковылем-волосатиком и другими высокими злаками, второй подъярус образован разнотравьем, мятликом и типчаком. Из злаков, кроме эдификатора, встречаются: типчак (*Festuca valesiaca*), ломкоколосник ситниковый (*Psathyrostachys juncea*), мятлик узколистный (*Poa angustifolia*), колосняк ветвистый (*Leymus angustus* (Trin.) Pilg.). Разнотравье представлено жабрицей Ледебурра (*Seseli ledebourii* G. Don.), тимьяном Маршалла (*Thymus marchallianus* Willd.), живучкой плосколистной (*Ziziphora clinopodioides* Lam.), лапчаткой (*Potentilla* sp.), полынями австрийской (*Artemisia austriaca* Jacq.) и серой (*A. glauca*), хатьмой тюрингской (*Lavatera thuringiaca* L.), спаржей лекарственной (*Asparagus officinalis* L.) и др. Из кустарников встречается таволга зверобоелистная (*Spiraea crenata*) и карагана кустарниковая (*Caragana frutex*). В небольшом обилии отмечен весенний эфемероид смолоносница джунгарская (*Ferula soongorica* Pall. ex Spreng.), представленный ветошными побегами.

На дальней правой стороне ущелья отмечены участки мелкодерновинной мятликово-типчачовой настоящей степи, деградированные в результате перевыпаса (*Poa angustifolia* + *Festuca valesiaca*). Проективное покрытие 50–60 %, на 100 м² отмечено 16 видов растений. Травостой из 2 подъярусов, первый подъярус формируют степные злаки: мятлик узколистный, пырей ползучий, овсяница валлисская, изредка встречается ковыль Лессинга, житняк гребчатый, второй подъярус – разнотравье и сорняки. Разнотравье представлено полынью австрийской, девясилом британским (*Inula britannica* L.), тысячелистником азиатским (*Achillea asiatica* L.), тимьяном Маршалла (*Thymus marchallianus*), лапчаткой простертой (*Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht.), из бобовых встречается люцерна серповидная (*Medicago falcata* L.). Из сорняков отмечены: лапчатка вильчатая (*Potentilla bifurca* L.), монашенка темно-бурая (*Nonea pulla* (L.) DC.), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis* L.), чертополох поникший (*Carduus nutans* L.), пустырник татарский (*Leonurus tataricus* L.).

Непосредственно возле скальных выходов отмечены каменистые луково-житняковые степи с доминированием житняка гребчатого и лука краснеющего (*Allium rubens* Schrad. ex Willd.). Петрофитная растительность представлена жабрицей бухтарминской (*Seseli buchtarmensis* Fisch. ex Spreng.), очитком гибридным (*Sedum hybridum* L.) и очитком обыкновенным (*S. telephium* L.), горноколосником колючим (*Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey.), вероникой серой (*Veronica incana* L.), луком краснеющим (*Allium rubens*), луком косым (*A. obliquum* L.) и другими видами.

Правый берег на всем протяжении ущелья занят зарослями кустарников: караганники (с караганой кустарниковой – *Caragana frutex*), спирейники (с таволгой зверобоелистной – *Spiraea hypericifolia* и таволгой городчатой – *S. crenata*), розарии (с шиповником майским – *Rosa majalis* Herzm. и шиповником иглистым – *R. acicularis* Lindl.). Изредка встречается жостер слабительный (*Frangula alnus* Mill.) и редкий для края вид – курчавка кустарниковая (*Athraphaxis frutescens* (L.) C. Koch.). Из охраняемых видов в этом сообществе отмечены тюльпан раскрытый (*Tulipa patens* Agargh. ex Schult. et Schult.), ковыль перистый (*Stipa pennata* L.).

На левом берегу р. Кизиха в распадке ниже полынно-солонечниково-ковыльной степи был описан спирейник разнотравно-полынно-ломкоколосниковый (*Artemisia glauca* + *Psathyrostachys juncea* + *Spiraea hypericifolia*). Проективное покрытие 70–75 %, ближе к реке до 80 %, на 100 м² отмечено 30 видов растений. Травостой из 3 подъярусов: первый подъярус высотой 120–130 см образован высокотравьем: спаржей лекарственной, горичником Мориссона (*Peucedanum morissonii* Bess. ex Spreng.), во втором подъярусе располагается эдификатор – таволга зверобоелистная, третий подъярус формирует разнотравье. Из злаков, кроме соэдификатора ломкоколосника ситникового (*Psathyrostachys juncea*) встречаются: кострец безостый (*Brotopsis inermis* (Leys.) Holub), мятлик узколистный (*Poa angustifolia*), колосняк ветвистый (*Leymus angustus*). Разнотравье представлено горичником Мориссона (*Peucedanum morissonii*), шалфеем степным (*Salvia stepposa*), тимьяном Маршалла (*Thymus marchallianus*), касатиком солелюбивым (*Iris halophylla* Pall.), полынями эстрагоном (*Artemisia dracuncululus* L.) и серой (*A. glauca*), хатьмой тюрингской, спаржей лекарствен-

ной, солонечником двцветковым (*Galatella biflora* (L.) Nees.), клубникой (*Fragaria viridis* Duch.), зопником клубненосным (*Phlomis tuberosa* L.) и др. Бобовые представлены солодкой уральской (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch), из кустарников встречаются кизильник черноплодный (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.) и шиповники: майский (*Rosa majalis*) и иглистый (*R. acicularis*).

Следует отметить, что кустарниковые заросли ближе к степным участкам носят остепненный характер, а ближе к реке (спирейники, розарию) они обогащены мезофильным и гигрофильным разнотравьем.

Луговая растительность представлена остепненными разнотравно-злаковыми лугами, встречающимися обычно по левому берегу р. Кихиза. На левой стороне ущелья был описан участок разнотравно-солонечниково-кострецового луга. Проективное покрытие 70–75 %, на 100 м² отмечен 21 вид растений. Травостой из 3 подъярусов: первый подъярус высотой 110–120 см образован эдификатором кострецом безостым (*Bromopsis inermis*), ежой сборной (*Dactylis glomerata* L.), хатьмой тюрингской, крапивой двудомной (*Urtica dioica* L.), щавелем конским (*Rumex confertus* Willd.). Второй подъярус 85–90 см формирует разнотравье: шалфей степной (*Salvia stepposa* Shost.), зопник клубненосный, пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.), солонечник двцветковый (*Galatella biflora*), герань луговая (*Geranium pratense* L.), володушка золотистая (*Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm.), эстрагон (*Artemisia dracunculus*). В третьем подъярусе 20 см встречается клубника. Небольшие площади занимают злаковые луга.

Усиленная антропогенная нагрузка (рекреация) способствует появлению сорняков: свербига восточная (*Bunias orientalis* L.), чернокорень лекарственный (*Cynoglossum officinale* L.), чертополох поникший, пустырник татарский, вьюнок полевой в обилии (3–5 % ОПП) встречаются у дорог и тропинок.

Древесная растительность представлена небольшими участками тополя черного (*Populus nigra* L.), осины (*P. tremula* L.), отдельно растущих березок (*Betula pendula* Roth.), кленом американским (*Acer negundo* L.), который чаще всего встречается в составе прирусловых зарослей кустарников, состоящих из нескольких видов ив (ива прутьевидная – *Salix viminalis* L.) и др.

На дне ущелья по берегам реки рядом с зарослями речных кустарников встречаются тростниковые заросли с доминированием тростника южного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), или видов рода рогоз (*Typha*).

На территории планируемого памятника природы встречаются следующие типы растительности и классы формаций:

1. Бедноразнотравные и разнотравные дерновиннозлаковые настоящие степи (тырсоковыльные, типчаковые, мятликовые).
2. Бедноразнотравные каменистые степи (луково-житняковые).
3. Элементы петрофитной растительности.
4. Разнотравно-злаковые остепненные луга (разнотравно-кострецовые).
5. Заросли степных кустарников (караганники, спирейники, розарию).
6. Тростниковые и рогозовые заросли.
7. Прирусловые ивняки.
8. Тополево-осиновые мелколиственные леса.

Флористическое богатство на территории, предлагаемой для создания памятника природы, определяется примерно в 200–230 видов. При позднелетнем обследовании было установлено 108 видов растений. Из них редкими видами на территории Алтайского края являются: лук косой (*Allium obliquum* L.), рогоз Лаксмана (*Typha laxmanii* Lerech.), ковыль перистый (*Stipa pennata*), ковыль Лессинга (*Stipa lessingiana* Trin. ex Rupr.), тюльпан поникающий (*Tulipa patens*), цмин песчаный (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.) (Красная книга..., 2006).

ЛИТЕРАТУРА

- Королев Г.В.** «Щеки» – памятник природы // Краеведческие записки. Вып. 2. – Рубцовск, 2000. – 213 С.
Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. – Барнаул: ОАО «ИПП «Алтай», 2006. – 262 С.

SUMMARY

The article gives the results of the field floristic and geobotanic works that have been conducted in August 2014 on the territory of proposed nature monument «Rocky canyon on the river Kiziha (Stone River)». The basic vegetation types and formation classes were described on the territory of proposed nature monument. The list of rare plants included 6 species.

УДК 581.9+574.52

Е.Ю. Зарубина, М.И. Соколова

E.Yu. Zarubina, M.I. Sokolova

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ОСОБЕННОСТИ ЗАРАСТАНИЯ ВОДОЕМА-ОХЛАДИТЕЛЯ БЕЛОВСКОЙ ГРЭС (КЕМЕРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

FLORISTIC DIVERSITY AND PECULIARITIES OF OVERGROWING THE COOLING POND OF BELOVSKAYA STATE DISTRICT POWER STATION (KEMEROVO REGION)

В статье рассмотрены особенности видового разнообразия макрофитов различных термических зон водоема-охладителя Беловской ГРЭС. Показано, что постоянный подогрев оказывает значительное влияние на видовое разнообразие и степень зарастания водоема-охладителя.

Водохранилища относятся к категории особых природных систем, сочетающих в себе черты искусственных и естественных водоемов. В таких водоемах важнейшим фактором, оказывающим влияние на экосистему водохранилища, является антропогенное воздействие. Это воздействие проявляется через искусственное регулирование уровня воды, загрязнение, вселение новых видов. В водохранилищах, созданных для охлаждения сбросных вод ТЭС или ГРЭС, основным фактором, воздействующим на гидробионтов, является тепловая нагрузка. В результате круглогодичного сброса теплых вод повышается среднегодовая температура воды на участках максимального подогрева, удлиняется вегетационный период, сглаживаются сезонные ритмы в жизни водоемов (Яныгина и др, 2009). Значительный интерес в этом отношении представляют водоемы-охладители, особенно расположенные на территории Сибири, где контраст температур между подогреваемыми и не подогреваемыми участками водоема в холодный период года может достигать 10–15 °С. Сравнительно небольшое время формирования водохранилищ позволяет в короткие сроки проследить преобразование их экосистемы от естественной природной к антропогенной преобразованной. Одним из индикаторов этих преобразований является высшая водная растительность как важный компонент гидробиоценозов.

К числу таких водоемов-охладителей относится Беловское водохранилище, созданное в 1964 г. регулированием стока р. Иня (Кемеровская обл.). Водохранилище озерно-речного типа с развитой береговой линией. Длина водоема 10 км, максимальная ширина – 2,3 км, средняя глубина – 4,4 м. Площадь зеркала при нормальном подпорном уровне составляет 13,6 км², мелководья с глубинами до 2,0 м занимают 40 % акватории. По площади водоем относится к малым водохранилищам, по средней глубине – к мелководным водоемам (Кириллов и др., 1983).

Гидротермический режим Беловского водохранилища наряду с естественными факторами определяется сбросом подогретых вод ГРЭС, которые по сбросному каналу поступают в среднюю часть водоема, образуя циркуляционный поток охлаждающейся воды, охватывающий около 40% акватории. По степени влияния подогрева в водоеме можно выделить несколько зон: слабо подогреваемую; умеренного подогрева; с естественным гидротермическим режимом и постоянного сильного подогрева. Наибольшее отличие термического режима различных зон водохранилища наблюдается в холодное время года (8–15 °С), в теплое время года – около 5 °С.

Данная работа выполнена на основе результатов натурных исследований, проведенных в апреле, июле и сентябре 2002 г., июле 2006 г., апреле, августе и октябре 2008 г. стандартными методами (Руководство ..., 1992), а также литературных данных.

Впервые флора водохранилища была исследована на восьмом году его существования (Катанская, 1979). Растительность была обнаружена только в небольших заливах у левого берега и в верховьях у островов, отмечено 18 видов, среди которых доминировали *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha angustifolia* L. и различные виды рдестов (*Potamogeton lucens* L. и *P. perfoliatus* L.). Позднее, через 14–15 лет после образования водохранилища (1978–1979 гг.) В.В. Кириллов с соавт. (Кириллов и др., 1983; Gladkova, Кириллов, 1984) отметили уже 28 видов высших водных растений. Изменение видового состава высшей водной растительности в период с 1972 по 1978 гг. произошло за счет видов, встречающихся по водохранилищу относительно редко и занимающих незначительные площади. Было отмечено увеличение видового

разнообразия и степени развития фитоценозов в верховьях и мелководных левобережных заливах, а также продвижение растительности в низовье водохранилища, включая открытые участки акватории.

Современная гидрофильная флора Беловского водохранилища включает 50 видов, относящихся к 32 родам, 20 семействам и 3 отделам. По видовому разнообразию преобладают покрытосеменные растения (95,8 % всех видов). Отношение числа однодольных и двудольных (3,2 : 1,0) отражает общую тенденцию к преобладанию однодольных в составе гидрофильных флор Голарктики. Ведущее положение в семейственно-видовом спектре занимают представители семейств Potamogetonaceae (8 видов), Poaceae (5 видов) и Сурегасеae (5 видов), составляющие 36 % от всех видов флоры. Такой состав доминирующих семейств характерен для водоемов-охладителей умеренного пояса Евразии (Катанская, 1979; Папченков, 2001), и в то же время очень близок к флоре естественных водоемов региона (Волобаев, 1991).

По видовому разнообразию и степени зарастания макрофитами в Беловском водохранилище можно выделить несколько зон (рис. 1). **Первая зона** включает глубоководный приплотинный участок и мелководья вдоль обрывистого правого берега. Это практически не подогреваемая часть водохранилища. Степень зарастания низкая, видовое разнообразие не высокое (20 видов из 10 семейств), что связано как с глубоководностью участка, так и с преобладанием здесь абразионных берегов, выполненных, преимущественно, крупнообломочными грунтами. Вдоль правого обрывистого берега изредка встречаются узкие (до 10 м. шириной) полосы *Miriophyllum spicatum* L. и *Potamogeton perfoliatus*. В приплотинном участке вдоль обоих берегов отдельные пятна и неширокие полосы образуют сообщества рдестов (*Potamogeton lucens*, *P. pectinatus* L. и *P. perfoliatus*), по урезу воды – *Typha latifolia* L., *Phragmites australis* и *Scyrpus lacustris* L.

Вторая зона включает мелководные участки на акватории и вдоль левого берега водохранилища. Эта зона находится под влиянием постоянного или периодического (во время ветрового нагона) слабого подогрева, что благоприятно отражается на развитии высшей водной растительности, которая заняла практически все участки с глубиной до 1,5–2,0 м. Видовое разнообразие макрофитов здесь тоже высокое (38 видов из 17 семейств). Вдоль левого берега с хорошо развитой, почти на всем протяжении, литоралью обширные заросли образуют *Typha latifolia* и *T. angustifolia*, *Phragmites australis*. Однако ведущую роль в зарастании

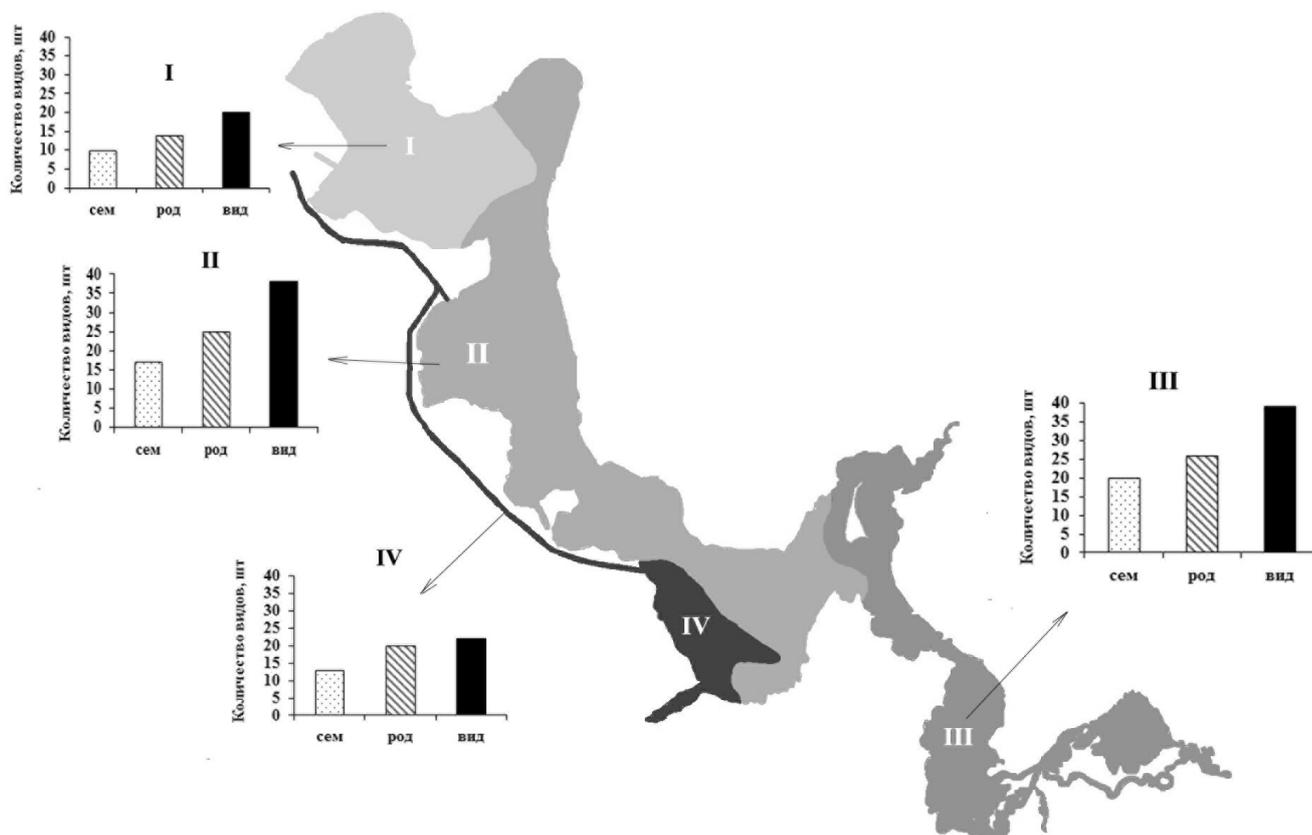


Рис. 1. Таксономическое разнообразие высшей водной растительности в различных по термическому режиму зонах водоема-охладителя Беловской ГРЭС.

этой зоны играет погруженная растительность: (*Potamogeton lucens*, *P. pectinatus* L., *P. praelongus* Wulf. и *P. crispus* L., *Miriophyllum sibiricum* Kom., *Ceratophyllum demersum*, *Batrachium eradatum* (Laest.) Fries.). Площадь проективного покрытия в сообществах достигает 75–80 %. Особенности термического режима способствовали распространению в этой зоне термофильных видов: *Vallisneria spiralis* L., *Hydrilla verticillata* (L.) Rojela, *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., которые в отличие от зоны сильного подогрева встречаются редко.

Третья зона – мелководья в верховьях водохранилища и в правобережных заливах. Это зона с естественным гидротермическим режимом. Здесь отмечено максимальное видовое разнообразие высшей водной растительности (39 видов из 20 семейств), что связано с мелководностью этого участка, естественным гидротермическим режимом, илистыми и илисто-песчаными грунтами. Степень зарастания составляет 70–80 %. Кроме характерных для всего водохранилища полупогруженных видов, здесь вдоль берегов широко распространены также виды, присущие природным водоемам региона: *Equisetum fluviatile* L., *Butomus umbellatus* L., *Carex acuta* L., *Calla palustris* L., *Acorus calamus* L., *Alisma gramineum* Ley и др. Особенностью этой зоны является широкое распространение плейстофитов: *Lemna minor* L. и *Spirodella polyrrhiza* (L.) Schleiden, *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nymphae candida* Presl., *Persicaria amphibium* (L.) B. F. Gray, *Potamogeton natans* L., образующих вместе с гидрофитами (*Potamogeton lucens*, *P. pectinatus* и *P. perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*) очень плотные сообщества с проективным покрытием до 95 %.

Четвертая зона – отводящий канал, зона постоянного сильного подогрева воды. Температура воды в летний период в среднем составляет 24–29 °С, максимальная – 36 °С. Видовое разнообразие не высокое (22 вида из 13 семейств). Широкое распространение здесь получила *Vallisneria spiralis*. В сбросном канале Беловского водохранилища валлиснерия существует при температуре воды в августе 24–29 °С. В 1978–1979 гг. (Кириллов и др., 1983) и 2002 г. валлиснерия в сбросном канале отмечена только в 1,5–2,0 км ниже истока, где она образовывала полосы шириной до 1 м вдоль берегов вплоть до устья. С 2006 г. в сбросном канале валлиснерия встречается уже начиная с истока (места максимального подогрева вод), образуя по всему каналу заросли с незначительной примесью роголистника и ряски малой шириной до 3–5 м. Высота растений колеблется в пределах 0,2–0,25 м при ширине листа 0,04 м с проективным покрытием – 80–97 %. Валлиснерия растет также и в водохранилище в районе устья сбросного канала, однако здесь этот вид имеет уже значительно большие размеры (высота стебля около 0,7 м при ширине листа 0,15 м) (Зарубина, Соколова, 2010).

Снижению негативного воздействия постоянного сброса теплых вод на состояние растительности в водохранилище способствует большая интенсивность внутреннего водообмена (около 25 раз в год), характерная для водоемов-охладителей с оборотной системой водоснабжения. В июле 2006 г. на Беловской ГРЭС вместо 6 агрегатов работало только 2, что привело к значительному снижению водообмена. Следствием этого явилось массовое развитие на акватории сине-зеленых водорослей, а площади зарастания макрофитами заливов и литоральных участков увеличились в несколько раз. При чем, погруженные виды, такие как роголистник, ряска тройчатая, различные виды рдестов полностью заняли всю толщу воды с проективным покрытием до 100 %. После того, как станция заработала в прежнем режиме, произошло восстановление экосистемы, и в 2008 г. степень развития растительности практически не отличалась от 2002 г.

Заключение

Флора Беловского водохранилища имеет высокое видовое разнообразие, что обусловлено особенностями гидротермического режима водоема, мелководностью, изрезанной береговой линией, а также высокой степенью трофности водоема, вызванной повышенной антропогенной нагрузкой.

Водоохранилище образовано на реке Иня, и на начальном этапе формирования в составе его флоры, вероятно, преобладали виды, свойственные реке и притокам водохранилища. На современном этапе существования флора водохранилища несет в себе черты, преимущественно, лимнических систем, что выражается в доминировании видов, характерных для замкнутых и слабопроточных водоемов с колебаниями уровня воды в течение вегетационного сезона.

Специфика термического режима водохранилища-охладителя обусловила наличие в структуре флоры термофильных видов (*Hydrilla verticillata*, *Vallisneria spiralis*, *Caulinia minor*), встречающихся не только в зоне постоянного, но и в зоне умеренного подогрева вод.

В зависимости от величины подогрева сброс теплых вод в водохранилище может оказывать как стимулирующее, так и угнетающее воздействие на рост и развитие растений. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в зоне слабого подогрева и в зоне с естественным гидротермическим режимом, наименьшее –

в зоне максимального подогрева, так как здесь могут существовать только эвритермные и термофильные виды.

ЛИТЕРАТУРА

Волобаев П.А. Флора и экологические закономерности распространения водных макрофитов Кузнецкого Алатау: Автореф. канд. дис... к. б. н. – Новосибирск, 1991. – 16 с.

Гладкова З.И., Кириллов В.В. К прогнозу развития высшей водной растительности водохранилищ-охладителей ГРЭС КАТЭК (Берешского и Верхне-Урюпского) // Вопросы охраны природной среды: Тр. ЗапСибРНИИ. – М.: Гидрометеоздат, 1984. – Вып. 62. – С. 3–10.

Зарубина Е.Ю., Соколова М.И. Многолетние изменения популяции *Vallisneria spiralis* L. в водоеме-охладителе Беловской ГРЭС (юг Западной Сибири) // Российский журнал биологических инвазий, 2010. – № 4. – С. 10–18.

Катанская В.М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. – Л., 1979. – 278 с.

Кириллов В.В., Гладкова З.И., Козлова С.В., Матвеев Л.Э. Высшая водная растительность водохранилища-охладителя Беловской ГРЭС (1978–1979 гг.) // Комплексные исследования водных ресурсов Сибири: Тр. ЗапСибРНИИ. – М.: Гидрометеоздат, 1983. – Вып. 56. – С. 98–105.

Панченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. – 200 с.

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

Яныгина Л.В., Кириллов В.В., Зарубина Е.Ю. Виды-вселенцы в биоценозе водоема-охладителя Беловской ГРЭС (юг Западной Сибири) // Российский журнал биологических инвазий, 2009. – № 2. – С. 60–67.

SUMMARY

The article describes the specific character of the species diversity of macrophytes in different thermal zones in the cooling pond of Belovskaya state district power station. It is shown that the permanent heating has a significant impact on the species diversity and determined the overgrowing degree of the cooling pond.

УДК 581.9

А.В. Кердяшкин, Ю.А. Котухов

A.V. Kerdyashkin., Yu.A. Kotukhov

СОСТАВ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ БАКЫРЧИКСКОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ

COMPOSITION OF FLORA AND VEGETATION OF BAKYRCHIK FIELD

Приводится информация по составу флоры и растительности Бакырчикского месторождения. Выявлено 196 видов, которые относятся к 136 родам и 44 семействам. Доминируют семейства Poaceae (16 % видов от всех видов), Asteraceae (14 %), Lamiaceae (8 %), Rosaceae (8 %), Fabaceae (6 %). Выявлено 7 краснокнижных видов: *Euphorbia macrorhiza*, *Hyssopus macranthus*, *Iris ludwigii*, *Ledum palustre*, *Pulsatilla patens*, *Paeonia hybrida*, *Adonis vernalis*.

Месторождение расположено на юго-западных склонах Калбинского нагорья, которое разделяет Горный Алтай и Казахский мелкосопочник. Рельеф увалисто-холмистой формы, от слабовыпуклых вершин холмов и увалов до широких логов.

На территории месторождения произрастают степные, кустарниковые и луговые сообщества. Сорные растения сосредоточены в населенных пунктах и вдоль дорожно-тропиночной сети, на отвалах пустых пород, в районах строений и интенсивной антропогенной эксплуатации.

Степная растительность района характеризуется высоким разнообразием (табл. 1). Было определено 196 видов (Флора..., 1927–1964), которые относятся к 136 родам (табл. 2) и 44 семействам (табл. 3). Среди них преобладают 11 семейств: Poaceae (16 % всех видов), Asteraceae (14 %), Lamiaceae (8 %), Rosaceae (8 %), Fabaceae (6 %), Scrophulariaceae (4 %), Chenopodiaceae (4 %), Salicaceae (4 %), Apiaceae, Cypripaceae, Ranunculaceae (по 3 %).

Родовой коэффициент очень высокий – 69 % (табл. 2). Эндемичных видов очень мало – всего 3 вида (табл. 4), эндемизм всего 1,5 % (от всех видов).

Флора мезофильная (табл. 5): мезофиты – 46 % и гигрофиты – 14 %, которые обитают в межсопковых понижениях, на северных и восточных склонах низкогорий, в долинах многочисленных рек, ручьев и озер.

Ксерофитов – 28 %, ксеромезофитов – 9 %; большое количество засухоустойчивых растений обусловлено полуаридным климатом района исследований: среднее количество осадков составляет всего 320 мм в год, иссушающие ветра более 15 м/с случаются до 6 раз в месяц. Виды распространены на сильно инсолируемых засушливых склонах южной и западной экспозиций.

Почвы неглубокие, щебнистые, глубиной до 30 см, поэтому велико количество мезотрофов (табл. 6), растущих на почвах с умеренным содержанием элементов минерального питания (52 % от всех видов): *Tulipa patens*, *Spiraea hypericifolia*, *Sium latifolium*, *Glycyrrhiza uralensis* и др. Эти виды распространены повсеместно, особо в межсопковых понижениях, в долинах и по поймам водоемов, на пологих (5–15°) северных и восточных склонах.

Значительная часть эвтрофов (28,5 %) произрастает на богатых гумусом и элементами минерального питания почвах: *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata*, виды рода *Stipa* и др. На развитых почвах в долинах рек (почвенные горизонты – до 0,5–1,5 м) встречаются нитрофилы (3,5 %), предпочитающие богатые азотом почвы: *Urtica dioica*.

По берегам озёр, вдоль рек, где имеется засоление почв, встречаются галофиты (5 %): *Kochia prostrata*, *Juncus gerardii* и др. и псевдогалофиты (0,5 %): *Phragmites australis*, избегающие засоленные почвы благодаря глубокой корневой системе.

Невелико количество олиготрофов (4 %), растущих на почвах с низким содержанием питательных веществ: *Calamagrostis epigeios*, *Scabiosa ochroleuca*, *Orostachys spinosa*, *Ledum palustre* и др. На песках можно встретить псаммофитные виды (2 %), например, *Helichrysum arenarium*.

Индикаторами основных почвенных минеральных элементов и соединений являются кальцефилы (2 %), которые предпочитают почвы с высоким содержанием кальция: *Erysimum canescens*, *Artemisia sieversiana* и др.

Петрофитов немного (2 %), они произрастают на каменистых почвах, на гребнях низкогорий, на крутых и средних по крутизне склонах, где почвы малоразвиты, особенно по южным и западным экспозициям сопков: *Goniolimon speciosum*.

По жизненным формам виды распределяются: многолетние (71,5 % от всех видов), однолетние травы (8,5 %), деревья и кустарники (9,5 %), полукустарники (5 %), водные травы (2,5 %), суккуленты (1,5 %), эфемероиды (1,5 %) (табл. 7).

По хозяйственному значению все виды можно разделить на следующие группы (табл. 4):

– редкие, эндемичные – 7 видов (2 % от всех видов групп): *Euphorbia macrorhiza* (эндемик), *Hyssopus macranthus* (эндемик), *Iris ludwigii* (эндемик), *Ledum palustre*, *Pulsatilla patens*, *Paeonia hybrida*, *Adonis vernalis* (Красная книга, 1981);

– лекарственные – 80 (20 %): *Ferula soongarica*, *Ephedra dahurica*, *Hipericum perforatum*, *Ziziphora clinopodioides*, *Carum carvi*, *Glycyrrhiza uralensis* и др.;

– декоративные – 70 (17,5 %): *Eryngium planum*, *Dracocephalum nutans*, *Asparagus officinalis* и др.;

– культивируемые – 54 (13,5 %): *Hyoscyamus niger*, *Gypsophila paniculata*, *Festuca pratensis* и др.;

– кормовые – 50 (12,5 %): *Poa angustifolia*, *Poa attenuata*, *Onobrychis tanaitica*, *Medicago falcata*, *Lathyrus pratensis*, *Kochia prostrata* и др.;

– пищевые – 37 (9 %) – *Fragaria viridis*, *Rosa acicularis*, *Rubus caesius* и др.;

– технические – 44 (11 %): *Populus alba*, *Potentilla dealbata*, *Salix alba*, *Salix cinerea*, *Salix pentandra*, *Salix triandra*, *Salix viminalis*, *Phragmites australis* и др.

– сорные – 29 (7 %): *Acer negundo*, *Hordeum jubatum*, *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium botrys*, *Berteroa incana*, *Urtica dioica*, *Xanthium strumarium* и др.;

– ядовитые – 17 (4,5 %): *Fumaria officinalis*, *Erysimum pannonicum*, *Echinops ritro*, *Ranunculus acris* и др.;

– масленичные и эфирномасленичные, медоносные, инсектициды и пр. – 11 (3 %): *Artemisia absinthium*, *A. sieversiana*, *Berteroa incana*, *Carduus crispus*, *Carum carvi*, *Echinops ritro*, *Filipendula vulgaris* и др.

Растительность территории месторождения представлена комплексом степных, луговых и солонцовых сообществ по увало-холмистым формам рельефа и в межсочных депрессиях и по долинам рек и небольших запруд. Преобладают сообщества кустарниково-злаковые (17,5 % от всех сообществ), кустарниково-разнотравные (13,5 %), злаково-разнотравные (12,5), злаковые (12 %) и др. (табл. 8).

Растительный покров слагают фитоценозы, принадлежащие к различным типам растительности: степной и кустарниковый (доминирующие), луговой и лесной (по поймам рек и долинам запруд).

Широко представлены кустарниковые фитоценозы из спиреи зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia*) и караганы кустарниковой (*Caragana frutex*), встречающиеся по склонам сопок различной экспозиции и в межсочковых понижениях. Реже встречается *Rosa spinosissima* по южным экспозициям склонов. На каменистых склонах изредка можно встретить *Lonicera tatarica*. Фитоценозы имеют плохо выраженное ярусное сложение, растительный покров мозаичен.

Сообщества с преобладанием злаков, разнотравья, кустарников произрастают по склонам северных экспозиций с доминированием влаголюбивых лугово-степных видов: *Bromopsis inermis*, *Phleum phleoides*, *Helictotrichon altaicum*, *Ferula soongarica*, *Paeonia hybrida*, *Delphinium elatum*, *Origanum vulgare*, *Veronica spuria*, *Fragaria viridis*. Злаковые сообщества из *Poa angustifolia*, *P. pratensis*, *P. trivialis*, *Achnatherum splendens*, *Leymus angustus*, *L. multicaulis*, *L. ramosus*, *L. secalinus* произрастают в межсочковых понижениях и по берегам озер, запруд, рек (р. Кызыл Су, р. Алайгирки) и ручьев.

Травяной покров имеет неравномерное размещение и почти не встречается под пологом кустарников, но имеет мощное развитие на склонах сопок и в долинах водоемов (проективное покрытие почвы – 70–90 %). Злаки представлены видам: *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Carex stenocarpa*, *C. pediformis*, *C. krascheninnikowii*, *Agropyron pectinatum*, *Poa angustifolia*, *Calamagrostis epigeios* и др. Полынная растительность распространена повсеместно и состоит из *Artemisia absinthium*, *A. austriaca*, *A. campestris*, *A. compacta*, *A. frigida*, *A. gmelinii*, *A. obtusiloba*, *A. nitrosa*, *A. schischkinii*, *A. sieversiana*.

По сухим степям встречаются типчачково-полынно-кустарниковые сообщества с доминированием *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia austriaca* при участии *Carex pediformis* и видов степного разнотравья: лапчаток – *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, *P. chrysantha*, *P. dealbata*, *P. nudicaulis*, *P. tanacetifolia*, подмаренников – *Galium ruthenicum*, *G. boreale*, *G. pseudorivale*, *G. verum*, дымнянок – *Fumaria vaillantii*, *F. officinalis*, порезника – *Seseli ledebourii*, гониолимона – *Goniolimon speciosum*, прострела – *Pulsatilla patens* и др. Фитоценозы распространены по вершинам и склонам сопок различной экспозиции и в межсочковых депрессиях.

Петрофильные сообщества с преобладанием злаков, полыней и разнотравья из *Stipa orientalis*, *Hyssopus ambiguus*, *H. macranthus*, *H. officinalis*, *Silene altaica*, *Patrinia intermedia*, *Stipa orientalis* распространены на склонах сопок с щебнистыми выходами.

Злаково-полынные фитоценозы с участием *Artemisia frigida*, *Stipa capillata*, *S. orientalis*, *Festuca valesiaca*, *Poa attenuata* встречаются на южных и западных склонах. Разнотравье из *Thalictrum minus*, *Delphinium elatum*, *Ephedra monosperma*, *E. dahurica*, *Hyssopus ambiguus*, *Leonurus cardiaca*, *Cynoglossum officinale*, *Fragaria viridis* распространено на склонах восточной и северной экспозиций.

Ивы и тополя представлены видами: *Salix alba*, *S. cinerea*, *S. pentandra*, *S. triandra* и *S. viminalis*, *Populus alba* и *P. nigra*. Из лишайников преобладают виды из рода *Stereocaulon*. Мхи развиты слабо.

Сильная антропогенная нарушенность растительного покрова отмечена в районе пос. Бакырчик, а также вдоль автодорог и многочисленных тропинок и дорожек, а также близ сооружений горнодобывающего и перерабатывающего производства, на местах отвалов использованной горной породы, на местах разведки полезных ископаемых и строительства нового завода. На территории рудника наблюдается сильная и средняя степень деградации растительного покрова (Гельдыев, 1999). Вблизи населенных пунктов под воздействием перевыпаса сформировались малопродуктивные фитоценозы.

Отмечено незначительное естественное зарастание бортов карьеров и отвалов сорными травами: *Artemisia sieversiana*, *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *Cichorium intybus*, *Arctium tomentosum*, *Onopordum acanthium*, которые играют важную экологическую роль, поскольку задерживают разнос пыли отвалов горных пород.

Таким образом, определено 196 видов, которые относятся к 136 родам и 44 семействам. Среди которых преобладают 11 семейств: Poaceae (16 % всех видов), Asteraceae (14 %), Lamiaceae (8 %), Rosaceae (8 %), Fabaceae (6 %), Scrophulariaceae (4 %), Chenopodiaceae (4 %), Salicaceae (4 %), Apiaceae, Cyperaceae, Ranunculaceae (по 3 %). Родовой коэффициент очень высокий – 69 %. Эндемичных видов очень мало (всего 3 вида), эндемизм – всего 1,5 %.

Флора мезофильная (46 % мезофитов и 14 % гигрофитов). Распространены многолетние травы (71,5 %).

Выявлено 7 (2 %) краснокнижных видов: *Paeonia hybrida*, *Adonis vernalis*, *Euphorbia macrorrhiza*, *Hyssopus macranthus*, *Iris ludwigii*, *Ledum palustre*, *Pulsatilla patens*. *Paeonia hybrida* не требует особой охраны, т. к. успешно произрастает на нарушенных территориях. По хозяйственному значению виды распределяются: 80 (20 %) лекарственных, 70 (17,5 %) декоративных, 54 (13,5 %) культивируемых, 50 (12,5 %) кормовых, 37 (9 %) пищевых, 44 (11 %) технических, 29 (7 %) сорных, 17 (4,5 %) ядовитых, 11 (3 %) масленичных и медоносных.

Растительность территории месторождения представлена комплексом степных, луговых и солонцовых фитоценозов по увало-холмистым формам рельефа и в межсочных депрессиях и по долинам рек и небольших запруд. Преобладают сообщества кустарниково-злаковые (17,5 % от всех сообществ), кустарниково-разнотравные (13,5 %), злаково-разнотравные (12,5 %), злаковые (12 %), полынно-злаковые и злаково-полынные (по 8 %), полынно-разнотравные, кустарниково-полынные и злаково-кустарниковые (по 6 %), кустарниково-злаково-разнотравные и разнотравно-кустарниковые (по 4 %).

По склонам сопок и в межсочковых понижениях широко представлены кустарниковые сообщества из *Spiraea hypericifolia* и *Caragana frutex*. Травяной покров имеет неравномерное размещение и почти не встречается под пологом кустарников, но имеет мощное развитие на открытых местах по склонам сопок, по долинам водоемов с проективным покрытием почвы 70–90 %.

Сильная антропогенная нарушенность растительного покрова отмечена в районе пос. Бакырчик, а также вдоль автодорог и многочисленных тропинок и дорожек, близ сооружений горнодобывающего и перерабатывающего производства, на местах отвалов использованной горной породы, на местах разведки полезных ископаемых и строительства нового завода. На территории рудника наблюдается сильная и средняя степень деградации растительного покрова.

Отмечено незначительное естественное зарастание бортов карьеров и отвалов сорными травами: *Artemisia sieversiana*, *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *Cichorium intybus*, *Arctium tomentosum*, *Onopordum acanthium*, которые задерживают разнос пыли отвалов горных пород и имеют важное экологическое значение.

Таблица 1

Полный список видов флоры Бакырчикского месторождения

	Название вида	
	латинское	русское
	<i>Acer negundo</i> L.	Клён американский
	<i>Achillea millefolium</i> L.	Тысячелистник обыкновенный
	<i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevski	Чий блестящий
	<i>Adonis vernalis</i> L.	Адонис весенний
	<i>Agropyron pectinatum</i> (M. Bieb.) P. Beauv.	Житняк гребневидный
	<i>Agrostis gigantea</i> Roth.	Полевица гигантская
	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	Частуха подорожниковая
	<i>Allium caeruleum</i> Pall.	Лук голубой
	<i>Allium lineare</i> L.	Лук линейный
	<i>Alopecurus pratensis</i> L.	Лисохвост луговой
	<i>Amaranthus blitoides</i> S. Watson	Щирица жминдовидная
	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	Щирица запрокинутая
	<i>Anthemis tinctoria</i> L.	Пупавка красильная
	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	Купырь лесной (морковник)
	<i>Arctium tomentosum</i> Mill.	Лопух паутинистый (войлочный)
	<i>Artemisia absinthium</i> L.	Полынь горькая
	<i>Artemisia austriaca</i> Jacq	Полынь австрийская
	<i>Artemisia campestris</i> L.	Полынь полевая
	<i>Artemisia commutata</i> Besser	Полынь замещающая
	<i>Artemisia compacta</i> Fisch. ex DC.	Полынь плотная
	<i>Artemisia frigida</i> Willd.	Полынь холодная
	<i>Artemisia gmelinii</i> Weber ex Stechm.	Полынь Гмелина
	<i>Artemisia nitrosa</i> Weber	Полынь селитряная
	<i>Artemisia obtusiloba</i> Ledeb.	Полынь туполопастная
	<i>Artemisia schischkinii</i> Krasch.	Полынь Шишкина
	<i>Artemisia sieversiana</i> Willd.	Полынь Сиверса
	<i>Asparagus officinalis</i> L.	Спаржа лекарственная
	<i>Astragalus altaicola</i> Podl.	Астрагал алтайский
	<i>Astragalus onobrychis</i> L.	Астрагал эспарцетовый
	<i>Atraphaxis spinosa</i> L.	Курчавка колючая
	<i>Atriplex cana</i> C. A. Mey.	Лебеда белая (кокпек)
	<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	Икотник серо-зеленый
	<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	Кострец безостый
	<i>Butomus umbellatus</i> L.	Сусак зонтичный
	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	Вейник наземный
	<i>Camphorosma lessingii</i> Litv.	Камфоросма Лессинга
	<i>Caragana frutex</i> (L.) K. Koch	Карагана кустарниковая
	<i>Carduus crispus</i> L.	Чертополох курчавый
	<i>Carex krascheninnikowii</i> Kom. ex V. I. Krecz.	Осока Крашенинникова
	<i>Carex pediformis</i> C. A. Mey.	Осока стоповидная
	<i>Carex stenophylla</i> Wahlenb.	Осока узколистная
	<i>Carum carvi</i> L.	Тмин обыкновенный
	<i>Ceratocarpus arenarius</i> L.	Рогач песчаный (эбелек)
	<i>Chenopodium album</i> L.	Марь белая
	<i>Chenopodium botrys</i> L.	Марь пахучая
	<i>Cichorium intybus</i> L.	Цикорий обыкновенный
	<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	Змеёвка растопыренная
	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Вьюнок полевой
	<i>Cynoglossum officinale</i> L.	Чернокорень лекарственный

Продолжение таблицы 1

Полный список видов флоры Бакырчикского месторождения

	Название вида	
	латинское	русское
	<i>Dactylis glomerata</i> L.	Ежа сборная
	<i>Delphinium elatum</i> L.	Живокость высокая
	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	Щучка дернистая
	<i>Dipsacus dipsacoides</i> (Kar. & Kir.) Botsch.	Ворсянка ворсянковидная
	<i>Dracocephalum nutans</i> L.	Змееголовник поникающий
	<i>Echinops ritro</i> L.	Мордовник обыкновенный
	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	Пырей ползучий
	<i>Ephedra dahurica</i> Turcz.	Хвойник даурский
	<i>Ephedra monosperma</i> C. A. Mey.	Хвойник односемянный
	<i>Eremopyrum orientale</i> (L.) Jaub. & Spach	Мортук восточный
	<i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Nevski	Мортук пшеничный
	<i>Erodium stephanianum</i> Willd.	Аистник Стефана
	<i>Eryngium planum</i> L.	Синеголовник плоский
	<i>Erysimum canescens</i> Roth	Желтушник седеющий
	<i>Erysimum pannonicum</i> Crantz	Желтушник венгерский
	<i>Euphorbia macrorhiza</i> C. A. Mey.	Молочай длиннокорневой
	<i>Ferula soongarica</i> Pall. ex Spreng.	Ферула джунгарская
	<i>Festuca pratensis</i> Huds.	Овсяница луговая
	<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	Овсяница валлиская (типчак)
	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	Лабазник вязолистный
	<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	Лабазник обыкновенный
	<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	Земляника зелёная
	<i>Fumaria officinalis</i> L.	Дымянка лекарственная
	<i>Fumaria vaillantii</i> Loisel.	Дымянка Вайана
	<i>Galatella hauptii</i> (Ledeb.) Lindl.	Солонечник Гаупта
	<i>Galium boreale</i> L.	Подмаренник бореальный
	<i>Galium pseudorivale</i> Tzvelev	Подмаренник ложноприручейный
	<i>Galium ruthenicum</i> Willd.	Подмаренник русский
	<i>Galium verum</i> L.	Подмаренник настоящий
	<i>Geranium collinum</i> Stephan ex Willd.	Герань холмовая
	<i>Geum urbanum</i> L.	Гравилат городской
	<i>Glechoma hederacea</i> L.	Будра плющевидная
	<i>Glycyrrhiza uralensis</i> Fisch.	Солодка уральская
	<i>Goniolimon speciosum</i> (L.) Boiss.	Угlostебельник красивый
	<i>Gypsophila altissima</i> L.	Качим высочайший
	<i>Gypsophila paniculata</i> L.	Качим метельчатый
	<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	Цмин песчаный
	<i>Helictotrichon altaicum</i> Tzvelev	Овсец алтайский
	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	Ястребинка зонтичная
	<i>Hordeum bogdanii</i> Wilensky	Ячмень Богдана
	<i>Hordeum jubatum</i> L.	Ячмень гривастый
	<i>Hyoscyamus niger</i> L.	Белена чёрная
	<i>Hypericum perforatum</i> L.	Зверобой продырявленный
	<i>Hyssopus ambiguus</i> (Trautv.) Iljin	Иссоп сомнительный
	<i>Hyssopus macranthus</i> Boriss.	Иссоп крупноцветный
	<i>Hyssopus officinalis</i> L.	Иссоп лекарственный
	<i>Inula britannica</i> L.	Девясил британский
	<i>Iris ludwigii</i> Maxim.	Касатик Людвиг
	<i>Juncus gerardii</i> Loisel.	Ситник Жерара

Продолжение таблицы 1

Полный список видов флоры Бакырчикского месторождения

	Название вида	
	латинское	русское
	<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	Кохия простёртая (изень)
	<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	Тонконог гребенчатый
	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Чина луговая
	<i>Lathyrus rotundifolius</i> Willd.	Чина круглолистная
	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	Чина весенняя
	<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	Хатьма тюрингйская
	<i>Ledum palustre</i> L.	Багульник болотный
	<i>Leonurus cardiaca</i> L.	Пустырник сердечный
	<i>Lepidium latifolium</i> L.	Клоповник широколистный
	<i>Leymus angustus</i> (Trin.) Pilg.	Волоснец узкоколосый
	<i>Leymus multicaulis</i> (Kar. & Kir.) Tzvelev	Волоснец многостебельный
	<i>Leymus ramosus</i> (Trin.) Tzvelev	Колосняк ветвистый
	<i>Leymus secalinus</i> (Georgi) Tzvelev	Колосняк ржаной
	<i>Limonium myrianthum</i> (Schrenk) Kuntze	Кермек тысячцветковый
	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	Льнянка обыкновенная
	<i>Lithospermum officinale</i> L.	Воробейник лекарственный
	<i>Lonicera tatarica</i> L.	Жимолость татарская
	<i>Medicago falcata</i> L.	Люцерна серповидная (жёлтая)
	<i>Medicago lupulina</i> L.	Люцерна хмелевидная
	<i>Mentha arvensis</i> L.	Мята полевая
	<i>Mentha asiatica</i> Boriss.	Мята азиатская
	<i>Nitraria sibirica</i> Pall.	Селитрянка сибирская
	<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.	Эспарцет песчаный
	<i>Onopordum acanthium</i> L.	Татарник колючий
	<i>Origanum vulgare</i> L.	Душица обыкновенная
	<i>Orobanche</i> sp.	Заразиха
	<i>Orostachys spinosa</i> (L.) C. A. Mey.	Горноколосник колючий
	<i>Paeonia hybrida</i> Pall.	Пион степной
	<i>Patrinia intermedia</i> (Hornem.) Roem. & Schult.	Патриния средняя
	<i>Petrosimonia sibirica</i> (Pall.) Bunge	Петросимония сибирская
	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert.	Двукисточник тростниковидный
	<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	Тимофеевка степная
	<i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench	Зопник клубненосный
	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Тростник южный
	<i>Pilosella altaica</i> (Nageli & Peter) Schljakov	Ястребиночка алтайская
	<i>Plantago media</i> L.	Подорожник средний
	<i>Poa angustifolia</i> L.	Мятлик узколистный
	<i>Poa attenuata</i> Trin.	Мятлик оттянутый
	<i>Poa pratensis</i> L.	Мятлик луговой
	<i>Poa trivialis</i> L.	Мятлик обыкновенный
	<i>Populus alba</i> L.	Тополь белый
	<i>Populus nigra</i> L.	Тополь черный
	<i>Potentilla acaulis</i> L.	Лапчатка бесстебельная
	<i>Potentilla bifurca</i> L.	Лапчатка вильчатая
	<i>Potentilla chrysantha</i> Trevir.	Лапчатка золотистоцветковая
	<i>Potentilla nudicaulis</i> Willd. ex Schtdl.	Лапчатка голостебельная
	<i>Potentilla tanacetifolia</i> Willd. ex Schtdl.	Лапчатка пижмолистная
	<i>Potentilla virgata</i> Lehm.	Лапчатка прутьевидная
	<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	Прострел раскрытый

Полный список видов флоры Бакырчикского месторождения

	Название вида	
	латинское	русское
	<i>Ranunculus acris</i> L.	Лютик едкий
	<i>Rhamnus cathartica</i> L.	Жостер слабительный (крушина)
	<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	Шиповник иглистый
	<i>Rosa majalis</i> Herrm.	Шиповник майский
	<i>Rosa spinosissima</i> L.	Шиповник колючейший
	<i>Rubus caesius</i> L.	Ежевика обыкновенная
	<i>Rumex acetosa</i> L.	Щавель кислый
	<i>Rumex confertus</i> Willd.	Щавель конский
	<i>Salix alba</i> L.	Ива белая (ветла)
	<i>Salix cinerea</i> L.	Ива пепельная
	<i>Salix pentandra</i> L.	Ива пятитычинковая (чернотал)
	<i>Salix triandra</i> L.	Ива трёхтычинковая
	<i>Salix viminalis</i> L.	Ива прутьевидная
	<i>Salvia nemorosa</i> L.	Шалфей дубравный
	<i>Salvia stepposa</i> Des.-Shost.	Шалфей степной
	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	Кровохлебка лекарственная
	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	Скабиоза бледно-жёлтая
	<i>Scirpus radicans</i> Schkuhr	Камыш укореняющийся
	<i>Scirpus tabernaemontani</i> C. C. Gmel.	Камыш Табернемонтана
	<i>Scutellaria</i> sp.	Шлемник
	<i>Sedum hybridum</i> L.	Очиток гибридный
	<i>Senecio jacobaea</i> L.	Крестовник Якова
	<i>Seseli ledebourii</i> G. Don	Жабрица Ледебура
	<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	Щетинник зелёный
	<i>Silene altaica</i> Pers.	Смолёвка алтайская
	<i>Sium latifolium</i> L.	Поручейник широколистный
	<i>Solanum dulcamara</i> L.	Паслён сладко-горький
	<i>Spiraea hypericifolia</i> L.	Спирея зверобоелистная
	<i>Stachys palustris</i> L.	Чистец болотный
	<i>Stipa capillata</i> L.	Ковыль волосатик
	<i>Stipa orientalis</i> Trin.	Ковыль восточный
	<i>Tanacetum millefolium</i> (L.) Tzvel	Пижма тысячелистная
	<i>Tephrosia integrifolia</i> (L.) Holub	Пепельник цельнолистный
	<i>Thalictrum minus</i> L.	Василисник малый
	<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	Тимьян Маршалла (чабрец)
	<i>Trifolium repens</i> L. (<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl)	Клевер ползучий
	<i>Tulipa patens</i> C. Agardh ex Schult. & Schult. f.	Тюльпан поникающий
	<i>Typha angustifolia</i> L.	Рогоз узколистный
	<i>Typha latifolia</i> L.	Рогоз широколистный
	<i>Urtica dioica</i> L.	Крапива двудомная
	<i>Verbascum blattaria</i> L.	Коровяк тараканий
	<i>Veronica longifolia</i> L.	Вероника длиннолистная
	<i>Veronica pinnata</i> L.	Вероника перистая
	<i>Veronica porphyriana</i> Pavlov	Вероника Порфирия
	<i>Veronica spicata</i> L.	Вероника колосистая
	<i>Veronica spuria</i> L.	Вероника ненастоящая
	<i>Vicia cracca</i> L.	Горошек мышиный
	<i>Xanthium strumarium</i> L.	Дурнишник зобовидный
	<i>Ziziphora clinopodioides</i> Lam.	Зизифора пахучковидная
Итого видов – 196		

Таблица 2

Полный перечень родов по количеству видов флоры Бакырчикского месторождения

№ п/п	Название рода		Кол-во видов в роде
	латинское	русское	
	<i>Acer</i>	Клён	1
	<i>Achillea</i>	Тысячелистник	1
	<i>Achnatherum</i>	Чий	1
	<i>Adonis</i>	Адонис	1
	<i>Agropyron</i>	Житняк	1
	<i>Agrostis</i>	Полевица	1
	<i>Alisma</i>	Частуха	1
	<i>Allium</i>	Лук	2
	<i>Alopecurus</i>	Лисохвост	1
	<i>Amaranthus</i>	Щирица	2
	<i>Anthemis</i>	Пупавка	1
	<i>Anthriscus</i>	Купырь	1
	<i>Arctium</i>	Лопух	1
	<i>Artemisia</i>	Полынь	11
	<i>Asparagus</i>	Спаржа	1
	<i>Astragalus</i>	Астрагал	2
	<i>Atraphaxis</i>	Курчавка	1
	<i>Atriplex</i>	Лебеда	1
	<i>Berteroa</i>	Икотник	1
	<i>Bromopsis</i>	Кострец	1
	<i>Butomus</i>	Сусак	1
	<i>Calamagrostis</i>	Вейник	1
	<i>Camphorosma</i>	Камфоросма	1
	<i>Caragana</i>	Карагана	1
	<i>Carduus</i>	Чертополох	1
	<i>Carex</i>	Осока	3
	<i>Carum</i>	Тмин	1
	<i>Ceratocarpus</i>	Рогач	1
	<i>Chenopodium</i>	Марь	2
	<i>Cichorium</i>	Цикорий	1
	<i>Cleistogenes</i>	Змеёвка	1
	<i>Convolvulus</i>	Вьюнок	1
	<i>Cynoglossum</i>	Чернокорень	1
	<i>Dactylis</i>	Ежа	1
	<i>Delphinium</i>	Живокость	1
	<i>Deschampsia</i>	Щучка	1
	<i>Dipsacus</i>	Ворсянка	1
	<i>Dracocephalum</i>	Змееголовник	1
	<i>Echinops</i>	Мордовник	1
	<i>Elytrigia</i>	Пырей	1
	<i>Ephedra</i>	Хвойник	2
	<i>Eremopyrum</i>	Мортук	2
	<i>Erodium</i>	Аистник	1
	<i>Eryngium</i>	Синеголовник	1
	<i>Erysimum</i>	Желтушник	2
	<i>Euphorbia</i>	Молочай	1
	<i>Ferula</i>	Ферула	1
	<i>Festuca</i>	Овсяница	2

Продолжение таблицы 2

Полный перечень родов по количеству видов флоры Бакырчикского месторождения

№ п/п	Название рода		Кол-во видов в роде
	латинское	русское	
	<i>Filipendula</i>	Лабазник	2
	<i>Fragaria</i>	Земляника	1
	<i>Fumaria</i>	Дымянка	2
	<i>Galatella</i>	Солонечник	1
	<i>Galium</i>	Подмаренник	4
	<i>Geranium</i>	Герань	1
	<i>Geum</i>	Гравилат	1
	<i>Glechoma</i>	Будра	1
	<i>Glycyrrhiza</i>	Солодка	1
	<i>Goniolimon</i>	Угlostебельник	1
	<i>Gypsophila</i>	Качим	2
	<i>Helichrysum</i>	Цмин	1
	<i>Helictotrichon</i>	Овсец	1
	<i>Hieracium</i>	Ястребинка	1
	<i>Hordeum</i>	Ячмень	2
	<i>Hyoscyamus</i>	Белена	1
	<i>Hypericum</i>	Зверобой	1
	<i>Hyssopus</i>	Иссоп	3
	<i>Inula</i>	Девясил	1
	<i>Iris</i>	Касатик	1
	<i>Juncus</i>	Ситник	1
	<i>Kochia</i>	Кохия	1
	<i>Koeleria</i>	Тонконог	1
	<i>Lathyrus</i>	Чина	3
	<i>Lavatera</i>	Хатьма	1
	<i>Ledum</i>	Багульник	1
	<i>Leonurus</i>	Пустырник	1
	<i>Lepidium</i>	Клоповник	1
	<i>Leymus</i>	Волоснец	4
	<i>Limonium</i>	Кермек	1
	<i>Linaria</i>	Льнянка	1
	<i>Lithospermum</i>	Воробейник	1
	<i>Lonicera</i>	Жимолость	1
	<i>Medicago</i>	Люцерна	2
	<i>Mentha</i>	Мята	2
	<i>Nitraria</i>	Селитрянка	1
	<i>Onobrychis</i>	Эспарцет	1
	<i>Onopordum</i>	Татарник	1
	<i>Origanum</i>	Душица	1
	<i>Orobanche</i>	Заразиха	1
	<i>Orostachys</i>	Горноколосник	1
	<i>Paeonia</i>	Пион	1
	<i>Patrinia</i>	Патриния	1
	<i>Petrosimonia</i>	Петросимония	1
	<i>Phalaroides</i>	Двукисточник	1
	<i>Phleum</i>	Тимофеевка	1
	<i>Phlomis</i>	Зопник	1
	<i>Phragmites</i>	Тростник	1

Окончание таблицы 2

Полный перечень родов по количеству видов флоры Бакырчикского месторождения

№ п/п	Название рода		Кол-во видов в роде
	латинское	русское	
	<i>Pilosella</i>	Ястребиночка	1
	<i>Plantago</i>	Подорожник	1
	<i>Poa</i>	Мятлик	4
	<i>Populus</i>	Тополь	2
	<i>Potentilla</i>	Лапчатка	6
	<i>Pulsatilla</i>	Прострел	1
	<i>Ranunculus</i>	Лютик	1
	<i>Rhamnus</i>	Жостер	1
	<i>Rosa</i>	Шиповник	3
	<i>Rubus</i>	Ежевика	1
	<i>Rumex</i>	Щавель	2
	<i>Salix</i>	Ива	5
	<i>Salvia</i>	Шалфей	2
	<i>Sanguisorba</i>	Кровохлёбка	1
	<i>Scabiosa</i>	Скабиоза	1
	<i>Scirpus</i>	Камыш	2
	<i>Scutellaria</i>	Шлемник	1
	<i>Sedum</i>	Очиток	1
	<i>Senecio</i>	Крестовник	1
	<i>Seseli</i>	Жабрица	1
	<i>Setaria</i>	Щетинник	1
	<i>Silene</i>	Смолёвка	1
	<i>Sium</i>	Поручейник	1
	<i>Solanum</i>	Паслён	1
	<i>Spiraea</i>	Спирея	1
	<i>Stachys</i>	Чистец	1
	<i>Stipa</i>	Ковыль	2
	<i>Tanacetum</i>	Пижма	1
	<i>Tephrosieris</i>	Пепельник	1
	<i>Thalictrum</i>	Василисник	1
	<i>Thymus</i>	Тимьян	1
	<i>Trifolium</i>	Клевер	1
	<i>Tulipa</i>	Тюльпан	1
	<i>Typha</i>	Рогоз	2
	<i>Urtica</i>	Крапива	1
	<i>Verbascum</i>	Коровяк	1
	<i>Veronica</i>	Вероника	5
	<i>Vicia</i>	Горошек	1
	<i>Xanthium</i>	Дурнишник	1
	<i>Ziziphora</i>	Зизифора	1
Итого видов			196

Таблица 3

Список семейств с количеством видов флоры Бакырчикского месторождения

№ п/п	Название семейства		Количество видов	
	латинское	русское	экземпляров	%
1	Рoaceae Barnhart	Мятликовые	32	16
2	Asteraceae Bercht. & J. Presl	Сложноцветные	28	14

Окончание таблицы 3

Список семейств с количеством видов флоры Бакырчикского месторождения

№ п/п	Название семейства		Количество видов	
	латинское	русское	экземпляров	%
3	Lamiaceae Lindl.	Яснотковые	16	8
4	Rosaceae Juss.	Шиповниковые	16	8
5	Fabaceae Lindl.	Бобовые	12	6
6	Scrophulariaceae Juss.	Норичниковые	8	4
7	Chenopodiaceae Vent.	Маревые	7	4
8	Salicaceae Mirb.	Ивовые	7	4
9	Apiaceae Lindl.	Сельдерейные	6	3
10	Cyperaceae Juss.	Осоковые	5	3
11	Ranunculaceae L.	Лютиковые	5	3
12	Brassicaceae Burnett	Капустные	4	2
13	Rubiaceae Juss.	Мареновые	4	2
14	Caryophyllaceae Juss.	Гвоздиковые	3	1,5
15	Polygonaceae Juss.	Гречишные	3	1,5
16	Alliaceae J. Agardh	Луковые	2	1
17	Amaranthaceae Juss.	Амарантовые	2	1
18	Boraginaceae Juss.	Бурачниковые	2	1
19	Crassulaceae J. Saint-Hilaire	Толстянковые	2	1
20	Dipsacaceae Juss.	Ворсянковые	2	1
21	Ephedraceae Dumort.	Хвойниковые	2	1
22	Fumariaceae L.	Дымянковые	2	1
23	Geraniaceae Juss.	Гераниевые	2	1
24	Solanaceae Juss.	Пасленовые	2	1
25	Typhaceae Juss.	Рогозовые	2	1
26	Plumbaginaceae Juss.	Свинчатковые	2	1
27	Aceraceae Dumort.	Кленовые	1	0,5
28	Alismataceae Vent.	Частуховые	1	0,5
29	Asparagaceae Juss.	Спаржевые	1	0,5
30	Butomaceae Mirb.	Сусаковые	1	0,5
31	Caprifoliaceae Juss.	Жимолостные	1	0,5
32	Convolvulaceae Juss.	Вьюнковые	1	0,5
33	Ericaceae Juss.	Вересковые	1	0,5
34	Euphorbiaceae Juss.	Молочайные	1	0,5
35	Hypericaceae Juss.	Зверобойные	1	0,5
36	Iridaceae Juss.	Ирисовые	1	0,5
37	Juncaceae Juss.	Ситниковые	1	0,5
38	Liliaceae Juss.	Лилейные	1	0,5
39	Malvaceae Juss.	Мальвовые	1	0,5
40	Paeoniaceae Raf.	Пионовые	1	0,5
41	Plantaginaceae Juss.	Подорожниковые	1	0,5
42	Rhamnaceae Juss.	Жостеровые	1	0,5
43	Urticaceae Juss.	Крапивные	1	0,5
44	Valerianaceae Batsch	Валерьяновые	1	0,5
Итого видов			196	100,0

Таблица 4

Распределение видов по хозяйственному значению

Группы видов	Количество видов	
	экземпляров	%
Лекарственные	80	20
Декоративные	70	17,5
Культивируемые	54	13,5
Кормовые	50	12,5
Пищевые	37	9
Технические	44	11
Сорные	29	7
Ядовитые	17	4,5
Масленичные и эфирномасленичные, медоносные, инсектициды	11	3
Краснокнижные:		
редкие	4	1
эндемы	3	1
Итого	399	100,0

Таблица 5

Распределение видов по отношению к влаге

Группы	Количество видов	
	экземпляров	%
Мезофит	86	46
Ксерофит	52	28
Гигрофит	26	14
Ксеромезофит	18	9
Мезоксерофит	4	2
Галофиты	2	1
Итого	188	100,0

Таблица 6

Распределение видов по отношению к почвенному питанию, субстрату

Группы видов	Количество видов	
	экземпляров	%
Мезотроф	105	52
Эвтроф	58	28,5
Галофит	10	5
Олиготроф	8	4
Нитрофилы	7	3,5
Кальцефил	5	2,5
Псаммофит	4	2
Петрофит	4	2
Псевдогалофит	1	0,5
Итого	202	100,0

Таблица 7

Распределение видов по жизненным формам

Группы видов	Количество видов		
	экземпляров	%	
Травы	многолетние	144	71,5
	однолетние или малолетние	17	8,5
	водные	5	2,5
	суккуленты	3	1,5
	эфемероиды	3	1,5
Деревья и кустарники	19	9,5	
Полукустарники	10	5	
Итого	201	100,0	

Таблица 8

Эколого-физиономические типы растительных сообществ

Название	Кол-во, %
Кустарниково-злаковые	17,5
Кустарниково-разнотравные	13,5
Злаково-разнотравные	12,5
Злаковые	12
Полынно-злаковые	8
Злаково-полынные	8
Полынно-разнотравные	6
Кустарниково-полынные	6
Злаково-кустарниковые	6
Кустарниково-злаково-разнотравные	4
Разнотравно-кустарниковые	4
Полынно-злаково-разнотравные	1
Типчаково-полынно-кустарниковые	0,5
Злаково-кустарниково-разнотравные	0,5
Ивово-злаковое	0,5
Итого	100,0

ЛИТЕРАТУРА

Гельдыев Б.В. Оценка степени трансформации природно-территориальных комплексов Тенгизского месторождения на основе данных дистанционного зондирования // Трансформация природных экосистем и их компонентов при опустынивании (научный сборник). – Алматы: Гридан, 1999. – С. 80–85.

Красная книга Казахской ССР // Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений // Растения. – Алма-Ата: Наука, 1981. – Ч. 2. – 263 с.

Флора Западной Сибири. Руководство к определению западно-сибирских растений / Под редакцией Крылова П.Н. Издание Томского Отделения Русского Ботанического Общества. – 1927–1964. – Т. 1–12.

SUMMARY

The information on the composition of flora and vegetation of Bakyrchik field is given. There are 196 species, that are related to 136 genera and 44 families. The dominant families are the *Poaceae* (16 % from all species), the *Asteraceae* (14 %), the *Lamiaceae* (8 %), the *Rosaceae* (8 %), the *Fabaceae* (6 %). There are 7 species of the Red Book: *Euphorbia macrorhiza*, *Hyssopus macranthus*, *Iris ludwigii*, *Ledum palustre*, *Pulsatilla patens*, *Paeonia hybrida*, *Adonis vernalis*.

УДК 581.9(571.51)

Л.В. Кривобоков, А.А. Зверев

L.V. Krivobokov, A.A. Zverev

**КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ОСОБЕННОСТИ ЦЕНОФЛОРЫ
ЛИСТВЕННИЧНЫХ ЛЕСОВ КРИОЛИТОЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ
(БАССЕЙН Р. НИЖНЯЯ ТУНГУСКА)**

**CLASSIFICATION OF PLANT COMMUNITY AND TRAITS OF COENOFLORA
OF LARCH FORESTS OF MIDDLE SIBERIA PERMAFROST ZONE
(NIZHNYAYA TUNGUSKA RIVER BASIN)**

Были выделены основные типы лиственничных лесов подзоны северной тайги Средней Сибири в окрестностях пос. Тура. Используя метод DCA-ординации были выявлены основные экологические факторы, формирующие разнообразие типов леса. Флористический состав и структура лесных сообществ были исследованы при помощи программы IBIS. Проведенные исследования показали, что бедный флористический состав, нивелирующее влияние пожаров и мерзлотные почвы являются основными факторами низкого альфа- и бета-разнообразия.

Изучение состава и структуры растительности имеет важнейшее значение для выявления разнообразия растительных сообществ и их территориальных комплексов как отдельных природных районов, так и крупных географических регионов, разработки научной методологии природно-экологического районирования, исследования динамики экосистем. Лиственничный биом занимает в Северной Евразии огромные пространства, где главными экологическими факторами формирования растительного покрова считаются резко континентальный климат и особый режим функционирования мерзлотных почв. До настоящего времени обобщающими ботанико-географическими исследованиями растительности бореальных лиственничных лесов охвачены в основном самые восточные регионы Евразии (Krestov et al., 2009). Цель данного исследования – выявить фитоценотическое и флористическое разнообразие лесной растительности Центральной Эвенкии, в среднем течении р. Нижняя Тунгуска, в районе пос. Тура. Для этого разработана система эколого-фитоценотической классификации, выполнена ординация типов леса на осях основных градиентов среды. Также выявлен состав флоры, в сравнительном плане проанализированы особенности ценофлор типов леса. В прошлом на территории Среднесибирского плоскогорья уже проводились отдельные флористические исследования (Водопьянова, 1984; Зуганова et al., 2009).

Район исследований расположен на Среднесибирском плоскогорье (64° с. ш., 100° в. д.). Рельеф исследуемой территории эрозионно-денудационный, низкогорный, с пологими склонами, высотные отметки 120–600 м над у. м. В геологическом строении преобладают траппы, составляющие фундамент почвообразования. Территория исследований находится в границах сплошной криолитозоны. В почвенном покрове преобладают подбуры и криоземы, формирующиеся на суглинистом элювии. Климат континентальный, умеренно влажный. Среднегодовая температура воздуха -8.9 °С, средняя температура января – -36 °С, июля – +16 °С, сумма температур воздуха за период с температурой выше 10 °С составляет 1000 °С, годовая амплитуда температур – 52 °С. Среднегодовая сумма осадков составляет около 370 мм, распределение их по сезонам года сравнительно равномерное, высота снежного покрова 50–60 см. Продолжительность вегетационного периода около 70–80 дней. Климатические показатели изменяются с увеличением абсолютной высоты, что связано с высотными инверсиями климата (Климатический атлас..., 1960; Средняя Сибирь, 1964).

Исследования флоры и растительности были проведены на базе стационара «Эвенкийский» Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Для характеристики растительности сделано 47 полных геоботанических описаний, расположенных по профилям от вершин локальных водоразделов к долинам рек. Классификация растительности выполнена в русле эколого-фитоценотического подхода (Сукачев, 1972). Обработка флористических и геоботанических данных проведена с использованием программы IBIS (Зверев, 2007). Экологические группы видов использованы согласно работе Пыхаловой с соавторами (2007), пояснo-зональные группы видов использованы согласно монографии Малышева и Пешковой (1984), биоморфологи-

ческие группы приведены по Серебрякову (1962). Индексы активности для видов, родов и семейств рассчитаны работе Юрцева (1968). Названия сосудистых растений, мхов и лишайников приведены по работам Черпанова (1995), Игнатова с соавторами (Ignatov et al., 2006), «Список лишенофлоры...» (2010).

Согласно лесорастительному районированию (Коротков, 1994), территория исследований расположена в Средне-Сибирской плоскогорной лесорастительной области. Район в среднем течении р. Нижняя Тунгуска входит в Ангаро-Тунгусскую лесорастительную провинцию, внутри нее в Нижне-Тунгусский округ. Растительность здесь представлена в основном северогаежными светлохвойными лесами из *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv., находящимися в разных стадиях восстановительных постпирогенных сукцессий. Межпожарный интервал оценивается в среднем в 200 лет (Цветков, 2004). Были выделены следующие типы леса.

Лиственничник разнотравно-лишайниковый (Лрл). Редкостойные сообщества на выходах коренных пород, на склонах различной крутизны и экспозиции, в пределах 150–250 м н.у.м. Древоустой разновозрастный, сомкнутостью 0,25–0,35 из *Larix dahurica*, высотой 7–15 м. Кустарниковый ярус с проективным покрытием 5–15 %, высотой 0,5–3 м, состоит из 7–11 видов, преобладают могут *Rosa acicularis* Lindl. или *Juniperus communis* L. Травяно-кустарничковый ярус, с проективным покрытием 10–15 % и высотой 5–20 см, слагают *Vaccinium vitis-idaea* L. и петрофитное разнотравье, в среднем 20–23 вида. Мохово-лишайниковый покров с проективным покрытием 35–45 % сложен в среднем 20 видами мхов и лишайников. Доминируют *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. и лишайники рода *Cladonia* P. Browne. Характерными видами типа леса являются *Lonicera caerulea* L., *Ribes nigrum* L., *Gymnocarpium jessoense* (Koidz.) Koidz., *Viola brachyceras* Turcz., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott., *Potentilla inquinans* Turcz., *Rubus matsumuranus* Levl. ex Vaniot, *Sorbus sibirica* Hedl., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Holub., *Ribes triste* Pall.

Лиственничник грушанково-бруснично-зеленомошный (Лгбз). Сомкнутые сообщества высоких надпойменных террас рек на легких суглинистых почвах (подбур оподзоленный), на высотах 120–140 м н.у.м. Древоустой двухъярусные, с *L. dahurica* в первом ярусе, высотой 10–20 м и *Betula pendula* Roth во втором, высотой 7–10 м, общей сомкнутостью 0,5–0,7. Возраст лиственницы 100–250 лет, березы в среднем – 50 лет. Подлесок слабо развит, 5–15 %, слагают его 7–10 видов, в том числе подрост, высота его 1–3 м, доминируют *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar или *Salix saposhnikovii* N. Bolschakov. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 35–45 %, высота первого подъяруса, сложенного брусникой и грушанкой, – 5–15 см, второго – из багульника и трав – 30–40 см. Мохово-лишайниковый покров расположен куртинами, 5–30 %, слагают его 2–5 видов, преобладают *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. Характерными видами являются *Pyrola rotundifolia* L., *Lonicera caerulea*, *Salix saposhnikovii*, *Sorbus sibirica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Ribes triste*, *Equisetum pratense* Ehrh., *Vicia cracca* L., *Orthilia obtusata* (Turcz.) Jurtzev, *Rubus arcticus* L., *R. humilifolius* C. A. Meyer, *Betula pendula*.

Лиственничник багульниково-зеленомошный (Лбз). Лиственничники северных пологих склонов, на тяжелых суглинках (криозем грубогумусный) каменистых, с мерзлотой на глубине 30–40 см, 140–250 м абс. выс. Древоустой из лиственницы, возрастом 100–300 лет, высотой 6–13 м, сомкнутостью 0,2–0,3. Кустарниковый ярус 2–15 %, высотой 1–3 м, сложен в основном *Duschekia fruticosa*, в примеси 3–5 видов, в основном ив. В напочвенном покрове, имеющем проективное покрытие 20–35 % и состоящем из 10–20 видов, доминируют обычно *Ledum palustre* L. в первом подъярусе и *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum* L., *Carex globularis* L. – во втором. Мохово-лишайниковый покров 100%, мощностью 10–15 см, сложен 10–16 видами, с доминированием *Pleurozium schreberi*, реже *Hylocomium splendens* или *Aulacomnium* sp., содоминируют *Cladonia rangiferina* L. (Web.), *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vezda. Характерные виды – *Salix saposhnikovii*, *Poa sergievskajae* Probat., *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Carex vaginata* Tausch.

Лиственничник бруснично-зеленомошный (Лбрз). Лиственничники на световых пологих склонах, 160–220 м абс. выс. Почвы каменистые, тяжелосуглинистые криоземы и литоземы. В древоустой из лиственницы возрастом 100–200 лет, сомкнутостью 0,25–0,5 и высотой 8–18 м, почти всегда есть примесь *Betula pendula* и *Picea obovata* Ledeb. Кустарниковый ярус хорошо развит, 5–30 %, высота 1–3 м, слагают его обычно 5–7 видов, с доминированием, *Duschekia fruticosa* или *Spiraea media* Franz Schmidt, реже *Betula exilis* L. В напочвенном покрове 15–25 видов, доминирует брусника, образуя основной подъярус высотой 10–15 см, содоминируют *Pyrola rotundifolia* и *Arctous alpina* (L.) Niedenzu. Мохово-лишайниковый покров сложен 8–15 видами, с проективным покрытием в среднем 50 %, доминируют чаще всего *Rhytidium rugosum* и *Pleurozium schreberi*. Характерные виды – *Pyrola rotundifolia*, *Lonicera caerulea*, *Juniperus communis*, *Betula pendula*, *Picea obovata*, *Spiraea media*, *Carex reventa* V. Krecz., *Cypripedium guttatum* Sw.

Березняк голубично-бруснично-зеленомошный (Бгбз). Сообщества из *Betula pubescens* Ehrh. всегда с примесью лиственницы, иногда ели, на вершинах сопок, 530–580 м абс. выс. Почвы – криоземы тяжело-суглинистые каменистые, с мерзлотой на глубине 30–45 см. Возраст березы обычно 30–70 лет, лиственницы – 100–200 лет, общая сомкнутость 0,3–0,5, высота 4–11 м. Подлесок из подроста и душекии, высотой 1–4 м, покрытием 10–40 %, слагают 4–7 видов. Травяно-кустарничковый ярус из 10–18 видов, 2-х ярусный, доминируют голубика (30–50 см) и брусника (5–15 см), в примеси *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) Hartm. и *Rubus arcticus*. Мохово-лишайниковый покров из 12–15 видов, с проективным покрытием 40–100 %. Доминируют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, содоминируют виды рода *Cladonia*. Характерные виды – *Betula pubescens*, *Lycopodium annotinum* L., *Vaccinium myrtillus* L.

Результаты ДСА-ординации (рис. 1) показали ясные отличия типов леса по оси 1, которую можно интерпретировать как комплексный градиент увлажнения и континентальности климата, которые трансформируются под влиянием рельефа и абсолютной высоты. Ксерофильностью характеризуются **Лрл** на скальных выходах, а наиболее влажными являются **Бгбз** вершин сопок, они же являются и наименее континентальными за счет мощности снежного покрова и инверсий зимних температур. Ось 2 может быть интерпретирована как градиент летней теплообеспеченности. Самыми теплыми являются **Лрл**, затем располагаются сообщества надпойменных террас (**Лгбз**) и южных склонов (**Лбрз**), самые холодные – лиственничники северных склонов (**Лбз**), березняки занимают промежуточное положение.

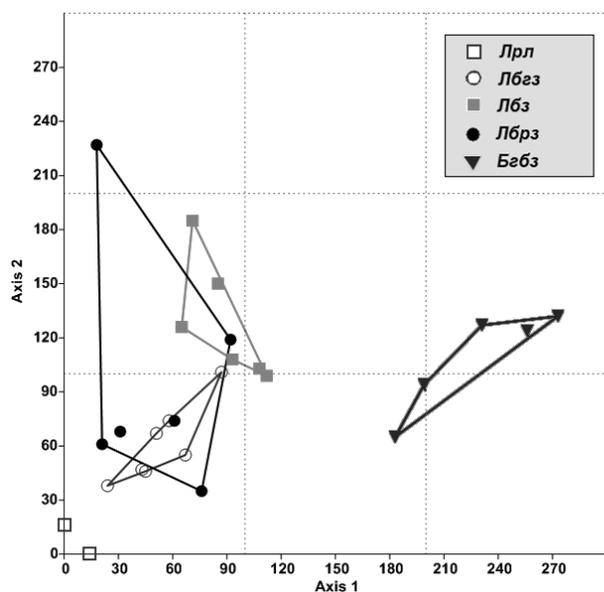


Рис. 1. Распределение типов леса на 1 и 2 осях ДСА-ординации.

Анализ флористического состава типов леса может дать важную информацию об их экологических и географических особенностях. Парциальная флора лесов окрестностей пос. Тура включает 132 вида из 87 родов и 40 семейств сосудистых растений. Многие семейства представлены одним родом (25–62,5 %) и одним (16–40 %) или двумя (10–25 %) видами. Такие соотношения характерны для флор, развивающихся в суровых экологических условиях (Толмачев, 1974). В семейственно-видовом спектре первые шесть семейств являются типичными для бореальных лесных флор (табл.): Poaceae, Asteraceae, Rosaceae, Cyperaceae, Salicaceae, Ranunculaceae. Ведущие по числу видов рода флоры – это *Carex*, *Salix*, *Betula*, *Poa*, *Viola*, *Saxifraga*. Взвешенные (с учетом активности таксонов) спектры показывают совершенно другие соотношения. В семейственно-видовом взвешенном спектре первые шесть семейств следующие: Ericaceae, Rosaceae, Poaceae, Betulaceae, Salicaceae, Pinaceae. В родо-видовом взвешенном спектре лидируют рода: *Vaccinium*, *Salix*, *Calamagrostis*, *Larix*, *Betula*, *Equisetum* и *Rosa*.

Взвешенные спектры показывают реальную фитоценотическую роль таксонов в изучаемых сообществах. Согласно взвешенным спектрам изучаемая флора является переходной от северотаежной к лесотундровой (Юрцев, 1966).

Для подтверждения экологических особенностей типов леса был проведен сравнительный анализ ценофлор типов по поясно-зональным (рис. 3), биоморфологическим (рис. 4) и экологическим группам (рис. 2). Наиболее информативным оказался анализ экологических групп по увлажнению. Схожими соотношениями отличаются **Лбз** и **Бгбз**, где около половины видов ценофлор составляют гигромезофиты и мезогигрофиты – самые влажные типы леса района исследований. Наиболее ксерофитным типом ожидаемо показал себя **Лрл**, где 15 % видов – ксерофиты и мезоксерофиты (такие как *Carex reventata* V. Krecz., *Potentilla inquinans* Turcz., *Campanula rotundifolia* L., *Thalictrum foetidum* L., *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz., *Saxifraga spinulosa* Adams), характерные для петрофитных условий, а основную часть флоры составляют мезофиты. Схожий спектр показывает **Лбрз**, встречающиеся на южных склонах. Промежуточным типом выступает **Лгбз** на легкосуглинистых аллювиальных отложениях.

Спектры поясно-зональных групп видов типов леса различаются незначительно. Виды темнохвойной и светлохвойной групп составляют более двух третей видов во всех типах. Однако, некоторые особен-

Таблица

Флористические спектры ценофлоры лиственничных лесов

Семейственно-видовой спектр				Родо-видовой спектр			
Невзвешенный спектр		Взвешенный спектр		Невзвешенный спектр		Взвешенный спектр	
Семейство	Число видов	Семейство	Вес семейства	Род	Число видов	Род	Вес рода
Poaceae	13	Ericaceae	325	<i>Carex</i>	9	<i>Vaccinium</i>	186
Asteraceae	12	Rosaceae	233	<i>Salix</i>	8	<i>Salix</i>	129
Rosaceae	11	Poaceae	231	<i>Betula</i>	5	<i>Calamagrostis</i>	99
Сурерaceae	9	Betulaceae	171	<i>Poa</i>	4	<i>Larix</i>	96
Salicaceae	8	Salicaceae	131	<i>Viola</i>	4	<i>Betula</i>	94
Ranunculaceae	8	Pinaceae	120	<i>Saxifraga</i>	4	<i>Equisetum, Rosa</i>	по 92

ности экологии типов леса могут быть выявлены по соотношению мало представленных групп. Некоторые лесостепные виды встречаются в наиболее теплых и ксерофитных **Лрл** и **Лбрз** (*Vicia nervata* Sipl., *Galium boreale* L., *Campanula glomerata* L., *Sedum telephium* L., *Tephrosia integrifolia* (L.) Holub, *Viola arenaria* DC.). **Бгбз**, как наименее континентальный тип леса, содержит виды пребореальной лесной группы (*Betula pubescens* Ehrh., *Sambucus sibirica* Nakai). Наиболее холодный **Лбз** и каменистый **Лрл** типы содержат монтанные, гипарктомонтанные и тундрово-высокогорные виды (*Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) Hartm., *Valeriana capitata* Pall. ex Link., *Carex vaginata* Tausch, *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott, *Stellaria peduncularis* Bunge, *Trisetum agrostideum* (Laest.) Fries, *Potentilla stipularis* L.).

Все рассматриваемые типы леса сложены в основном растениями четырех биоморфологических групп, а именно деревьями, кустарниками, кустарничками и длиннокорневищными травами, которые вместе составляют 75–85 % спектров каждого типа. Несколько выделяются **Лрл** (лиственничники на скальных обнажениях). В этих сообществах увеличивается роль короткокорневищных и стержнекорневых трав (таких как *Potentilla inquinans* Turcz., *Campanula rotundifolia* L., *Thalictrum foetidum* L., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott, *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin, *Polemonium boreale* Adams, *Lychnis sibirica* L.), в то время как уменьшается вклад длиннокорневищных трав и кустарничков, а однолетники отсутствуют совсем.

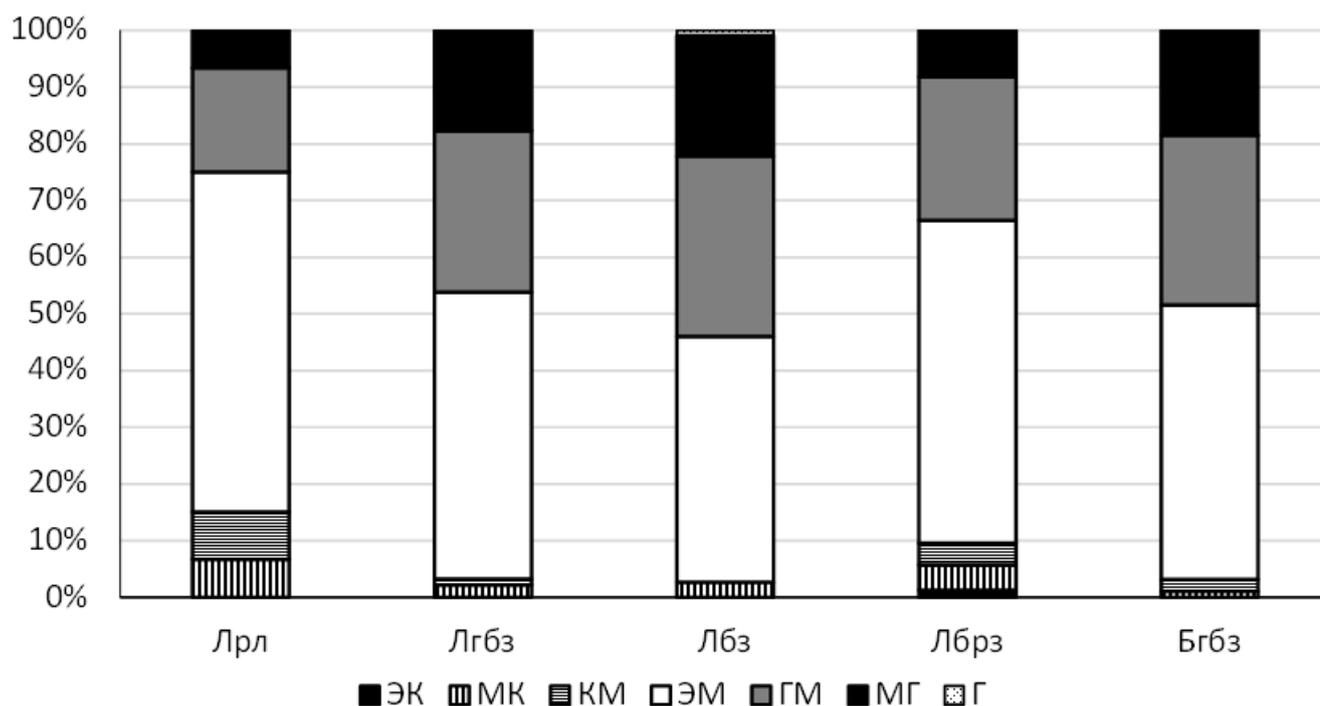


Рис. 2. Спектр экологических (по увлажнению) групп видов типов леса.

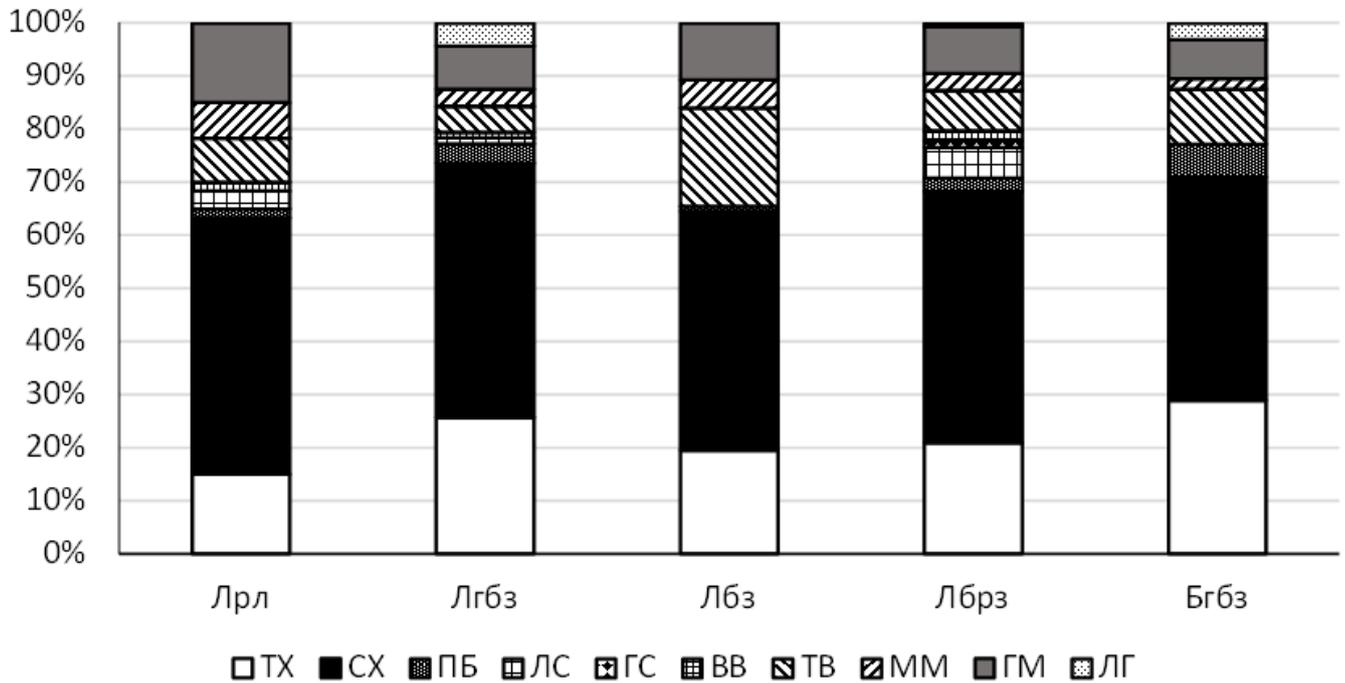


Рис. 3. Спектр поясно-зональных групп видов типов леса.

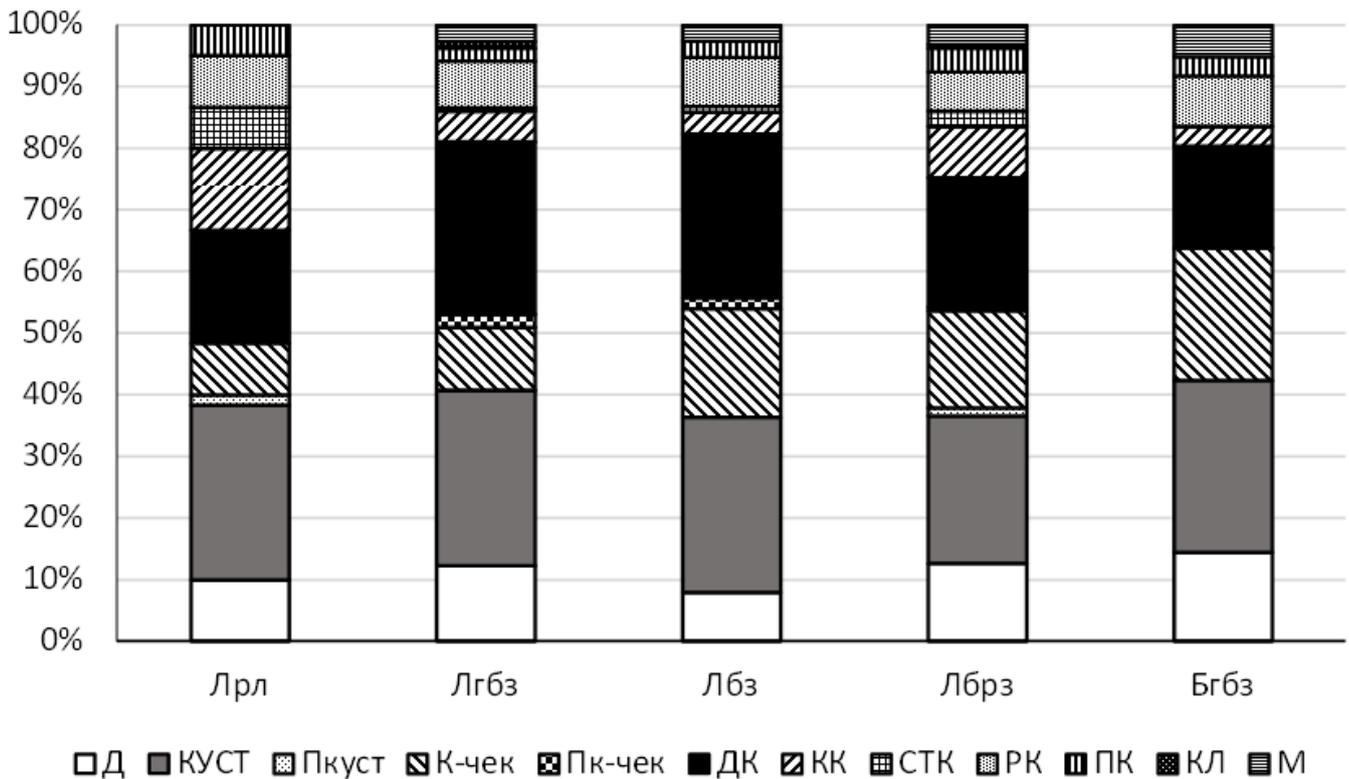


Рис. 4. Спектр биоморфологических групп видов типов леса.

На основании полученных результатов можно сделать следующие выводы.

1. Проведенные исследования показали, что ценотическое разнообразие лесов Центральной Эвенкии зависит, главным образом, от мезо- и макроклиматических условий, трансформируемых рельефом. Пожары оказывают очень незначительное и кратковременное влияние на состав, более длительное – на структуру сообществ. Бедный флористический состав и нивелирующее влияние пожаров и мерзлоты в почвах являются факторами незначительного как альфа-, так и бета-разнообразия.

2. Все типы леса показали отчетливые экологические и флористические отличия. В районе исследования можно выделить два высотно-поясных комплекса (ВПК) растительности. Первый ВПК слагают лиственничники, встречающиеся в пределах 100–300 м абс. выс. Второй ВПК диагностируют березняки (*Бзбз*) вершин сопок на высотах 450–600 м абс. выс. Границей между ВПК является экотонная полоса в пределах 300–450 м абс. выс. Фактор континентальности, который включает в себя, в основном, годовое количество осадков и толщину снежного покрова, является ведущим в высотной дифференциации типов леса по ВПК. Флористические различия типов леса выражаются в особенностях экологических, поясно-зональных и биоморфологических спектров групп видов.

3. Сравнительный анализ количественных и взвешенных таксономических спектров ценофлор типов леса подзоны северной тайги Средней Сибири выявил семейства и рода, играющие наибольшую роль в сложении растительных сообществ. Представители семейств Ericaceae, Rosaceae, Poaceae, Betulaceae, Salicaceae и Pinaceae принимают основное участие в сложении лесных сообществ региона. Хотя семейства Asteraceae, Saururaceae и Ranunculaceae представлены большим количеством видов, но активность их незначительна. Взвешенный родо-видовой спектр подтверждает показатели семейственно-видового. Род *Vaccinium* преобладает в спектре благодаря постоянному доминированию брусники и голубики во всех типах леса региона исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 14-04-01239 и № 13-04-01128).

ЛИТЕРАТУРА

- Водопьянова Н.С.** Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья. – Новосибирск: Наука, 1984. – 158 с.
- Зверев А.А.** Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. – 304 с.
- Климатический Атлас СССР. Т. I. – М.: Гидрометеиздат, 1960. – 181 с.
- Коротков И.А.** Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под. ред. В.А. Алексеева и Р.А. Бердси. – Красноярск: Изд-во ИЛ СО РАН, 1994. – С. 29–47.
- Малышев Л.И., Пешкова Г.А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука, 1984. – 264 с.
- Пыхалова Т.Д., Бойков Т.Г., Аненхонов О.А.** Флора хребта Улан-Бургасы (Восточное Прибайкалье). – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2007. – 126 с.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
- Список лишенофлоры России. – СПб.: Наука, 2010. – 194 с.
- Средняя Сибирь / Под. ред. И.П. Герасимова. – М.: Наука, 1964. – 480 с.
- Сукачев В.Н.** Общие принципы и программа изучения типов леса / Избранные труды. Т. 1. – Л.: Наука, 1972. – С. 259–310.
- Толмачев А.И.** Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. – 244 с.
- Цветков П.А.** Пирофитность лиственницы Гмелина с позиции жизненных стратегий // Экология, 2004, № 4. – С. 259–265.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
- Юрцев Б.А.** Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. XIX. – М., Л.: Наука, 1966. – 93 с.
- Юрцев Б.А.** Флора Сунтар-Хаята. – Л.: Наука, 1968. – 236 с.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A.** Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa, 2006. – No 15. – P. 1–13.
- Krestov P., Ermakov N., Osipov S., Nakamura Y.** Classification and Phytogeography of Larch Forests of Northeast Asia // Folia Geobot. et Phytotax., 2009. – No. 44 (4) – P. 323–363.
- Zyryanova O.A., Abaimov A.P., Daimaru H., Matsuura Y.** Floristic Diversity and its Geographical Background in Central Siberia // Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests / A. Osawa, O.A. Zyryanova, Y. Matsuura, T. Kajimoto, R. W. Wein (Eds.) Ecological Studies., 2009. – No. 209 – P. 17–39.

SUMMARY

The widespread types of larch forest of the Middle Siberia of Northern Boreal Subzone near the Tura settlement were singled out. Leading ecological factors forming diversity of forest types were examined by means of DCA-ordination. Floristic composition and structure of forest communities were studied using IBIS-software. The completed study showed that poor floristic composition, leveling influence of fire impact and soil permafrost are factors of insignificant both alpha-diversity and beta-diversity.

УДК 581.52

О.В. Потемкина

O.V. Potemkina

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *JUNIPERUS SABINA* L.
(CUPRESSACEAE) ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

**MORPHOLOGICAL VARIATION IN *JUNIPERUS SABINA* L.
(CUPRESSACEAE) FROM THE SOUTH OF WEST SIBERIA**

Проведено изучение уровня изменчивости двенадцати морфологических признаков вегетативных и генеративных органов *J. sabina*, для которого в последнее время выделены новые таксоны в ранге разновидностей, в сравнении с литературными данными. Выявлены особенности варьирования и корреляционных взаимосвязей морфологических признаков. Показано, что уже в пределах особи одной популяции наблюдается изменчивость признаков, часто используемых как таксономические, что отражается в значительном морфологическом полиморфизме на внутривидовом уровне.

Juniperus sabina L. принадлежит роду *Juniperus* L. (Cupressaceae), таксономическое положение видов которого в последнее время за пределами России активно пересматривается и изменяется (Farjon, 2005; Mao et al., 2010). В нашей стране общепринято пользуются сводками флор и определителями, в которых также существуют расхождения по некоторым таксономическим признакам *J. sabina*, за исключением признака «молодые веточки тонкие, до 1 мм толщиной», используемого и для морфологически похожего вида *Juniperus davurica* Pall. В частности, по признакам: «число семян в шишке» – 1–2 (Flora of China, 1999), обычно 2 (Flora Europaea, 1964), 2–3 (Флора Забайкалья, 1966; Флора ..., 1957; Флора Западной Сибири, 1927), 1–6 (Флора СССР, 1934), 2–4, редко 6 (Флора Казахстана, 1956), 2–5 (Флора Сибири, 1988; Определитель ..., 2001; Коропачинский, Встовская, 2012), 2–8 (Флора ..., 1974); «все листья чешуевидные» (Флора Западной Сибири, 1927; Флора ..., 1957; Флора Забайкалья, 1966; Определитель ..., 1982), либо «листья чешуевидные и игловидные: игловидные только на молодых растениях» (сеянцах?) (Флора Сибири, 1988; Flora of China, 1999), либо «листья чешуевидные и игловидные: игловидные на молодых растениях (сеянцах) и теневых ветвях взрослых растений» (Флора СССР, 1934; Флора Казахстана, 1956; Флора ..., 1974; Коропачинский, Встовская, 2012), либо «листья игловидные и чешуевидные одновременно» (Определитель ..., 2003) – вариации этого признака используются также и для *J. davurica*. Иногда используется такой признак как «шишкоягоды на дуговидно согнутой веточке» (Флора Западной Сибири, 1927; Флора Средней Сибири, 1957), либо «шишкоягоды на прямой веточке» (Определитель ..., 2001), либо по этим признакам вид подразделяется на разновидности (Flora of China, 1999). Имеются разночтения при описании жизненной формы и высоты растения, высоты произрастания над ур. моря.

Большей частью из-за разнообразия морфологических форм можжевельников уже в пределах вида, систематика рода *Juniperus* L. довольно запутана и до настоящего времени дискуссионна. Некоторые авторы в своих работах придерживаются классификации А. Farjon, по которой для *J. sabina* L. выделяется две разновидности: *J. sabina* L. var. *arenaria* (E. H. Wilson) Farjon – тип: Китай, озеро Qinghai; *J. sabina* L. var. *davurica* (Pall.) Farjon – тип: Россия, р. Амур (в числе синонимов для него приводится *J. davurica* (Pall.)) (Farjon, 2005). Исследования с использованием генетического анализа также не внесли окончательную ясность в таксономическое положение некоторых видов можжевельников, в том числе сходных морфологически *J. sabina*, *J. davurica* и *J. chinensis* L. Так, R. Adams с соавт. с использованием RAPD-маркеров для идентификации *J. sabina* var. *arenaria* (E. H. Wilson) Farjon, *J. sabina* var. *davurica* (Pall.) Farjon и *Juniperus sabina* var. *mongolensis* R. P. Adams подтвердили различие *J. chinensis* от *J. sabina*, сходство *J. sabina* var. *arenaria* к *J. sabina* var. *davurica* (собранный в 15 км юго-восточнее г. Улаанбаатар, Монголия) и отличие от всех *J. sabina* var. *mongolensis* (собранный в 80 км юго-западнее г. Улаанбаатар, Монголия), который и «морфологически был загадочной разновидностью», т. е. отличался от *J. sabina* var. *arenaria* числом семян 2–4 в шишке против (1) 2 (3–4), шишками плоско-шаровидными с тупой вершиной против удлинненно-эллипсоидных с заостренной вершиной, и приподнимающимися вверх молодыми побегами против радиально расположенных (Adams et al., 2007). В дальнейшем R. Adams, вновь на основе анализа ДНК, оставил *J. sabina* L. самостоятельным видом, а *J. davurica* Pall. разделил на две разновидности: *J. davurica* Pall. var. *arenaria* (E. H. Wil-

son) R. P. Adams – тип: Китай, озеро Qinghai (синоним *J. sabina* var. *arenaria* (E. H. Wilson) Farjon) и *J. davurica* Pall. var. *mongolensis* (R. P. Adams) R. P. Adams – тип: Монголия, 80 km sw of Ulan Batar (синонимом к нему он отнес описанную им самим ранее разновидность – *J. sabina* L. var. *mongolensis* R.P. Adams) (Adams, Schwarzbach, 2012). Нужно отметить, что в классификации Cupressaceae, предложенной Робертом Адамсом, в основном построенной на данных генетического анализа, количество видов возрастает с увеличением количества местообитаний изученных образцов, меняется ранг таксонов, что, несомненно, затрудняет идентификацию можжевельников. В Китае выделяют три разновидности *J. sabina* по признакам: «шишки на изогнутых цветоносах» – *J. sabina* L. var. *sabina*; «шишки на прямых цветоносах» – *J. sabina* L. var. *yulinensis* (T. C. Chang & C. G. Chen) Y. F. Yu & L. K. Fu (кустарник) и *J. sabina* L. var. *erectopatens* (W. C. Cheng & L. K. Fu) Y. F. Yu & L. K. Fu (небольшое деревце). Все эти классификации разрабатывались без изучения особенностей *J. sabina*, произрастающих на обширной территории России, основаны либо на данных только генетического анализа, либо на морфологических данных с единичных гербарных образцов. Высокое генетическое разнообразие также отмечали Ю. А. Янбаев с соавт., изучая аллозимную изменчивость *J. sabina* на юго-востоке Республики Башкортостан. Ими было установлено, что древовидная, кустарниковая и стланниковая формы, произрастающие в одной куртине «образуют один гигантский клон» (Янбаев и др., 2007). Добавляет неясности также возможное наличие полиплоидии у *J. sabina*. Ранние цитологические исследования показали, что *J. sabina* и *J. chinensis* – тетраплоиды (Khoshoo, 1961), *J. davurica* и *J. sabina* – диплоиды (Гурзенков, 1973; Love, Reillquist, 1972).

Трудности определения явных таксономических признаков и видовой принадлежности, приводят к путанице при определении границ географического распространения таксонов, что осложнено тем, что *J. sabina* вследствие своего реликтового происхождения имеет дизъюнктивный ареал, который по разным данным простирается от южной Европы (Испания) на западе до Китая (север, северо-запад) на востоке, на юге до Ирана, северная граница требует уточнения, вероятнее Алтайский кр. Севернее имеются изолированные местообитания *J. sabina*, занимающие небольшие территории в Республике Хакасия, Кемеровской обл. на скальных выступах коренных пород по долинам рек, где этот реликтовый вид еще выдерживает конкуренцию с современной растительностью данных территорий. Восточная граница ареала на территории России также точно не известна, предположительно проходит по р. Ус.

До настоящего времени работы, посвященные изучению изменчивости морфологических признаков видов *J. sabina* и близкого ему морфологически *J. davurica*, на территории России не проводились. Как правило, классические таксономические черты вида в первую очередь основаны на морфологических признаках и его географическом распространении. Очевидно, что одним методом генетического анализа (в особенности одной популяции) без комплексного изучения межпопуляционной морфологической изменчивости, отражающей структуру вида, определять систематическое положение таксона довольно затруднительно с учетом постоянно протекающих эволюционных процессов. Однако, на географически и фактически ограниченном материале в вышеуказанных классификациях для *J. sabina* и *J. davurica*, которые трудноразличимы в ранге видов, выделены еще более трудноразличимые разновидности.

С целью выявления особенностей варьирования морфологических признаков, в т. ч. считающихся таксономическими для *J. sabina*, и их возможных причин, проведено изучение изменчивости морфометрических признаков генеративных и вегетативных органов на внутривидовом уровне. В исследования включены сборы трех местообитаний, с севера на юг: в Горной Шории N 53.293056, E 87.250000, южный склон, скальные выступы, 350 м над ур. м. (JS7); в Центральном Алтае, Теректинский хр. N 50.527670, E 86.567692 (частично сборы А.В. Каракулова), юго-восточный склон, каменная осыпь, 755 м, (JS12); в Юго-Восточном Алтае, Курайский хр. N 50.241783, E 87.770233, юго-западный склон, каменная осыпь, 1850 м (JS3). В исследования включены 12 морфологических признаков: 1 – длина шишки, мм; 2 – ширина шишки, мм; 3 – число семян в шишке, шт.; 4 – длина семени, мм; 5 – ширина семени, мм; длина годового прироста побега, мм: 6 – первого года, 7 – второго года, 8 – третьего года; 9 – длина однолетнего листа, мм; 10 – длина двулетнего листа, мм; 11 – диаметр побега последнего порядка годового прироста, мм (именуемый в определителях как «толщина тонких молодых (травянистых) веточек»); 12 – диаметр побега предпоследнего порядка годового прироста, мм. Линейные размеры по каждому признаку, минимально в пятикратной повторности у тридцати особей каждого местообитания, измерены с использованием стереомикроскопа Carl Zeiss Stegero Discovery V12, данные стандартизированы, результаты обработаны статистически. Уровень изменчивости оценивали согласно шкале С.А. Мамаева (1975). В популяциях JS7, JS12 растения были двудомными, в популяции JS3 двудомными и однодомными (микро- и мегастробилы на одном растении). Ниже приведена

краткая характеристика местообитаний. Горная Шория расположена между южными отрогами Кузнецкого Алатау и Салаирского кряжа в верхнем течении р. Томи и ее притоков – р. Кондомы и Мрассу. Наибольшая высота – около 1600 м. Преобладающими горными породами являются девонские сланцы, местами прорванные гранитами. На наиболее возвышенных местах и крутых склонах коренные породы выходят на поверхность (Ресурсы ..., 1972). Теректинский хр. – один из крупнейших хребтов Алтая, протяженностью около 130 км, ориентация северо-западная. В верхнем течении р. Катунь огибает хребет по юго-восточному склону, а устье р. Чуи упирается в подошву северо-восточного склона. Максимальные отметки на гребне – 2927 м на западном окончании хребта, 2801 м – в центральной части. Ширина южного склона около 5,5 км, северного – до 8 км, северный склон дренируется притоками р. Катунь и Урсула (Зольников, Мистрюков, 2008). Курайский хр. протягивается от восточной окраины Чуйской степи к северо-западу на расстоянии 150 км. Он оканчивается вблизи устья р. Чибит, притока р. Чуя. Наибольшие высоты хребта расположены в районе Курайской степи и к востоку от с. Кош-Агач – к северу от Чуйской степи (до 3400 м). В этих районах Курайского хребта рельеф имеет альпийский тип с хорошо развитыми следами древнего оледенения. (Ивановский, 1962). Курайский хр. расположен на стыке Центрального и Юго-Восточного Алтая, проходит вдоль позднепалеозойского Курайско-Сарасинского глубинного разлома (Дергунов, 1967).

Несмотря на ограниченное число местообитаний, включенных в данную работу, некоторые особенности полиморфизма у *J. sabina* выявляются достаточно ясно. Исследования показали, что уже в пределах особи одной популяции наблюдается изменчивость по большинству морфометрических признаков, что отражается в морфологическом полиморфизме на внутривидовом уровне (рис. 1). Самые изменчивые признаки – число семян в шишке и длина годичного прироста побега, варьировали на высоком и очень высоком уровне. Длина и ширина шишки, диаметр побегов последнего порядка варьировали на низком уровне, длина семян – на очень низком, остальные признаки – на среднем. Форму шишке придавало количество развившихся семян, у разных растений одного местообитания она могла быть шаровидной, неправильно-шаровидной (угловатой, приплюснутой сверху). Длина шишки в среднем составляла 5,69–6,84 мм, ширина шишки – 5,14–7,94 мм. Длина семян изменялась от $4,14 \pm 0,04$ мм (JS3) до $4,91 \pm 0,05$ мм (JS7), ширина семян – от $2,59 \pm 0,06$ мм (JS3) до $3,18 \pm 0,01$ мм (JS12). У растений из Горной Шории число семян в шишке составляло 1–3, в среднем 1,30; у алтайских популяций – 2–4, в среднем – от 2,77 на высоте 750 м, до 3,06 на высоте 1850 м. Важный в таксономическом отношении признак – диаметр побега последнего порядка годичного прироста у всех популяций был наименее изменчивым, его среднее значение достоверно возрастало с увеличением высоты над уровнем моря от 0,81 мм (JS7) до 0,97 мм (JS3). Длина однолетних листьев варьировала в среднем от 1,39 мм (JS3) до 1,97 мм (JS7), двулетних – от 1,81 мм (JS3) до 3,12 мм (JS7).

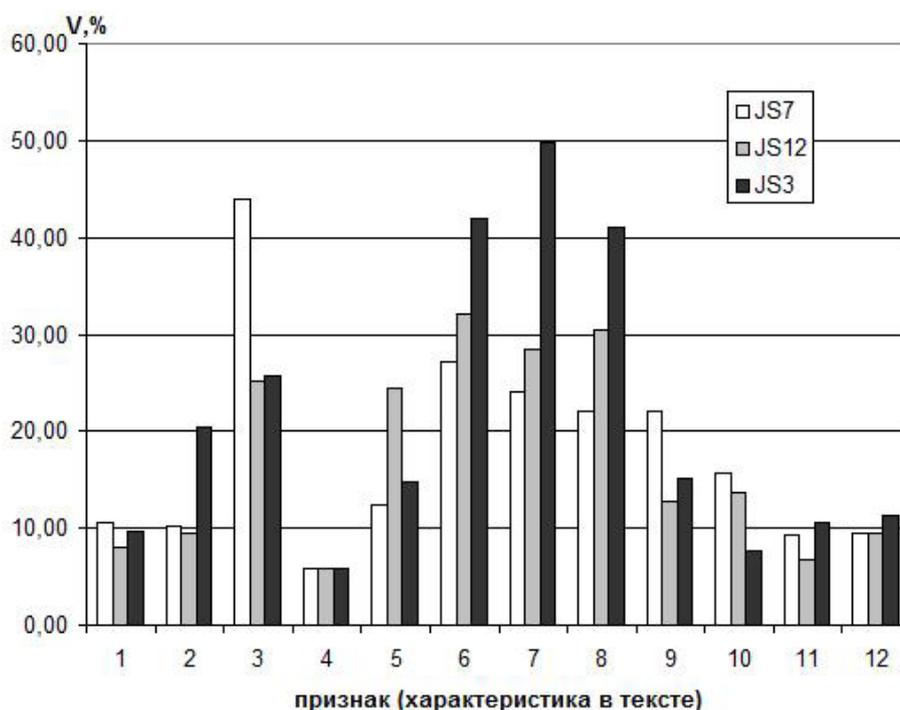


Рис. 1. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков *J. sabina* (по V, %).

Корреляционный анализ показал, что большинство связей морфологических признаков в изученных популяциях *J. sabina* были слабыми по силе, в особенности признаков вегетативных органов (табл.). Из особенностей можно отметить очень сильную положительную зависимость между длиной шишки и шириной семян, длиной однолетнего листа и длиной годовичного прироста побега первого года, диаметром побегов последнего порядка и числом семян в шишке. Очень сильная отрицательная корреляция наблюдалась между числом семян в шишке и их длиной, между длиной однолетних и двулетних листьев и диаметром побегов последнего порядка. Другими словами, шишки с более широкими семенами были длиннее, растения с большим годовичным приростом побегов имели более длинные однолетние листья, а побеги последнего порядка с более длинными листьями были тоньше в диаметре.

Таблица

Коэффициент корреляции (r) морфологических признаков *J. sabina* при $P = 0,01$

Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2	0,89										
3	0,24	0,65									
4	-0,09	-0,54	-0,99								
5	0,94	0,68	-0,11	0,26							
6	0,29	-0,17	-0,86	0,92	0,61						
7	0,69	0,94	0,87	-0,79	0,39	-0,49					
8	0,78	0,41	-0,43	0,55	0,95	0,83	0,08				
9	0,27	-0,19	-0,87	0,93	0,59	1,00	-0,51	0,82			
10	-0,35	-0,74	-0,99	0,96	-0,01	0,79	-0,92	0,31	0,80		
11	0,34	0,73	0,99	-0,97	-0,01	-0,80	0,92	-0,33	-0,81	-1,0*	
12	-0,93	-0,99	-0,57	0,44	-0,75	0,07	-0,90	-0,50	0,08	0,7	-0,7

*Достоверно при $P < 0,01$.

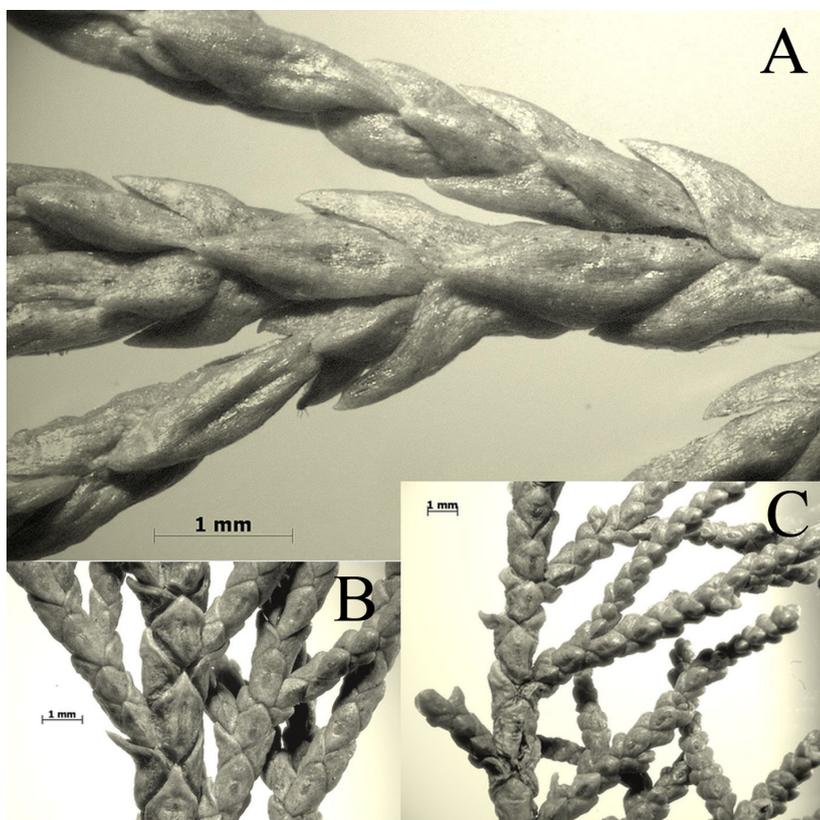


Рис. 2. Форма листьев *J. sabina*: А – в Горной Шории; В – на Теректинском хребте, С – на Курайском хребте.

В изолированном местообитании Горной Шории растения отличались более длинными листьями и заостренной формой листа (рис. 2), однако, все листья были чешуевидными, расположенными перекрестнопарно. Увеличением поверхности листьев у этой популяции вероятнее всего проявляется ее адаптация к условиям пониженной освещенности местообитания в лесном поясе, поскольку светолюбие можжевельника казацкого едва ли не самый лимитирующий фактор, ограничивающий потенциал вида распространяться и завоевывать новые территории. В совокупности со сниженной, по сравнению с алтайскими популяциями, семенной продуктивностью, можно сказать, что условия данной территории для *J. sabina* как реликта, ограниченно соответствуют его экологии, но его долговечность еще вполне способствует адаптации к современным условиям произрастания. Такие признаки, как «шишки на дуговидно согнутых веточках (цветоносах)» и «шишки на прямых веточках (цветоносах)» по всей вероятности, не могут использо-

ваться как таксономические для выделения разновидностей, поскольку иногда присутствуют вместе уже на одном растении. Количество развившихся семян в шишке, если это не четкий таксономический признак, может служить неким критерием успешной репродуктивной функции, характеризующим наиболее благоприятные условия местообитания. Внести ясность в вопрос о влиянии определенных факторов (экологических, либо генетически обусловленных) на процент развившихся семян от числа семяпочек, могли бы цитоэмбриологические исследования, которые, насколько нам известно, у *J. sabina* не проводились. К тому же, в природе и культуре экологические факторы, влияющие на условия произрастания, не могут быть идентичными. Дальнейшие исследования с включением большего количества популяций из разных частей ареала помогут внести ясность в трактовку этой закономерности.

ЛИТЕРАТУРА

- Гурзенков Н.Н.** Исследования хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока // Комаровские чтения. – Владивосток, 1973. – Вып. 20. – С. 47–62.
- Дергунов А.Б.** Структуры зоны сочленения Горного Алтая и Западного Саяна. – М.: Наука, 1967. – 215 с.
- Зольников И.Д., Мистрюков А.А.** Четвертичные отложения и рельеф долин Чуи и Катуня. – Новосибирск: Параллель, 2008. – 182 с.
- Ивановский Л.Н.** Материалы по морфологии ступенчатых каров юго-восточного Алтая // Гляциология Алтая. – Томск: Томск. ун-т., 1962. – Вып. 1. – С. 111–133.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.** Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск: «ГЕО», 2012. – С. 64–72.
- Мамаев С.А.** Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная эколого-географическая изменчивость древесных растений. – Свердловск, 1975. – Вып. 94. – С. 3–14.
- Определитель сосудистых растений Монголии. – Л.: Наука, 1982. – С. 24.
- Определитель растений Алтайского края. – Новосибирск: СО РАН, 2003. – С. 54.
- Определитель растений Кемеровской области. – Новосибирск: СО РАН, 2001. – С. 53–55.
- Ресурсы поверхностных вод СССР: Алтай и Западная Сибирь. Средняя Обь. – Л.: Гидрометеиздат, 1972. – Т. 15. – 408 с.
- Флора Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1974. – Т. 1. – С. 113–115.
- Флора Забайкалья. – Томск, 1966. – Вып. 1. – С. 62–64.
- Флора Западной Сибири. – Томск, 1927. – Вып. 1. – С. 82–87.
- Флора Казахстана. – Алма-Ата, 1956. – Т. 1. – С. 70–76.
- Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 84.
- Флора Средней Сибири. – М.: АН СССР, 1957. – Т. 1. – С. 46–47.
- Флора СССР. – Л.: АН СССР, 1934. – Т. 1. – С. 174–191.
- Флора южной части Красноярского края. – Красноярск, 1957. – Вып. 1. – С. 72–75.
- Янбаев Ю.А., Редькина И.Н., Муллагулов Р.Ю.** Аллозимная изменчивость можжевельника казацкого *Juniperus sabina* L. на Южном Урале // Хвойные бореальной зоны, 2007. – Т. XXIV, № 2–3. – С. 325–328.
- Adams R.P., Schwarzbach A.E., Nguyen S., Morris J.A., Liu J-Q.** Geographic variation in *Juniperus sabina* L., *J. sabina* var. *arenaria* (E. H. Wilson) Farjon, *J. sabina* var. *davurica* (Pall.) Farjon and *Juniperus sabina* var. *mongolensis* R. P. Adams // Phytologia, 2007. – Vol. 89 (2). – P. 153–166.
- Adams R.P., Schwarzbach A.E.** Taxonomy of the multi-seeded, entire leaf taxa of *Juniperus*, section *Sabina*: sequence analysis of nrDNA and cpDNA regions // Phytologia, 2012. – Vol. 94 (3). – P. 350–366.
- Farjon A.** A monograph of Cupressaceae and Sciadopitaceae. – London: Kew Publishing, 2005. – 647 p.
- Flora of China. – 1999. – Vol. 4. – P. 69–77.
- Flora Europaea. – Cambridge, 1964. – Vol. I. – P. 38–39.
- Khoshoo T.N.** Chromosome numbers in gymnosperms. // Silvae Genet, 1961. – Vol. 10. – P. 1–9.
- Love A., Kjellqvist E.** Cytotaxonomy of spanish plants. Pteridophyta and Gymnospermae. – Sevilla, 1972. – Vol. 2 (1). – P. 23–35.
- Mao K., Hao G., Liu J-Q., Adams R.P., Milne R.I.** Diversification and biogeography of *Juniperus* (Cupressaceae): variable diversification rates and multiple intercontinental dispersals // New Phytologist, 2010. – Vol. 188. – P. 254–272.

SUMMARY

The morphological polymorphism of *J. sabina* was analyzed on the basis of twelve morphometric characters of cones, seeds, shoots and leaves and literature data. It was established that even within individuals of one population observed variability of signs frequently used as a taxonomy, which is reflected in significant morphological polymorphism at intraspecific level. The variability in the taxonomic characters, a number of seeds per cone and the length of leaves, was large and medium, respectively. Correlations between measured characters were slightly different for vegetative and generative organs.

УДК 581.5(58.02)

Т.О. Стрельникова, Ю.А. Манаков, А.Н. Куприянов, В.И. Уфимцев, О.А. Куприянов

T. Strelnikova, Y. Manakov, A. Kuprijanov, V. Ufimtsev, O. Kuprijanov

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ КАРАКАНСКОГО ХРЕБТА И ЕГО ИЗУЧЕНИЕ

VEGETATION COVER OF KARAKAN RIDGE AND ITS RESEARCH

Статья посвящена изучению растительного покрова Караканского хр. Дана краткая характеристика территории и ее особенностей. Отмечены аспекты охраны степных ландшафтов Кузбасса. Материалы, представленные здесь, являются частью комплексных мониторинговых исследований, организованных для выявления влияния угледобычи на природные комплексы Кузнецкой котловины.

Караканский хр. – это невысокое (350–450 м над ур. м.) горное образование в восточной части Кузнецкой котловины (Кемеровская обл.). Общая площадь хребта – 3,75 тыс. га. Каракан является частью гор Мелафировой подковы, представляющих периферию крупной мульды; его протяженность с северо-запада на юго-восток – 25 км, ширина – 1–1,5 км. Растительный покров включает лесные, луговые и высокотравные сообщества. Флора хребта насчитывает 531 вид сосудистых растений (Лашинский и др., 2011). На территории обитает более десяти видов растений, занесенных в Красную Книгу Кемеровской области (2012). При этом в непосредственной близости расположено 15 угольных разрезов (Куприянов, Манаков, 2006). Кузнецкая котловина является одной из самых нарушенных территорий Кузбасса. Коренная растительность сохранилась только фрагментами и представлена березовыми колками и небольшими участками степных и луговых сообществ. Степные сообщества в равнинной части разрушены полностью, а сохранившиеся небольшие (как правило, не более 1 га) участки коренной степной растительности – ковыльные, типчаково-полынные, петрофитные степи – приурочены к каменистым склонам сопок и невысоких кряжей, непригодным для распашки (Поляков, Роткина, 2008; Роткина, Шереметова, 2011). Поэтому охрана степных ландшафтов особенно важна для сохранения биологического разнообразия Кузнецкой котловины (Артемов и др., 2009; Буко и др., 2009). Постановлением Коллегии Администрации Кемеровской области от 09.04.2012 № 133 создана особо охраняемая природная территория регионального значения – государственный природный заказник Кемеровской области «Караканский» (общая площадь ООПТ **1,115 тыс. га**). В 2010 г. начаты долгосрочные научные исследования, в том числе по теме «Мониторинг растительных сообществ и анализ динамики биологического разнообразия на Караканском хребте» (поддержаны грантом РФФИ – 2010–2012 гг.; в 2012–2014 гг. исследовательские работы осуществлялись за счет средств угледобывающих предприятий, выделяемых на охрану окружающей среды).

По современному административному делению территория Караканского хр. распределяется между Беловским и Прокопьевским районами Кемеровской обл. Хозяйственная деятельность на территории хребта до недавнего времени ограничивалась выборочными бессистемными рубками низкой интенсивности (на дрова) и ограниченным выпасом крупного рогатого скота по периферии и на шлейфах. Собственно на Караканском хр. жилые поселения отсутствуют. В непосредственной близости расположены пос. Каракан и Пермяки, из мелких деревень можно упомянуть д. Тыхта, Каралда, Кыргай. В трех местах хребет пересекают грунтовые автодороги местного значения.

Караканский хр. – это единый ландшафтный комплекс. Над окружающей котловиной хребет возвышается на 150–200 м и хорошо выражен в рельефе. Юго-западный склон хребта крутой и короткий, с уклоном от 25–30 градусов в верхней части склона до 10–12 градусов у его подножия. Общая протяженность склона от вершины до основания составляет не более 300–450 м. Северо-восточный склон более пологий (6–10 градусов), протяженностью от 450 до 850 м, плавно погружающийся в рыхлые отложения центральной части мульды. Склоны хребта продольно волнистые, слабо расчленены эрозионными ложбинами.

Растительный покров территории определяют особенности географического положения и геологического строения. Караканский хр. расположен в окружении ландшафтов Кузнецкой лесостепи (Куминова, 1950), поэтому предгорные шлейфы практически повсеместно заняты лесными лугами богатого флористического состава. Приподнятость хребта и климатическая неоднородность склонов обуславливают различия в растительном покрове основных макросклонов. В целом в растительном покрове хребта выделяется три

наиболее заметных градиента (Лашинский и др., 2011). Наиболее яркий из них – различия растительности юго-западного и северо-восточного склонов. Затем в пределах каждого склона наблюдаются смены растительности от подножья хребта к его вершине; и, наконец, есть некоторые изменения растительного покрова при движении вдоль хребта в направлении к Кузнецкому Алатау. Юго-западный склон безлесный, покрыт сообществами луговых и настоящих ковыльных степей, сменяющихся в привершинной части склона мелкодерновинно-злаковыми каменистыми степями. Северо-восточный склон преимущественно лесной. Основу растительного покрова составляют травяные березовые, реже осиновые леса в сочетании с остепненными лесными лугами на открытых участках. Нередко, особенно в верхней части склона, прогалы между лесными массивами заняты зарослями папоротника-орляка, видимо, послепожарного происхождения. В отличие от юго-западного склона, растительный покров довольно однороден вдоль высотного градиента. Только в привершинной части склона периодически встречаются участки, на которых в зимнее время скапливается большое количество снега, что приводит к существенной задержке фенологического развития весной и обеспечивает обильный влагозапас в почве в течение вегетационного сезона. Совокупность этих факторов приводит к формированию здесь своеобразных высокоствольных сообществ (Лашинский, 2008).

В течение последнего десятилетия растительный покров Караканского хр. был относительно хорошо изучен (Лашинский и др., 2011). Цель дальнейших исследований – мониторинг за состоянием природных систем в условиях интенсивной угледобычи, что отвечает задачам организованного Караканского заказника и задачам современного природопользования, которое заключается не в том, чтобы запретить добычу природных ископаемых, но в том, чтобы добыча сопровождалась проектами по сохранению природных экосистем и восстановлению нарушенных после добычи угля земель. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи: 1) организация сети долгосрочного мониторинга на территории Караканского заказника; 2) выбор основных параметров, позволяющих отслеживать динамику функционирования фитоценозов. Объектами изучения являются травяные экосистемы. Мониторинговые площади заложены с учетом условий увлажнения, теплообеспеченности, степени антропогенного воздействия. Основные ежегодно снимаемые параметры – флористический состав, проективное покрытие, урожайность.

В июне 2012 г. проведена подготовительная работа для биологического мониторинга территории Караканского хр. Выбраны и заложены 2 трансекты, которые пересекают хребет с северо-востока на юго-запад. По трансектам выполнены 109 полных геоботанических описаний (61 на трансекте № 1 и 48 на трансекте № 2). В июле 2012 г. заложены 10 мониторинговых площадей (МП). Распределение МП проведено с учетом геоморфологических и экспозиционных различий местообитаний. МП имеют размер 0,5 га, их границы обозначены точками координат с помощью GPS. Восемь МП размещены по ранее выбранным трансектам: МП 1 – МП 4 в северной (трансекта № 1), МП 5 – МП 8 в южной (трансекта № 2) частях Караканского заказника; две МП 9 и МП 10 представляют контроль, они расположены в окрестностях с. Каралда, где влияние угольных предприятий минимально. В пределах МП ежегодно закладываются по 5 пробных площадок (ПП) на которых идет изучение структуры наземных экосистем – 5 ПП одного года образуют учетную площадь (УП), месторасположение УП ежегодно меняется в соответствии с планом ротации. Каждая УП представляет собой квадрат с длиной стороны 30 м.

В соответствии с планом ежегодно в июле осуществляется отбор проб на пробных площадках (ПП) размером 1×1 м, которые распределены на УП методом конверта. На каждой ПП выявляется флористический состав, подсчитывается количество рамет и генет с указанием высоты растений, зарисовывается горизонтальная проекция ПП. Затем на тех же ПП производят учет биомассы травянистых сообществ – берутся пробы надземной и подземной массы. Для учета надземной массы растения скашиваются на высоте 3 см и помещаются в полиэтиленовые пакеты. Затем в отдельный пакет собирается подстилка. Камеральная обработка проводится в тот же день. Пробы раскладываются по фракциям на следующие группы: подстилка, ветошь (мортмасса), злаки, бобовые, разнотравье (зеленая фитомасса). Каждая фракция заворачивается в бумагу и взвешивается. Фракционные пробы высушиваются в помещении с принудительной вентиляцией до постоянного воздушно-сухого состояния и повторно взвешиваются на весах с точностью до 1 г.

Для учета подземной биомассы на каждой учетной площадке в пятикратной повторности с глубины 0–20 см отбираются почвенные пробы с помощью почвенного бура размерами 75×200 мм. После высушивания образцы почвы просеиваются сквозь систему сит С 12/38 с одновременным отбором корней. Корневая масса с каждой пробы помещается в отдельный конверт, высушивается и взвешивается с точностью до 0,1 г. Таким образом, отбор образцов надземной биомассы на каждой пробной площади производится в 5-кратной повторности, а подземной – в 25-кратной. Обработка результатов исследований проводится стандартными

методами (Доспехов, 1985) с использованием авторской программы IBIS (Зверев, 1997, 1998), пакетов программ MS Excel 2007 и Statistica 6.0. Для выявления сходства видового состава была проведена кластеризация ПП и УП по методу Брея-Кёртиса (Наваковский, 2007).

За период 2012–2014 гг. на территории мониторинговых полигонов Караканского заказника выявлено 337 видов. Суммарная площадь исследований – 1,68 га. Для выявления ценоотического и флористического богатства в 2012 г. заложены серии геоботанических описаний по двум трансектам, пересекающим хребет с севера-запада на юго-восток. Видовое богатство трансекты № 1 – 231 вид, трансекты № 2 – 174 вида. Высокая встречаемость (50 % и выше) на первой трансекте у 6 видов – здесь и далее названия растений приведены в соответствии со сводкой С.К. Черепанова (1995) – *Dactylis glomerata*, *Galium boreale*, *Filipendula ulmaria*, *Phlomooides tuberosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Vicia cracca*. Группа случайных видов (встречаемость ниже 25 %) включает 193 вида, в их числе виды лугов и степей; виды нарушенных местообитаний, включая 9 адвентивных. Редкие, нуждающиеся в охране растения Кемеровской обл. представлены двумя видами: *Stipa pennata* и *Erythronium sibiricum*. На второй трансекте высокая встречаемость у трех видов: *Galium boreale*, *Brachypodium pinnatum*, *Sanguisorba officinalis*. Низкая встречаемость у 139 видов, в их числе зафиксирован только один адвентивный вид *Galium mollugo*. Отмечены редкие, нуждающиеся в охране на территории Кемеровской обл. виды – *Stipa pennata*, *Erythronium sibiricum*, *Gypsophila patrinii*. Общий список по мониторинговому полигону включает 7 видов, нуждающихся в охране на территории Кемеровской обл.: *Botrychium lunaria*, *Cypripedium guttatum*, *Cypripedium macranthon*, *Erythronium sibiricum*, *Gypsophila patrinii*, *Stipa pennata*, *Stipa dasyphylla*. Антропогенное загрязнение территории отражает наличие адвентивных видов. На исследуемой территории выявлено 17 видов чужеродных растений. Видовое богатство растительных сообществ – от 6 до 50 видов на стандартную учетную площадь.

На мониторинговых площадях (МП) ведется наблюдение за динамикой параметров растительного покрова, за три года (2012–2014) на десяти МП был зафиксирован 221 вид высших сосудистых растений. Минимальные показатели видового богатства отличают аномально засушливый 2012 г., разница с другими годами наблюдений – 20 и 30 видов соответственно. Видовое богатство МП трансекты № 1 – 135, МП трансекты № 2 – 170, МП контроля – 81 вид. Данные УП за 2012–2014 гг. показывают изменение структурных параметров растительного покрова МП в зависимости от климатических условий. Показатели 2013 и 2014 гг., относительно благоприятных по климатическим показателям, сходны между собой на всех МП и заметно отличаются от таковых за сухой 2012 г. Особенно хорошо видна разница между 2012 г. и двумя последующими годами в степных сообществах МП № 3 и МП № 7 – количество видов на ПП различаются в 1,2–2 раза, показатели ОПП – на 20–40 %, высота травостоя – на 10 см, численность особей – в два и более раза. Наименее выражены отличия по годам на МП № 6, расположенной в верхней части северо-восточного склона, где в результате снежных забоев долго держится снежный покров, способствуя развитию высокотравных сообществ; здесь общее количество видов на ПП невысоко и очень мало меняется по годам, ОПП высокое во все годы наблюдения (колебания менее 5 %), высота травянистого яруса меняется незначительно, однако количество особей на ПП в благоприятные годы возрастает в 2 раза и более. Достаточно стабильны по годам показатели УП в контрольных участках (МП № 9 и МП № 10): количество видов на ПП, ОПП и высота растений мало зависят от условий года; однако количество особей в 2013–2014 гг. увеличивается в 1,5–2 раза. В луговых сообществах наиболее серьезным изменениям так же подвержены показатели численности – они различаются в 0,2–0,3 раза, показатели ОПП различаются максимум на 10 %, высоты – на 10–15 см. Кластерный анализ позволяет зафиксировать зависимость видового состава УП от положения в рельефе (главным образом от экспозиции склона) и погодных условий.

Выявлена зависимость от пожаров продуктивности лесных лугов Караканского хр. (Уфимцев и др., 2013). Описания позволяют сделать вывод о лугово-лесном характере этих фитоценозов и их генетическом сходстве с растительностью на контрольной пробной площади, совершенно не подвергнутой трансформации. Соотношение групп растений лугов северо-восточного макросклона Караканского хр. свидетельствует об их слабой трансформации в результате антропогенного воздействия. По всей видимости, луга имеют вторичное (послепожарное) происхождение. Исключение составляет УП № 4, где под влиянием сенокосения в структуре травостоя резко выделяется группа рудеральных и сегетальных видов. Главной особенностью фитоценозов на всех пробных площадях, в отличие от контрольного варианта, являются следы пожаров антропогенного происхождения. В структуре биомассы на пробных площадях подземная часть повсеместно в 5 раз превышает надземную, тогда как на контрольной пробной площади они равны. Состояние надземной биомассы на пробных площадях показывает полное отсутствие подстилки и незначительное количество

мортмассы в соотношении с живой биомассой, в отличие от контроля, где налицо признаки долголетнего накопления органики – подстилка вдвое превышает мортмассу, а в сумме они составляют 72 % всей надземной биомассы. Поскольку условия аккумуляции мортмассы и лесной подстилки непосредственно зависят от наличия пирогенного фактора, можно сделать вывод о постоянном воздействии пожаров на травяные системы склонов Караканского хр. и полном отсутствии подобного воздействия на лесных лугах в окрестностях д. Каралда.

Величина подземной биомассы на УП № 1–3 и в контрольных УП не имеет существенных различий. Следовательно, пожары, в результате которых сгорает только лесная подстилка и мортмасса, не оказывают влияния на продуктивность подземных частей растений. Это выявляет характер возгораний и определяет их как беглые низовые пожары весеннего периода. Живая надземная биомасса на УП № 1–3 также не отличается от таковой в контрольном варианте, что говорит об отсутствии влияния беглых низовых пожаров на текущую продуктивность фитоценозов. Ежегодное сгорание растительных остатков, безусловно, оказывает влияние на расположенные близко к поверхности подземные органы вегетативного размножения и точки роста, что может приводить к исчезновению отдельных, неустойчивых к огню видов.

Из всех пробных площадей, включая контрольную, по структуре биомассы в наибольшей степени выделяется УП № 4. Наличие лесной подстилки не подтверждает действие пирогенного фактора на данном участке, но ее доля в структуре биомассы существенно меньше, чем в контроле. Это объясняется периодическим изъятием растительной массы в процессе сенокошения. Подземная часть на этой УП также существенно ниже, чем на остальных МП и в контроле. Таким образом, снижение общей продуктивности фитоценоза вызвано сенокошением, а не действием весенних палов. Важнейшим показателем влияния пожаров на фитоценозы является количество видов. На УП, подверженных постоянным пожарам, видов меньше – 40, 44 и 48, чем в контроле – 68, а наибольшее количество видов на УП № 4 – 74, где следов пожаров не обнаружилось. Очевидно, что в результате пожаров исчезают неустойчивые виды, подземные органы которых расположены близко к поверхности, в числе этих видов немало редких и исчезающих. Следует отметить, что при сгорании прошлогодней травы высвобождается аккумулятивная биомасса большая часть зольных элементов, которые вовлекаются в круговорот веществ, улучшается водно-воздушный режим поверхности почвы, поэтому продуктивность зеленой массы лугов под воздействием пожаров не снижается.

Таким образом, мониторинговые полигоны (МП) на двух трансектах и контроле (окр. с. Каралда) репрезентативно отражают весь спектр биолого-экологических условий Караканского хр. и позволяют проводить экологический мониторинг в полном объеме. Неоднородность флористического состава пробных площадок в пределах мониторинговых площадей на юго-западном склоне отражает смену растительных сообществ от остепненных лугов до настоящих степей; на северо-восточном склоне является отражением антропогенного влияния (пожаров, сенокошения). В целом физиономику мониторинговых площадей северо-восточного склона и контрольных участков определяют лесные злаки и виды лесных полян и опушек; юго-западного – виды луговых и настоящих степей. Антропогенная трансформация территории невелика, наиболее нарушены выровненные участки подножия северо-восточного склона, в прошлом использовавшиеся в качестве сенокосов. Заметное влияние на структуру и динамику трансформации растительного покрова территории Караканского хр. оказывают весенние палы.

ЛИТЕРАТУРА

- Артемов И.А., Королюк А.Ю., Лащинский Н.Н. и др.* Ключевые ботанические территории Алтае-Саянского экорегиона: опыт выделения. – Новосибирск, 2009. – 272 с.
- Буко Т.Е., Шереметова С.А., Куприянов А.Н., Лащинский Н.Н., Манаков Ю.А., Яковлева Г.И.* Ключевые ботанические территории Кемеровской области. – Кемерово, 2009. – 112 с.
- Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
- Зверев А.А.* Компьютерные информационные системы во флористических исследованиях // Состояние и перспективы развития Гербариев Сибири: Тезисы докладов Российской научной конференции (7–9 апреля 1997 г., Томск). – Томск, 1997. – С. 23–25.
- Зверев А.А.* Современное состояние развития информационной ботанической системы IBIS // Чтения памяти Ю.А. Львова: Материалы II Межрегиональной экологической конференции (19–20 февраля 1998 г., Томск). – Томск, 1998. – С. 44–45.
- Красная книга Кемеровской области: Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Кемерово: «Азия принт», 2012. – 208 с.

Куминова А.В. Растительность Кемеровской области. – Новосибирск, 1950. – 167 с.

Куприянов А.Н., Манаков Ю.А. Степные участки Кузнецкой котловины в опасности // Степной бюллетень, 2006. – № 20. – С. 40–41.

Лащинский Н.Н. Хионофильное высокотравье Караканского хребта (Кемеровская область) // Растительный мир Азиатской России, 2008. – № 2. – С. 75–79.

Новаковский А. Методы ординации в современной геоботанике // Jahrbuch fur EcoAnalytic und EcoPatologic: Сборник материалов по методам системной идентификации и математической статистики в экологии. 2007. URL: <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A26/Ordinate.htm>. Дата обращения 20.09.2012.

Роткина Е.Б., Шереметова С.А. Последствия сельскохозяйственного освоения степных сообществ Кузнецкой котловины (современное состояние и перспективы охраны) // Достижения науки и техники АПК, 2011. – № 12. – С. 39–40.

Лащинский Н.Н., Шереметова С.А., Макунина Н.И., Буко Т.И., Писаренко О.Ю. Растительный мир Караканского хребта. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2011. – 120 с.

Поляков А.Д., Роткина Е.Б. О памятнике природы «Караканский хребет» в Кузбассе // Успехи современного естествознания, 2008. – № 6. – С. 57–59.

Уфимцев В.И., Куприянов О.А., Стрельникова Т.О. Влияние пожаров на продуктивность лесных лугов Караканского хребта // Вестник КемГУ, 2013. – № 4 (56), т. 1. – С. 8–12.

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

SUMMARY

The article is devoted to research the vegetation cover of Karakan ridge. A brief description of the area and its features were given. We noted the aspects of protection of steppe landscapes of Kuzbass. The data presented here is part of the monitoring researches, which are organized to determine the impact of coal mining on the natural ecosystems of the Kuznetsky kettle.

УДК 581.526

М. Уртнасан, Е.Л. Любарский

M. Urtnasan, E.L. Lyubarsky

ПАСТБИЩНАЯ ДИГРЕССИЯ В СУХИХ СТЕПЯХ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ МОНГОЛИИ

THE DRY STEPPES PASTURE DEGRADATION AT THE NORTH PART OF CENTRAL MONGOLIA

Исследование пастбищной дигрессии в сухих степях Северной части Центральной Монголии выявило значительные изменения в растительном покрове под влиянием выпаса скота.

На территории Монголии в степной зоне, расположенной в пределах Средне-Халхаского округа Евразийской степной области (Улзийхутаг, 1989), выделяют высокогорные, горные, луговые, сухие, полупустынные и пустынные степи (Тувшинтогтох, 2014).

Мы исследовали пастбищную дигрессию в сухих степях Северной части Центральной Монголии, для которых характерны горнотемнокаштановые, мучнисто-карбонатные и бескарбонатные каштановые и супесчаные темнокаштановые почвы (Доржготов, 1992). Изучались состав, структура и урожайность травостоя в зависимости от стадий пастбищной дигрессии, определяемых по О. Чогний (1977, 1980, 1981, 2001):

Слабая дигрессия – при естественном состоянии травостоя;

Умеренная дигрессия – при умеренном выпасе;

Сильная дигрессия – при угнетении травостоя в результате выпаса;

Очень сильная дигрессия – на сбое.

Работа проводилась нами в составе комплексных экспедиций Института географии МНР, Японско-Монгольской и Китайско-Монгольской.

Геоботанические описания проводились на пробных площадях 100 м². Фитомасса растений срезалась на площадках 1 м² в трех повторностях на каждой пробной площадке и взвешивалась в воздушно-сухом состоянии. Пункты расположения всех 64-х пробных площадей зафиксированы с помощью системы GPS.

На основании нашего исследования было выяснено, что на обследованной нами территории сухих степей в Северной части Центральной Монголии 18 % степных пастбищ находятся в состоянии слабой дигрессии, 31 % – в состоянии умеренной дигрессии, 38 % – в состоянии сильной дигрессии, 13 % – в состоянии очень сильной дигрессии. В результате анализа геоботанических описаний были выявлены следующие растительные ассоциации:

При слабой дигрессии степных пастбищ в сухой степи выявлены ассоциации:

Разнотравно-крыловоковыльная: *Stipa krylovii*, *Potentilla bifurca*, *Arenaria capillaris*, *Elymus chinensis*, *Carex duriuscula*, *Artemisia adamsii*, *Caragana pygmaea*, *Cymbaria dahurica*, *Pulsatilla turczaninowii* и др.

Житняково-крыловоковыльная: *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Arenaria capillaris*, *Cleistogenes squarrosa*, *Poa attenuata*, *Artemisia frigida* и др.

Луково-крыловоковыльная: *Stipa krylovii*, *Allium anisopodium*, *Allium bidentatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Leymus chinensis*, *Carex duriuscula*, *Dontostemon integrifolius*, *Salsola collina*, *Artemisia frigida* и др.

При умеренной дигрессии степных пастбищ в сухой степи выявлены ассоциации:

Разнотравно-крыловоковыльная: *Stipa krylovii*, *Dontostemon integrifolius*, *Serratula centauroides*, *Potentilla acaulis*, *Veronica incana*, *Cleistogenes squarrosa*, *Leymus chinensis*, *Allium anisopodium*, *Artemisia frigida*, *Caragana pygmaea*, *Ephedra sinica* и др.

Крыловоковыльно-вострещовая: *Leymus chinensis*, *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Carex duriuscula*, *Dontostemon integrifolius*, *Ephedra sinica*.

Вострещово-змеевковая: *Cleistogenes squarrosa*, *Leymus chinensis*, *Stipa krylovii*, *Carex duriuscula*, *Potentilla bifurca*, *Sibbaldianthe adpressa*, *Ephedra sinica*, *Artemisia frigida*.

Вострещово-карагановая: *Caragana microphylla*, *Leymus chinensis*, *Chenopodium album*, *Trigonella ruthenica*, *Allium anisopodium*, *Caragana pygmaea*.

Разнотравно-осоковая: *Carex duriuscula*, *Heteropappus hispidus*, *Potentilla bifurca*, *Dontostemon integrifolius*, *Veronica incana*, *Leymus chinensis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida* и *Caragana pygmaea*.

Разнотравно-холоднопопынная: *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Veronica incana*, *Heteropappus hispidus*, *Serratula centauroides*, *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Leymus chinensis*, *Carex duriuscula*, *Artemisia adamsii*, *Caragana pygmaea*.

При сильной дигрессии степных пастбищ в сухой степи выделены ассоциации:

Вострецово-осоковая: *Carex duriuscula*, *Leymus chinensis*, *Stipa krylovii*, *Dontostemon integrifolius*, *Heteropappus hispidus*, *Potentilla bifurca*, *Potentilla multifida*, *Ephedra sinica*.

Вострецово-чиевая: *Achnatherum splendens*, *Leymus chinensis*, *Carex duriuscula*, *Artemisia adamsii*, *Dontostemon integrifolius*, *Chamaerhodos erecta*.

Вострецово-холоднопопынная: *Artemisia frigida*, *Leymus chinensis*, *Serratula centauroides*, *Caragana pygmaea*, *Salsola collina*, *Iris lactaea*, *Chamaerhodos erecta*.

Попынно-осоковая: *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida*, *Artemisia adamsii*, *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Chenopodium album*, *Caragana microphylla*, *Caragana pygmaea*.

Разнотравно-лапчатковая: *Potentilla bifurca*, *Chenopodium album*, *Lappula intermedia*, *Serratula centauroides*, *Medicago ruthenica*, *Dracocephalum foetidum*, *Caragana microphylla*.

Осоково-Адамсопынная: *Artemisia adamsii*, *Carex duriuscula*, *Cleistogenes squarrosa*, *Leymus chinensis*, *Potentilla multifida*, *Artemisia frigida*.

При очень сильной дигрессии степных пастбищ в сухой степи выделены ассоциации:

Чиево-Адамсопынная: *Artemisia adamsii*, *Achnatherum splendens*, *Leymus chinensis*, *Convolvulus ammannii*, *Panzeria lanata*, *Urtica cannabiana*, *Caragana pygmaea*.

Разнотравно-Адамсопынная: *Artemisia adamsii*, *Convolvulus ammannii*, *Sibbaldianthe adpressa*, *Haplophyllum dauricum*, *Chamaerhodos erecta*, *Chenopodium album*, *Panzeria lanata*, *Caragana pygmaea*.

Адамсопынная: *Artemisia adamsii*, *Chenopodium album*, *Salsola collina*, *Caragana pygmaea*, *Panzeria lanata*.

Лапчатково-холоднопопынная: *Artemisia frigida*, *Potentilla bifurca*, *Cleistogenes squarrosa*, *Sibbaldianthe adpressa*, *Artemisia adamsii*, *Carex duriuscula* (таб.).

Таблица

Средние показатели состояния травостоя в сухой степи в условиях разных стадий дигрессии

Показатель	Стадии дигрессии			
	Слабая	Умеренная	Сильная	Очень сильная
Количество видов растений на 100 м ²	15,7 ± 1,09	13,4 ± 0,9	11,2 ± 0,7	6,7 ± 1,1
Проективное покрытие, %	62,5 ± 4,6	60,5 ± 3,4	57,3 ± 3,5	51,8 ± 7,3
Общая фитомасса, г/м ²	67,1 ± 14,9	52,3 ± 6,2	54,4 ± 4,6	44,5 ± 12,9
Злаки, г/м ²	38,9 ± 14,2	24,1 ± 3,5	16,8 ± 4,3	2,1 ± 0,7
Бобовые, г/м ²	1,9 ± 0,3	5,7 ± 2,2	6,5 ± 1,8	18,6 ± 0,0
Осоки, г/м ²	10,2 ± 5,8	7,1 ± 1,7	14,2 ± 3,9	2,2 ± 1,1
Разнотравье, г/м ²	12,2 ± 2,3	10,7 ± 2,4	9,1 ± 2,4	5,8 ± 2,4
Полыни, г/м ²	9,4 ± 3,4	14,9 ± 3,5	26,6 ± 3,8	46,6 ± 15,9
Эфедра, г/м ²	–	3,6 ± 1,0	10,7 ± 8,4	–

Из представленных перечня ассоциаций и таблицы можно сделать выводы о том, как в сухих степях Северной части Центральной Монголии изменяется растительный покров в процессе изменения стадий пастбищной дигрессии в ряду от слабой до очень сильной:

Разнообразие ассоциаций сначала увеличивается, но в условиях сильной пастбищной дигрессии снова уменьшается.

Последовательно уменьшается количество видов растений на 100 м², проективное покрытие травостоя и общая фитомасса травостоя на 1 м².

Последовательно и значительно уменьшается роль злаков в травостое и их фитомасса. Если при слабой дигрессии *Stipa krylovii* фактически доминирует во всех выявленных ассоциациях, то при очень сильной дигрессии он и другие злаки практически почти исчезают из травостоя.

Увеличивается участие в травостое и фитомасса бобовых.

Уменьшается участие в травостое и фитомасса разнотравья.

Повышается участие в травостое и фитомасса полыней.

В условиях умеренной и сильной дигрессии в травостое встречается *Ephedra sinica*.

Половина обследованных нами степных пастбищ в сухих степях Северной части Центральной Монголии находятся на стадиях сильной и очень сильной пастбищной дигрессии. На этих пастбищах наблюдается значительное

ухудшение кормового состояния травостоя, что требует совершенствования системы их демутации и рационального использования.

ЛИТЕРАТУРА

- Грубов В.И.** Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом) – Л.: Изд-во Наука, 1982. – 442 с.
- Доржготов Д.** Почвы Монголии (генезис, систематика, география, ресурсы и использование): Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – М., 1992. – 51 с.
- Тувшинтогтох И.** *Степная растительность Монголии.* – Улан-Батор, 2014. – 206 с.
- Улзийхутаг Н.** Обзор Флоры Монголии. – Улан-Батор: Изд-во Монголия, 1989. – 208 с.
- Чогний О.** Изменение фитоценотической роли некоторых видов разнотравно-ковыльной степи под влиянием выпаса // Труды Института Ботаники АН МНР. – Улан-Батор, 1977. – Вып. 3. – С. 17–22.
- Чогний О.** К вопросу определения стадии пастбищной дигрессии // Труды Института общей и экспериментальной биологии АН МНР. – Улан-Батор, 1977. – Вып. 12. – С. 167–177.
- Чогний О.** Изменение биоморфологии ковыля под влиянием заповедного режима // Труды Института Ботаники АН МНР. – Улан-Батор, 1980. – Вып. 4. – С. 44–51.
- Чогний О.** Изменение продуктивности сообществ степной зоны при заповедном режиме // Труды Института Ботаники АН МНР. – Улан-Батор, 1987. – Вып. 13. – С. 42–50.
- Чогний О.** Монголын нуудлээр ашиглагдсан бэлчээрийн уурчлугдух, сэргэх онцлог. – Улаанбаатар, 2001. – С. 174.

SUMMARY

The investigation of dry steppes at the North part of Central Mongolia reveals the great pasture digression of the vegetation.

УДК 58.009

М.С. Шарафутдинова

M.S. Sharafutdinova

УЧАСТИЕ *ACTAEA SPICATA* L. И *ACTAEA ERHYTHROCARPA* L. В ФОРМИРОВАНИИ ТРАВЯНИСТОГО ЯРУСА ЛИПНЯКОВ ЮГА ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

PARTICIPATION OF *ACTAEA SPICATA* L. AND *ACTAEA ERHYTHROCARPA* L. IN FORMING OF HERBACEOUS TIER LIME-TREE ON SOUTH OF THE TYUMEN REGION

Охарактеризованы особенности ареала двух видов: *Actaea spicata* и *A. erythrocarpa* на территории юга Тюменской обл. Показаны новые места произрастания этих видов в Ярковетском и Тобольском районах.

В Западной Сибири ареал рода *Actaea* L. практически не выходит за пределы современного распространения липы (*Tilia cordata* L.) и ограничен подтайгой (подзоной мелколиственных лесов) и южной тайгой. В течение всего четвертичного периода вместе с липой *Actaea spicata* L. и *A. erythrocarpa* L. могли сохраниться на территории юга Тюменской обл. в составе хвойных и мелколиственных лесов. В голоцене, по мнению П.Л. Горчаковского (1958), произошло расселение липы и сопутствующих видов за Урал в районе бассейна р. Чусовая.

A. spicata – многолетнее короткокорневищное травянистое растение, вегетативно неподвижный теневыносливый мезофит, реликт третичных плиоценовых широколиственных лесов на территории Сибири, включен в Красную книгу Тюменской области (2004) как редкий вид. Ареал вида охватывает Европу и юго-западную часть Западно-Сибирской равнины, Алтай и Кавказ (бореально-неморальный европейско-западносибирский вид). Корневище толстое, стебли до 70 см высотой. Листочки широкоэллиптические, яйцевидные, пилосидно-зубчатые. Цветы мелкие, белые, собранные в овальную кисть. Плод – шаровидно-овальная черная ягода. На юге Тюменской обл. встречается Уватском р-оне (Отчет ..., 2007), в Ярковетском р-оне в окрестностях д. Мазурова, и имеются сборы из окрестностей г. Тобольска, с. Ивановское (Драчев, 2010). Также отмечен на территории заказника «Тюменский» (Валеева и др., 2002), в окрестностях д. Малая Замооровка Нижнетавдинского р-она и у с. Каменка Тюменского р-она (Хозяинова, 2005). В современных условиях является компонентом липовых лесов. Обитает в высокотравных и осоково-снытевых липово-березово-елово-пихтовых лесах по долинам малых речек. На территории юга Тюменской обл. нами был отмечен в липняках – в окрестностях д. Соляное Тобольского р-она и ст. Абаевская Ярковетского р-она (табл. 1.).

A. erythrocarpa – многолетнее короткокорневищное растение, вегетативно неподвижный теневыносливый мезофит. Северо-восточноевропейско-азиатский лесной вид, кальцефил, предпочитающий леса с участием широколиственных пород. Корневище толстое, укороченное. Стебли однолетние, травянистые, до 70 см высотой, при основании одеты бурими чешуями, в верхней части покрыты короткими курчавыми волосками. Листья светло-зеленые, трижды тройчатоперистые, с яйцевидно-ланцетными и заостренными листочками (конечный листочек при основании обычно клиновидный), по краям надрезанные и пилосидно-зубчатые. Цветки мелкие, белые, собраны в овальную короткую кисть, которая при плодоношении вытягивается в цилиндрическую. Лепестки-нектарники слегка удлиненные, яйцевидные или эллиптические, при основании суженные в ноготок. Плоды красные, редко белые. Обитает в травяных лиственных (березовых, осиново-березовых, липовых), смешанных и хвойных (елово-березовых, еловых, пихтовых) лесах по склонам долины Иртыша, в долинах малых рек и древних залесенных логах. В Тюменской обл. вид отмечен многими исследователями во всех районах юга (Драчев, 2010., Валеева и др., 1997). В ходе исследования мы обнаружили места произрастания *A. erythrocarpa* во всех липняках.

Охарактеризуем места произрастания с участием *A. spicata* и *A. erythrocarpa* в двух районах на территории юга Тюменской обл. В древостое доминирует *T. cordata*, присутствуют *Padus avium*, *Populus tremula*, немногочисленные экземпляры *Betula pendula* и *Sorbus aucuparia*, подлесок сложен из *Daphne mezereum*, *Rosa acicularis*, *R. majalis*, *Lonicera xylosteum*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *Viburnum opulus*, *Crataegus sanguinea*. В небогатом по набору видов травяно-кустарничковом ярусе встречаются также папоротники (*Matteuccia struthiopteris*, *Pteridium aquilinum*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*, *Gymnocarpium*

Таблица 1

Места произрастания *Actaea spicata* и *A. erhydrocarpa* в двух районах юга Тюменской обл.

Район	Места произрастания	Местоположение	Ассоциация	Кол-во видов/ проективное покрытие	Виды р. <i>Actaea</i>
Ярковский	3 км южнее ст. Абаевская	57°31' с. ш. 66°51' в. д.	Tiletum caricoso-bungostellariosum	30/г	<i>A. spicata</i> , <i>A. erhydrocarpa</i>
	2 км юго-восточнее ст. Абаевская		Tiletum equisetosum	38/г	<i>A. spicata</i> , <i>A. erhydrocarpa</i>
	1,5 км юго-восточнее ст. Абаевская		Tiletum varietoherbosum	23/г	<i>A. erhydrocarpa</i>
	2 км северо-западнее ст. Абаевская		Tiletum stellariosum	25/г	<i>A. erhydrocarpa</i>
	2,2 км северо-западнее ст. Абаевская		Tiletum pleurospermo-caricosum	28/+	<i>A. erhydrocarpa</i>
	5 км юго-восточнее с. Сетово	58°09' с. ш. 67°46' в. д.	Betuli-tiletum (macrouro) caricosum	28/+	<i>A. erhydrocarpa</i>
	2 км юго-западнее д. Соляное	57°52' с. ш. 68°30' в. д.	Tiletum brachypodio-varietoherbosum	37/г	<i>A. spicata</i> , <i>A. erhydrocarpa</i>
Тобольский	1,2 км юго-западнее д. Соляное		Padi-tiletum aegopodiosum	33/г	<i>A. spicata</i> , <i>A. erhydrocarpa</i>
	3 км юго-западнее д. Соляное		Populi-tiletum caricosum	32/г	<i>A. erhydrocarpa</i>
	0,5 км южнее Иаонно-Введенского монастыря	58°09' с. ш. 68°21' в. д.	Tiletum actaeo-caricosum	22/г	<i>A. erhydrocarpa</i>
	0,6 км южнее Иаонно-Введенского монастыря		Tiletum matteuccio-pario-aegopodiosum	22/+	<i>A. erhydrocarpa</i>
	1 км юго-восточнее Иаонно-Введенского монастыря		Betuli-tiletum caricoso-varietoherbosum	30/г	<i>A. erhydrocarpa</i>
	2 км южнее г. Тобольска	58°12' с. ш. 68°16' в. д.	Tiletum aegopodio-caricosum	25/г	<i>A. erhydrocarpa</i>

dryopteris) и мхи (*Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Mnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*). В травостое были выявлены следующие виды: *Carex digitata*, *C. rhizina*, *C. macroura*, *C. arnellii*, *C. obtusata*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *S. bungeana*, *Viola mirabilis*, *V. hirta*, *V. selkirkii*, *Maianthemum bifolium*, *Lathyrus vernus*, *L. pratensis*, *L. pisiformis*, *L. sylvestris*, *Pulmonaria dacica*, *Crepis sibirica*, *Paris quadrifolia*, *Thalictrum minus*, *Elymus caninus*, *E. gmelinii*, *Geranium silvaticum*, *Equisetum sylvaticum*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Solidago virgaurea*, *Lilium martagon*, *Neottia nidus-avis*, *Galium boreale*, *G. mollugo*, *Phragmites australis*, *Brachypodium pinnatum*, *Equisetum fluviatile*, *E. hyemale*, *Cirsium oleraceum*, *C. arvense*, *Epilobium palustre*, *Vicia sepium*, *V. sylvatica*, *Circaea alpina*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *P. chlorantha*, *Epipactis helleborine*, *Tussilago farfara*, *Sonchus palustris*, *Calamagrostis langsдорffii*, *C. arundinacea*, *Cacalia hastata*, *Urtica dioica*, *Angelica silvestris*, *Pleurospermum uralense*, *Fragaria vesca*, *Paeonia anomala*, *Bromus inermis*, *Aconitum septentrionale*, *Poa nemoralis*, *Polygonatum odoratum*, *Sambucus sibirica*, *Trifolium medium*, *T. lupinaster*, *Campanula cervicaria*, *Elytrigia repens*, *Valeriana rossica*, *Serratula coronata*, *Phlomis tuberosa*, *Heracleum sibiricum*, *Adoxa moschatellina*, *Glechoma hederacea*, *Ribes spicatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Moehringia lateriflora*, *Ranunculus auricomus*, *Schizachne callosa*, *Oxalis acetosella*, *Atragene sibirica*, *Sanguisorba officinalis*.

Таким образом, были выявлены новые места произрастания краснокнижного вида *A. spicata* в окрестностях ст. Абаевская Яркового р-она и д. Соляное Тобольского р-она. Во всех исследованных липняках был отмечен вид *A. erhytrocarpa*.

ЛИТЕРАТУРА

Валеева Э.И., Глазунов В.А. Роль липы мелколистной (*Tilia cordata*) в формировании мелколиственных и темнохвойных лесов Тарманского комплекса // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Материалы итоговой науч. сессии Ученого совета СО РАН 2001 г. – Тюмень: Изд-во ИПСОС СО РАН, 2002. – Вып. 3. – С. 116–120.

Валеева Э.И., Глазунов В.А., Хозяинова Н.В., Чешуина И.А. Флористические находки в Тюменском районе // Ежегодник Тюменского областного краеведч. музея: 1994. – Тюмень, 1997. – С. 169–181.

Горчаковский П.Л. История растительности Урала в плейстоцене и голоцене в свете изучения реликтовых элементов флоры // Тезисы докладов, секция флоры и растительности. – Л., 1958. – Вып. III – С.146–153.

Драчев Н.С. Флора подзоны южной тайги в пределах Тюменской области: Дисс. канд. биол. наук. – Новосибирск, 2010. – Т. 1. – 331 с.; – Т. 2. – 307 с.

Красная книга Тюменской области: животные, растения, грибы. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. – 245 с.

Отчет о научно-исследовательской работе по созданию особо охраняемой природной территории регионального значения «Кеумский». – Тюмень: Департамент недропользования и экологии Тюменской области; ФГОУ ВПО «Тюменская государственная сельскохозяйственная академия», 2007. – 156 с.

Хозяинова Н.В. Лето 2005: флористические находки // Словцовские чтения-2005: Материалы XVII всероссийской научно-практич. краеведч. конф. – Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2005. – С. 228–229.

SUMMARY

The features of the range of two species: *Actaea spicata* and *A. erhytrocarpa* in the south of the Tyumen region are shown. The new locations of these species in the Yarkovsky and Tobolsk districts have been identified.

УДК 581.9(571.51)

Ф.С. Юзефович, Н.Н. Тупицына

F.S. Yuzefovich, N.N. Tupitsyna

ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА АНГАРО-ЧУНСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ (БОГУЧАНСКИЙ РАЙОН КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ)

THE HISTORY OF THE RESEARCH OF VEGETATION COVER IN THE ANGARA-CHUNSKY INTERFLUVE (BOGUCHANSKY DISTRICT OF KRASNOYARSK TERRITORY)

Впервые представлены основные этапы истории исследования растительного покрова Ангаро-Чунского междуречья (Богучанский р-он Красноярского кр.), территория которого значительно отдалена от густонаселенных районов края и мало посещается ботаниками, но в настоящее время активно осваивается хозяйственно. Приведены фамилии ученых, посетивших эту территорию, задачи, которыми они руководствовались, сроки исследования. Уточнены пункты коллекционирования материалов, указаны места хранения гербария, составлена карта маршрутов.

Район исследования – Ангаро-Чунское междуречье – находится в южной части Богучанского р-она Красноярского кр. и занимает площадь около 20000 км². Границы района: северная – левый берег р. Ангары, южная – правый берег р. Чуны, западная и восточная – границы Богучанского р-она (рис. 1).

Территория находится в отдаленном и малопосещаемом ботаниками, но в настоящее время активно хозяйственно осваиваемом районе. Здесь проводятся лесозаготовки, не всегда с соблюдением всех норм лесопользования, осуществляется строительство нефтепровода «Куюмба – Тайшет», косвенное влияние на растительный покров оказывает Богучанское водохранилище, расположенное на востоке территории.

Начало исследования растительного покрова данного района, как нам стало известно, положил Даниэль Готтлиб Мессершмидт (*Daniel Gottlieb Messerschmidt*), приглашенный Петром I в 1713 г. в Россию из Данцига, где он имел медицинскую практику, и посланный в 1718 г. в Сибирь «для изыскания всяких раритетов и аптекарских вещей: трав, цветов, кореньев и семян, и прочих принадлежащих статей в лекарственные составы» (Бородин, 1908: 78). 23 июня 1725 г., возвращаясь из Забайкалья, Мессершмидт отбыл из г. Иркутска вниз по р. Ангаре в г. Енисейск. Итогом экспедиции помимо всего прочего (алфавитный список 160 видов, 360 латинских заметок о растениях и др.) является рукопись из шести томов на немецком языке – «*Diarium*», на страницах которой можно найти большое количество описаний растений на латинском языке (Литвинов, 1909).

В августе 1738 г. Иоганн Георг Гмелин (*Johann Georg Gmelin*) возвращался из Второй Камчатской экспедиции в г. Енисейск по р. Ангаре. Ботаническая коллекция, вывезенная Гмелиным из Сибири, была обработана им самим и вошла во «*Flora sibirica sive historia plantarum Sibiriae*» (1747–1769) (Литвинов, 1909). Его сборы сохранились и поныне в академическом гербарии (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, БИН, LE) (Бородин, 1908).

В 1894 г. горный инженер Л.А. Ячевский собрал коллекцию растений «из Канского округа» в количестве 428 экземпляров, которая находится в «Ботаническом музее Академии наук» (LE). Маршрут Л.А. Ячевского проходил в пределах бассейна р. Тасеевой по низовьям таких рек как Усолка, Бирюса (Она), Пойма, Чуна (Бородин, 1908: 157).

В том же году А.И. Кытмановым (1894) опубликованы «Материалы для флоры сосудистых растений Енисейского округа Енисейской губернии» (617 видов высших растений), в которых упоминаются Богучаны. Однако автор там не был, но определил с этой местности гербарий, собранный преподавателем Красноярской учительской семинарии А.С. Еленевым. После этого А.И. Кытманов сам дважды посетил р. Ангару от устья до д. Заледеевой и ее притоки на «100 с лишним верст». Итогом этих экспедиций явилась работа «К флоре сосудистых растений р. Ангары в части ее лежащей в Енисейском округе Енисейской губернии» (Кытманов, 1906), содержащая 405 видов высших растений, пополнивших ботанический материал бассейна р. Ангары, включающий виды, новые для Енисейского округа. Как указывает И.П. Бородин (1908), в Ботаническом саду (LE) числится 385 экземпляров из Енисейской губернии.

В начале 1908 г. Переселенческое управление организует почвенно-ботанические экспедиции для исследования новых колонизационных пространств Азиатской России. В задачи входило дать характеристику

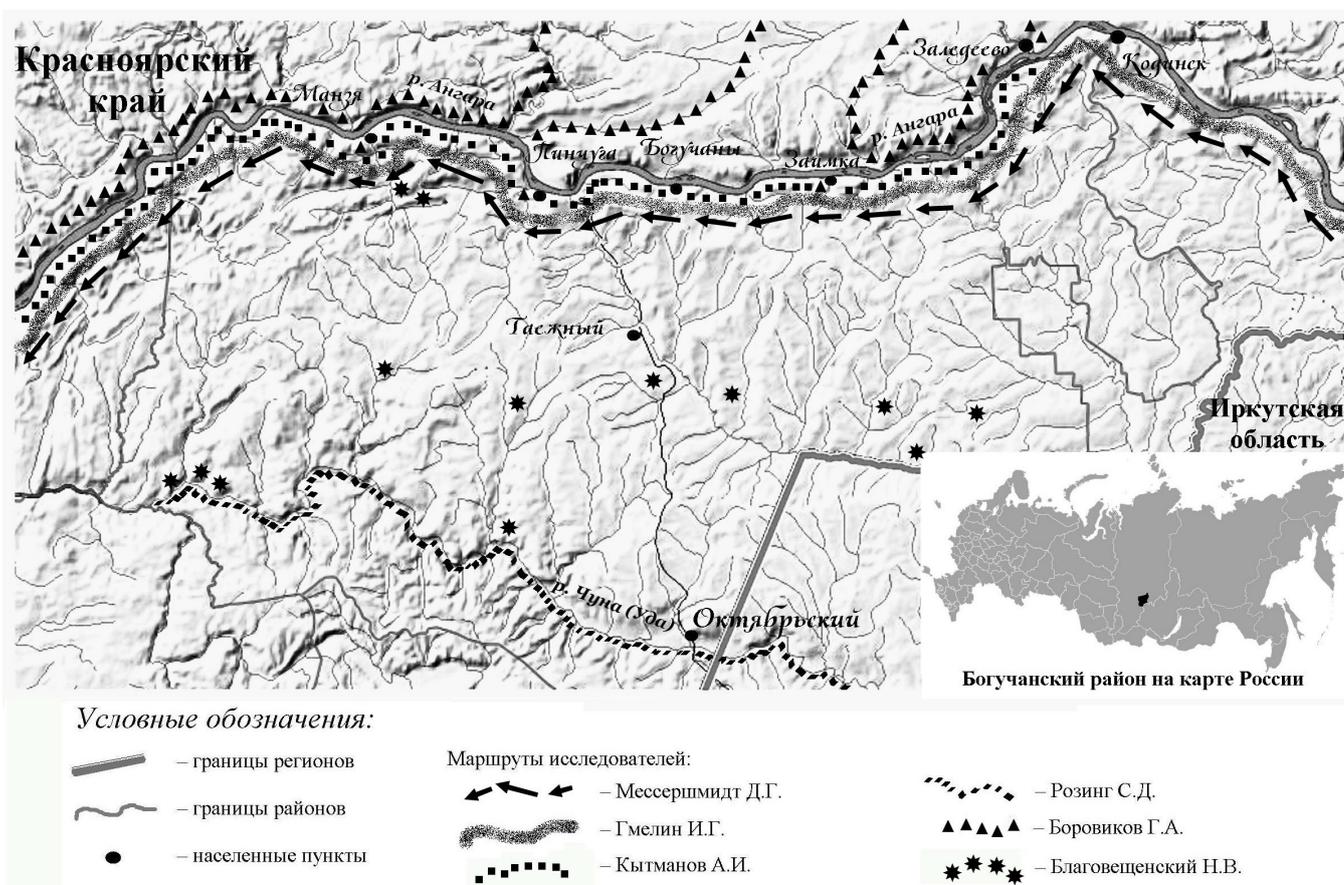


Рис.1. Маршруты и пункты исследований растительного покрова Ангаро-Чунского междуречья (Богучанский район Красноярского края).

растительных сообществ, ботанико-топографическое описание, составить ботаническую карту растительных сообществ и собрать гербарий в исследуемых районах, обращая внимание на дикорастущие растения, имеющие то или иное значение. В рамках экспедиций ассистент при кафедре ботаники Императорского Одесского университета Г.А. Боровиков посетил р. Ангару. Из его публикаций «Восточное Заангарье Енисейской губернии» (Боровиков, 1910) и «Растительность Западного Заангарья» (Боровиков, 1911), а позже из более развернутого труда «Очерк растительности Западного Заангарья» (Боровиков, 1913) становится известно, что исследования проходили, в основном, по правобережью р. Ангары. Однако в маршрутном листе, приведенном Г.А. Боровиковым (1913), указаны три пункта, находящиеся на левом берегу, и, следовательно, в междуречье (Манзя, Пинчуга, Богучанская Заимка).

В экспедиции Переселенческого управления на Чуно-Ангарском водоразделе в том же году побывал почвовед Н.В. Благовещенский. Им составлена подробнейшая почвенная карта и заметки по растительности (Благовещенский, 1910). В Гербарии БИН (LE) имеются сведения о сборах Н.В. Благовещенского и И.М. Толмачева с этой территории. Во «Флоре Красноярского края» (1960–1983) процитированы следующие места их коллекционирования: р. Чуна у Лазебовского острова; левый берег р. Карабула; берег р. Мура; у д. Бузыккановой¹; окрест. д. Гаврилово; д. Денисова; с. Богучаны.

Летом 1910 г. Управление государственными имуществами Енисейской губернии поручило старшему таксатору С.Д. Розингу составить рекогносцировочное описание лесонасаждений по берегам р. Чуны. Итогом экспедиции стала публикация «Леса реки Чуны» и схематическая карта лесонасаждений по р. Чуне (Розинг, 1910).

Работа по изучению растительного покрова этой территории осуществлялась также геоботаниками АН СССР при создании «Геоботанической карты СССР» (1955). В водной части к «Растительному покрову СССР» (1956) отмечается, что на юге Средне-Сибирского плоскогорья ценные наблюдения произвели А.Н. Криштофович (1910 г., 1913 г.), В.П. Дробов (1910 г.) и Н.И. Кузнецов (1911 г.). Исследователями раститель-

¹ Некоторые населенные пункты в настоящее время не существуют.

ности Средне-Сибирского плоскогорья в таежной зоне в 30-е годы XX в. были Л.В. Шумилова, Ю.Д. Цинзерлинг, А.П. Шенников.

Из «Флоры Красноярского края» (1960) известно, что Чуно-Онский флористический район (районирование В.В. Ревердатто (1931)), в котором находится исследуемая территория, посещался ботаниками Томского государственного университета (ТГУ, ТК) и коллекторами других учреждений, однако их основные маршруты проходили либо южнее Ангаро-Чунского междуречья (Положий²¹, Кособудская, Кутафьев, Борисов, Архипов, Соколов), либо западнее, вниз по течению р. Ангары (Кузнецов, Положий, Ронгинская, Багаева, Романенко). Только экспедиция В.В. Ревердатто в устье р. Бирюсы проводилась в данном районе. Растения на р. Чуне у с. Чунояр собирал К.К. Полуяхтов. Вероятно, гербарий также хранится в ТК (из работы Л.М. Черепнина (1954) явствует, что гербарий, собранный К.К. Полуяхтовым в южной части Красноярского края, находится в ТГУ).

В 1962 г., по свидетельству А.В. Белова и В.А. Ряшина (1965), ландшафтные исследования левобережья р. Ангары в бассейнах ее притоков – р. Чуны, р. Карабулы, р. Муры – проводились сотрудниками Института географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР.

В исследуемом районе с 60-х годов прошлого века ведут стационарные наблюдения сотрудники Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. Сборы находятся в Гербарии Института леса.

Летом 2013 г. нами изучалась флора в окрестностях пос. Чунояр. Были собраны цветковые растения и определены с привлечением «Флоры Красноярского края» (1964–1983). Предварительный список опубликован (Юзефович, 2014). Материал пополнил коллекцию Гербария им. Л. М. Черепнина Красноярского государственного педагогического университета им. В. П. Астафьева (KRAS).

ЛИТЕРАТУРА

Белов А.В., Ряшин В.А. Растительность левобережной части Нижнего Приангарья // Растительный покров Красноярского края. – Новосибирск: Наука, 1965. – Вып. 2. – С. 165–178.

Благовещенский Н.В. Описание почв Чуно-Ангарского водораздела в Енисейском районе // Материалы к исследованию колонизационных районов Азиатской России. Под ред. К.Д. Глинки. – СПб.: Типография Ю.Н. Эрлих, 1910. – 8 с.

Боровиков Г.А. Восточное Заангарье Енисейской губернии // Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и в Туркестане в 1909 году. Под. ред. Б.А. Федченко. – СПб.: Типография А.Э. Коллинс, 1910. – 194 с.

Боровиков Г.А. Растительность Западного Заангарья // Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и в Туркестане в 1910 году. Под. ред. Б.А. Федченко. – СПб.: Типография А.Э. Коллинс, 1911. – 110 с.

Боровиков Г.А. Очерк растительности Западного Заангарья // Труды почвенно-ботанических экспедиций по исследованию колонизационных районов Азиатской России. Под. ред. Б.А. Федченко. – СПб.: Типография Ю.Н. Эрлих, 1913. – 207 с.

Бородин И.П. Коллекторы и коллекции по флоре Сибири // Труды Ботанического Музея. – СПб.: Типография Имп. Акад. наук, 1908. – Вып. 4. – 246 с.

«Геоботанической карты СССР» (1955).

Кытманов А.И. Материалы для флоры сосудистых растений Енисейского округа Енисейской губернии. Томск: Типо-Литография П.И. Макушина, 1894. – 68 с.

Кытманов А.И. К флоре сосудистых растений р. Ангары в части ее лежащей в Енисейском округе Енисейской губернии. 1906. – 34 с. (Перепечатано из Изв. Краснояр. подотд. Вост.-Сиб. отд. Рус. геогр. о-ва. Красноярск, 1906. – Т. 2, вып. 1. Без изд. обл. и тит. л.).

Литвинов Д.И. Библиография флоры Сибири // Труды Ботанического Музея. – СПб.: Типография Имп. Акад. наук, 1909. – Вып. 5. – 458 с.

Растительный покров СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – Т. 1. – 460 с.

Ревердатто В.В. Растительность Сибири // Естественно исторические условия сельскохозяйственного производства Сибири. – Новосибирск, 1931. – Ч. 3.

Розинг С.Д. Леса реки Чуны // В лесах Енисейской губернии. – Красноярск: Типография М.И. Абалакова, 1910. – Вып. 1. – С. 59–75.

Флора Красноярского края. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 1960–1983. – Вып. 1–10.

Черепнин Л.М. История исследования южной части Красноярского края // Ученые записки Красноярского гос. пед. ин-та. – Красноярск, 1954. – Т. III, вып. 1. – С. 3–80.

Юзефович Ф.С. Изучение флоры окрестностей пос. Чунояр Богучанского района Красноярского края // Молодежь и наука XXI века: XV Международный научно-практический форум студентов, аспирантов и молодых ученых:

1 Фамилии коллекторов приводятся по «Флоре Красноярского края» без инициалов.

Материалы научно-практической конференции студентов факультета биологии, химии и географии (Красноярск, 13 мая 2014 г.). – Красноярск: Краснояр. гос. пед. ун-т, 2014. – С. 73–75.

SUMMARY

For the first time the article presents the main stages of the reseach history of vegetation cover in the Angara-Chunsky interfluve (Boguchansky district of Krasnoyarsk territory). This territory is considerably distant from densely populated areas of the region and rarely visited by botanists, but currently experiences active economic development. We have listed the names of scientists who visited this area, the problems that they were considering, the time frame of the study. The places of collecting materials, the herbarium storage locations are specified and a map of the routes have been designed.

СИСТЕМАТИКА ОТДЕЛЬНЫХ ТАКСОНОВ

Magsar Urgamal, Chinbat Sanchir

PLANTS OF THE FAMILY APIACEAE IN THE FLORA OF MONGOLIA

Classification, distribution, ecology-geographical status and phylogeny of taxa of the family Apiaceae in the Mongolian flora is revealed and their taxonomic positions are revised.

Introduction

Firstly V.I. Grubov (1955) registered 46 species, 26 genera in the family Apiaceae in Mongolia. Then, Ts. Jamsran et al. (1972) reported 14 species of 9 genera and D. Magsar and U. Ligaa (1977) – 6 species of 4 genera in addition to previous, and D. Magsar, U. Ligaa (1977) concluded the information and facts of classification, distribution, ecology and habitat on 53 species of 31 genera and V.I. Grubov (1982) – on 55 species of 28 genera; N. Ulziykhutag (1984) – on 65 species of 36 genera; D. Magsar et al. (1986) – on 58 species of 32 genera; and N. Ulziykhutag (1989) – on 59 species of 30 genera. The reports confirmed that the family Apiaceae is one of largest families in the flora of Mongolia.

The researchers continued more detailed studies in this family. For example, I.A. Gubanov (1996) reported distribution on 66 species of 34 genera and M. Urgamal (2009) – on 71 species of 35 genera; N. Manibazar (2010) – on 80 species of 41 genera; and M. Urgamal (2012, 2013) – on 76 species of 39 genera. Mongolian researchers have been studying taxonomy of the most large genera. For example, the taxonomy of *Angelica* (Urgamal, 2006), *Bupleurum* (Urgamal, 2006; Urgamal, Sanchir, 2007, 2013), *Cnidium* (Urgamal, 2006, 2007), *Ferula* (Suran, 1996; Suran, Jamsran, 1997; Urgamal, 2000, 2001, 2009), *Peucedanum* (Magsar, Ligaa, 1977; Urgamal, 2008, 2009), *Saposhnikovia* (Urgamal, 2006), *Seseli* (Urgamal, 2004, 2009, 2012) has been reported.

Recently, researchers considered the phylogeny of the family Apiaceae based on molecular analysis (Calvino, Downie, 2007; Carolina et al. 2007; Downie et al., 1998, 2000, 2001, 2010; Plunkett, 2001; Plunkett, Downie, 1999; Urgamal, 2013).

Materials and Methods

The family Apiaceae specimens from the Herbarium (UBA) of the Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences, Herbarium (UBU) of the National University of Mongolia, Herbarium (PE) of the Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Herbarium (LE) Institute of Botany, Russian Academy of Sciences, Herbarium of the Tracy's of Texas University A&M (USA) and as well as additional data were used for the study. In a total, there were over 2800 sheets of specimens collected by numerous scientists during a period from between 1867 to 2011.

This study was conducted using morphological, ecological and geographical traditional methods of plant systematics. The nomenclature and taxonomy was based following works of M.G. Pimenov, M.V. Leonov (1993), V.M. Vinogradova (1994), She Menglan et al. (2005), S.R. Downie et al. (1998, 2010) and classification websites and taxonomical databases of Angiosperm Phylogeny Group (APG III, 2009), Angiosperm Phylogeny Web (APWeb, version 13), World Checklist of Selected Plant (WCSP), International Plant Names Index (IPNI), W3 Tropicos (2014). Mongolian names of taxa were referred by H. Ulziykhutag (1984).

The geographical analysis was carried out according to V.I. Grubov (1959, 1963), A. Takhtajan (1978), and geographical distribution data of all species of family Apiaceae was analyzed in botanical-geographical regionalization of the Mongolia developed by V.I. Grubov (1982). In distribution section, following description of each species, numbers are given for respective regions where species occurs (fig. 2).

The ecological analysis mainly was conducted following C. Raunkiaer (1907), I.G. Serebryakov (1964), N. Ulziykhutag (1989); endemism and conservation status were made according to V.I. Grubov (1984), V.M. Vinogradova (1994), including Mongolian laws (Law of Natural Plants, 1995), Mongolian Red Book (1987, 1997) and Mongolian Plant Red List (2012). The habitat of each species is provided in details, mainly as referred in V.I. Grubov (1982).

Results

Taxonomy and classification system

Up to date, we have officially registered 76 species belonging to 39 genera, 6 subtribes, 12 tribes (4 clades) and 2 subfamilies (*Saniculoideae* and *Apioideae*) belonging to the family Apiaceae that occur in Mongolian flora. From I.A. Gubanov works (1996), 7 genus (*Anethum* L., *Apium* L., *Coriandrum* L., *Daucus* L., *Foeniculum* Mill.,

Pastinaca L., *Petroselinum* Hill) and 11 species (*Anethum graveolens* L., *Angelica saxatilis* Turcz. ex Ledeb., *Apium graveolens* L., *Bupleurum pusillum* Krylov, *Coriandrum sativum* L., *Daucus carota* L., *Ferula caspica* M. Bieb., *Foeniculum vulgare* Mill., *Oenanthe javanica* (Blume) DC., *Pastinaca sativa* L., *Petroselinum crispum* Hill) were newly added, and 1 species (*Ferula gracilis*) was excluded. In addition to that two genus (*Kadenia*, *Kitagawia*) and three species (*Kadenia salina*, *Kitagawia baicalensis*, *K. terebinthacea*) are new combinations.

We updated classification system (by Downie et al., 2010) of the family Apiaceae in Mongolia and changed its system orders of tribes and genera (table 1).

Table 1

Classification system of the family Apiaceae in Mongolian flora (by Downie et al., 2010)

Subfamilies	Tribes and clades	Subtribes	Gen./Sp.
1. Saniculoideae Burnett 1835	1. Saniculeae W. D. J. Koch 1824	1. Saniculinae Coss. & Germ. 1845	1/1
2. Apioideae Seem. 1866	2. Bupleureae Spreng. 1820		1/8
	3. Pleurospermeae M. F. Watson & S. R. Downie 2000		2/2
	<i>Physospermopsis</i> Clade		1/1
	4. Scandiceae Spreng. 1820	2. Scandicinae Tausch 1834	2/2
		3. Daucinae Dumort. 1827	1/1
		4. Ferulinae Drude 1897	1/7
	5. Oenantheae Dumort. 1827		3/4
	<i>Cachrys</i> Clade		1/1
	6. Coriandreae W. D. J. Koch 1824	5. Coriandrinae Tausch 1834	1/1
	7. Pyramidoptereae Boissier 1872		2/2
	8. Careae Baill. 1879		2/3
	9. Pimpinelleae Spreng. 1820		1/1
10. Apieae Takht. ex V. M. Vinogr. 2004		4/4	
<i>Acronem</i> Clade		1/1	
<i>Sinodielsia</i> Clade		3/5	
11. Selineae Spreng. 1820		10/29	
12. Tordylieae W. D. J. Koch 1824	6. Tordyliinae Drude 1897	2/3	
2 subfamilies	12 tribes, 4 clades	6 subtribes	39/76

Identification keys for all levels of subfamilies, tribes, subtribes, genera and species, conspectus of all taxa are given.

Geographical analysis

The geographic ranges of all species of family Apiaceae of Mongolia lie within the limits of the Holarctic Kingdom. Based on the distribution data types of area of each species are distinguished in 12 groups (table 2). The Holarctic includes 5 species, Eurasian – 12 species, Asian-Northern American – 1 species, Asian – 51 species. In the Asian types the following subtypes are original: Asian – 9 species, Eastern Asian – 7 species, Central Asian – 8 species, Siberian-Mongolian – 7 species, Mongolian – 20 species. In the Mongolian subtypes Altay-Dzungarian-Mongolian consists of 6 species, Mongolian-Daurian-Manchurian – 1 species and Southern Siberian-Mongolian – 13 species.

The family Apiaceae species have been found in all botanical-geographical regions (16) in Mongolia, among them Mongolian Altain mountain steppe (44 species) region has the highest, and Alashan Gobi desert region (3 species) – lowest species diversity (fig. 2).

Among the species *Cicuta virosa* (15 regions), *Bupleurum bicaule* (13 regions) and *Carum carvi*, *Sphallerocarpus gracilis*, *Peucedanum falcaria* (12 regions) are the most widespread species on the territory of Mongolia (table 3). Also, we found new 30 distribution areas of 24 species belonging to 14 genera in 15 phytogeographical regions of the Mongolia (Urgamal, 2009, 2013).

Table 2

Classification of geographical types of areas of the family Apiaceae in Mongolia

Geographical types	Subtypes and groups	Species	Percent
A. Multicontinental		18	26.09
1. Holarctic		5	7.25
2. Eurasian		12	17.39
3. Asian-Northern American		1	1.45
B. Continental			
4. Asian		51	73.91
	4.1 Original Asian	9	13.04
	4.2 Eastern Asian	7	10.14
	4.3 Siberian-Mongolian	7	10.14
	4.4 Central Asian	8	11.59
	4.5 Mongolian (dominate)	20	28.98
	4.5.1 Southern Siberian-Mongolian	13	18.84
	4.5.2 Mongolian Daurian-Manchuur	1	1.45
	4.5.3 Altay-Dzungarian-Mongolian	6	8.70

Lifeform and Ecological analysis

Mongolian Apiaceae family members are mostly perennials (84.21 %), 4 annual species (5.26 %) and 8 binual species (10.52 %) according to the Serebryakov's (1964) plant lifeform classification and hemicryptophytes according to Raunkiaer's (1907) classification. The family Apiaceae is distributed in all climatic zones of Mongolia. We classified all species of this family into 11 ecological groups (fig. 3), according to their each species habitat peculiarities. Basing on the predominant occurrence of the plants (collections database), following ecological groups were distinguished: xerophytes (8 species), mesoxerophytes (7 species), xeromesophytes (7 species), mesophytes (21 species), mesohalophytes (2 species), hydrophytes (2 species), mesokryophytes (7 species), hygrophytes (2 species), xeropetrophytes (9 species), xero-psammophytes (3 species) and hygro-halophytes (1 species).

Endemism and Conservation status

Therefore, there are 8 species of subendemic plants and divided into following two groups of subendemic plants (fig. 4, table 4). 4 species (newly added 2 species) are very rare and 13 species of the family Apiaceae (newly added 5 species) are rare plants in Mongolian flora (Table 5).

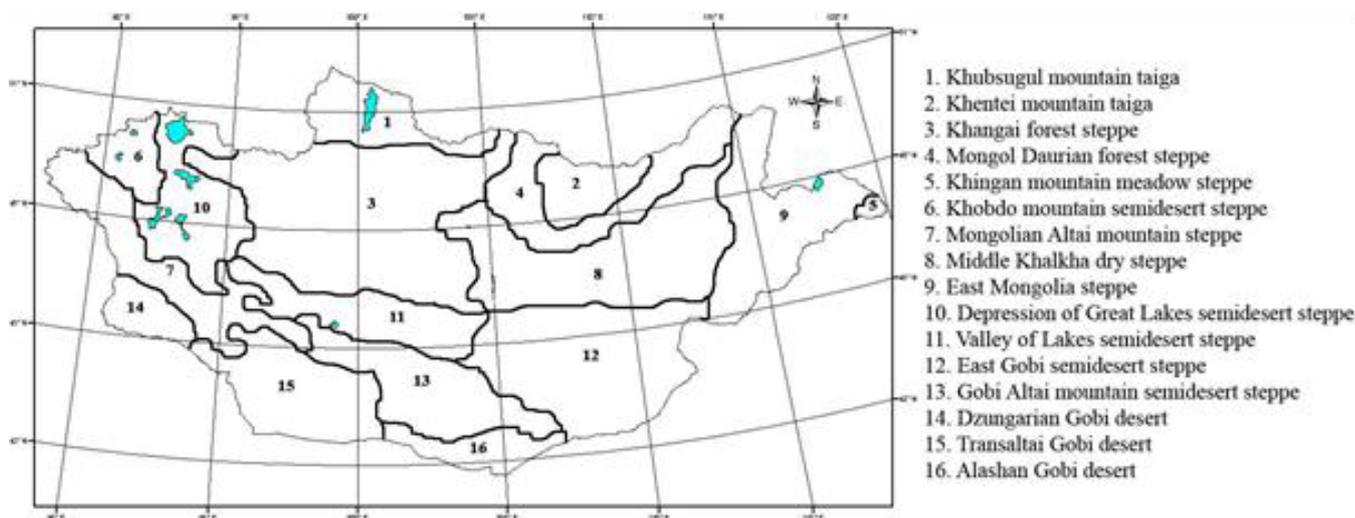


Fig. 1. Phytogeographical regions of Mongolia (by Grubov, 1982).

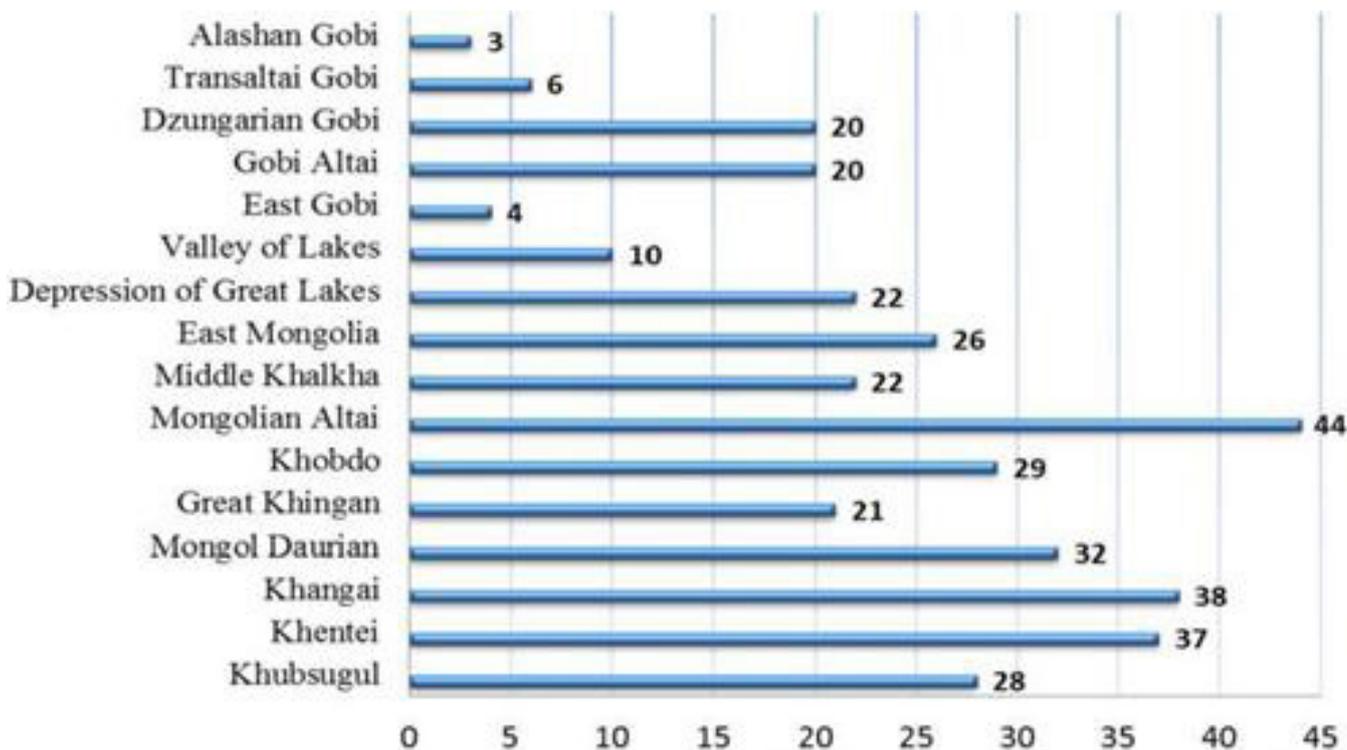


Fig. 2. Numbers of species of the family Apiaceae in botanical-geographical regions of the Mongolia.

Table 3

List of species and distribution data of the family Apiaceae of the Mongolia

Species latin name	Botanical-geographical regions
1. <i>Eryngium planum</i> L. 1753	4
2. <i>Bupleurum aureum</i> Fisch. ex Hoffm. 1814	7
3. <i>B. multinerve</i> DC. 1828	2, 3, 4, 5, 6, 7+, 9+
4. <i>B. mongolicum</i> V.M. Vinogr. 1985	7, 13, 14
5. <i>B. sibiricum</i> Vest ex Roem. & Schultes 1820	2, 3, 4, 5, 8+, 9+
6. <i>B. bicaule</i> Helm 1809	1-13
+ 7. <i>B. pusillum</i> Krylov 1903	1+, 2+, 3+, 6+, 7+, 13+
8. <i>B. krylovianum</i> Schischk. ex Krylov 1935	3+, 7
9. <i>B. scorzonerifolium</i> Willd. 1809	1, 2, 3, 4, 5, 8, 9
10. <i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm. 1814	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9
11. <i>Aulacospermum anomalum</i> Ledeb. 1833	7
12. <i>Hansenia mongholica</i> Turcz. 1844	1, 2
13. <i>Sphallerocarpus gracilis</i> (Besser ex Trevir.) Koso-Pol. 1829	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13
14. <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. 1814	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10
+ 15. <i>Daucus carota</i> L. 1753	cultivated plant
16. <i>Ferula potaninii</i> Korovin ex Pavlov 1935	14
17. <i>F. bungeana</i> Kitag. 1956	5+, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16
18. <i>F. dissecta</i> (Ledeb.) Ledeb. 1844	3, 6+, 7, 10+, 14+
19. <i>F. mongolica</i> (V.M. Vinogr. & Kamelin) V.M. Vinogr. & R. Kamelin 1990	3, 7, 10, 14, 15
20. <i>F. feruloides</i> (Stued.) Korovin 1947	7
+ 21. <i>F. caspica</i> M. Bieb. 1808	7+, 14+
22. <i>F. dubjanskyi</i> Korovin ex Pavlov 1934	7, 14
23. <i>Cicuta virosa</i> L. 1753	1+, 2-15
24. <i>Sium suave</i> Walter 1788	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9+, 10, 14+
25. <i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir. 1798	10
+ 26. <i>Oe. javanica</i> (Blume) DC. 1830	10+
27. <i>Prangos ledebourii</i> Herrnst. & Heyn 1977	7, 14

End of table 3

Species latin name	Botanical-geographical regions
+ 28. <i>Coriandrum sativum</i> L. 1753	cultivated plant
29. <i>Bunium setaceum</i> (Schrenk ex Fisch. & C.A. Mey.) H. Wolff, 1927	6, 7
30. <i>Schulzia crinita</i> (Pall.) Spreng. 1813	1, 2, 3, 6, 7
31. <i>Carum carvi</i> L. 1753	1+, 2, 3, 4, 5, 7-10, 13, 14, 16+
32. <i>C. buriaticum</i> Turcz. 1844	1+, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9
33. <i>Aegopodium alpestre</i> Ledeb. 1829	1, 2, 3, 4, 5, 13
34. <i>Pimpinella thellungiana</i> H. Wolff 1927	4, 5, 9
+ 35. <i>Apium graveolens</i> L. 1753	cultivated plant
+ 36. <i>Petroselinum crispum</i> (Mill.) Nyman ex A.W. Hill 1925	cultivated plant
+ 37. <i>Foeniculum vulgare</i> Mill. 1768	cultivated plant
+ 38. <i>Anethum graveolens</i> L. 1753	cultivated plant
39. <i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb. 1829	1, 2, 3, 6, 7, 14+
40. <i>Lithosciadium multicaule</i> Turcz. 1844	1, 3, 4, 6, 7, 13
41. <i>L. kamelinii</i> (V.M. Vinogr.) Pimenov ex Gubanov 1996	7
42. <i>Cenolophium denudatum</i> (Fisch. & Hornem.) Tutin 1967	3, 7, 10, 14
43. <i>Conioselinum longifolium</i> Turcz. 1844	1, 2+, 4+, 7+, 9, 10
44. <i>C. vaginatum</i> (Spreng.) Thell. 1926	1, 2, 3, 4
45. <i>Sajanella monstrosa</i> (Willd.) Sojak 1980	2
46. <i>Stenocoelium athamantoides</i> (M. Bieb.) Ledeb. 1829	6, 7
47. <i>Seseli glabratum</i> Willd. ex Spreng. 1820	7
48. <i>S. eriocarpum</i> (Schrenk) B. Fedtsch. 1915	7, 13, 14
49. <i>S. abolinii</i> (Korovin) Schischk. 1950	7, 10, 11+, 13
50. <i>S. buchtormense</i> (Fisch.) W.D.J. Koch, 1824	7, 14
51. <i>S. condensatum</i> (L.) Rehb. f. 1867	1, 2, 3, 6, 7, 8, 10, 14+
52. <i>S. grubovii</i> V.M. Vinogr. & Sanczir 1985	7, 13, 14, 15
53. <i>S. mucronatum</i> (Schrenk) Pimenov & Sdobnina 1973	14
54. <i>S. seseloides</i> (Fisch. & C.A. Mey. ex Turcz.) Hiroe 1958	1+, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9+
55. <i>Cnidium dauricum</i> (Jacq.) Turcz. ex Fisch. & C.A. Mey. 1835	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10
# 56. <i>C. salinum</i> Turcz. 1844	2, 3, 4, 8, 9, 10, 11, 13
57. <i>C. monnieri</i> (L.) Cusson 1782	4, 9
58. <i>Paraligusticum discolor</i> (Ledeb.) V.N. Tichom. 1973	7
59. <i>Angelica czernaevia</i> (Fisch. & C.A. Mey.) Kitag. 1936	5, 9
60. <i>A. sylvestris</i> L., 1753	6, 7+
61. <i>A. dahurica</i> (Fisch. ex Hoffm.) Benth. & J. D. Hook. ex Franch. & Sav. 1873	2, 3, 4, 5, 9
62. <i>A. archangelica</i> subsp. <i>decurrens</i> (Ledeb.) Kuvaev, 1981	1, 2, 3, 4+, 6, 7, 14
+ 63. <i>A. saxatilis</i> Turcz. ex Ledeb. 1844	2+
64. <i>A. tenuifolia</i> (Pall. ex Spreng.) Pimenov 1985	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 10, 13+
65. <i>Ferulopsis hystrix</i> (Bunge ex Ledeb.) Pimenov, 1991	2, 3, 4, 6, 7, 8, 9+, 10, 11, 13, 15
66. <i>Phlojodicarpus sibiricus</i> (Stephan ex Spreng.) Koso-Pol. 1922	1, 2, 3, 4, 7+, 8, 9, 13+
67. <i>Ph. villosus</i> (Turcz. ex Fisch. & C.A. Mey.) Turcz. ex Ledeb. 1844	1, 2, 3, 6
# 68. <i>Peucedanum terebinthaceum</i> (Fisch. ex Trevir.) Ledeb. 1844	2, 4, 5, 9
# 69. <i>P. baicalense</i> (Redowsky ex Willd.) W.D.J. Koch 1824	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7+, 8, 10
70. <i>P. falcaria</i> Turcz. 1832	1+, 3, 4+, 6-8, 10, 11, 13-15, 16+
71. <i>P. vaginatum</i> Ledeb. 1829	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8+, 11+, 13+
72. <i>P. puberulum</i> (Turcz.) Schischk. 1951	2, 3, 6, 8, 13
73. <i>Saposhnikovia divaricata</i> (Turcz.) Schischk. 1951	2, 3, 4, 5, 6, 8+, 9
+ 74. <i>Pastinaca sativa</i> L. 1753	cultivated plant
75. <i>Heracleum dissectum</i> Ledeb. 1829	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11+, 13
76. <i>H. sibiricum</i> L. 1753	1+, 2+, 3, 9, 13

+ newly added species and new distribution region of since Gubanov's (1996) conspectus

new combination name species and genus of since Gubanov's (1996) conspectus

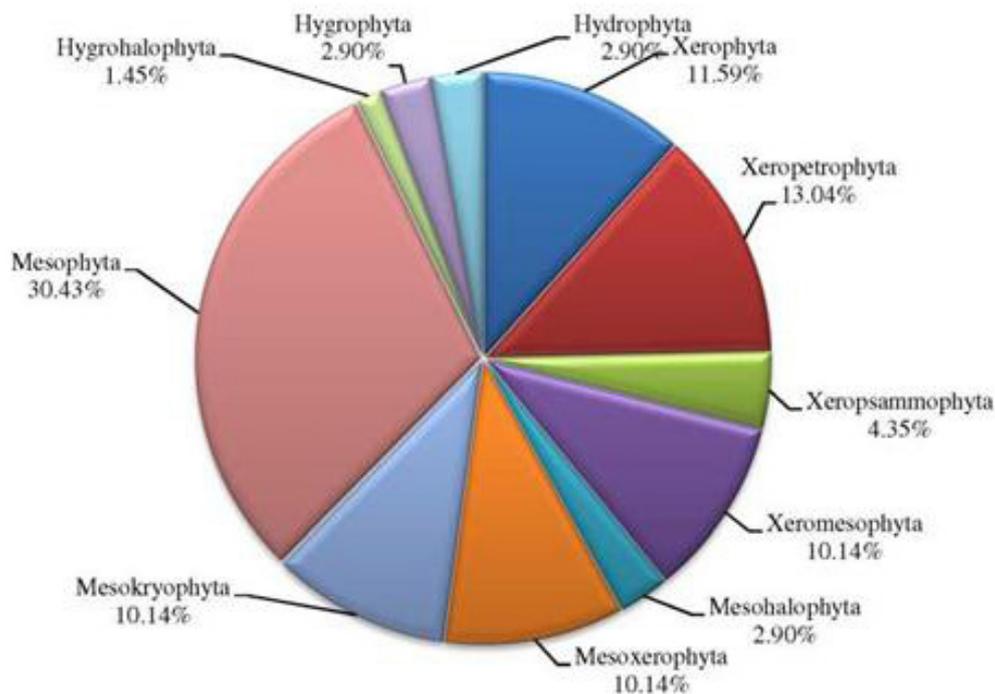


Fig. 3. Percent of ecological group species of the family Apiaceae in the Mongolia.

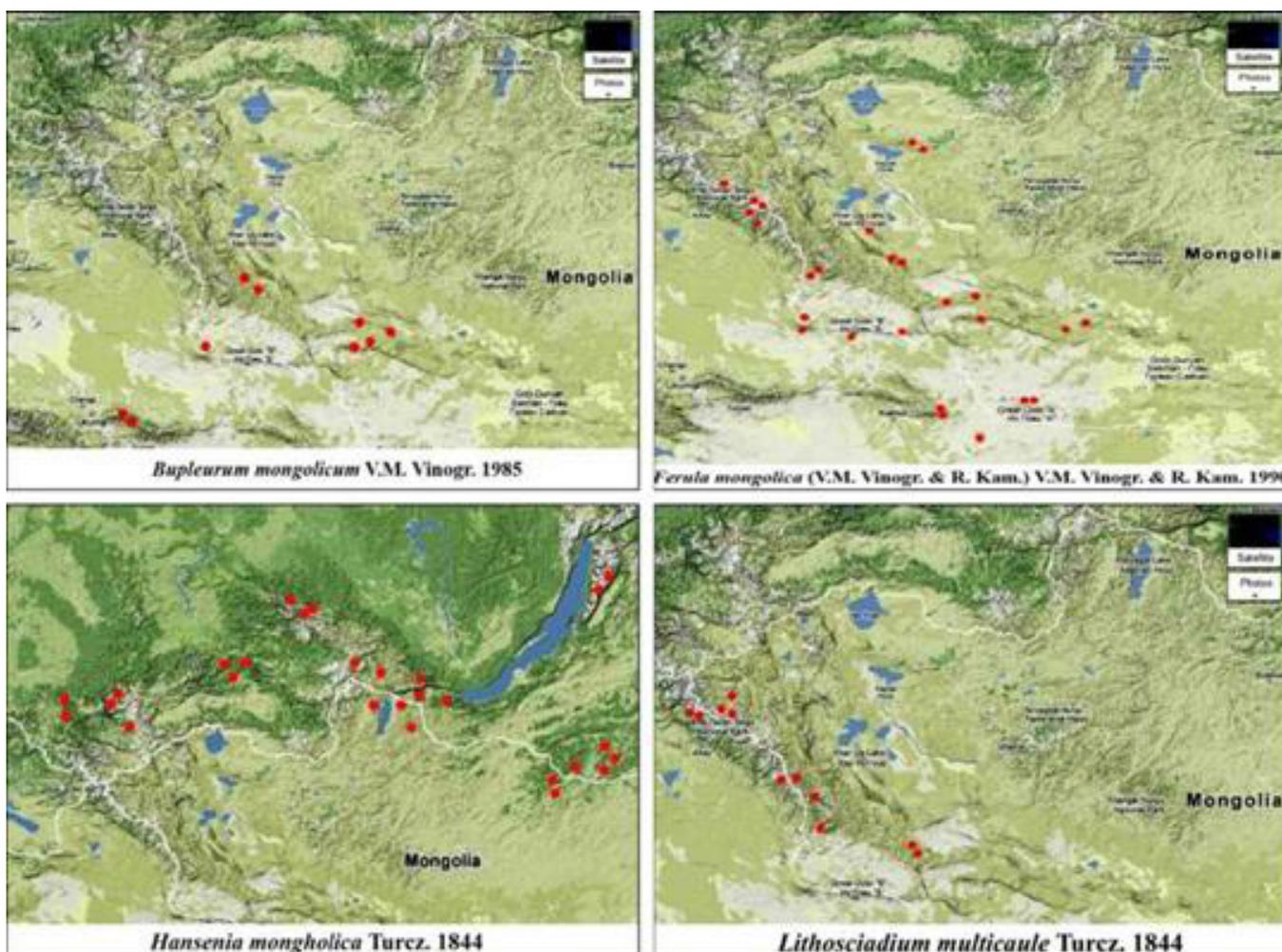


Fig. 4. Distribution of subendemic Apiaceae in Mongolia.

Table 4

Subendemic species of the family Apiaceae in the Mongolia

Subendemic two groups	Species list	Sources
1. Dzungarian-Mongolian subendemic	<i>Bupleurum mongolicum</i> <i>Ferula bungeana</i> <i>F. mongolica</i> <i>Lithosciadium kamelinii</i> <i>Seseli grubovii</i>	N. Ulziikhutag, 1989 V.I. Grubov, 1984 V.M. Vinogradova, 1994 V.M. Vinogradova, 1994 V.M. Vinogradova, 1994
2. Southern Siberian-Mongolian subendemic	<i>Ferulopsis hystrix</i> <i>Hansenia mongholica</i> <i>Peucedanum puberulum</i>	V.I. Grubov, 1984 E. Ganbold, 2010 I.A. Gubanov, 1982

Table 5

Rare and very rare species of the family Apiaceae in the Mongolia

Conservation status	Species list	Sources
Rare plants		
1. Stream from foreign plant	1. <i>Eryngium planum</i>	Law of Natural Plants (1995)
2. Distant place of centre areas	2. <i>Prangos ledebourii</i> *	M. Urgamal, 2009
	3. <i>Seseli glabratum</i> *	M. Urgamal, 2013
	4. <i>S. mucronatum</i> *	M. Urgamal, 2013
	5. <i>Aulacospermum anomalum</i>	Law of Natural Plants (1995)
3. Not widespread in only Mongolia	6. <i>Bunium setaceum</i>	Law of Natural Plants (1995)
	7. <i>Cenolophium denudatum</i>	Law of Natural Plants (1995)
	8. <i>Oenanthe aquatica</i>	Law of Natural Plants (1995)
	9. <i>Oe. javanica</i>	Law of Natural Plants (1995)
	10. <i>Paraligusticum discolor</i> *	M. Urgamal, 2013
	11. <i>Peucedanum terebinthaceum</i>	Law of Natural Plants (1995)
	12. <i>Sajanella monstrosa</i> *	M. Urgamal, 2009
	13. <i>Seseli eriocarpum</i>	Law of Natural Plants (1995)
Very rare plants	1. <i>Ferula feruloides</i>	Law of Natural Plants (1995), Mongolian Red Book (1987, 1997), Mongolian Plant Red List (2012)
	2. <i>F. potaninii</i> *	M. Urgamal, 2013
	3. <i>Lithosciadium kamelinii</i> *	M. Urgamal, 2013
	4. <i>Stenocoelium athamantoides</i>	Law of Natural Plants (1995), Mongolian Red Book (1987, 1997), Mongolian Plant Red List (2012)

* - newly add (Urgamal, 2009, 2013) to the list of rare and very rare plants (by criteria of Mongolian Red book and Law of Natural Plants) in Mongolia.

Phylogenetic analysis

For the first time in Mongolia, we have carried out phylogenetic analysis of tribes (fig. 5) and all genera of the family Apiaceae in Mongolian flora.

Discussion

We updated classification system (by Downie et al., 2010) of the family Apiaceae in Mongolia and changed its system orders of tribes and all genera. The species composition of the family Apiaceae in the flora of Mongolia is revealed and their taxonomic positions was revised. Identification keys for the all in level of subfamilies, tribes, subtribes, genera and species, conspectus of all taxa are given. Morphological features, which previous researchers described, fit and can be used for identifying the genera and species.

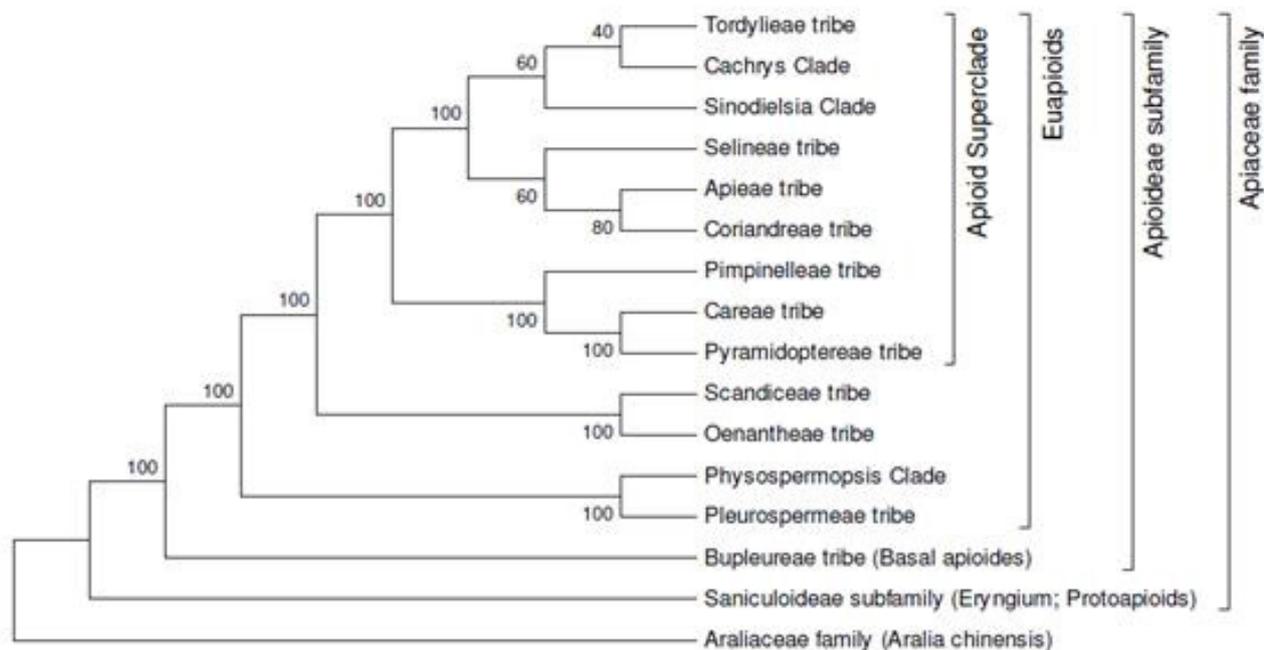


Fig. 5. Phylogenetic tree of tribes of the family Apiaceae in Mongolian flora.

Among the ecological-geographical groups, the highest number of species occurs in forest-steppe and steppe natural zones in Mongolia. Mesophytes and xero-mesophytes are dominating ecological groups. According to the geographical analysis, species of Asian type and South Siberian-Mongolian groups considered as a richest area in Apiaceae species as about 73.91 % of total species occurring in these regions and distribution dominate in the flora of Mongolia.

Therefore, we found and added 2 very rare species (*Ferula potaninii*, *Lithosciadium kamelinii*), 5 rare species (*Paraligusticum discolor*, *Prangos ledebourii*, *Sajanella monstrosa*, *Seseli glabratum*, *S. mucronatum*) from the Mongolian flora.

It must be integrated both morphological and molecular data in the future analysis of higher level relationships in family Apiaceae.

Acknowledgments

We would like to thank Prof. E. Ganbold (Institute of Botany, MAS), Prof. Sh. Dariimaa (Mongolian State University of Education) and doctor (Ph.D) B. Oyuntsetseg (National University of Mongolia) for their kind assistance for identifying the specimens and their priceless comments on the manuscript.

REFERENCES

- Angiosperm Phylogeny Group (APG) III. «An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III» // Botanical Journal of the Linnean Society, 2009. – Vol. 161. – P. 105–121.
- Angiosperm Phylogeny Website. APW. [Online Database]. Version 12, updated by July 2012. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/>.
- Calvino C., Downie S.R.** Circumscription and phylogeny of Apiaceae subfamily Saniculoideae based on chloroplast DNA sequences // Mol. Phylogenet. Evol., 2007. – Vol. 44, No. 1. – P. 175–191.
- Carolina I. Calvico, Susana G. Martinez, Downie S.R.** Morphology and biogeography of Apiaceae subfamily Saniculoideae as inferred by phylogenetic analysis of molecular data // American Journal of Botany, 2007. – Vol. 94. – P. 196–214.
- Dariimaa Sh.** Mongol ornij urgamliin aimagt suuliin jiluuded shineer nemen burtgesen urgamal [New added plants in the Mongolian flora] [in Mongolian] // Proceedings of the Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences, 2009. – Vol. 21. – P. 44–50.
- Downie S.R., Katz-Downie D.S., Watson M.F.** A phylogeny of the flowering plant family Apiaceae based on morphological and chloroplast rpl16 and rpoC1 sequences: Towards a generic classification of subfamily Apiodeae // American Journal of Botany, 2000. – Vol. 87. – P. 273–292.

- Downie S.R., Plunkett G.M., Watson M.F., Spalik K., Katz-Downie D.S., Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Troitsky A.V., Lee B.-Y., Lahham J., El-Oqlah A.** Tribes and clades within Apiaceae subfamily Apioideae: the contribution of molecular data // *Edinburgh Journal of Botany*, 2001. – Vol. 58, No. 2. – P. 301–330.
- Downie S.R., Ramanath S., Katzdownie D.S., Llanas E.** Molecular systematics of Apiaceae subfamily Apioideae: Phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer and plastid *rpoC1* intron sequences // *American Journal of Botany*, 1998. – Vol. 85, No. 4. – P. 563–591.
- Downie S.R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.-P.** Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences // *Plant Diversity and Evolution (formerly Botanische Jahrbucher)*, 2010. – Vol. 128. – P. 111–136.
- Flora of Siberia. – Krasnoyarsk, Nauka, 1996. – T. 10. – P. 167–170.
- Ganbold E.** Flora Severnoj Mongolii [Flora of Northern Mongolia] [in Russian]. – Moskva, 2010. – Vol. 53. – 254 p.
- Grubov V.I.** Konspekt flory Mongolskoy Narodnoy Respubliki [Conspectus of the flora MNR]. – Akademii Nauk SSSR, Moskva, Leningrad, 1955. – 308 p.
- Grubov V.I.** Opyt botaniko-geograficheskogo raionirovaniya Tsenralnoj Azii. Leningrad, 1959. – 78 p. [in Russian].
- Grubov V.I.** Rasteniya Tsenralnoj Azii. Vyp. 1 [in Russian]. – Leningrad, 1963. – 162 p. (in Russian).
- Grubov V.I.** Opredelitel sosudistykh rastenij Mongolii (s atlasom) [Key to the vascular plants of Mongolia (with an atlas)] [in Russian]. – Leningrad, 1982. – 191 p.
- Grubov V.I.** Endemicheskie vidi flori MNR [Endemic species of Mongolia] [in Russian] // *Novosti syst. vissh. rast.*, 1984. – Vol. 21. – P. 202.
- Gubanov I.A.** Konspekt flory vnesnej Mongolii [Survey of the flora of Outer Mongolia] [in Russian]. – Moskva, 1996. – 136 p.
- International Plant Names Index (IPNI). URL: <http://www.ipni.org/ipni/>.
- Jansran Ts., Ulziykhutag N., Sanchir Ch.** Ulaanbaatar khot orchmiin urgamal tanikh bichig [Key to the plants of the nearest of Ulaanbaatar city] [in Mongolian]. – Ulaanbaatar, Mongolia, 1972. – P. 193–198.
- Law of Natural Plants. – 1995. [in Mongolian].
- Magsar D., Ligaa U.** Zontichnie Mongolii [Family Umbelliferae in Mongolia] [in Russian]. // *Bull. General and experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences*, 1977. – Vol. 12. – P. 139–154.
- Magsar D., Sanchir Ch., Shreter A.I.** Mongol orny Shukherthenii ovgiin urgamliin tarkhatsiin shine nutag [New area of plants of the family Umbelliferae in Mongolia] [in Mongolian] // *Proceedings of the Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences*, 1986. – Vol. 8. – P. 47–50.
- Manibazar N.** Mongol orny guurst urgamliin zyil jagiin latin-mongol ner tomionii toli [Dictionary of latin and mongolian names vascular plants in Mongolia] [in Mongolian]. – Ulaanbaatar, 2010. – 244 p.
- Mongolian Red Book. ed. 2. [in Mongolian]. – 1997. – P. 132. (in Mongolian).
- Mongolian Red List and Conservation Action Plans of PLANTS. Compiled by: Nyambayar D., B. Oyuntsetseg, R. Tungalag. [in Mongolian]. – Ulaanbaatar. Mongolia, 2012. – 183 p. (in English and Mongolian).
- Pimenov M.G., Leonov M.V.** The genera of the Umbelliferae. – Royal Botanic Gardens, Kew, UK, 1993.
- Plunkett G.M., Downie S.R.** Major lineages within Apiaceae subfamily Apioideae: a comparison of chloroplast restriction site and DNA sequence data // *American Journal of Botany*, 1999. – Vol. 86. – P. 1014–1026.
- Plunkett G.M.** Relationship of order Apiales to subclass Asteridae: A re-evaluation of morphological characters based on from molecular data // *Edinburgh J. Bot.*, 2001. – Vol. 8. – P. 183–200.
- Raunkiaer C.** Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien. Gyldendalske Boghandel – Nordisk Forlag, Kebenhavn and Kristiania, 1907. –132 p. URL: http://en.wikipedia.org/wiki/Raunki%C3%A6r_plant_life-form/.
- Serebryakov I.G.** Jiznennie formi pokritosemennikh rasteniy i ikh izuchenie // *Polevaya Geobotanika* [in Russian]. – Leningrad, 1964. – Vol. 3. – P. 146–208.
- She Menglan, Pu Fading, Pan Zehui, Watson M.F., Cannon J.F.M., Holmes-Smith I., Kljukov E.V., Phillippe L.R., Pimenov M.G.** Apiaceae (Umbelliferae) // *Flora of China*, vol. 14. –2005. –P. 205 p.
- Suran D.** Biologiya *Ferula feruloides*. [Biology of the *Ferula feruloides* (Steud.) Korov.] [in Russian]. Autoreferat of the doctor degree of Biology. – Ulaanbaatar, 1996. – 45 p.
- Suran D., Jamsran Ts.** Chiir [Chiir, *Ferula feruloides* (Steud.) Korov.] [in Mongolian]. – Ulaanbaatar, Mongolia, 1997. – 122 p.
- Takhtajan A.L.** Floristiczeskie oblasti Zemli [in Russian]. – Leningrad, 1978. – 241p.
- Ulziykhutag N.** Mongol orny guurst urgamliin latin-mongol-oros neriin toli. Ulsiin ner tomionii komissiin medee [in Mongolian]. N°129–133. – Ulaanbaatar., 1984. – 445 p.
- Ulziykhutag N.** Mongol orny urgamliin aimgiin toim [in Mongolian]. – Ulaanbaatar, 1989.
- Urgamal M.** Key to species of the genera *Ferula* L. (*Umbelliferae* Juss.) in Mongolia // *International conference «Central Asian Ecosystems - 2000»*. Proceeding of Abstracts. – Ulaanbaatar, Mongolia, 2000. – P. 161–162.
- Urgamal M.** Mongol orny *Ferula* L. – Khavragiin turliin urgamliin angilalzyin toim. [Overview of taxonomy of the genus of *Ferula* L. in Mongolia] [in Mongolian] // *Bull. of the National University of Mongolia, section of Biological sciences*, 2001. – Vol. 11, No. 164. – P. 67–71.

Urgamal M. Mongol орны Shukhertenii ovgiin urgamal tanikh bichig. [Key for determination of the family Celery Umbelliferae Juss. or Apiaceae Lindl. [in Mongolian, only key in English] – Ulaanbaatar, Jinst-Khargana, 2004. – 112 p.

Urgamal M. Mongol орны Unert-nogoo – *Seseli* L. (Umbelliferae Juss.) турлиин ургамлиин зүйл танikh тulkhuur. [Key to the species of genus *Seseli* L. (Umbelliferae Juss.) in Mongolia] [in Mongolian] // Proceedings of the Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences, 2004. – Vol. 15. – P. 58–65.

Urgamal M. Mongol орны Berish – *Bupleurum* L. (Umbelliferae Juss.) турлиин ургамлиин зүйл танikh тulkhuur [Key to the species of genus *Bupleurum* L. (Umbelliferae Juss.) in Mongolia] [in Mongolian] // Proceedings of the Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences, 2006. – Vol. 16. – P. 49–51.

Urgamal M. Description of species *Saposhnikovia divaricata* Schischkin (Umbelliferae Juss.) in Mongolia // Proceedings of the Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences, 2006. – Vol. 16. – P. 51–55.

Urgamal M. Taxonomy of the Genus *Angelica* L. (Umbelliferae Juss.) in Mongolia // Proceedings of the Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences, 2006. – Vol. 16. – P. 55–58.

Urgamal M. Taxonomy of the Genus *Cnidium* Cusson ex Juss. (Umbelliferae Juss.) in Mongolia // Mongolian Journal of Biological Sciences, 2006. – Vol. 4, No. 1. – P. 63–66.

Urgamal M. Taxonomy of the Genus *Cnidium* Cusson ex Juss. (Umbelliferae Juss.) in Mongolia // Proceedings of the Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences, 2007. – Vol. 17. – P. 58–62.

Urgamal M., Sanchir Ch., Zhang Ming-Li. Classification and distribution of *Bupleurum* L. (Umbelliferae Juss.) in Mongolia // Bull. of Botanical Research, China, 2007. – Vol. 27, 1/1. – P. 20–24.

Urgamal M. Mongol орны Javiin турлиин ургамал [Genus of the *Peucedanum* L. (Umbelliferae Juss.) in Mongolia] // Proceedings of the Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences, 2008. – Vol. 20. – P. 23–29.

Urgamal M. Flora of Mongolia. vol. 10 (Apiaceae-Cornaceae) [in Mongolian]. – Ulaanbaatar, «Bembi san», 2009. – 130 p.

Urgamal M. Taxonomy of the family Carrot (Apiaceae Lindley 1836) in Mongolia. Erforschung Biologischer Ressourcen Der Mongolei. Abstracts International Symposium «Biodiversity of Research in Mongolia» Halle (Saale), Germany, 2012. – P. 25–29.

Urgamal M. Plant of the family Apiaceae in the Mongolian flora [in Mongolian]. Dissertation of the doctor degree of Biological Sciences. – Ulaanbaatar, 2013. – 132 p.

Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren Ch. Conspectus of the vascular plants of Mongolia. (Editors: Sanchir, Ch. & Jamsran, Ts.). – Ulaanbaatar, Mongolia. «Admon» Press, 2014. – 334 p.

Vinogradova V.M. Plantae Asiae Centralis T. 10. (Araliaceae, Umbelliferae, Cornaceae) [in Russian]. – Sankt-Petersburg, 1994. – P. 41–42.

W3 Tropicos. [Online Database]. Missouri Botanical Garden. MOBOT. <http://www.tropicos.org/>. (Last updated: March, 2013).

World Checklist of Selected Plant (WCSP). [Online Database]. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://apps.kew.org/wcsp/> (Last updated: Apr., 2013).

УДК 58.006+502.75

А.Т. Гревцова

A.T. Grevtsova

**КИЗИЛЬНИК ЛОГГИНОВА – НОВЫЙ ВИД *COTONEASTER*
ДЛЯ ФЛОРЫ ЮЖНОЙ СИБИРИ**

***COTONEASTER LOGGINOVII* – NEW SPECIES OF *COTONEASTER*
FROM THE FLORA OF SOUTH SIBERIA**

Приводятся ботаническая характеристика, данные роста и развития кизильника Логгинова, интродуцированного из Читинской обл. в Украину.

В последние 45 лет в Ботаническом саду им. акад. А.В. Фомина Киевского национального университета имени Тараса Шевченко создана методом родовых комплексов Ф.Н. Русанова (Русанов, 1977) коллекция декоративных кустарников рода *Cotoneaster* Medik., включающая 200 таксонов. В первичной культуре испытано более 250 видов, разновидностей, культиваров. Ареал большинства видов расположен в горных районах Азии: Средней Азии, в Иране, Афганистане, Индии, Монголии, Китае, Бирме, Непале. В мировой флоре и культуре полиморфный род Кизильник представлен по данным G. Klotz (1982) 235 таксонами, J. Phipps (1990) – 264, J. Fryer and B. Hulmo (2009) – 455. Виды рода в современной системе J. Fryer et B. Hulmo (2009) сгруппированы в два подрода (*Chaenopetalum* и *Cotoneaster*), 11 секций и 37 серий. Описываемый вид отнесен к подроду *Cotoneaster*, секции *Cotoneaster*, серии *Melanocarpis*.

Накопление исходного материала для создания коллекции кизильников происходило несколькими путями: выписка семян по каталогам зарубежных и отечественных (бывшего СССР) ботанических садов, сбор семян и живых растений кизильников в местах естественного произрастания в ареале на территории бывшего СССР. В районы Сибири осуществлено две экспедиции: Восточная и Центральная Сибирь – 1982 г.; Забайкалье – 1983 г. Последняя состоялась 24 июля – 17 августа 1983 г. по маршруту: Иркутск – Давша – Нижне-Ангарск – Северо-Байкальск – Улан-Уде – ст. Соловьевск Читинской обл. Целью работы было собрать семена и живые растения кизильников в условиях *in situ*. Особенно важным было посещение оз. Зун-Торей, где, по данным А.И. Поярковой (1955), произрастает *C. mongolicus*. Место нашей работы находилось на расстоянии 40 км от ст. Соловьевск Борзинского р-она Читинской обл. В то время это было место, где чабаны выпасали овец. *За организацию поездки в эти места, помощь с устройством на проживание приносим свою искреннюю благодарность местным руководителям и жителям: Александру Александровичу Нухову, Николаю Васильевичу Царимыгилову, Григорию Д. Джигжитову, Владимиру Андреевичу Раменскому, Наде Васиченко, Вере Загорко.*

На территории пересохшего оз. Зун-Торей кизильники мы нашли на обрывистом с валунами склоне. На вершине склона (как бы на плато) росли три куста кизильника черноплодного (*C. melanocarpus* Lodd.). Кизильник монгольский был представлен одним экземпляром высокорослого и ширококронного растения с почти осыпавшимися винно-красными плодами (высота 3,5 м, проекция кроны 3 × 3,5 м, под кронами – щебнисто-галечниковый субстрат). За пределами кроны ниже по склону мы выкопали два сеянца, один из которых при культивировании в ботаническом саду оказался не похожим на материнское растение. Это растение мы назвали в честь ученого по степному лесоразведению, агролесомелиоратора, д. с.-х. н., профессора и учителя автора статьи Бориса Иосифовича Логгинова. Первое сообщение об этом растении мы находим в докторской диссертации (Гревцова, 1996), а затем и «Атласе Кизильники *Cotoneaster* (Medic.) Bauhin» (Гревцова, 1999). Ниже мы приводим описание по «Атласу» с добавлениями.

Листопадный, прямостоячий, узкокронный кустарник высотой 3,5 м (рис. 1), с вертикально направленными, слабо отклоненными ветвями. Проекция кроны 2 × 1,5 м. Три года назад часть куста отмерла из-за повреждения корневой гнилью. Диаметр стволиков у корневой шейки 6–8 см.

Молодые побеги вначале желто-зеленые, густо-волосистые, почти войлочные, затем карминово-серо-зеленые, густо-волосистые, позже красно-коричневые, густо-волосистые; двухлетние – сверху коричневые, снизу – оливково-зеленые, со сходящим белым налетом, тусклые; трехлетние – коричневые, тусклые. Кора серая, с коричнево-серыми чечевичками 2–6 мм длины.



Рис. 1. Габитус.



Рис. 2. Листья.



Рис. 3. Соцветия.

Листья двурядные (рис. 2), эллиптические, продолговато-эллиптические, широко-эллиптические, 20–40 мм длины и 15–28 мм ширины; на верхушке закругленные, тупые, на молодых побегах слегка вытянутые, с острием или без него, у основания закругленные, редко широко-треугольные; сверху вначале зеленые, затем темно-зеленые, тускло-блестящие, редко-волосистые, по краю паутинисто-волосистые, быстро оголяющиеся, гладкие, с вдавленной центральной жилкой; снизу – серебристо и серо-зеленые, войлочные, затем густо-волосистые, к концу вегетации волосистые, на войлочных, позже волосистых, черешках длиной 3–5 мм. Прилистники шиловидные, карминовые, 2–3 мм длины, густо-волосистые.

Цветки (рис. 3) бокаловидные, в поникших, рыхлых щитках, по 8–26 (30), в пазухах листьев или на концах коротких 5–10 мм длины веточках, облиственных 3–4 листочками. Цветоносы длиной 25–30 мм, паутинисто-волосистые. Чашечка голая. Чашелистики широко-треугольные, по краю карминовые, тупые, голые или слабо-волосистые, быстро оголяющиеся. Венчик 5–7 мм в диаметре. Лепестки прямостоячие, розовые, с карминовыми прожилками, округлые, 3 × 3,5 мм в диаметре. Тычинок 12–14, тычиночные нити светлые, пыльники желтые. Пестик из 2 столбиков. Общий вид пыльцевых зерен представлен на микрофотографиях (рис. 4).

Плоды в щитках, по 2–12, широко-обратнояцевидные, почти шаровидные, 5–8 мм в диаметре, вначале розовые, красные, затем красно-фиолетовые, тусклые, кисло-сладкие; зрелые – фиолетово-карминовые, с сизым налетом (рис. 5). Гипантий не сросшийся, зубчики чашечки голые. Орешков два, редко три (один всегда недоразвит), обратнояцевидные, $3,85 \pm 0,36 \times 4,7 \pm 0,57$ мм (рис. 6). Ниже мы приводим ми-

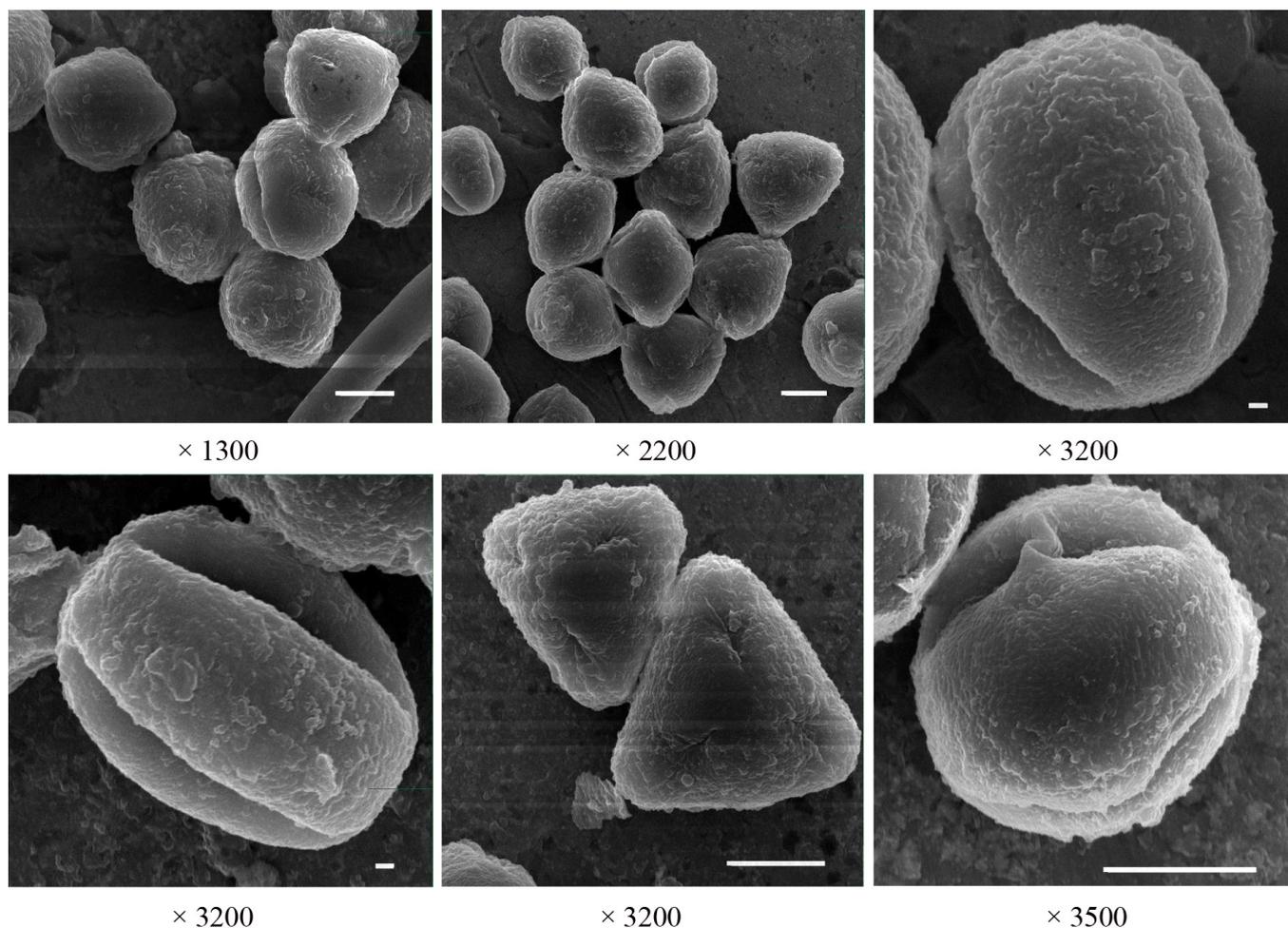


Рис. 4. Микрофотографии пыльцевых зерен.

крофотографии поверхности орешков, выполненные на сканирующем микроскопе JEOL JSM-3,5 и описанные в соответствии с рекомендациями Н.М. Дудик (1979) и М.Д. Хведелидзе (1985) (рис. 7).

Орешек с дорзальной стороны обратнойцевидной формы, с закругленным апикальным и удлинненно-заостренным базальным концом. Щиток занимает чуть меньше половины поверхности дорзальной (спинной) стороны, проксимальная (центральная) часть его слегка возвышена, с широкими продольными канавками (углублениями) по бокам. Поверхность щитка губчатая, шершавая, состоит из округлых или радиально удлиненных клеток, наружная периклиальная стенка которых часто разрушена. Линия разделения щитка и гипостилия крупно-волнистая. Гипостиль слегка нависает над щитком. Гипостиль гладкий, блестящий, со слабым продольно-бугорчатым микрорельефом. Вентральная (брюшная) сторона орешка блестящая, слабобугорчатая, с заостренными продольными складками в проксимальной части. По центру расположена тонкая прямая жилкообразная бороздка, к апикальному концу которой прикреплен столбик. Место прикрепления столбика окаймлено волосками, находится на верушке орешка.

Хромосомные числа не определены.

Особенности развития, применение. Почки распускаются 23 марта \pm 17 дней. Листья в осенней окраске 22 сентября (\pm 3 дня) желтые. Цветет 5 мая (\pm 4 дня) – 18 июня (\pm 12 дней). Обилие цветения 2–4 балла. Плоды созревают 15 сентября – 25 октября. Жизнеспособность семян – 14–28 %, требуют 5–7-месячной стратификации. Естественно возобновляется (рис. 8). Для сохранения в условиях *ex situ* подрачиваются 1-летние сеянцы. Декоративный в цветении и плодоношении. Оригинальный во время массового распускания бутонов и в этот период особенно отличается от других видов кизильника. Период вегетации 202 (\pm 20 дней). Зимостойкость – I балл.

Описываемый вид, несомненно, есть гибрид между *C. melanocarpus* Lodd. и *C. mongolicus* Pojark., поскольку других кизильников на описываемой территории не произрастало. В условиях культуры по габитусу это высокий прямостоячий куст или небольшое деревцо. От родительских видов отличается морфологическими особенностями листьев, цветков, плодов. Листья по форме ближе к кизильнику монгольскому,



Рис. 5. Плоды.



Рис. 6. Орешки.

ет до 20 % бутонов, зацветает К. Логгинова. Как отмечали раньше, в период массового распускания бутонов он особенно декоративный.

В условиях ботанического сада раньше всех созревают плоды у К. монгольского, приобретая малиновые, малиново-красные оттенки, в то время как у К. черноплодного плоды окрашиваются в розовые тона, затем красные, темно-красные и красно-черные, у К. Логгинова в этот период плоды еще зеленые, несколько позже, через 7–10 дней, они становятся розовыми, малиновыми, красными, темно-красными, в период опадания – фиолетово-карминовые или черные с красноватым оттенком и сизоватые. Четко отличаются по количеству орешков: у К. черноплодного их 3–4, К. монгольского – 2, К. Логгинова – 2, по величине – самые крупные у К. монгольского.

В своих публикациях А.И. Пояркова (1955, 1957, 1961), описывая новые виды, как таксономический признак использует величину гипостилия дорзальной (спинной) стороны и место прикрепления столбика с вентральной (брюшной) стороны. С целью выявления подобия или отличия названных признаков мы про-

но больше по размерам, листовая пластинка сверху редко-волосистая и затем быстро оголяющаяся, у К. монгольского голая, а К. черноплодного с редкими волосками до конца вегетации; снизу – опушение у К. Логгинова из войлочного становится густо-волосистым, к. монгольского – тонко-волосистым, К. черноплодного – остается войлочным.

Хорошо отличаются эти виды во время цветения. У К. черноплодного из всех видов Кизильника, произрастающих в Сибири, самые длинные цветоносы и рыхлые соцветия. У описываемого вида они немного короче и с большим количеством цветков, а у К. монгольского по сравнению с К. черноплодным вообще короткие, но главное, что у последнего лепестки белые и распрямленные. Как известно, у К. черноплодного лепестки прямостоячие, слабо сомкнутые и лишь к концу цветения становятся прямостояче-отклоненными, розовато-белые, внизу с карминовым пятнышком. У К. Логгинова широко-отклоненно-распростертые или распростертые, розовые или интенсивно розовые (как у *C. roseus* Edgew.) с карминовым пятнышком у основания. Раньше всех зацветает К. черноплодный, затем К. монгольский и, когда у этих кустов расцветает

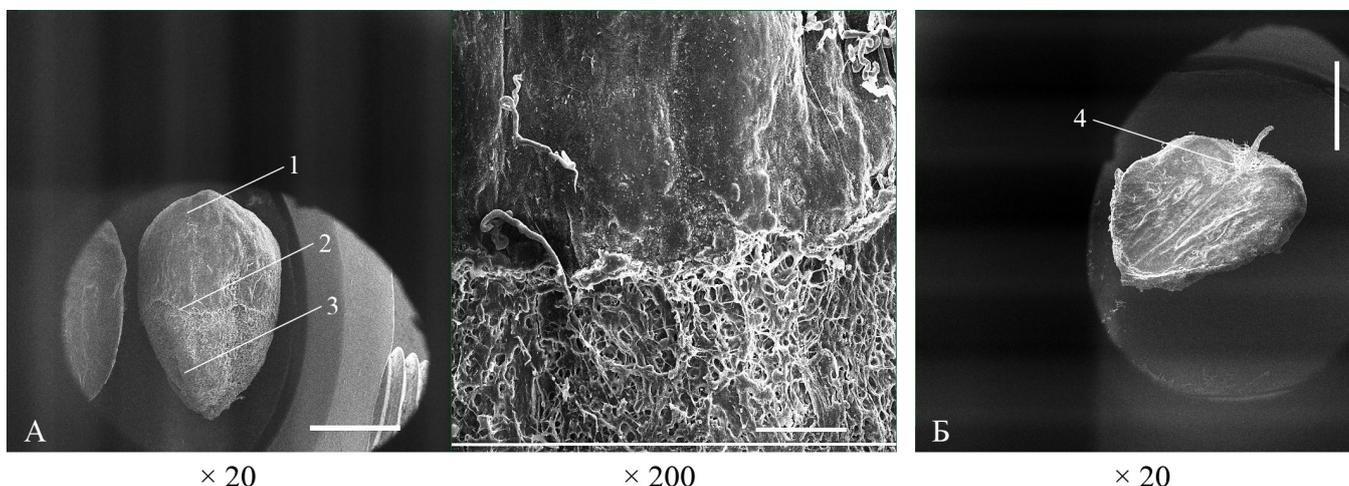


Рис. 7. Микрофотографии поверхности орешков. А - Дорзальная сторона $\times 20$; Б – Вентральная сторона $\times 20$; 1 – гипостиль; 2 – линия разделения щитка и гипостилия $\times 200$; 3 – щиток; 4 – место прикрепления столбика.

вели исследования на сканирующем микроскопе. Оказалось, что с дорзальной стороны гипостиль наименьший у *K.* черноплодного, занимает 1/3 или меньшую часть поверхности, *K.* монгольского – 1/2 или чуть меньше, *K.* Логгинова – больше 1/2. Место прикрепления столбика у последних двух находится на верхушке (с густым опушением), а у *K.* черноплодного – ниже, на 1/4 вентральной стороны (с волосистым опушением).

Примечание. В коллекции Ботанического сада им. акад. А.В. Фомина культивируется три образца *K.* монгольского: живое растение, выкопанное у материнского растения, три растения, выращенные из семян, собранных из материнского растения у оз. Зун-Торей, а также одно растение, выращенное из семян, полученных по делектусам. Все интродуценты имеют сходство с *C. megalocarpus* М. Роров, фенофазы аналогичны. Возможно, условия *in situ* Читинской обл. у оз. Зун-Торей позволили А.И. Поярковой идентифицировать *K.* крупноплодный как *C. mongolicus* Pojark.

***Cotoneaster logginovii* Grevtsova, spec. nov.** – Frutex 3.5 m altus, deciduus, rectus, coma angusta, rami verticals. Rami ramulisque primo flaxo-viridibus, dense hilosis fere tomentosus, serius carmine-polio-viridibus, dense pilosis dein rubro-brunnea dense pilosis, ramis bienniis supra brunneis subtus olivaceo-viridibus cum enescente alba pruina, opacis, ramis trienniis brunneis opacis. Cortex griseus cum lenticellis brunneo-griseis, 2-6 mm longis.

Folia 15–28 mm manga, disticha elliptica oblongo-elliptica et late-elliptica, in apicibus subprotracta cum mucrone vel sine hoc in ramis ramulisque noveilibus annotins obtuse subrotundata, in ramis bienniis vel vetustioribus ad basin orbiculata raro latitriangulata; supra primo viridian dein atroviridia, opaco-nitentia, disperse pilosa, marginibus arachnoideo-pilosa cito glabrescentia levia nervo centrali subtus argenteo-polio-viridis, tomentosa dein dense pilosa, petiolis 3–5 mm longis dense pilosis. Stipulae subulatae carmineae dense pilosae 2–3 mm longae.

Inflorescentiae nutantes, 2–26 (30)–floreae, in axillis foliorum vel finibus ramorum brevium 5–10 mm lg., foliosis 3–4 folii. Flores apicalibus ramorum brevium. Pedunculis 5–10 mm longis arachnoideo-pilosis. Calyx glaber. Dentibus calycis lati-triangularibus margine carmineis sparse pilosis. Corolla 5–7 mm in diam. Petale 3–3.5 mm in diam., erecta, rosea, venis carmineis ornate. Stamina 12–14, filamentis palidis, antheris flavis. Gynoeceum 2 carpellatum.

Poma in corymbosa, 2–12, late obovoidei vel fere orbiculata, 5–8 mm in diam., primum rosea, rubra dein rubro-carminea opaca, matura violaceo-carminea cum glaucescente pruina. Hypanthium ununitum, dentibus calycis glabris. Nuculis 2, raro 3.

Habitat in steppa Czita Rossia.

A f f i n i t a s: Species nova hybrida est: *C. melanocappus* Lodd. × *C. mongolicus* Pojark. A primo foliis majoribus subtus tomentosus, floribus cernuis, pedunculis longis, petalis roseis erectis, fructibus violaceo-carmineis differs.

Nomen in honorem doctoris Academiae agricultre professoris agromelioratoris B.I. Logginovii datur.

ЛИТЕРАТУРА

Гревцова А.Т. Кизильники: распространение, систематика, интродукция в Украину, использование, охрана: диссертация на соискание ученой степени доктора биол. наук. – Ялта. 1996. – 908 с.

Гревцова Г.Т. Атлас Кизильники *Cotoneaster* (Medic.) Vauhin. – Киев: Дім, сад, город, 1999. – 372 с.

Дудик Н.М. Морфология плодов бобоцветных в связи с эволюцией, 1979. – Киев: Наук. думка. – 211 с.

Пояркова А.И. Второе дополнение к обработке рода *Cotoneaster* Med. во «Флоре СССР» // Ботанические материалы гербария Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова, 1955. – Т. 17. – С. 196–200.

Русанов Ф.Н. Метод родовых комплексов в интродукции растений // Бюллетень ГБС АН СССР, 1977. – Т. 81. – С. 15–20.

Хведелидзе М.Д. К составлению определителя видов *Cotoneaster* по семенам // Биология семян интродуцированных растений, 1985. – М.: Наука. – С. 123–129.

Klotz G. Synopsis Gattung *Cotoneaster* Medicus // Wiss. Beitrage der FSU Jena, Beitrage zur Phytotaxonomie. – 1982. – 10. – S. 71–81.

Phipps J. et al. A checklist of the subfamily Maloideae (Rosaceae) // Canadian Journal of Botany, 1990. – Vol. 68. – P. 2209–2269.

Fryer J., Hylmo B. A Comprehensive Guide to Shrubs for Flowers, Fruit and Foliage. – London – Portland: Timber Press, 2009. – 344 p.

SUMMARY

The botanical characteristics, data on growth and development of *Cotoneaster logginovii* introduced to Ukraine from Chita region are presented in the article.

УДК 582.675.1

И.Ю. Евдокимов

I.Yu. Yevdokimov

ОБЗОР СИСТЕМ СЕМЕЙСТВА RANUNCULACEAE JUSS. В ХРОНОЛОГИЧЕСКОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ

THE SYSTEM REVIEW OF FAMILY RANUNCULACEAE JUSS. IN CHRONOLOGICAL ORDER

В статье приведён хронологический обзор систем семейств лютиковых. Предложены изменения в систематике семейства Ranunculaceae: более полно уточнён состав и положение таксонов разного ранга с учётом основных направлений филогенетических преобразований. На основе данных молекулярно-генетических исследований построено филогенетическое дерево на основе фрагментов ITS1-ITS2 ядерной ДНК (46 представителей родов семейства). Предварительно, в состав семейства входит 14 подсемейств, 26 триб, 61 род и около 2500 видов.

Семейство Ranunculaceae Juss. включает 61 род и около 2500 видов, распространенных в обоих полушариях, но главным образом в умеренных и холодных областях северного полушария (Tamura, 1993; Wu и др., 2003).

В истории изучения семейства Ranunculaceae существует несколько основных значимых работ, которые сыграли основную роль в становлении систематики и позволили определить его объем и границы.

Первая, на то время, полная система семейства Ranunculaceae, состоящая из пяти триб, принадлежит А. Декандолю (De Candolle, 1824), включавшему в его составе 28 родов, в том числе десять вновь описанных. В более ранней работе (De Candolle, 1817) он представлял сем. Ranunculaceae состоящим всего из двух крупных групп: Ranunculaceae vernaе (включающая четыре трибы: *Clematideae*, *Anemoneae*, *Ranunculeae* и *Helleboreae*) и Ranunculaceae supriaе (*Actaea*, *Xanthorrhiza* и *Paeonia*). В 1824 г. он приравнял Ranunculaceae supriaе к рангу трибы и разделил семейство на пять триб, но при этом рассматривал вопрос о самостоятельности трибы *Paeoniaceae* (должна ли триба *Paeoniaceae* быть в разряде трибы, входящей в состав семейства Ranunculaceae, или же быть независимым семейством). В итоге система Декандоля (De Candolle, 1824) выглядела следующим образом:

Trib. Clematideae: *Clematis*, *Naravelia*

Trib. Anemoneae: *Thalictrum*, *Tetractis*, *Anemone*, *Hepatica*, *Hydrastis*, *Knowltonia*, *Adonis*, *Hamadryas*

Trib. Ranunculeae: *Hyosurus*, *Ceratocephalus*, *Ranunculus*, *Ficaria*

Trib. Helleboreae: *Caltha*, *Trollius*, *Eranthis*, *Helleborus*, *Coptis*, *Isopyrum*, *Enemion*, *Garidella*, *Nigella*, *Aquilegia*, *Delphinium*, *Aconitum*

Trib. Paeoniaceae: *Actaea*, *Xanthorrhiza*, *Paeonia*

Следующей значимой системой семейства *Ranunculaceae* явилась работа Прантля (Prantl, 1887). Он разделил семейство всего на 3 трибы: *Paeonieae*, *Helleboreae* и *Anemoneae*. Его триба *Paeonieae* включала 3 рода (*Paeonia*, *Glaucidium* и *Hydrastis*), а остальные роды распределены между трибами *Helleboreae* и *Anemoneae*. Кроме того, им укрупнены ряд родов (в его системе их всего 20) и для ряда родов предложено внутривидовое деление. Система Прантля выглядела следующим образом:

Trib. Paeonieae: *Glaucidium*, *Hydrastis*, *Paeonia*

Trib. Helleboreae: *Caltha*, *Trollius*, *Callianthemum*, *Helleborus*, *Eranthis*, *Nigella*, *Leptopyrum*, *Isopyrum*, *Coptis*, *Xanthorrhiza*, *Aneoonopsis*, *Actaea*, *Aquilegia*, *Delphinium*, *Aconitum*

Trib. Anemoneae: *Anemone*, *Clematis*, *Myosurus*, *Oxygraphis*, *Trautvetteria*, *Ranunculus*, *Hamadryas*, *Adonis*, *Thalictrum*

Огромный вклад в систематику семейства внес Лангле (Langlet, 1932). Его работа, в то время явившаяся успешным примером цитотаксономического исследования, кардинально повлияла на систему семейства Ranunculaceae. Он выявил два морфологических типа хромосом: часто изгибаемые R(anunculus) и просто изогнутые, меньшие T(halictum). Сем. Ranunculaceae было разделены им на две группы по типам хро-

мосом: Ranunculoideae, Thalictroideae. Также он предположил, что число хромосом – важный фактор в систематике, основное их число равняется главным образом 8, редко 6 или 7 в R-типе, а в группе T-типа – 7 или 9 (Langlet, 1932). Им предложена своя система семейства:

- Subfam. Thalictroideae
- Trib. Thalictreae
- Subtrib. Isopyrinae: *Isopyrum*, *Leptopyrum*, *Aquilegia*
- Subtrib. Thalictrinae: *Thalictrum*, *Anemonella*
- Trib. Coptideae: *Coptis*, *Xanthorrhiza*
- Subfam. Ranunculoideae
- Trib. Helleboreae
- Subtrib. Helleborinae: *Helleborus*, *Eranthis*
- Subtrib. Cunicifuginae: *Anemonopsis*, *Cimicifuga*, *Actaea*
- Trib. Ranunculeae: *Myosurus*, *Trautvetteria*, *Ranunculus*
- Trib. Anemoneae
- Subtrib. Anemoninae: *Anemone*, *Knowltonia*
- Subtrib. Clematidinae: *Clematis*
- Trib. Trollieae
- Subtrib. Trolliinae: *Caltha*, *Trollius*
- Subtrib. Delphiniinae: *Delphinium*, *Aconitum*
- Trib. Adonieae: *Callianthemum*, *Adonis*
- Trib. Nigelloae: *Nigella*, *Komaroffia*

Значительный вклад в развитие системы семейства внесла С.Н Зиман (1981), использовавшая в своих построениях не только сведения по морфологии, но и жизненные формы. Она провела сравнительный анализ всех жизненных форм и предложила свой вариант системы семейства. В ее варианте система семейства Ranunculaceae состояла из пяти подсемейств (Ranunculoideae, Thalictroideae, Coptidoideae, Kingdonioideae, Hydrastidoideae), 14 триб (Trollieae, Cimicifugeae, Helleboreae, Delphineae, Ranunculeae, Clematideae, Anemoneae, Thalictreae, Isopyreae, Aquilegeae, Coptideae, Asteropyreae, Kingdonieae, Hydrastideae) и насчитывала 47 родов.

Особый вклад в решение вопросов филогении семейства Ranunculaceae и построение его системы сделал М. Тамура (Tamura, 1962–1968, 1995). Им не только обобщены результаты многих частных анатомо-морфологических исследований видов этого семейства, но и дополнительно использованы данные по кариотипам и формированию плодов. В разных вариантах систем Тамуры были роды, которые он то включал, то убирал из системы Ranunculaceae, а именно: *Paeonia*, *Glaucidium*, *Hydrastis*, *Circaeaster*, *Kingdonia*. Итогом работ Тамуры стала его система, состоящая из 5 подсемейств, 10 триб и 14 подтриб.

- Subfam. I. Helleboroideae
- Trib. 1. Helleboreae
- Subtrib. a. Calthinae: *Caltha*, *Calathodes*, *Trollius*, *Megaleranthis*
- Subtrib. b. Beesiinae: *Beesia*
- Subtrib. c. Helleborinae: *Helleborus*, *Eranthis*
- Trib. 2. Cimicifugeae: *Anemonopsis*, *Souliea*, *Cimicifuga*, *Actaea*
- Trib. 3. Nigelleae: *Komaroffia*, *Nigella*, *Garidella*
- Trib. 4. Delphiniinae: *Aconitum*, *Delphinium*, *Consolida*
- Subfam. II. Ranunculoideae
- Trib. 5. Adonideae: *Callianthemum*, *Adonis*
- Trib. 6. Anemoneae
- Subtrib. a. Kingdoniinae: *Kingdonia*
- Subtrib. b. Anemoninae: *Anemone*, *Hepatica*, *Metanemone*, *Barneoudia*, *Oreithales*, *Knowltonia*, *Pulsatilla*
- Subtrib. c. Clematidinae: *Archiclematis*, *Clematis*, *Naravelia*
- Trib. 7. Ranunculeae
- Subtrib. a. Trautvetteriinae: *Trautvetteria*
- Subtrib. b. Myosurinae: *Myosurus*

Subtrib. c. Ranunculinae: *Kumlienia*, *Arcteranthis*, *Halerpestes*, *Oxygraphis*, *Peltocalathos*, *Callianthemoides*, *Cyrtorhyncha*, *Paroxygraphis*, *Hamadryas*, *Aphanostemma*, *Ranunculus*, *Ceratocephala*, *Krapfia*, *Laccopetalum*

Subfam. III. Isopyroideae

Trib. 8. Coptideae

Subtrib. a. Asteropyrinae: *Asteropyrum*

Subtrib. b. Coptidinae: *Coptis*, *Xanthorhiza*

Trib. 9. Isopyreae

Subtrib. a. Isopyrinae: *Enemion*, *Isopyrum*, *Leptopyrum*, *Paraquilegia*

Subtrib. b. Aquilegiinae: *Semiaquilegia*, *Urophysa*, *Aquilegia*

Subtrib. c. Dichocarpinae: *Dichocarpum*

Subfam. IV. Thalictroideae

Trib. 10. Thalictreae: *Thalictrum*

Subfam. V. Hydrastidoideae

Trib. 11. Hydrastideae: *Hydrastis*

Из вышесказанного следует, что многие ученые пытались создать свою филогенетическую систему семейства, в основном опираясь на морфологические признаки. С ходом времени появлялись разные новые методы исследования, такие как хромолитография, исследования цитологии, цитометрия и т. д. И лишь в конце 90-х гг. XX века при построении систем семейства стали использовать данные молекулярной биологии, а именно ДНК последовательности.

С учетом полученных молекулярно-генетических данных нами построена новая предварительная система семейства Ranunculaceae. Она включает в себя 14 подсемейств, 26 триб, 61 род. Последовательности ядерной ДНК (ITS1 – ITS2) были взяты из современных генетических банков (EMBL-EBI, NCBI). Подтверждением данной системы могут служить дендрограммы, построенные на основе данных секвенирования фрагментов ядерной ДНК (рис. 1). Наша система семейства предварительно представляет следующий вид:

Subfamily Hydrastidoideae

Tribus Hydrastideae: *Hydrastis*

Subfamily Glaucidoideae:

Tribus Glaucideae: *Glaucidium*

Subfamily Coptidoideae

Tribus Coptideae

Subtribus Coptidinae: *Coptis*

Tribus Xanthorhizeae: *Xanthorhiza*

Subfamily Isopyroideae

Tribus Isopyreae

Subtribus Isopyrinae: *Enemion*, *Isopyrum*, *Leptopyrum*

Subtribus Paraquilegiinae: *Paraquilegia*

Tribus Aquilegiae: *Aquilegia*, *Semiaquilegia*, *Urophysa*

Tribus Dichocarpinae: *Dichocarpum*

Subfamily Thalictroideae

Tribus Thalictreae: *Thalictrum*

Subfamilia Aconitoideae

Tribe Aconiteae: *Aconitum*

Tribus Delphinieae: *Delphinium*, *Consolida*

Subfamily Callianthemoideae

Tribus Callianthemeae: *Callianthemum*

Subfamily Trollioideae

Tribus Trollieae: *Hegemone*, *Megaleranthis*, *Trollius*

Tribus Adonideae

Subtribus Adonidinae: *Adonis*

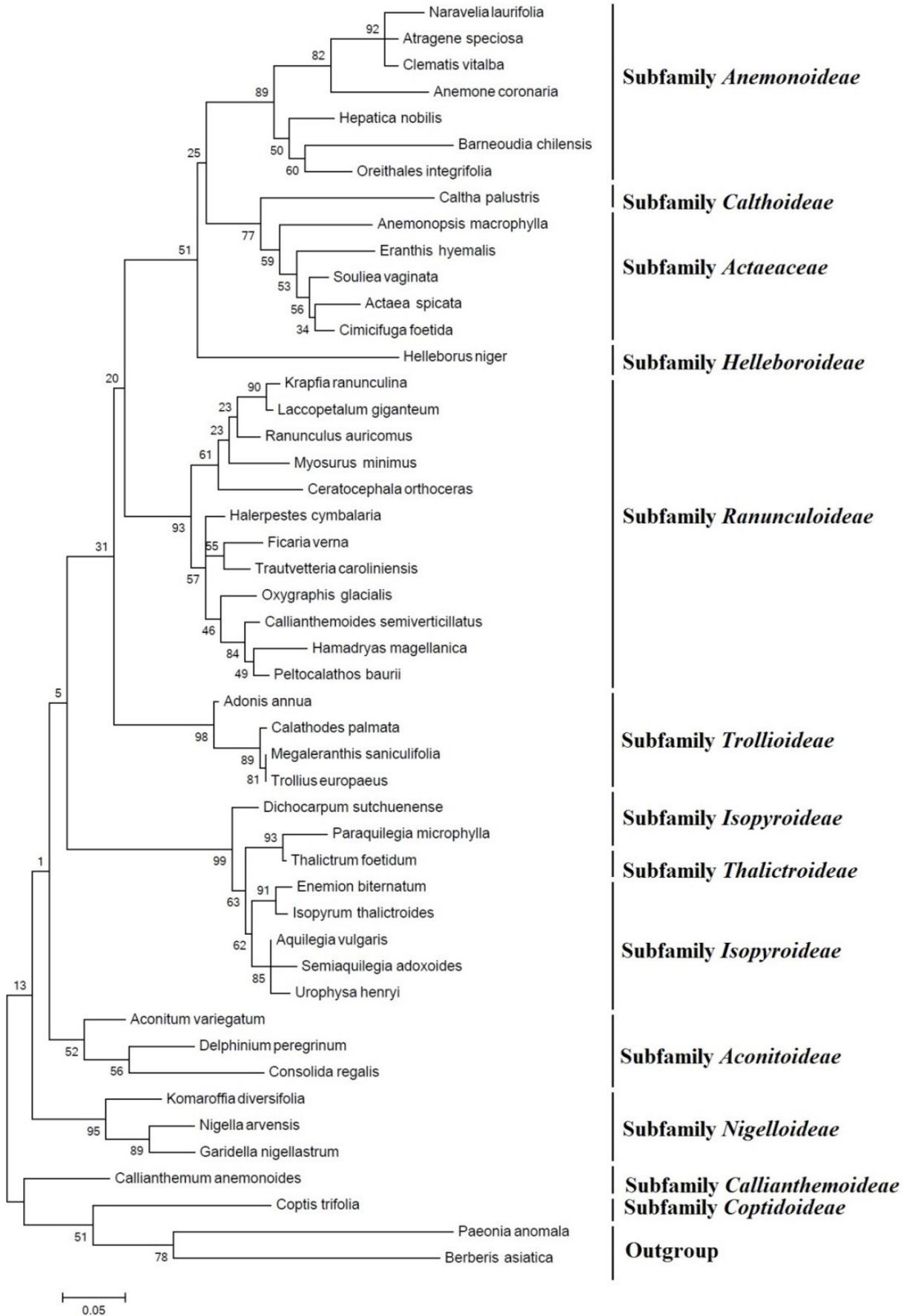


Рис. 1. Филогенетическое дерево, построенное на основе ITS1 – ITS2 фрагментов ядерной ДНК. Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae выведены Maximum Likelihood.

- Subfamily Calthoideae
 - Tribus Caltheae
 - Subtribus Calthinae: *Caltha*
 - Tribus Calathodeae: *Calathodes*
 - Tribus Asteropyreae: *Asteropyrum*
- Subfamily Actaeaceae
 - Tribe Actaceae
 - 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 Anemonoideae
 - Tribe Anemoneae: *Anemoclema*, *Anemone*, *Barneoudia*, *Hepatica*, *Metanemone*, *Knowltonia*, *Oreithales*
 - Tribe Pulsatilleae: *Miyakea*, *Pulsatilla*
 - Tribe Clematideae: *Atragene*, *Clematis*, *Naravelia*
 - Tribus Kingdonieae: *Kingdonia*
- Subfamily Ranunculoideae
 - Tribus Ranunculeae: *Batrachium*, *Callianthemoides*, *Ceratocephala*, *Ficaria*, *Halerpestes*, *Hamadryas*, *Laccopetalum*, *Myosurus*, *Oxygraphis*, *Paroxygraphis*, *Peltocalathos*, *Ranunculus*
 - Tribus Trautvetterieae: *Trautvetteria*

ЛИТЕРАТУРА

- Зиман С.Н.** Сравнительно-морфологические исследования вегетативных органов высших растений и их значение для филогении на примере сем. Ranunculaceae Juss. // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 29–37.
- De Candolle A.P.** Regni Vegetabilis Systema Naturale. Vol. 1. – Paris: Treuttel et Wurtz., 1817.
- De Candolle A.P.** Ranunculaceae // Prodrornus systematis universalis Regni vegetabilis. – Parisiis, 1824. – Vol. 1. – P. 1–66.
- Langlet C.** Über Chromosomenverhältnisse und systematic der Ranunculaceae. – Svensk. Bot. Tidkr., 1932. – S. 381–400.
- Prantl K. Beitrage zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen // Bot. Jahrb., 1887. – Vol. 9. – S. 563–583.
- 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 & 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.
- Xiao P.O.** A preliminary study of the correlation between phylogeny, chemical constituents and pharmaceutical aspects in the taxa of Chinese Ranunculaceae // Acta Phytotax. Sin., 1980. – Vol. 18. – P. 143–153.

SUMMARY

The article gives a chronological overview of systems of family Ranunculaceae. We proposed the changes to the taxonomy of the family Ranunculaceae: we revised data composition and regulations of taxa of different ranks more fully, taking into account the main directions of phylogenetic transformations. We constructed phylogenetic tree based on the ITS1-ITS2 fragments of nuclear DNA (46 representatives of the genera of the family) on the basis of molecular genetic studies. Previously, in the family includes 14 subfamilies, 26 tribes, 61 genera and about 2500 species.

УДК 582.734.4(517.3)

А.А. Кечайкин

A.A. Kechaykin

ЗАМЕТКИ О ЛАПЧАТКАХ АЛТАЯ (*POTENTILLA*, ROSACEAE).

3. ТРИ РЕДКИХ ЭНДЕМИКА ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ

NOTES ON *POTENTILLA* (ROSACEAE) OF ALTAI.

3. THREE RARE ENDEMICIS OF WESTERN MONGOLIA

В работе представлены данные, значительно дополняющие информацию о трех лапчатках – редких эндемиках Монголии. Для *Potentilla. gobica*, *P. inopinata* и *P. laevipes* приводятся новые коллекции и местонахождения, а также некоторые примечания о типовом материале и родстве.

Введение

Работы, посвященные выявлению видового и таксономического состава рода *Potentilla* L. во флоре Монголии, немногочисленны. В «Определителе сосудистых растений Монголии» (Грубов, 1982) приведено 36 лапчаток, из них только два эндемика Монголии; в «Notes on *Potentilla* (Rosaceae) II» (Soják, 1986) автор приводит 56 лапчаток для Монголии, из них уже семь эндемиков; в «Конспекте флоры Внешней Монголии» (Губанов, 1996) – 61 таксон из рода *Potentilla*, включая также семь эндемиков; в «Notes on *Potentilla* XXVIII» (Soják, 2012) – 65 таксонов для Монголии, из них 10 эндемиков, в «Systematics and species composition of the genus *Potentilla* L. (Rosaceae) in Mongolia» (Kechaykin, Shmakov, 2013) авторы приводят 69 таксонов, из них также 10 эндемиков; в «Conspectus of the vascular plants of Mongolia» (Urgamal et al., 2014) Gundegmaa приводит 73 таксона из рода *Potentilla* с девятью эндемиками Монголии. Стоит отметить, что из перечисленных выше трудов учтены только конкретные эндемики Монголии, обитающие лишь в данном регионе. Этих видов всего 10 – *P. coriacea* Soják, *P. gobica* Soják, *P. hilbigii* Soják, *P. hubsugulica* Soják, *P. ikonnikovii* Juz., *P. inopinata* Soják, *P. laevipes* Soják, *P. laevissima* Kamelin, *P. mongolica* Krasch. и *P. rhipidophylla* Soják. Такие виды как *P. drymeja* Soják и *P. serrata* Soják уже не являются эндемичными для Монголии (Soják, 2004), а *P. chenteica* Soják входит в синонимы к *P. acervata* Soják (Soják, 2012). В ходе исследования материала по роду *Potentilla* в фондовых коллекциях гербария Ботанического института им. Комарова (LE, г. Санкт-Петербург), Московского государственного университета (MW, г. Москва), Томского государственного университета (ТК, г. Томск), Ботанического института Монгольской академии наук (UBA, г. Улаан-Баатар) а также на сайте электронного ресурса «FloraGREIF – Virtual Flora of Mongolia (<http://greif.uni-greifswald.de/floragreif/>)» (цитируемый в тексте материал отмечен звездочкой (*)), были обнаружены образцы, дополняющие информацию о трех эндемиках Западной Монголии. Ниже приводятся соответствующие виды (с цитированием некоторых литературных источников), их новые коллекции и местонахождения (с указанием места хранения образца и цитированием гербарной этикетки), а также данные о типовом материале и родстве.

P. gobica Soják, 2006, Willdenowia, 36 (2) : 867; Soják, 2012, in Plant Div. Elov. 130 (1–2) : 23; Kechaykin et Shmakov, 2013, in Proc. of Int. Conf. Plant Biodiv. and Ecosyst. Serv. in Continental Asia : 86; Gundegmaa, 2014, in Consp. Vasc. Pl. Mong. : 149.

Holotype: хранится в HAL. По протологу: «Southern Mongolia, Dsungarian Gobi, Great Gobi B Strictly Protected Area, scree slopes in summit region Baytag Bogd mountain, 2500 m, 45°0.62' N, 92°2.51' E, 2003, H. von Wehrden».

Новые коллекции: «Монгольская Народная Республика, Кобдосский аймак. В 130 км к ЮВ от сомона Булган. Хр. Их-Хавтаг-Ула. Сев. макросклон. Н = 2300 м. Богаторазнотравно-типчакковая степь в логу. 1977 12 VIII. № 7415. Собр. Е.А. Волкова, Е.И. Рачкавская» (LE); «Монгольская Народная Республика, Хобдосский аймак, уйэнчи сомон. Джунгарская гоби, Ихэ-Хабтаг ула, сев. склон, ущелье Наран булака. 1970 24/VII. И.М. Кержнер» (LE); «Ховд аймак, Алтай сум. В 89 км к ЮВ от Алтай сомона, восточнее Хар-тологийн булака. Склоны гор h = 2200–2400 в хр. Хавтаг-Ула. 1981-21-VIII. № 248. Е. Рачковская» (UBA).

Ранее никакие другие коллекции этого вида не были известны, кроме типового сбора Вердена, хранящегося в гербарии Университета Мартина Лютера (Германия, г. Халле). *Potentilla gobica* описана Сояком на основе единственного экземпляра, собранного Верденом с гор Байтаг-Богдо, однако координаты, указан-

ные коллектором на гербарной этикетке, соответствуют северо-восточной части хребта Их-Хавтаг-Ула (что примерно в 120 км в юго-восточном направлении от хр. Байтаг-Богдо). Новые местонахождения данного вида согласно географической привязке также принадлежат хребту Их-Хавтаг-Ула. Но сосредоточены они приблизительно в 5–10 км друг от друга (включая типовой сбор), поэтому называть данные точки «новыми местонахождениями» сложно, скорее это новые коллекции (как и указано выше), собранные в типовой местности. Из-за огромного сходства с *P. desertorum* Bunge Соляк отнес *P. gobica* к секции *Rivales* Poeschl. Действительно, все цитируемые здесь гербарные образцы были определены как *P. desertorum*. *Potentilla gobica* отличается от *P. desertorum* наличием более крупных железок и полным отсутствием простых нежелезистых волосков. Соляк сближает также пальчатолистную *P. gobica* по характеру опушения с перистолистой *P. sanguisorba* Willd. ex D. F. K. Schltdl., но, по его мнению, связь между этими видами маловероятна, а схожий тип опушения является всего лишь результатом конвергентного развития (Soják, 2006). В «Synopsis and recent additions to the flora of Mongolia» (Urgamal et al., 2013) и «Conspectus of the vascular plants of Mongolia» (Urgamal et al., 2014) *P. gobica* включена в Монгольско-Алтайский ботанико-географический район, что является не вполне верным. Данный вид должен входить в состав флоры Джунгарской Гоби.

P. inopinata Soják, 1986, in Willdenowia, 16 : 130; Губанов, 1996, Консп. фл. Внеш. Монг. : 61; Soják, 2012, in Plant Div. Elov. 130 (1–2) : 34 et 43; Kechaykin et Shmakov, 2013, in Proc. of Int. Conf. Plant Biodiv. and Ecosyst. Serv. in Continental Asia: 86; Gundegmaa, 2014, in Consp. Vasc. Pl. Mong. : 149.

Holotype: «Монгольская Народная Республика, Баян Улэгэй аймак. Цаган нур сомон. Ср. течение Цаган нурун гол. Г. Обгор ула. Северный склон в нижнем поясе гор. 1945. 2. VIII, № 11594. Собр. А.А. Юнатов» (LE 01009663, photo!). По протологу: «Bajan Ulegej ajmak, Cagan nur somon, srednee tecenie Cagan nurin gol, Objur ula, sev. sklon v niz. pojase gor [regio Bajan Ulegej, distr. Cagan nur, cursus medius rivi Cagan nurin gol, in declivi boreali montis Objur ula; ca 49° 30' N, 90° E]. 2. 8. 1945, Junatov 11594».

Новое местонахождение: «Loc.: Mongolia, province of Khovd, Khovd district. Regoin: Mongolian Altai; western downward slope of Zagduld mountain. GPS: 53 Geo. Coor. Decimal N: 48,022162 E: 91,205221 (WGS 84). Alt.: 2510 m asl. Hab.: heavily grazed alpine steppe, companion of *Potentilla bifurca* – *Koeleria cristata*-alpine mountain steppe community accord. to Zemmrich (2007): Dissertation, Institute of Botany and Landscape Ecology, University of Greifswald. Leg.: Anne Zemmrich | 19.07.2002 | Nr.: AZ 791 and AZ 788. Det.: Oyuunchimeg Damdinsürengiyn | Summer 2002. Not.: Begleiter VA 26/27»* (GFW). Образец AZ 791, также как и AZ 788, определен как *P. cf. gracillima* K. Kam. и *P. fragarioides* L.

Potentilla inopinata так же, как и *P. gobica*, описана по единственному экземпляру, никакие другие коллекции этого вида не были известны, кроме типового сбора Юнатова. Судя по географическим данным, указанным на гербарной этикетке, сбор Юнатова приурочен к западной части оз. Ачит-Нур или южным отрогам хр. Чихачева на территории Баян-Ульгийского аймака. *Potentilla inopinata* была собрана Anne Zemmrich приблизительно в 30 км к западу от Ховда на западных склонах в низовьях массива Цагдуулт («Zagduld mountain»), высота которого более 3000 м н.у.м. Тем самым *P. inopinata* является новым видом для Хобдосского аймака и Монгольско-Алтайского ботанико-географического района Монголии.

Учитывая *P. inopinata* довольно изолированным видом, Соляк подчеркивает, что ближайших родственников данного таксона выделить сложно. Однако Соляк сближает *P. inopinata* с *P. rigidula* Th. Wolf и *P. agrimonioides* M. Bieb. var. *micans* Soják, отличая ее некоторыми признаками (в основном волосатым покровом) (Soják, 1986). Из-за особого строения листовых пластинок у *P. inopinata* Соляк не отрицает и ее возможного гибридогенного происхождения, а именно в результате скрещивания какой-либо лапчатки с перистыми листьями и лапчатки с пальчатосложными (или тройчатыми) листьями (Soják, 1986).

P. laevipes Soják, 1986, in Willdenowia, 16 : 125; Губанов, 1996, Консп. фл. Внеш. Монг. : 61; Soják, 2012, in Plant Div. Elov. 130 (1–2) : 45; Kechaykin et Shmakov, 2013, in Proc. of Int. Conf. Plant Biodiv. and Ecosyst. Serv. in Continental Asia : 86; Gundegmaa, 2014, in Consp. Vasc. Pl. Mong. : 150.

Holotype: хранится в LE. По протологу: «Kobdoskij rajon, r. Vujantu – Mongolskij Altaj, Bulugunskij rajon; verchovja Uinči, 12. 9. 1930, Baranov s. n.».

Новые местонахождения: «Монгольский Алтай, хр. Хаджингин-нуру (к югу от Цасту-Богдо ула) у кол. Бэлчрин-худука долина. Бескильничовый луг по днищу лога. 1971. № 257. В.И. Грубов, Н. Ульзийхутаг» (UBA); «Зап. Монголия. Переваль Улан-даба въ исток. Булугуна. Каменист. альп. тундра. 22 июля 1906 г. В. Сапожников» (ТК).

Potentilla laevipes также описана на основе единственного экземпляра, но, в отличие от первых двух видов, сборы ее (кроме сбора Баранова) были известны после описания Сояком и процитированы в некоторых работах. К примеру, сбор Г.Н. Огуреевой *P. laevipes* с хр. Их-Нуру в сомоне Уенч, хранящийся в гербарии MW, приводит Сояк (Soják, 1994) и Камелин (1995). Данный вид собирался также в окрестностях оз. Дуруу сомона Толбо (образцы в гербарии ТК) (Эбель, Рудая, 2001) и в верховьях р. Бодончийн-Гол сомона Муст (образцы в гербарии ТК и ALTB) (Эбель, Рудая, 2001; Kechaykin et al., 2014). Подобных лапчаток, как своеобразный вид *P. laevipes*, во флоре Монголии и близ лежащих территорий еще не обнаружено. По наличию коротких столбиков и перистых листьев (с 2–3 парами листочков) без участия войлочного опушения Сояк отвел *P. laevipes* к секции *Tanacetifoliae* (Lehm.) Juz. (Soják, 1986). Камелин (1995) предполагает, что *P. laevipes* могла возникнуть в результате гибридизации с участием *P. gelida* C. A. Mey. s. l. и *P. virgata* Lehm. s. l. Однако последние два вида имеют тройчатые и пальчато-сложные листья соответственно, поэтому гибрида с перистыми листовыми пластинками от скрещивания между ними произойти не должно.

Благодарности. Автор выражает огромную благодарность сотрудникам гербария LE, MW, ТК и UBA за предоставленные материалы и возможность работы с фондовыми коллекциями.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-00721.

ЛИТЕРАТУРА

- Грубов В.И.** Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). – Л.: Наука, 1982. – 443 с.
- Губанов А.И.** Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения) / Под ред. Р.В. Камелина. – М.: Валанг, 1996. – 136 с.
- Камелин Р.В.** Новый вид *Potentilla* L. из Монголии // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – М.: МГУ, 1995. – Т. 100, вып. 1. – С. 87–88.
- Эбель А.Л., Рудая Н.А.** Заметки по флоре Западной Монголии // Turczaninowia, 2002. – Т. 5, № 1. – P. 32–42.
- FloraGREIF – Virtual Flora of Mongolia (<http://greif.uni-greifswald.de/floragreif/>). University of Greifswald, Institute of Botany and Landscape Ecology, Institute of Geography and Geology, Computer Centre, 2010 – (continuously updated). [2015]
- Gundegmaa V.** Genus *Potentilla* // In Urgamal et al.: Conspectus of the vascular plants of Mongolia, 2014. – Mongolia, Ulaanbaatar: «Admon Printing». – 334 p.
- Kechaykin A.A., Shmakov A.I.** Systematics and species composition of the genus *Potentilla* L. (Rosaceae) in Mongolia // Plant Biodiversity and Ecosystem Services in Continental Asia: Proc. Intern. Conference. – Ulaanbaatar, Mongolia, 2013. – P. 85–87.
- Kechaykin A.A., Shmakov A.I., Hurka H., Neuffer B., B. Oyuntsetseg, D. Darihand, Friesen N.** New findings in the flora of Mongolia. Part 1. // Turczaninowia, 2014. – Vol. 17, № 1. – P. 57–65.
- Soják J.** Notes on *Potentilla* (Rosaceae) II. Some new species from Mongolia // Willdenowia, 1986. – Vol. 16. – P. 125–142.
- Soják J.** Notes on *Potentilla* X–XII. – X. The section *Dumosae*. XI. The *P. microphylla* and *P. stenophylla* groups (sect. *Pentaphylloides*). XII. Key to the taxa of *P.* sect. *Pentaphylloides* (*Anserina*) // Bot. Jahrb. Syst., 1994. – Vol. 116, № 1 – P. 11–81.
- Soják J.** *Potentilla* L. (Rosaceae) and related genera in the former USSR (identification key, checklist and figures). Notes on *Potentilla* XVI // Bot. Jahrb. Syst., 2004. – Vol. 125, № 3 – P. 253–340.
- Soják J.** *Potentilla gobica* (Rosaceae), a remarkable new species from SW Mongolia // Willdenowia, 2006. – Vol. 36. – P. 867–869.
- Soják J.** *Potentilla* L. (Rosaceae) and related genera in Asia (excluding the former USSR), Africa and New Guinea. Notes on *Potentilla* XXVIII // Plant. Div. Evol., 2012. – Vol. 130, № 1–2. – P. 7–157.
- Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D.** Synopsis and recent additions to the flora of Mongolia // Proc. Inst. Bot., Mongolian Academy of Sciences, 2013. – Vol. 25. – P. 53–72.

SUMMARY

The paper presents data that complement the information about the three *Potentilla* species – rare endemics of the Mongolia. New collections and locations for *P. gobica*, *P. inopinata* and *P. laevipes*, as well as some notes on the types of materials and relationship are provided.

УДК 582.29

Л.А. Конорева

L.A. Konoreva

РОД *MICAREA* FR. В РОССИИ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ТАКСОНОВ

LICHEN GENUS *MICAREA* FR. IN RUSSIA: THE DISTRIBUTION OF SOME TAXA

Род *Micarea* Fr. на территории России представлен 31 видом. Однако распространение ряда видов до сих пор остается слабо изученным. В статье представлены сведения о распространении двух видов – *Micarea adnata* Coppins и *Micarea turfosa* (Massal.) DR., подготовленные в результате ревизии гербарных, литературных и собственных данных.

Использованные сокращения: с.ш. – северная широта; в.д. – восточная долгота; собр. – собрал (имя коллектора), опред. – определил (имя определившего материал).

Род *Micarea* Fr. описан в 1825 г. E. Fries. К настоящему времени в мире известно около 110 видов, и постоянно описывают новые. Для внетропической Евразии разными авторами приведено 74 вида, все они были отмечены в Европе; в Азии – всего 21 вид. Вероятно, этот род имеет центр разнообразия в европейской части. Тем не менее, азиатская часть к настоящему времени изучена слабо, и, вероятно, даст в ближайшее время ряд новых находок. В России обнаружен 31 вид (с учетом современных работ по систематике рода *Micarea*, без эпилитных видов, отнесенных к роду *Brianaria* S. Ekman & M. Svensson (Ekman & Svensson, 2014), а также без таких видов, отнесенных в настоящее время к другим родам, как *Helocarpon crassipes* Th. Fr. и *Leimonis erratica* (Körb.) R. C. Harris & Lendemer (Fries, 1960; Harris, 2009).

Мы изучили гербарный материал, относящийся к роду *Micarea*, из коллекций LECB, LE (Санкт-Петербург, Россия), КРАВГ (Кировск, Россия), Уральского университета (Екатеринбург, Россия), АЛТВ (Барнаул, Россия), Н (Хельсинки, Финляндия), TUR (Турку, Финляндия), обобщили литературные данные и данные собственных сборов из различных регионов России (Мурманской, Ленинградской, Белгородской, Курской, Вологодской, Ярославской обл., Забайкальского и Алтайского кр.). В результате были подготовлены карты распространения ряда видов рода *Micarea* на территории России.

Micarea adnata Coppins

Таллом серовато-зеленоватый, апотеции светлые, до светло-красновато-коричневых, сначала плоские, но вскоре становятся выпуклыми. Споры эллипсоидные, 0–1 клеточные. Даже в стерильном состоянии можно легко идентифицировать по выпуклым беловатым спородохиям, содержащим одноклеточные макроконидии.

Экология. Обитает на древесине и старых пнях, на коре старых деревьев в березовых, дубовых или сосновых лесах, реже на сухих торфяных болотах.

Распространение в России. Карелия (Альstrup и др., 2005; Фадеева и др., 2007); Республика Коми (Пыстина, 2003); Тюменская обл. (Пауков, Михайлова, 2011), Красноярский кр., Центральносибирский заповедник (Zhdanov, 2012); Республика Бурятия, Байкальский заповедник (Урбанавичюс, Урбанавичене, 2003, 2004).

Распространение в мире. Европа: Австрия, Великобритания, Германия, Дания, Испания, Италия, о. Мадейра, Нидерланды, Норвегия, Польша, Португалия, Словения, Украина, Чехия, Швейцария, Швеция. Азия: Япония, Тайвань.

Micarea turfosa (Massal.) DR.

Таллом тонкий, черновато-зеленоватый, при увлажнении становится желеобразным. Апотеции многочисленные, черные, выпуклые, часто сливаются в группы. Споры 1–4 клеточные. Гипотеций с красновато-коричневыми пятнами.

Экология. Обитает на торфяных подушках, отмерших бриофитах и других растительных остатках, на почве, очень редко может быть обнаружен на влажной гниющей древесине, в открытых местообитаниях, на болотах, в Арктике и высокогорьях.

Распространение в России. Мурманская обл. (Urbanavichus et al., 2008; Urbanavichus и др., 2013); Республика Карелия (Фадеева и др., 2007); Ленинградская обл. (Kuznetsova et al., 2007); Республика Коми



Рис. 1. Распространение *Micarea adnata* Corpins в России.

и Ненецкий АО (Херманссон и др., 1998); Тверская обл. (Нотов и др., 2011); Нижегородская обл. (Шарапова, 2001); Тюменская обл. (Пауков, Михайлова, 2011); Республика Алтай (Davydov et al., 2012); Республика Бурятия (Урбанавичюс, Урбанавичене, 2004); Республика Хакасия (Седельникова, 2013); Республика Тыва (Седельникова, 2013); Чукотка (Andreev et al., 1997), Магаданская обл. (Определитель..., 1998).

Распространение в мире. Европа: Австрия, Великобритания, Венгрия, Германия, Италия, Норвегия, Польша, Словакия, Финляндия, Франция, Швеция, архипелаг Шпицберген, Чехия, Эстония. Сев. Америка: Аляска, Гренландия. Южная Америка, Антарктика (Czarnota, 2007).

Изученные образцы. Россия, Республика Алтай, Усть-Коксинский р-он, Катунский хр., 49°57.5' с. ш., 85°51' в. д., правый берег р. Мульта недалеко от ее впадения в оз. Среднемультинское, мохово-ерниковое болото, на мхах и почве, Собр. Давыдов Е.А., 3.07.2000; опред. Конорева Л.А., гербарный № ED 7073 (ALTU).

Ленинградская обл., Тихвинский и Подпорожский р-оны, природный парк Вепсский лес, 60°14'18'' с. ш., 34°54'41'' в. д., торфяное болото, на мхах. Собр. Кузнецова Е.С. 25.08.2006; опред. Кузнецова Е.С., Гимельбрант Д.Е., гербарий Н.

Ленинградская обл., Курортный р-он, памятник природы «Сестрорецкое болото», окрест. г. Сестрорецк, северо-восточная часть Сестрорецкого болота, верховое болото с впадинами и озерами, на сырых веточках сфагновых мхов. Собр. Степанчикова И.С., 2007; опред. Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., гербарий Н.

Мурманская обл., Мончегорский р-он, 67°65' с. ш., 32°61' в. д., Лапландский заповедник, хр. Чуна-тундра, склон г. Ельнюн, окрестн. Чунозерской усадьбы. Березовое криволесье, на моховой куртине на глыбе. Собр. Мелехин А.В. 27.7.2005, опред. Мелехин А.В., гербарный № 1681, КРАВГ(L).

Мурманская обл., Мончегорский р-он, 67°66' с. ш., 32°56' в. д., Лапландский заповедник, хр. Чуна-тундра, вершина г. Чунатундра. Горная тундра, на травяно-моховых куртинах на почве. Собр. Мелехин А.В. 02.8.2005, опред. Мелехин А.В., гербарный № 1688, КРАВГ(L).

Мурманская обл., Ловозерский р-н, 68°43' с.ш., 35°70' в.д., хр. Оленьи тундры, склон горы южной экспозиции, почти у вершины. Тундра кустарничково-травяно-лишайниковая, на моховой куртине. Собр. Мелехин А.В. 14.07.2011, опред. Мелехин А.В., гербарный № 10181, КРАВГ(L).

Дополнительно изученные образцы: *Micarea* cf. *turfosa* (Massal.) DR. Швеция, Lillkällkölen-Ringkölen, 61°55' с. ш., 12°55' в. д., западный склон г. Fjätervålen, 13,4 км к северо-востоку от Idre Church. Болото с островками леса, на мхах. Собр. Hermansson J. 31.07.2006, опред. Hermansson J., гербарный № 19, LECB.



Рис. 2. Распространение *Micarea turfosa* (Massal.) DR. в России.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 14-04-31024 мол_а, 14-04-98810 р_север_а.

ЛИТЕРАТУРА

Альstrup В., Заварзин А.А., Коцоуркова З., Кравченко А.В., Фадеева М.А., Шифельбаин У. Лишайники и лишенофильные грибы, обнаруженные в Северном Приладожье (Республика Карелия) в ходе Международной полевой экскурсии в августе 2004 г., предшествующей пятому конгрессу Международной Лихенологической Ассоциации: предварительный отчет // Биогеография Карелии. Труды КарНЦ РАН. Серия «Биология», 2005. – Вып. 7. – С. 3–16.

Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Урбанавичюс Г.П. Аннотированный список лишенофлоры Тверской области. – Тверь: Твер. гос. ун-т, 2011. – 124 с.

Определитель лишайников России. Вып. 7. Лецидеевые, Микареевые, Порпидиевые / М.П. Андреев, Ю.В. Котлов, И.И. Макарова – СПб.: Наука, 1998. – 166 с.

Пауков А.Г., Михайлова И.Н. Лишайники природного парка «Самаровский Чугас» (Тюменская обл.) // Новости систематики низших растений, 2011. – Т. 45. – С. 204–214.

Пыстина Т.Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и северной тайги). – Екатеринбург, 2003. – 239 с.

Седельникова Н.В. Видовое разнообразие лишенобиоты Алтае-Саянского экорегиона // Растительный мир Азиатской России, 2013. – № 2 (12). – С. 12–54.

Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. *Micarea adnata* (Micareaeae) – новый для Сибири и Азии вид лишайника // Ботанический журнал, 2003. – Т. 88, № 3. – С. 121–123.

Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. Лишайники // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. – М., 2004. – С. 5–235.

Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н., Мелехин А.В. Лишенофлора Лапландского государственного природного биосферного заповедника (аннотированный список). – Апатиты, 2013. – 158 с.

Фадеева М.А., Голубкова Н.С., Витикайнен О., Ахти Т. Конспект лишайников и лишенофильных грибов Республики Карелия. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. – 194 с.

- Херманссон Я., Пыстина Т.Н., Кудрявцева Д.И.** Предварительный список лишайников Республики Коми. – Сыктывкар, 1998. – 136 с.
- Шаранова М.Г.** К лишайнофлоре Нижегородского Заволжья // Новости систематики низших растений, 2001. – Т. 34. – С. 206–212.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I.** Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist, 1996. – Vol. 99, No 2. – P. 137–169.
- Czarnota P.** The lichen genus *Micarea* (Lecanorales, Ascomycota) in Poland // Polish Botanical Studies, 2007. – Vol. 23. – P. 1–204.
- Davydov E.A., Konoreva L.A., Andreev M.P., Zhdanov I.S., Dobrysh A.A.** Additions to the lichen biota of The Altai Mountains (Siberia). IV // Turczaninowia, 2012. – Vol. 15, iss. 3. – P. 23–36.
- Ekman S, Svensson M.** *Brianaria* (Psoraceae), a new genus to accommodate the *Micarea sylvicola* group // The Lichenologist, 2014. – № 46 (3). – P. 285–294.
- Fries T.M.** Lichenes Arctoi Europae Groenlandiaequae hactenus cogniti. – 1860. – 1–298 p.
- Kuznetsova E., Ahti T., Himelbrant D.** Lichens and allied fungi of the Eastern Leningrad Region // Norrlinia, 2007. – № 16. – P. 1–62.
- Harris R.C. Four novel lichen taxa in the lichen biota of eastern North America // Opuscula Philolichenum, 2009. – № 6. – P. 151.
- Urbanavichus G., Ahti T., Urbanavichene I.** Catalogue of lichens and allied fungi of Murmansk Region, Russia // Norrlinia, 2008. – Vol. 17. – P. 1–80.
- Zhdanov I.** New and rare lichen records from the Central Siberian Biosphere Reserve (Krasnoyarsk Krai, Russia). II // Folia Cryptog. Estonica, 2012. – Fasc. 49. – P. 83–87.

SUMMARY

The genus *Micarea* Fr. is represented by 31 species in the Russia. However the distribution of some species are poorly known so far. The paper presents the data on the distribution of two species - *Micarea adnata* Coppins and *Micarea turfosa* (Massal.) DR. This data are prepared as a result of revision herbarium, literature and own data.

УДК 582.52(571.151)

Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, Ю.А. Мякошина, А.А. Гнутиков, А.И. Шмаков, М.В. Олонова, А.В. Родионов
E.O. Punina, N.N. Nosov, Yu.A. Myakoshina, A.A. Gnutikov, A.I. Shmakov, M.V. Oloнова, A.V. Rodionov

О РОДЕ *CATABROSA* НА АЛТАЕ

ABOUT *CATABROSA* GENUS IN THE ALTAI

Исследование собственных сборов и гербарного материала по роду поручейница (*Catabrosa* P. Beauv.) в Сибири показало, что вид *C. aquatica* (L.) P. Beauv. встречается только в Тюменской и Новосибирской областях, в то время как в Горном Алтае, Туве, Хакасии и Красноярском крае произрастает другой, ранее неописанный вид *Catabrosa ledebourii* Punina et Nosov sp. nova. Этот вид встречается также на территории Бурятии, а за пределами России – в Монголии и Китае. Из Горного Алтая описан также новый эндемичный вид *Catabrosa bogutensis* Punina et Nosov sp. nova. Оба новых вида оказались октоплоидами с $2n = 40$; это число впервые установлено для представителей рода *Catabrosa*.

В ходе работы над проектом «Злаки Алтая» нами был исследован род Поручейница (*Catabrosa* P. Beauv.). Этот род долгое время считался монотипным, представленным единственным описанным из Европы видом *C. aquatica* (L.) P. Beauv. 1812, Ess. Agrostogr.: 97, pl. 19, fi g. 8. – *Aira aquatica* L. 1753, Sp. Pl.: 64. Некоторые авторы признавали видовую самостоятельность среднеазиатской *C. capusii* Franch. 1884, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 6, 18: 272, Невский, 1934, во Фл. СССР, 2: 446; Bor, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 70: 60. Н.Н. Цвелев (1976) рассматривал *C. capusii* в ранге подвида *C. aquatica*, а также в ранге подвида указывал *C. aquatica* subsp. *pseudoairoides* (Herrm.) Tzvel., описанную из дельты Волги. Р.К.Ф. Пильгер описал южноамериканский высокогорный вид *Phippsia werdermanii* Pilg., затем перенесенный в род *Catabrosa* (Nicora, Agrasar, 1981), а последнее время в род *Catabrosa* был перенесен и южноафриканский вид *Colpodium drakensbergense* Hedberg et Hedberg, рассматриваемый сейчас как *Catabrosa drakensbergense* (Hedberg et Hedberg) Soreng et Fish (Soreng, Fish, 2011). Новейшая обработка рода, сделанная Н.Н. Цвелевым в 2013 г., уже включает 12 видов поручейниц для Евразии, из которых 8 видов встречаются на территории бывшего СССР. В этой же работе Н.Н. Цвелевым описаны 3 новых вида, а также в ранг вида переведены *C. pseudoairoides* (Herrm.) Tzvelev, *C. minor* (Bab.) Tzvelev, *C. atrata* (Tzvelev) Tzvelev, *C. angusta* (Stapf) L. Liu, принимавшиеся ранее как подвиды, разновидности или формы. Н.Н. Цвелев (2013) предположил, что при более детальном исследовании рода в пределах всего ареала могут быть установлены и другие новые виды.

Для Сибири до настоящего момента всеми без исключения авторами указывалась только *C. aquatica*, без подвидов или разновидностей (Griseb. in Ldb, Fl. Ross. IV, 387, Невский, 1934, во Фл. СССР, 2: 446; Крылов, 1914, во Фл. Алтай и Томск. губ., V–VII: 1637; он же, 1928, во Фл. Зап. Сибири, II: 270; Ломоносова, 1984, в Опр. раст. Тувинской АССР: 309; Никифорова, 1990, во Фл. Сибири, 2: 189; Власова, 2005, в Консп. Фл. Сибири: 294, Красноборов, Герасимович, Федоткина, 2012, в Опр. раст. респ. Алтай: 582). Однако все образцы поручейниц, собранные нами во время экспедиций 2006–2013 гг. в нескольких точках Шебалинского и Кош-Агачского р-нов респ. Алтай, отличались по совокупности морфологических признаков (см. ниже) как от *C. aquatica*, так и других ранее известных видов. Сравнение их с образцами, имеющимися в гербариях LE, NS, NSK, ALTB и ТК показало, что именно такие и только такие растения представлены на территории Алтая, Тувы, Хакасии и Красноярского края. Кроме того, в LE имеются подобные сборы из Монголии и Китая. Во всех случаях эти гербарные образцы ранее были определены как *C. aquatica*. Среди всего достаточно обильного материала из Западной Сибири, по нашему мнению, только один экземпляр из Тюменской обл. (LE) и один экземпляр из западной части Новосибирской области (ТК), могут быть с уверенностью отнесены к *C. aquatica*; это единственные имеющиеся в изученных гербариях образцы *Catabrosa* из вышеуказанных областей.

Кроме того, на хр. Чихачева в районе Богутинских озер нами в 2011 г. была найдена уникальная популяция поручейницы, миниатюрные экземпляры которой не имели ползучих вегетативных побегов; подобных образцов в просмотренном гербарном материале мы не обнаружили.

Широко распространенный в части Западной Сибири, но, как оказалось, до сих пор не описанный вид мы назвали *Catabrosa ledebourii* (поручейница Ледебур) в честь Карла Христиана Фридриха фон Ледебур, одного из пионеров изучения флоры Алтая. Поручейницу же с Богутинских озер (возможно, эндемич-

ный вид) мы называем по месту ее произрастания – *Catabrosa bogutensis* (поручейница богутинская). Эффективное обнародование этих видовых названий будет сделано в журнале Kew Bulletin (публикация проходит рецензию), здесь же мы ограничиваемся описанием на русском языке.

***Catabrosa ledebourii* Punina et Nosov, sp. nov.**

Многолетние растения (11) 20–45 (60) см высотой, со стелющимися или плавающими побегами. Листья 2–7 мм шир., плоские. Язычки 4–5 мм. Метелки 3–18 см длиной, цилиндрические или пирамидальные, но слабораскидистые, веточки метелки в зрелом состоянии отходят перпендикулярно оси метелки, нередко извилистые, 1–4,5 см длиной. Колоски преимущественно одноцветковые, на концах веточек редко двухцветковые, довольно густо сидящие на веточках метелки, округло- или продолговато-эллиптические. Колосковые чешуи неравные, нижние – 0,8–1 мм, верхние – 1,6–3 мм длиной, выемчатые на конце, фиолетовые, реже розоватые или светло-зеленые. Нижние и верхние цветковые чешуи почти равные, около 2,5 мм длиной, голые, бурые с узким пленчатым краем. Пыльники 1,5 мм длиной. $2n = 40$.

Голотип: Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский район. Чуйская степь, ур. Актал, берег протоки р. Юстыд. На урезе воды и в воде. 49°55' с. ш. 88°55' в. д. 1838 м над ур. м. 17.08.2010. Собр. А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр. Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. № Alt 10-113.

Паратипы: Алтай, Чуйский тракт, топкий берег Теньгинского озера. 24 VII 1908. В.И. Верещагин. LE! ТК! Алтай, Усть-Канский аймак, окр. с. Усть-Кан, берег озера. 15 VII 1948. А. Куминова, Г. Павлова. LE! NS! Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский р-н, 50°15' с. ш. 89°10' в. д., окр. п. Кокоря, 3 км на запад от поселка. Долина р. Кокоря. Пойма. Галечники. 20 VII 1981. Д. Шауло. NS! ALTВ! Тувинская АССР, Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1258 м, 3 км вниз по р. Нарын. № 3536. Берег ключа. 13.7.1972. И. Красноборов, Л. Косинец. LE!

Родство: От *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv. s. str. отличается преимущественно одноцветковыми, а не двухцветковыми колосками, узкой метелкой, более короткими и извилистыми веточками, перпендикулярно отходящими от оси метелки, фиолетовыми цветковыми чешуями.

Распространение: республика Алтай, р-ны: Усть-Канский, Онгудайский, Усть-Коксинский, Улаганский, Шебалинский, Кош-Агачский. Тува, кожууны: Тандинский, Эрзинский, Овюрский, Тес-Хемский. Хакасия, р-ны: Усть-Абаканский, Ширинский, Богградский. Красноярский край, р-ны: Шарыповский, Минусинский. Бурятия, р-ны: Закаменский, Селенгинский, Кяхтинский, Джидинский. Монголия, аймаки: Сэлэнгэ, Уверхангай, Умнеговь, Туве, Архангай, Увс, Хэнтий. Китай: среди прочих сборов *Catabrosa* только один образец мы определяем как *C. ledebourii*: «Китайская Народная Республика, Синьцзян-Уйгурская автономная область. В.Тянь-Шань, межгорная котловина Б. Юлдус в 30–35 км ЮЗ пос. Баин-Булак. Болотистое днище котловины. В воде, вместе с осокой. №527. 10 VIII 1958. А.А. Юнатов, Юань И-фэнь.» LE!

Образцы поручейниц из других регионов Бурятии, Монголии и Китая мы не можем с уверенностью отнести ни к *C. ledebourii*, ни к иным ранее описанным видам. Эти образцы, так же, как и образцы из Казахстана, требуют дополнительного изучения.

Вид *C. aquatica* приводится также для Чарышского р-на Алтайского края (Ломоносова, 2003 в Опр. раст. Алтайского края: 572), однако никаких образцов поручейниц оттуда в просмотренных гербариях мы не обнаружили. Наши поиски в этом районе каких-либо видов *Catabrosa* в ходе экспедиции 2014 г. также не увенчались успехом. Однако мы не исключаем в будущем нахождение там именно нового вида *C. ledebourii*.

***Catabrosa bogutensis* Punina et Nosov, sp. nov.**

Многолетние растения 6–21 см высотой, побеги одиночные или собраны в очень рыхлые дерновинки, почти без стелющихся побегов (там, где есть стелющиеся побеги, они быстро отмирают). Листья 1–2 мм шириной, вдоль сложенные или плоские. Язычки 2 мм длиной. Метелки 1,5–8,5 см длиной, пирамидальные, слабораскидистые, веточки (0,9) 1–3 см длиной, перпендикулярные или слегка восходящие от оси метелки, нередко извилистые. Колоски 2–4 мм длиной, округло или продолговато-эллиптические, преимущественно одноцветковые, изредка двухцветковые. Колосковые чешуи неравные, нижние 0,5–1 мм длиной, верхние 1,5–2 мм длиной, фиолетовые. Цветковые чешуи почти равные, 2–2,5 мм длиной, голые, бурые, с пленчатым краем. Пыльники 2–2,5 мм длиной. $2n = 40$.

Голотип: Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачёва, оз. Малые Богуты. На заболоченном берегу озера. 49°45' с. ш. 89°27' в. д. h = 2402 м над ур. м. 16 VIII 2011. Alt10-73. Собр. А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр. Е.О. Пунина, Н.Н. Носов.

Родство: от предыдущего вида отличается более мелкими размерами, почти полным отсутствием ползучих побегов, рыхлодерновинной или одиночной формой роста, нередко вдоль сложенными листьями. От арктического вида *Catabrosa minor* (Bab.) Tzvelev отличается также почти полным отсутствием стелющихся вегетативных побегов, преимущественно одноцветковыми колосками, побегами одиночными или в рыхлых дерновинках, иным соотношением длин колосковых чешуй.

Распространение: пока вид известен только из классического местонахождения на озере Малые Богуты (респ. Алтай, Кош-Агачский р-н), где представлен одной популяцией из нескольких сотен экземпляров в высокогорном болоте (рис. 1).

При кариологическом исследовании у обоих видов нами впервые установлено октоплоидное число $2n = 40$. Представители рода *Catabrosa* образуют полиплоидный ряд с $x = 5$ и ранее известными $2n = 10, 20, 30$. Так, $2n = 10$ установлено для *C. pseudoairioides* (Соколовская, Пробатова, 1975) и для *C. aquatica* f. *atrata* Kharadze (= *C. atrata* (Tzvelev) Tzvelev) (Давлианидзе, 1985). Исследованные разными авторами во многих географических точках образцы *C. aquatica* всегда тетраплоиды с $2n = 20$ (Соколовская, Пробатова, 1975, 1978; Engelskjon, 1979; Lövkvist, Hultgård, 1999; Saeidi, Rahmati, 2012; Sawicka, 1991 и др.). Это же число показано и для *C. capucii* на Памире (Соколовская, Стрелкова, 1939) и в Иране (Saeidi, Rahmati 2012; Sheidal et al, 2009). Э.А. Назарова и А.Г. Гукасян (Nazarova, Goukasian, 1995) установили $2n = 30$ для образцов *Catabrosa* из Иджеванского флористического р-на Армении, и Н.Н. Цвелев (2013) полагает, что это число относится к выделенному им новому виду *C. longissima* Tzvelev. Интересно, что единственное определение хромосомного числа у *C. aquatica* с Алтая ($2n = 42$) было сделано А.П. Соколовской и О.С. Стрелковой (1948), и мы полагаем, что авторы исследовали как раз *C. ledebourii*, допустив ошибку в подсчете, а на самом деле у алтайского образца было $2n = 40$.

Метафазная пластинка и кариограмма хромосом *C. ledebourii* приведены на рисунке 2. В целом, данные о кариотипах рода *Catabrosa* весьма скудны, и только работа Н. Saeidi и F. Rahmati (2012) дает некото-

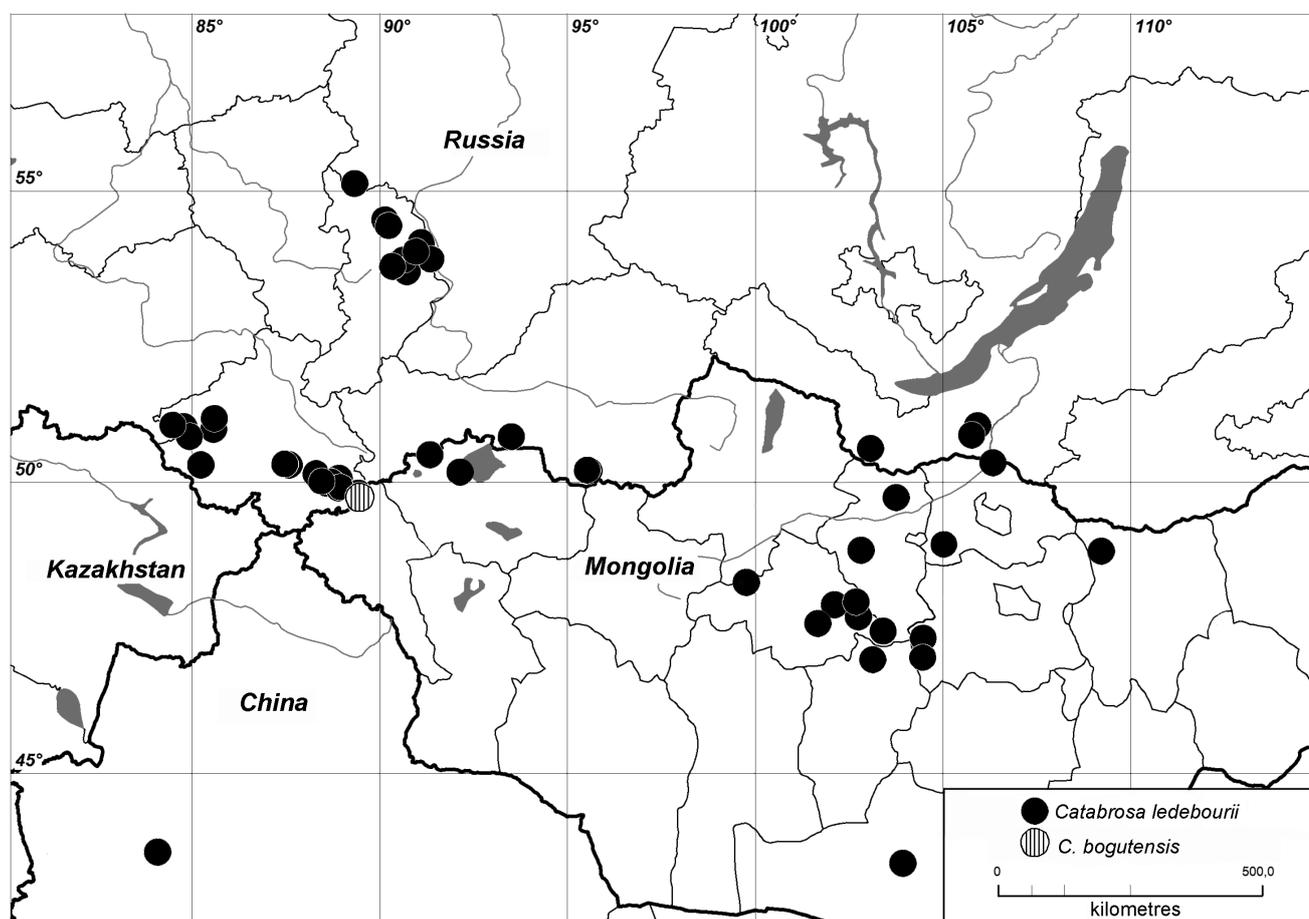


Рис. 1. Карта распространения *C. ledebourii* и *C. bogutensis*.

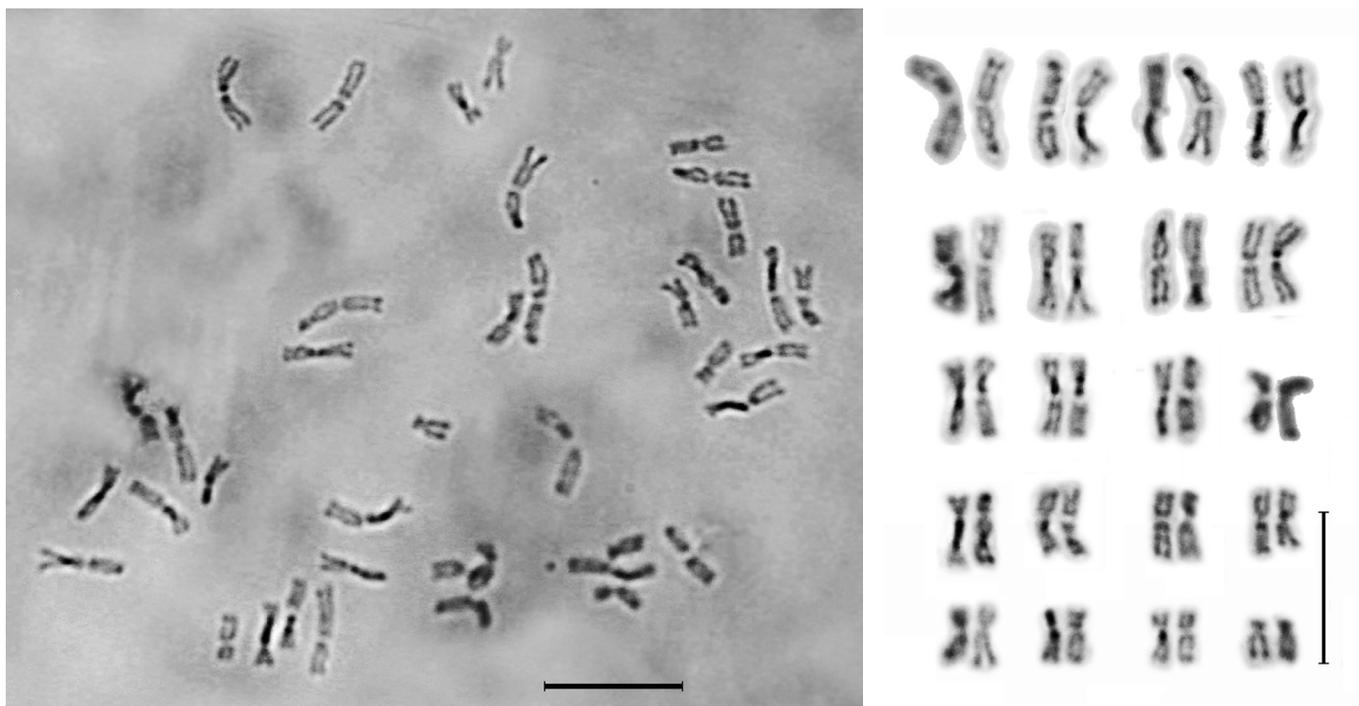


Рис. 2. Метафазная пластинка (слева) и кариограмма (справа) *C. ledebourii*. Масштабная линейка – 10 мкм.

рое представление о строении кариотипов тетраплоидных *C. aquatica* и *C. capusii*. Кариотипы этих тетраплоидных видов сходны; также сходны, но не тождественны входящие в их состав диплоидные субгеномы, что свидетельствует об аллотетраплоидном происхождении этих видов. В мейозе хромосомы *C. aquatica* и *C. capusii* обычно формируют 10 бивалентов (Sheidal et al., 2009). Хромосомы этих видов мета- и субметацентрические, от 3 до 7 мкм длиной. В нашем же случае, исходя из строения кариотипа *C. ledebourii*, мы можем предположить, что в его формировании принимали участие четыре субгенома: три сходных с таковыми у *C. aquatica* и *C. capusii*, и один несходный, т.к. обращает на себя внимание по крайней мере одна пара маленьких (около 2,5 мкм) субacroцентрических хромосом.

Для *C. bogutensis* мы также определили $2n = 40$, но получить приемлемые для изучения морфологии хромосом изображения нам пока не удалось.

На основании некоторого морфологического сходства и общего основного хромосомного числа $x = 5$ принято считать ближайшим родственным к *Catabrosa* род *Catabrosella* (Цвелев, 2013); о сходстве хлоропластных геномов этих родов говорят и данные молекулярно-филогенетического анализа^{1*} (Носов и др., 2014) но у исследованного нами ранее диплоидного вида *Catabrosella variegata* строение кариотипа принципиально иное – в его состав входят только acроцентрические хромосомы (Ким и др., 2009; Родионов и др., 2006). Мы полагаем, что у родов *Catabrosa* и *Catabrosella* редукция основного хромосомного числа от $x = 7$ до $x = 5$ произошла независимо, что в принципе, как оказалось, характерно для эволюции кариотипов злаков (Родионов и др., 2013; Цвелев, 1976). Тем не менее, нельзя исключать, что у *Catabrosella* $x = 5$, а у *Catabrosa* $x = 10$, и это разные этапы редукции числа хромосом, подобно тому, как это наблюдается у представителей рода Коротконожка, у *Brachypodium dystachyon* ($2n = 10$, $x = 5$), *B. stacei* ($2n = 20$, $x = 10$) и амфидиплоида *B. hybridum* ($2n = 30$) (Catalan et al., 2012; Idziak et al., 2014).

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность Н.Н. Цвелеву и И. Татанову за консультации, а С.А. Дьяченко, А.П. Шалимову и В.В. Линкину за помощь в полевых работах. Исследование поддержано грантами РФФИ 14-04-01416 и 15-04-06438, а также Программой «Динамика генофондов».

¹ * Нами секвенированы и депонированы в GeneBank ДНК-последовательности ITS1-5.8S рРНК-ITS2 и trnT-trnL / trnL-trnF обоих видов (FJ196299, KJ539178, KJ434110, KJ539169) <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/>. Предварительный анализ последовательностей ДНК этих видов подтверждает их видовую самостоятельность.

ЛИТЕРАТУРА

- Давлианидзе М.Т.** Числа хромосом представителей семейств Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Liliaceae, Fabaceae, Raeaniaceae, Poaceae, Primulaceae, Ranunculaceae, Rosaceae флоры Грузинской ССР // Бот. журн., 1985. – Т. 70, № 5. – С. 698–700.
- Ким Е.С., Большева Н.Л., Саматадзе Т.Е. и др.** Уникальный геном двуххромосомных злаков *Zingeria* и *Colpodium*, его происхождение и эволюция // Генетика, 2009. – Т. 45, №11. – С. 1506–1515.
- 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.
- Родионов А.В., Пунина Е.О., Доброрадова М.А. и др.** Хромосомные числа некоторых злаков (Poaceae): *Aveneae*, *Poeae*, *Phalarideae*, *Phleaeae*, *Bromeae*, *Triticeae*// Бот. журн., 2006. – Т. 91, № 4. – С. 615–627.
- Родионов А.В., Коцеруба В.В., Ким Е.С. и др.** Эволюция геномов и хромосомных наборов злаков // Цитология, 2013. – Т. 55, № 4. – С. 225–229.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С.** Хромосомные числа некоторых злаков (Poaceae) флоры СССР // Бот. журн., 1975. – Т. 60, № 5. – С. 667–678.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С.** Хромосомные числа некоторых злаков (Poaceae) флоры СССР // Бот. журн., 1978. – Т. 63, № 9. – С. 1247–1257.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С.** Географическое распространение полиплоидов: Исследование растительности Памира // Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол., 1939. – № 35, вып. 9. – С. 42–63.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С.** Географическое распространение полиплоидов: Исследование растительности Алтая // Учен. зап. Пед. ин-та им. А.И. Герцена, 1948. – № 66. – С. 179–193.
- Цвелёв Н.Н.** Злаки СССР. – Л., 1976. – 788 с.
- Цвелёв Н.Н.** Заметки о некоторых родах семейства злаков (Poaceae) // Новости сист. высш. раст., 2013. – Т. 44. – С. 26–38.
- Catalán P., Muller J., Hasterok R. et al.** Evolution and taxonomic split of the model grass *Brachypodium distachyon*// Ann. Bot., 2012. – Vol. 109. – P. 385–405.
- Engelskjøn T.** Chromosome numbers in vascular plants from Norway, including Svalbard // Opera Bot., 1979. – Vol. 52. – P. 1–38.
- Idziak D., Hazuka I., Poliwczak B. et al.** Insight into the karyotype evolution of *Brachypodium* species using comparative chromosome barcoding // PLoS ONE, 2014. – 9(3). – P. e93503. doi:10.1371/journal.pone.0093503
- Lövkvist B., Hultgård U.M.** Chromosome numbers in south Swedish vascular plants // Opera Bot., 1999. – Vol. 137. – P. 1–42.
- Nazarova, E.A., Goukasian. A.G.** Chromosome numbers in some grasses (Poaceae) in Armenian flora // Mediterranean chromosome number reports 5 (528–542). Fl. Medit. 1995. – Vol. 5. – P. 340–345.
- Nicora E.G., Agrasar Z.R.** *Catabrosa* P. Beauv. y *Phippsia* R. Brown (Gramineae) en America del Sur. // Darwiniana, 1981. – Vol. 23, No. 1. – P. 179–188.
- Saeidi H., Rahmati F.** A cytotoxic study of *Catabrosa* P. Beauv. (Poaceae) in Iran // Taxonomy and Biosystematics, 2012. – Vol. 4, No. 12. – P. 37–42.
- Sawicka Z.** In Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms, part 24. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot., 1991. – Vol. 33. – P. 37–38.
- Sheidai M., Jafari S., Taleban P., Keshavarzi M.** Cytomixis and Unreduced Pollen Grain Formation in *Alopecurus* L. and *Catabrosa* Beauv. (Poaceae) // Cytologia, 2009. – Vol. 74, No. 1. – P. 31–41.
- Soreng R.J., Fish L.** *Catabrosa* versus *Colpodium* (Poaceae: Poeae) in southern Africa, with a key to these genera and their species in Africa // Kew. Bull., 2011. – Vol. 66, No. 1. – P. 101–110.

SUMMARY

A study of own and herbarium material of the genus *Catabrosa* P. Beauv. from Siberia has shown that the *C. aquatica* (L.) P. Beauv. grows only in the Tyumen and Novosibirsk regions, while in the Altai Mountains, Tuva, Khakassia and Krasnoyarsk krai another previously undescribed species of *Catabrosa* – *C. ledebourii* Punina et Nosov sp. nova – grows. This species is also found on the territory of Buryatia, and outside Russia in Mongolia and China. A new endemic species *Catabrosa bogutensis* Punina et Nosov sp. nova is described from the Altai Mountains. Both new species have $2n = 40$; and this is a first demonstration of octoploid chromosome number in the *Catabrosa* genus.

УДК 582.751.2:581.461

В.И. Трошкина

V.I. Troshkina

ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ЧАШЕЧКИ ЦВЕТКА В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *GERANIUM* L. (*GERANIACEAE* JUSS.)

THE DIAGNOSTIC FEATURES OF THE FLOWER CALYX IN TAXONOMY OF THE GENUS *GERANIUM* L. (*GERANIACEAE* JUSS.)

Проведено сравнительно-морфологическое изучение чашечки цветка и цветоножек у 12 видов из четырех секций рода *Geranium*. С помощью СЭМ исследована поверхность чашелистиков и цветоножек, при этом выделены и описаны трихомы разного строения и длины. Показано, что такие признаки, как длина чашелистика и его ости, характер опушения чашечки и цветоножки разного типа волосками, могут быть использованы для определения видовой принадлежности и родства таксонов.

Представители рода *Geranium* L. – одно-многолетние травянистые растения. Диагностические признаки чашечки цветка являются одними из важных при определении видов рода *Geranium*. Ряд исследователей (С. Aedo, 2001; Цыренова, 2007) в той или иной мере затрагивали этот вопрос, но до настоящего времени специальных исследований диагностических признаков чашечки цветка у сибирских видов рода *Geranium* не проводилось.

Одной из характерных особенностей видов рода *Geranium* является наличие опушения всех частей растения. Опушение способствует уменьшению транспирации, оказывает влияние на температурную регуляцию. Вследствие его высокой отражающей способности уменьшается поглощение солнечной энергии. Железистые трихомы служат местами вторичных метаболитов – терпеноидов, полисахаридов, протеинов, флавоноидов. Также в железках накапливаются вредные для растений продукты обмена. Железками осуществляется секреция эфирных масел (терпеноидов), которые способствуют защите надземных частей растений от вредителей и болезней. Головчатые волоски также участвуют в регуляции цветения. Они представляют собой специализированные сенсорные структуры, выполняющие фоторецепторную функцию, обеспечивающие «измерение» времени и фотопериодическую индукцию. Продукты секреции крупных головчатых волосков, формирующихся на чашечках, привлекают опылителей (Байкова, 2001; Evert et al., 2009).

У многих видов рода *Geranium* железистые трихомы часто встречаются на репродуктивных органах, реже – на вегетативных. Надземные органы всех исследованных представителей рода опушены трихомами различного строения, относящимися к нескольким структурным типам (табл. 1). Классификация трихом *Geranium* до сих пор не разработана. Согласно терминологии, предложенной Е.В. Байковой (2001) для представителей рода *Salvia* (Lamiaceae), у видов рода *Geranium* встречаются следующие типы волосков: железистые простые одноклеточные неветвистые волоски: конические, нитевидные; нежелезистые сложные одноклеточные неветвистые волоски: конические короткие и конические длинные; железистые головчатые неветвистые волоски: длинные (3-клеточная ножка и одноклеточная головка) и короткие (одноклеточная ножка и одноклеточная головка).

По С. Aedo (2001) у гераниевых встречаются железистые и нежелезистые трихомы. Железистые делятся на большие и малые.

Материал и методы исследования

Материалом для сравнительно-морфологического анализа послужили образцы чашечек и цветоножек, взятые с гербарных экземпляров, хранящихся в Гербариях LE, NSK, ALTB, В, HAL. При описании исследованных образцов коллекторы указывались только в том случае, если гербарный экземпляр был собран не автором представляемой работы.

Исследование поверхности чашелистиков и цветоножек проводилось с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V4 с цветной цифровой камерой высокого разрешения MR-5 и с программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений. Сухие цветки помещали на предметное стекло и при помощи макро- и микровинтов наводили резкость изображения.

Для исследования строения и особенностей прикрепления волосков был использован сканирующий электронный микроскоп Hitachi TM-1000 (Япония), с оригинальным программным обеспечением в центре микроскопических исследований Центрального Сибирского ботанического сада (ЦСБС СО РАН) г. Новосибирска. Сухие цветки или отделенные чашелистики и цветоножки наклеивали на алюминиевые предметные столики с помощью двухсторонней прозрачной клейкой ленты (скотча). Съемка производилась при увеличении от $\times 50$ для фотографирования общего вида поверхности чашечки или цветоножки до $\times 1200$ для фотографирования деталей строения волосков.

Исследовано около 100 проб, по 5, 7, 12 для каждого вида. При описании волосков использована терминология, предложенная в работе Е.В. Байковой (2001) для представителей рода *Salvia* (Lamiaceae) с некоторыми изменениями.

С помощью стереомикроскопа изучена поверхность чашелистиков и цветоножек у 12 видов рода *Geranium* из разных районов Республики Алтай, Алтайского кр., Новосибирской, Иркутской обл., Республики Бурятия, Урала, Западной Монголии, Германии.

При описании чашелистиков, цветоножек и их поверхности учитывались следующие особенности: длина чашелистика; ширина чашелистика; ширина прозрачной пленки на краю чашелистика; длина ости; характер, а также степень опушения поверхности (табл. 2). Анализ результатов проводился по методике В.М. Шмидта (1984).

Таблица 1

Типы трихом (волосков) у видов рода *Geranium*

Группа	Тип	Подтип	Сокращение
нежелезистые	простые одноклеточные неветвистые волоски	конические	КП
		нитевидные	НП
	сложные однорядные неветвистые волоски	конические короткие (до мкм)	КС1
		конические длинные	КС2
		нитевидные курчавые	НС
железистые	головчатые неветвистые волоски	длинные: 3-клеточная ножка и одноклеточная головка	Г1
		короткие: одноклеточная ножка и одноклеточная головка	Г2

Результаты и обсуждение

Subgen. *Geranium*

Sect. *Geranium*

G. sylvaticum L.

Средняя длина чашелистика равна 5,79 мм, ширина – 2,17 мм, ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,44 мм, длина ости чашелистика – 1,26 мм. Опушение из нежелезистых и железистых волосков всех описанных типов. Опушение цветоножки очень обильное. Чашелистики наружного круга опушены обильнее чашелистиков внутреннего круга (рис. 1, б).

Исследованные образцы: Новосибирская обл., г. Новосибирск, окрестн. Академгородка, сосновый бор, 15.06.2008; Алтайский кр., г. Барнаул, пос. Южный, сосновый бор, 28.05.2009; Алтайский кр., г. Барнаул, пос. Южный, сосновый бор, 24.06.2010 (все в NSK).

G. krylovii Tzvelev

Средняя длина чашелистика равна 5,41 мм; ширина – 2,28 мм; ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,39 мм; длина ости чашелистика – 0,99 мм. Наиболее ярко железистые волоски выражены на жилках и по краям чашелистика. Между жилками опушение из нежелезистых кроющих волосков КС1. Цветоножки опушены нежелезистыми и железистыми волосками. Характер опушения асимметричный: половина очень обильно опушена б. ч. нежелезистыми курчавыми простыми плоскими НС волосками, половина – нежелезистыми сложными вниз направленными, расположенными редко КС1. По всей поверхности цветоножки встречаются длинные железистые неветвистые головчатые волоски, ножка и шейка которых состоят из плоских клеток Г1. (рис. 1, 2; 3, 2).

Таблица 2

Изменчивость количественных признаков чашелистиков у видов рода *Geranium*

Вид	M ₁	O ₁	V ₁	Mo ₁	Me ₁	P ₁	M ₂	O ₂	V ₂	Mo ₂	Me ₂	P ₂	M ₃	O ₃	V ₃	Mo ₃	Me ₃	P ₃	
Секция <i>Geranium</i>																			
<i>Geranium albitorum</i>	5,38	0,50	9,29	5,53	5,40	1,67	2,00	0,27	13,5	3,04	2,20	2,95	1,06	0,08	7,55	0,98	0,75	1,40	
<i>G. krylovii</i>	5,41	0,31	5,73	4,93	4,93	1,43	2,28	0,04	1,75	2,20	2,34	0,58	0,99	0,10	10,10	0,95	0,99	2,95	
<i>G. pseudosibiricum</i>	5,04	0,25	4,96	4,87	5,27	1,21	2,22	0,03	1,35	2,47	2,23	0,48	1,24	0,08	6,45	1,39	1,27	1,44	
<i>G. laetum</i>	5,38	0,70	13,01	4,91	6,55	3,92	2,24	0,11	4,91	1,85	2,62	1,64	1,07	0,10	9,35	0,89	1,10	3,12	
<i>G. asiaticum</i>	4,32	0,04	0,93	4,40	4,40	0,29	2,11	0,01	0,47	2,05	2,20	0,15	0,65	0,003	0,46	0,65	0,67	0,15	
<i>G. sylvaticum</i>	5,79	0,43	7,43	4,82	5,69	2,35	2,17	0,01	0,46	2,15	2,35	0,15	1,26	0,04	3,17	1,32	1,32	1,00	
Секция <i>Recurvata</i>																			
<i>G. pratense</i> s. str.	8,43	0,52	6,17	8,64	8,02	1,78	3,44	0,21	6,10	3,31	3,46	1,93	2,56	0,24	9,38	2,41	2,74	2,97	
<i>G. pratense</i> subsp. <i>sergievskajae</i>	8,10	0,70	8,64	8,47	8,24	2,31	3,66	0,09	2,46	3,55	4,16	0,78	2,01	0,23	11,44	1,54	1,93	3,17	
<i>G. affine</i>	7,80	0,06	0,77	7,66	7,90	0,24	3,01	0,01	0,33	2,98	2,98	0,11	3,14	0,05	1,59	3,11	3,06	0,50	
<i>G. collinum</i>	6,06	0,76	12,54	6,04	5,55	3,96	2,59	0,23	8,88	2,77	2,55	2,81	1,11	0,11	9,91	0,92	1,21	3,13	
Секция <i>Orientalia</i>																			
<i>G. sibiricum</i>	4,81	0,57	11,85	4,19	5,49	3,17	1,65	0,16	9,69	1,03	2,08	3,06	0,96	0,09	9,38	0,94	0,98	2,21	
<i>G. robertianum</i>	5,83	0,17	2,92	5,53	6,15	0,92	1,75	0,15	8,57	1,78	1,86	2,71	1,34	0,05	3,73	1,42	1,37	1,80	

Где: M₁ – средняя арифметическая длины чашелистика, мм; O₁ – среднее квадратичное отклонение (отражает степень изменчивости вариант), мм; V₁ – коэффициент вариации (характеризует степень изменчивости признака), %; Mo₁ – мода (наиболее часто встречающееся в вариационном ряду значение признака), мм; Me₁ – медиана (срединное (но не среднее) значение признака, которое делит вариационный ряд на две части, из которых одна имеет значение признака, меньшее, чем медиана, а другая – большие), мм; P₁ – относительная ошибка средней арифметической длины чашелистика (не должна превышать 5%), %; M₂ – средняя арифметическая ширины чашелистика, мм; O₂ – среднее квадратичное отклонение, мм; V₂ – коэффициент вариации, %; Mo₂ – мода, мм; Me₂ – медиана, мм; P₂ – относительная ошибка средней арифметической ширины чашелистика, %; M₃ – средняя арифметическая длины ости, мм; O₃ – среднее квадратичное отклонение, мм; V₃ – коэффициент вариации, %; Mo₃ – мода, мм; Me₃ – медиана, мм; P₃ – относительная ошибка средней арифметической длины ости, %.

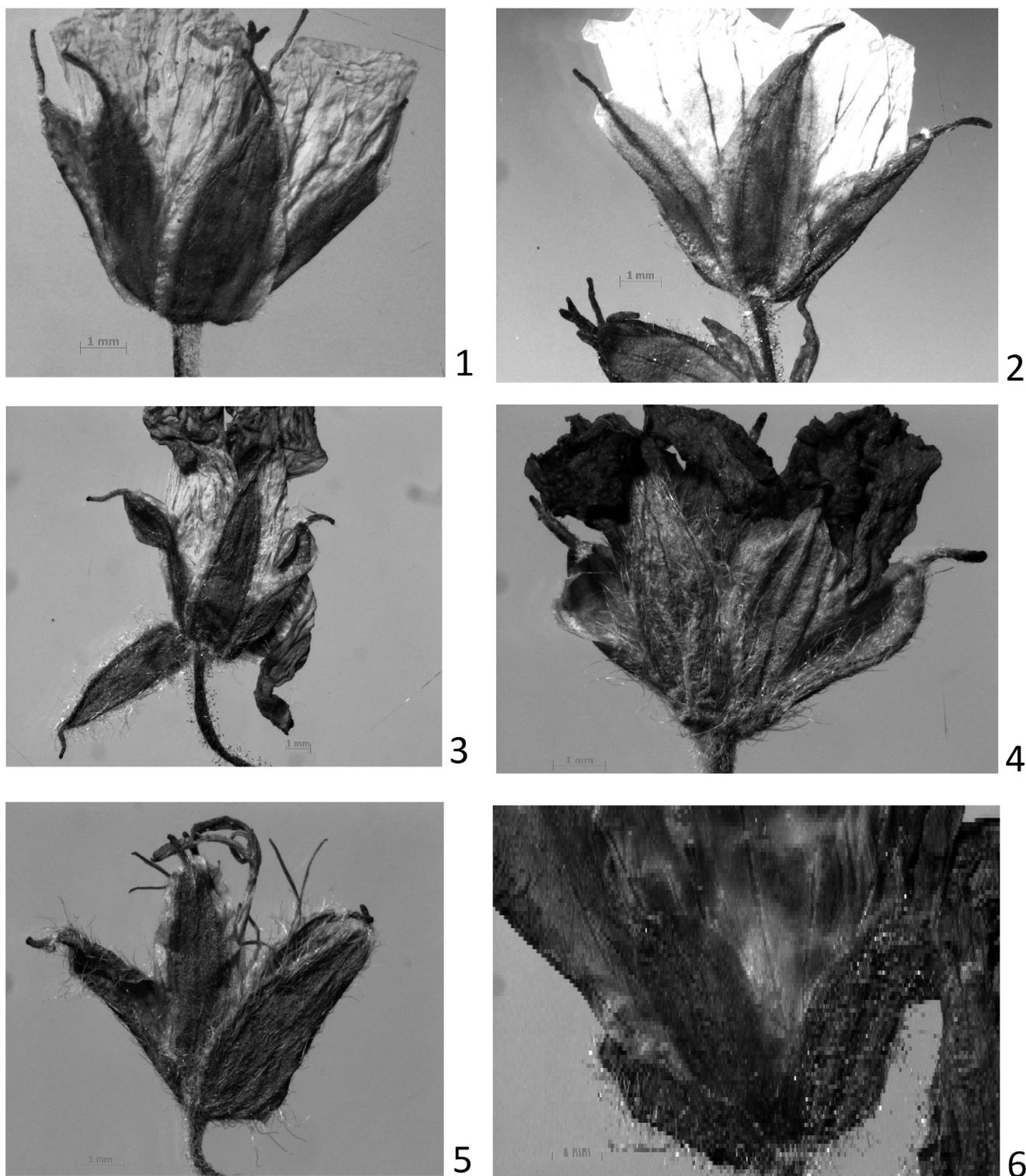


Рис. 1. Характер опушения цветоножки и чашечки у представителей секции *Geranium*: 1. *G. albiflorum*; 2. *G. krylovii*; 3. *G. laetum*; 4. *G. pseudosibiricum*; 5. *G. asiaticum*; 6. *G. sylvaticum*.

Исследованные образцы: Алтайский кр., Чарышский р-он, Коргонский хр., склон сев. экспозиции, субальпийский луг, h = 1450 м н.у.м., 22.06.2008; Алтайский кр., Чарышский р-он, окрестн. с. Майорка, листовично-пихтовый лес, 30.06.2008, М.М. Силантьева; Республика Алтай, Улаганский р-он, отрог Айгулакского хр., у истока р. Бельгибаш, альпийская лужайка, 06.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-он, Курайский хр., 5 км от с. Акташ, субальпийский луг, h = 2000 м н.у.м., 01.07.2009; Республика Алтай, Усть-Коксинский р-он, окрестн. Верхнего Мультинского озера, субальпийский луг, 05.07.2010; Республика Алтай, Усть-Коксинский р-он, 3 км от с. Верхний Уймон, опушка леса, 07.07.2010 (все в NSK); Полярный Урал, р.

Хадата, пос. Хадата, южный склон горы, недавно из-под снега, 04.08.1961, К.Н. Игошина; Западная Сибирь, низовья р. Оби близ Обдорска, край ручья, кустарник, 17.07.1924, Б.И. Городков (все в LE).

***G. albiflorum* Ledeb.**

Средняя длина чашелистика равна 5,38 мм; ширина – 2,00 мм; ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,34 мм; длина ости чашелистика – 1,06 мм. Опушение из нежелезистых волосков. По жилкам нежелезистые волоски более длинные КС2. Между жилками опушение из кроющих волосков КС1, НП и КП. На цветоножках два типа волосков: с одной стороны нежелезистые курчавые НС, в большом количестве, расположенные очень близко друг к другу; с другой стороны прижатые вниз направленные КС1, расположенные довольно редко (рис. 1, 1; 3, 1).

Исследованные образцы: Алтайский кр., Чарышский р-он, Коргонский хр., склон сев. экспозиции, смешанный лес, 22.06.2008; Алтайский кр., Чарышский р-он, Коргонский хр., склон сев. экспозиции, субальпийский луг, h = 1450 м н.у.м., 22.06.2008; Алтайский кр., Чарышский р-он, Коргонский хр., склон сев. экспозиции, граница субальпийского и альпийского лугов, h = 1540 м н.у.м., 22.06.2008; Алтайский кр., Чарышский р-он, водораздел р. Чарыш и Сентелек, 10 км северо-западнее с. Покровка, склон южн. экспозиции, суходольный луг, 23.06.2008; Алтайский кр., Чарышский р-он, верховья р. Чесноковка, 10 км на восток от с. Сентелек, h = 1060 м н.у.м., высокотравный луг, 23.06.2008; Алтайский кр., Чарышский р-он, 8 км на восток от с. Покровка в сторону г. Моховой Белок, смешанный лес, 25.06.2008; Алтайский кр., Чарышский р-он, окрестн. с. Майорка, 3 км на восток, смешанный лес, 25.06.2008; Алтайский кр., Чарышский р-он, 8 км на северо-восток от с. Покровка, маральник, смешанный лес, 25.06.2008 (все в NSK); Altai, Ledebour (m) (B, HAL, LE); Казахская ССР, северо-восточные отроги Джунгарского Алатау, хр. Кунгей, ущелье р. Карагайлы, луговые поляны среди елово-березового леса, 07.07.1960, И. Ролдугин; Енисейская губерния, Красноярский уезд, долина Базаихи, 05.06.1912, В. Тугаринова (все в LE).

***G. pseudosibiricum* J. Mayer**

Средняя длина чашелистика равна 5,04 мм; ширина – 2,22 мм; ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,33 мм; длина ости чашелистика – 1,24 мм. Опушены нежелезистыми волосками. По жилкам и краям чашелистиков обильное опушение из длинных сложных волосков КС2. Иногда длинных волосков мало. Между жилками опушение из кроющих волосков КС1. Характер опушения цветоножки асимметричный: половина очень обильно опушена б. ч. нежелезистыми курчавыми сложными плоскими НС волосками, половина – нежелезистыми вниз направленными волосками КС1 (рис. 1, 4; 3, 3).

Исследованные образцы: Алтайский кр., Чарышский р-он, правый борт дол. р. Сентелек, склон восточной экспозиции, 23.06.2008; Республика Алтай, Улаганский р-он, окрестн. акташских рудников, 5 км от с. Акташ, субальпийский луг, h = 2000 м н.у.м., 01.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-он, берег оз. Чойбекколь, h = 2000 м н.у.м., остепненный луг, 07.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-он, отрог Айгулакского хр., у истока р. Бельгибаш, субальпийский луг, 06.07.2009; Республика Алтай, Усть-Коксинский р-он, окрестн. Среднего Мультинского оз., кордон заповедника «Катунский», разнотравный луг, 05.07.2010 (все в NSK); Sibiria orientalis, 1838; Восточная Сибирь, Тунгуска, г. Пангха, 25.06.1873, А. Чекановский, Ф. Мюллер; Regio Jennisae aurifera inret. fl. Pit. et. Tunguskam median 60°, 1866, Markjelow; Sibiria orient. ad Inferiorem Tunguskam, 1873, A. Czekanowski et F. Müller (все в HAL).

***G. laetum* Ledeb.**

Средняя длина чашелистика равна 5,38 мм; ширина – 2,39 мм; ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,36 мм; длина ости чашелистика – 1,07 мм. Опушены нежелезистыми и железистыми волосками. Обильно опушены длинными нежелезистыми сложными волосками КС2, иногда с примесью железистых Г1 на жилках и краях чашелистика. Так же обильно опушена верхушка чашелистика возле ости. Между жилками опушение из нежелезистых кроющих волосков КС1. Чашелистики наружного круга опушены обильнее чашелистиков внутреннего круга. Железистое опушение присутствует большей частью на цветоножках. Цветоножки опушены нежелезистыми и железистыми волосками. Характер опушения асимметричный: половина очень обильно опушена б. ч. нежелезистыми курчавыми плоскими НС волосками, половина – нежелезистыми вниз направленными волосками КС1. По всей поверхности цветоножки встречаются длинные железистые неветвистые головчатые волоски, ножка и шейка которых состоят из плоских клеток Г1 (рис. 1, 3; 3, 4).

Исследованные образцы: Алтайский кр., Чарышский р-он, окрестн. бывшего с. Малая Татарка, заросли кустарников и высокотравный луг, 23.06.2008; Республика Алтай, Улаганский р-он, 4 км западнее с. Чибит, юго-восточный склон отрога Айгулакского хр., закустаренная степь, 02.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-он, 5 км от с. Чибит, северный склон отрога Северо-Чуйского хр., ущелье, лиственнично-еловая тайга с примесью пихты, 03.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-он, берег оз. Чойбекколь, h = 2000 м н. ур. м., остепненный луг, 07.07.2009; Республика Алтай, Усть-Коксинский р-он, окрестн. Среднего Мультинского оз., кордон заповедника «Катунский», разнотравный луг, 05.07.2010 (все в NSK); Altai, Ledebour (HAL).

***G. asiaticum* Serg. (= *G. bifolium* Patr. ex DC.)**

Средняя длина чашелистика равна 4,32 мм, ширина – 2,11 мм, ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,27 мм, длина ости чашелистика – 0,65 мм. Чашелистики и цветоножки опушены нежелезистыми волосками КП, НП, КС1, КС2, НС, редко с примесью железистых Г1 на стеригмах. В основном же имеют опушение из нежелезистых волосков, более длинных по краям чашелистиков и по жилкам (рис. 1, 5).

Исследованные образцы: Алтайский кр., Чарышский р-он, окрестн. с. Майорка, 3 км на восток, смешанный лес, 25.06.2008; Алтайский кр., г. Барнаул, пос. Южный, сосновый бор, 28.05.2009; Алтайский кр., Курьинский р-он, окрестн. с. Кольвань, сосновый бор, 22.07.2009; Алтайский кр., г. Барнаул, пос. Южный, сосновый бор, 24.06.2010 (все в NSK).

Sect. *Recurvata* (Knuth) Novosselova

***G. pratense* L. s. str.**

Средняя длина чашелистика равна 8,43 мм, ширина – 3,44 мм, ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,43 мм, длина ости чашелистика – 2,56 мм. Опушение из нежелезистых и железистых волосков всех описанных типов. Иногда железистые волоски Г1 расположены только по краям чашелистиков и на цветоножках (рис. 2, 1; 3, 5).

Исследованные образцы: Алтайский кр., Змеиногорский р-он, 1 км от с. Гальцовка, дол. р. Гальцовка, разнотравный луг, 15.06.2005, Е.С. Урну; Алтайский кр., Чарышский р-он, окрестн. с. Сентелек, склон северной экспозиции отрога Коргонского хр., остепненный луг, 24.06.2008; Алтайский кр., Павловский р-он, с. Кольванское, залежь, h = 210 м н.у.м., 53°01'46.0'' с. ш., 82°52'31,1'' в. д., 18.07.2008; Республика Алтай, Улаганский р-он, берег оз. Чойбекколь, h = 2000 м н.у.м., остепненный луг, 07.07.2009; Республика Алтай, Усть-Коксинский р-он, 3 км от с. Верхний Уймон, опушка леса, 07.07.2010 (все в NSK).

***G. pratense* subsp. *sergievskajae* Peschkova**

Средняя длина чашелистика равна 8,10 мм, ширина – 3,66 мм, ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,40 мм, длина ости чашелистика – 2,01 мм. Опушение из нежелезистых и железистых волосков всех описанных типов. Железистое опушение Г1 очень обильное в основном по краям и по жилкам чашелистиков, на цветоножках. Кроме этого, железистые волоски Г1 присутствуют и на стебле от самого корня или, по крайней мере, выше первого междоузлия, что не наблюдается у *G. pratense* s. str. (рис. 2, 2; 3, 6).

Исследованные образцы: Республика Алтай, Улаганский р-он, 4 км западнее с. Чибит, южный склон отрога Айгулакского хр., закустаренная степь, h = 1300 м н.у.м., 02.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-он, северный склон отрога Северо-Чуйского хр., ущелье, остепненный луг, 03.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-он, 4,5 км западнее с. Чуя, правый берег р. Чуя, березово-еловый лес, 28.06.2009; Республика Бурятия, Тункинский р-он, с. Зун-Мурино, стационар СИФИБР, р. Хыр-Горхон, сосново-лиственничный разнотравный лес. 02.08.2010. С.В. Овчинникова (все в NSK).

***G. affine* Ledeb.**

Средняя длина чашелистика равна 7,80 мм, ширина – 3,01 мм, ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,57 мм, длина ости чашелистика – 3,14 мм. Обильное опушение б. ч. из нежелезистых, иногда с примесью железистых волосков. Очень обильно опушена цветоножка нежелезистыми волосками КС1 и КС2. На чашелистиках в большом количестве имеются нежелезистые волоски КП и НП. Обильнее опушены чашелистики наружного круга, чем внутреннего (рис. 2, 3).

Исследованные образцы: Altai, Ledebour (B, LE).

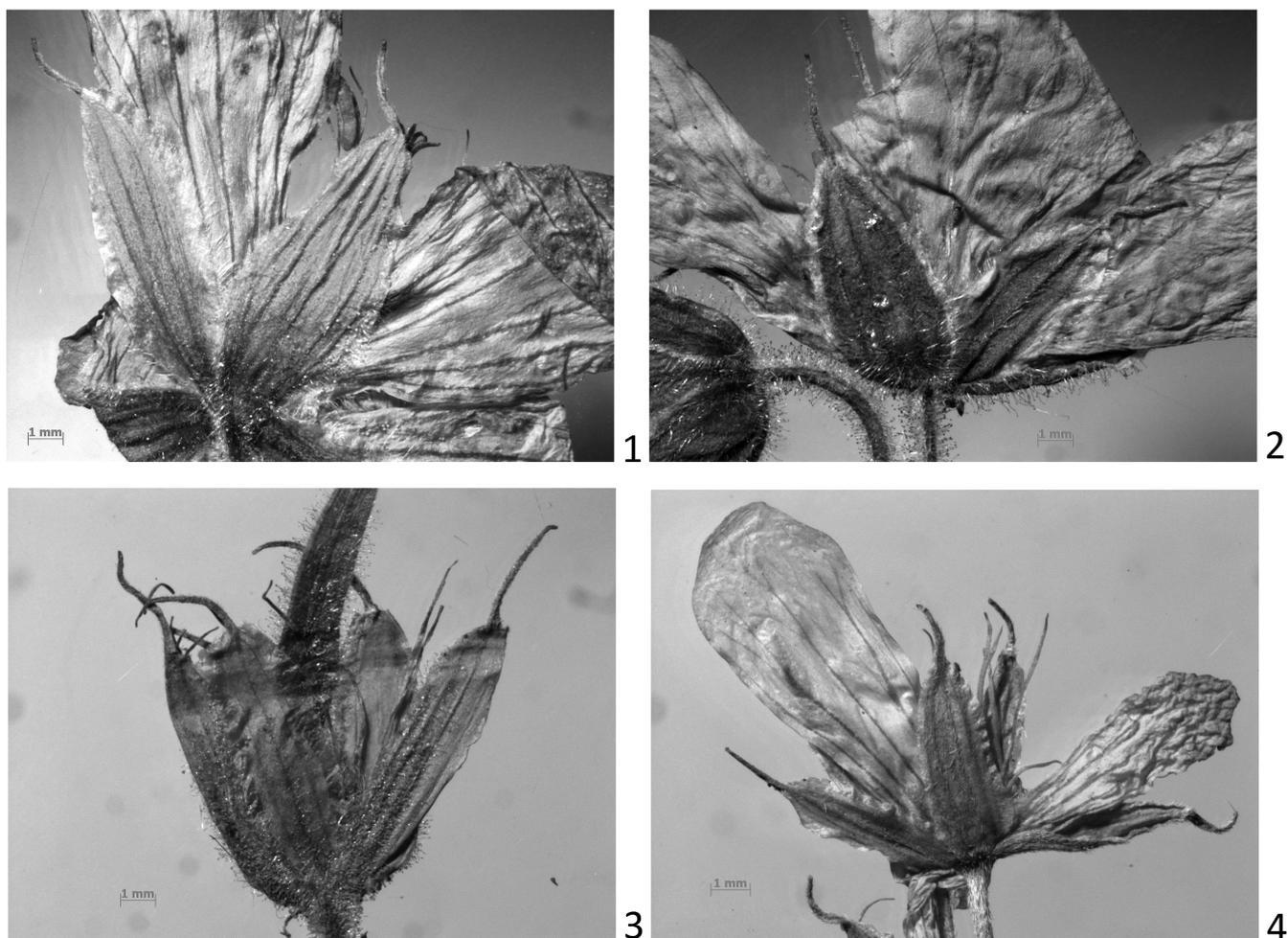


Рис. 2. Характер опушения цветоножки и чашечки у представителей секции *Recurvata*: 1. *Geranium pratense* s. str.; 2. *G. pratense* subsp. *sergievskajae*; 3. *G. affine*; 4. *G. collinum*.

***G. collinum* Steph. ex Willd.**

Средняя длина чашелистика равна 6,06 мм, ширина – 2,59 мм, ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,34 мм, длина ости чашелистика – 1,11 мм. Опушение б. ч. из нежелезистых волосков всех описанных типов. Иногда железистые волоски Г1 присутствуют на столбике колонки или на чашелистиках. Иногда отсутствуют вовсе (рис. 2, 4).

Исследованные образцы: Алтайский кр., Рубцовский р-он, с. Безрукавка, профиль №4, левый бер. р. Алей, солончаковый луг, 22.07.1979, Резник; Алтайский кр., Угловский р-он, окрестн. с. Ново-Кузнецово, у озера, 24.06.1980, Кутафьев; Алтайский кр., Егорьевский р-он, окрестн. Ново-Советское, дол. р. Крутиха, 06.07.1980, Кутафьев; Алтайский кр., Табунский р-он, бер. оз. Большое Яровое, бывшее с. Каутовка, урочище «Степной ключ», 02.09.2009. М.М. Силантьева, П.В. Голяков; Алтайский кр., Ключевский р-он, окрестн. с. Каип (на юг), оз. Бульдюк, 12.08.2009, М.М. Силантьева, П.В.Голяков (все в АЛТВ).

Sect. *Orientalia* (Tzyren.) Novosselova

***G. sibiricum* L.**

Средняя длина чашелистика равна 4,81 мм, ширина – 1,65 мм, ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,25 мм, длина ости чашелистика – 0,96 мм. Опушение только из нежелезистых волосков всех описанных типов. Более обильное по краям и по жилкам чашелистиков. Характер опушения цветоножек асимметричный: с одной стороны, нежелезистые курчавые волоски НС, с другой – нежелезистые прямые, прижатые вниз направленные волоски КС2.

Исследованные образцы: Алтайский кр., Чарышский р-он, окрестн. с. Сентелек, левый бер. р. Чарыш, склон северной экспозиции отрога Коргонского хр., 27.06.2008; Алтайский кр., Павловский р-он, с. Колы-

ванское, сад, h = 207 м н.у.м., 53° с. ш., 82° в. д., 29.07.2008; Республика Алтай, Улаганский р-он, 4,5 км западнее с. Чуя, правый берег р. Чуя, березово-еловый лес, 28.06.2009; Республика Алтай, Улаганский р-он, 7 км западнее с. Чибит, обочина дороги, 02.07.2009; Алтайский кр., г. Барнаул, пос. Южный, сосновый бор, 24.06.2010; Иркутская обл., Слюдянский р-он, г. Слюдянка, дол. р. Слюдянка, душекиевый разнотравный смешанный лес близ мраморного карьера. 03.08.2010, С.Г. Казановский, С.В. Овчинникова (все в NSK); Sibiria Altaica, Ludwig; Altai, Ledebour (все в HAL).

Subgen. *Robertium* (Picard.) Rouy et Fouc.

Sect. *Ruberta* Dumort.

***G. robertianum* L.**

Средняя длина чашелистика равна 5,83 мм, ширина – 1,75 мм, ширина прозрачной пленки на краю чашелистика – 0,25 мм, длина ости чашелистика – 1,34 мм. Опушение из нежелезистых кроющих всех описанных типов и длинных железистых Г1 волосков.

Исследованные образцы: Алтайский кр., Третьяковский р-он, выше с. Верх-Алейка, левый бер. р. Алей, закустаренная пойма, 04.07.1978, Битюкова; Алтайский кр., Третьяковский р-он, выше с. Верх-Алейка, левый бер. р. Алей (в 5 км), пихтач, 04.07.1979, Анасова; Алтайский кр., Курьинский р-он, восточный отрог г. Синюха, h = 1100 м н.у.м., склон северной экспозиции, замшелые скалы, пихтач, 20.07.1980, Шерстова, Шмаков, Вершинин, Чамов; Республика Алтай, Чойский р-он, окрестн. с. Веселая Сейка, сопка Черёмуховая, склон северной экспозиции, черневая тайга, 14.07.1988, М.М. Силантьева; Алтайский кр., Третьяковский р-он, дол. р. Глубокой, окрестн. бывшего пос. Ключи, 50°55' с. ш., 82°36' в. д., АДШ 258, 26.06.2000, Р.В. Камелин, А.И. Шмаков, В.И. Дорофеев, С.В. Смирнов, М.Г. Куцев, И.Н. Чубаров, П.А. Косачев, О.В. Уварова, Е.В. Антонюк, А.А. Ващенко (все в ALTВ); Altai, Herb. Ledebour, 1827; Липовый остров на предгорьях Кузнецкого Алатау, между рр. Кондомой и Кунделем, на вершине грив, 30.07.2.08.1890, П. Крылов (LE).

Заключение

При описании признаков чашелистиков и цветоножек для видов рода *Geranium* были выявлены характерные особенности: чашелистики наружного круга, как правило, несколько шире чашелистиков внутреннего круга; чашелистики наружного круга опушены обильнее, чем чашелистики внутреннего; для всех изученных видов характерны только неветвистые волоски; как правило, длинные нежелезистые и железистые волоски располагаются по краям, жилкам чашелистиков, у ости и на цветоножках; для всех изученных видов характерно наличие очень мелких (50–70 нм) железистых трихом Г2, которые располагаются даже на лепестках; для многих изученных видов характерна асимметричность в опушении цветоножки: половина цветоножки опушена нежелезистыми курчавыми плоскими отстоящими волосками НС (рис. 3, I), половина – или только нежелезистыми прижатыми вниз направленными сложными волосками КС2, или с примесью длинных отстоящих железистых Г1.

Для видов секции *Geranium* выявлены следующие особенности. Длина и ширина чашелистиков, а также ширина прозрачной пленки по краю чашелистиков *G. krylovii* закономерно больше, чем у *G. albiflorum*. Также *G. krylovii* отличается от *G. albiflorum* наличием по всей поверхности цветоножки длинных железистых неветвистых головчатых волосков. Наиболее заметно железистые волоски выражены по жилкам и краям чашелистиков.

У *G. laetum* длина и ширина чашелистиков также больше, чем у *G. pseudosibiricum*. Однако длина ости у *G. krylovii* меньше, чем у *G. albiflorum*, также и у *G. laetum* ость короче, чем у *G. pseudosibiricum*. Вид *G. asiaticum* часто сравнивают с *G. pseudosibiricum*, сомневаясь при этом в том, что это два разных вида. Но из полученных данных видно, что параметры чашечки у *G. asiaticum* значительно меньше параметров *G. pseudosibiricum*. Кроме того, они четко различаются цветом лепестков, экологической приуроченностью и имеют разные типы ареалов (северо-европейско-урало-сибирский у *G. pseudosibiricum* и южносибирский у *G. asiaticum*).

Чашелистики *G. sylvaticum* значительно длиннее, чем у всех описанных выше видов.

При сравнении таксонов *G. pratense* s. str. и *G. pratense* subsp. *sergievskajae* секции *Recurvata*, видно, что размеры чашелистиков первого вида превышают размеры второго, кроме ширины чашелистиков (3,44 мм у *G. pratense* s. str. и 3,66 мм у *G. pratense* subsp. *sergievskajae*).

Кроме этого, у *G. pratense* subsp. *sergievskajae* на стебле от самого основания или выше первого междоузлия присутствуют железистые трихомы, чего не наблюдается у *G. pratense* s. str.

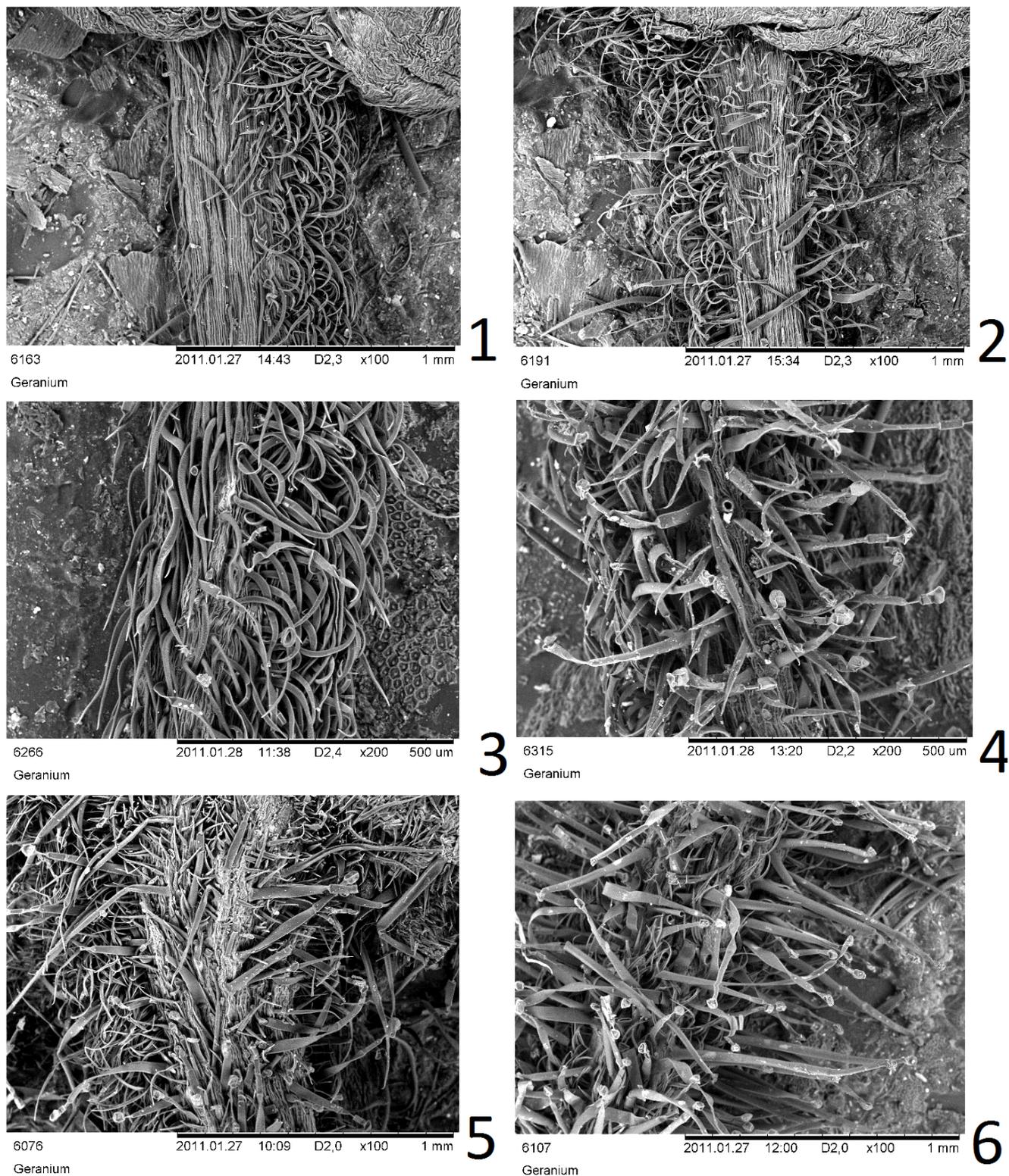


Рис. 3. Особенности опушения цветоножек некоторых представителей рода *Geranium*: 1. *G. albiflorum*; 2. *G. krylovii*; 3. *G. pseudosibiricum*; 4. *G. laetum*; 5. *G. pratense* s. str.; 6. *G. pratense* subsp. *sergievskajae*.

G. affine отличается от двух предыдущих видов значительно меньшими размерами по всем исследуемым параметрам, кроме ширины прозрачной пленки по краю чашелистиков.

Вид *G. collinum*, также относящийся к секции *Recurvata*, является хорошо обособленным от *G. affine*, *G. pratense* s. str. и *G. pratense* subsp. *sergievskajae*, входящими в состав этой секции. Все исследуемые параметры *G. collinum* имеют значительно меньшие размеры, чем у трех предыдущих видов. Однако внутри

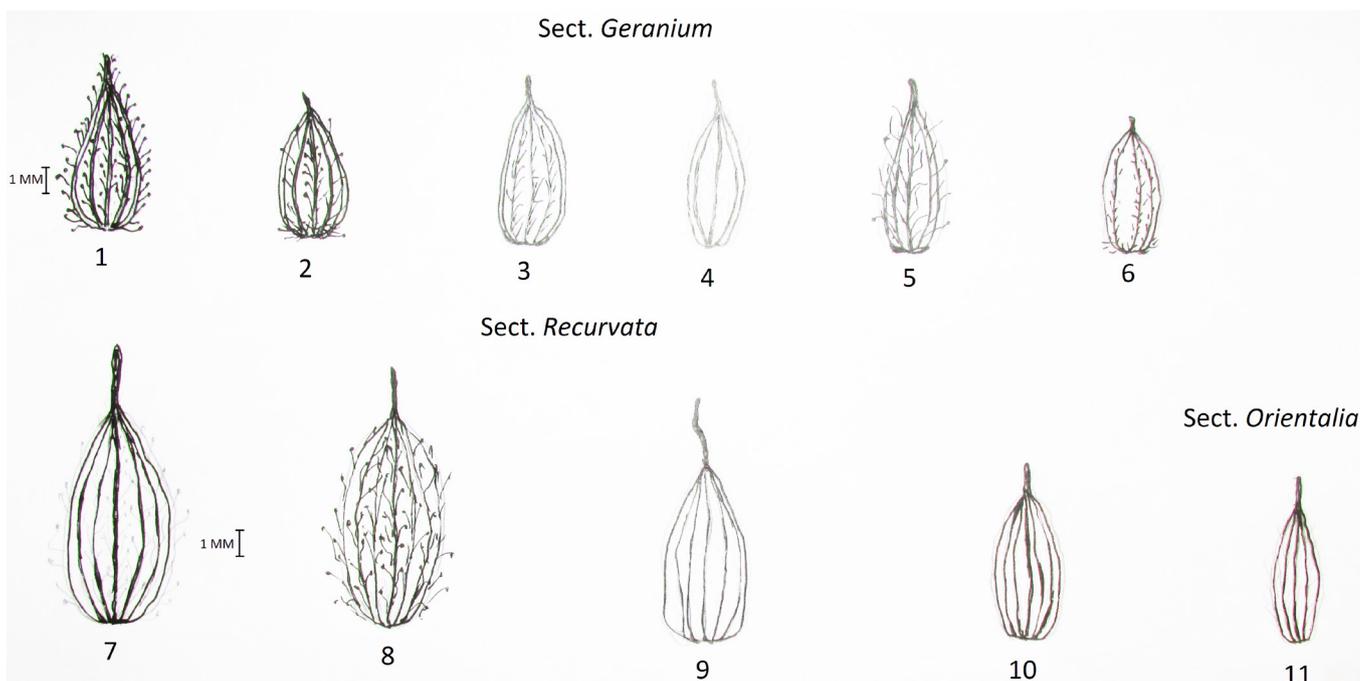


Рис. 4. Чашелистики видов рода *Geranium*: секция *Geranium*: 1. *G. sylvaticum*; 2. *G. krylovii*; 3. *G. albiflorum*; 4. *G. pseudosibiricum*; 5. *G. laetum*; 6. *G. asiaticum*; секция *Recurvata*: 7. *G. pratense* s. str.; 8. *G. pratense* subsp. *sergievskajae*; 9. *G. affine*; 10. *G. collinum*; секция *Orientalia*: 11. *G. sibiricum*.

самого вида имеются различия между экземплярами: иногда железистые волоски присутствуют на столбике колонки или на чашелистиках, иногда отсутствуют вовсе. Обе разновидности описаны К.Ф. Ледебуром (1842).

Согласно литературным данным (Бобров, 1949; Пешкова, 1996; Цвелев, 1996 и др.), диагностическими признаками рода *Geranium* на видовом уровне являются опушение различных частей растения, но, главным образом, генеративных органов; положение цветоножки до, во время и после цветения; степень раскрытости цветка – колокольчатый или широко раскрытый; размер лепестка и ости чашелистика; форма тычиночных нитей. Некоторыми авторами (Пешкова, 1996 и др.) в качестве диагностического признака вида рассматривается форма верхушки лепестка. Но, наши наблюдения показывают, что данный признак очень сильно варьирует даже в пределах одного вида, и, следовательно, не может являться диагностическим.

Проведенные нами исследования позволили сделать вывод, что одним из наиболее важных в таксономическом отношении признаков у сибирских видов рода *Geranium* также является характер опушения чашечек и цветоножек. Количественные признаки чашелистиков, а именно их длина и длина ости, могут быть использованы для определения видовой принадлежности представителей рода. Некоторые близкородственные виды, такие как *G. albiflorum* – *G. krylovii*, *G. pseudosibiricum* – *G. laetum*, отличаются между собой зачастую только благодаря различиям в опушении цветоножек и чашелистиков. У других таксонов, например, у *G. pratense* и *G. pratense* subsp. *sergievskajae*, *G. transbaicalicum* и *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninonii*, этот признак дополняется еще степенью рассеченности листовой пластинки. Таким образом, анализ литературных данных и собственных наблюдений показал, что у видов рода *Geranium* можно установить таксономическую принадлежность, используя диагностические признаки чашечки цветка. Однако, несомненно, что для наиболее точного определения видов необходимо учитывать совокупность всех признаков.

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

Байкова Е.В. Морфология трихом у видов рода *Salvia* (Lamiaceae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы, 2001. – Т. 106, вып. 4. – С. 58–70.

- Бобров Е.Г., Введенский А.И.** Семейство Geraniaceae // Флора СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 14. – С. 1–72.
- Пешкова Г.А.** Семейство Geraniaceae / Флора Сибири: Geraniaceae – Cornaceae. – Новосибирск, 1996. – Т. 10. – С. 8–22.
- Цвелев Н.Н.** Сем. Geraniaceae Juss. – Гераниевые // Флора Восточной Европы. – СПб., 1996. – Т. 9. – С. 370–388.
- Цыренова Д. Ю.** Герани (*Geranium*) в бассейне Амура. Систематика, распространение, филогения. – Хабаровск: Изд-во ДВГГУ, 2007. – 182 с.
- Шмидт В.М.** Математические методы в ботанике: Учеб. пособие. – Л., 1984. – 288 с.
- Aedo C.** The genus *Geranium* L. (*Geraniaceae*) in North America. II. Perennial species // Anales Jard. Bot. Madrid, 2001. – Vol. 59. – No 1. – P. 3–65.
- Evert R.F., Langenfeld-Heuser R., Eichhorn S.E.** Esau Pflanzenanatomie: Meristeme, Zellen und Gewebe der Pflanzen – ihre Struktur, Funktion und Entwicklung: Druckhaus Thomas Müntzer. – Bremen, 2009. – 509 s.
- Ledebour C.F.** Fam. Geraniaceae // Flora Rossica. – Stuttgart, 1842. – Vol. 2. – S. 459–480.

SUMMARY

Comparative-morphological study of the flower calyx and peduncles in 12 species from 4 sections of the genus *Geranium* are subjected by the analysis. Surface of the sepals and peduncles are distinguished in result of detailed scanning electron microscopy (SEM) study. Covering trichomes with different structure and length are distinguished and described. It is shown that the length of the sepal and his arista, the character of the pubescence of calyx and peduncle by different types of hairs may be used to determination of the species and relationship of taxa.

УДК 582.394+581.322

А.П. Шалимов

A.P. Shalimov

МОРФОЛОГИИ СПОРАНГИЕВ В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *POLYPODIUM* L. THE MORPHOLOGY OF SPORANGIA IN THE TAXONOMY OF THE GENUS *POLYPODIUM* L.

Методом световой микроскопии проведено сравнительное исследование спорангиев семи видов рода *Polypodium* L., распространенных в России (*P. australe*, *P. interjectum*, *P. vulgare*, *P. sibiricum*, *P. fauriei*, *P. × vianei* и *P. kamelinii*). В работе обращено внимание на количество базальных клеток и аннулюс. Результаты дискриминантного анализа и сравнительного анализа средних величин морфометрических показателей сорусов, показали обособленное положение *P. australe* и *P. interjectum* от остальных исследованных представителей.

Спорангии представляют собой булавовидные миниатюрные образования, в капсулах которых содержатся споры. Чаще всего они располагаются с нижней стороны листовой пластинки, реже – на специальных фертильных вайях. Спорангии выполняют репродуктивную функцию, при созревании они вскрываются и происходит разброс спор по принципу «катапульты». Сгруппированные по несколько спорангии образуют сорусы.

Поскольку папоротникообразные – одна из древних и сложных в систематическом плане группа растений, многие исследователи обращали внимание на разные морфологические признаки и их роль в систематике семейств. Среди них: форма и строения листовой пластинки, жилкование, строение корневища и черешка, форма и расположение сорусов на листовой пластинке, наличие индузиев и их строение, морфология спор.

В ряде работ обращается внимание на спорангии, строение которых обладает индивидуальными особенностями для каждого семейства. Структуры зрелых спорангиев часто используются в систематике различных семейств папоротников (Wilson, 1959). Активное изучение папоротников в XX в. требовало все больше информативных признаков, которые позволили бы с большей степенью уверенности относить представителей к тому или иному семейству.

Исследования, связанные с изучением спорангиев, рассмотрены в работах Haider (1954), Wilson (1958; 1959; 1959a), микроморфологические исследования спорангиев – в работах Triana-Moreno (2012). Wilson сравнивал крупные группы, такие как Vittariaceae и Polypodiaceae, а также Grammitidaceae и Polypodiaceae, пытаясь установить закономерные отличия между двумя последними группами. По результатам исследования Wilson (1959a), «спорангии полиподиевых папоротников имеют вертикальный или прерывистый аннулюс, которые обладают двумя одноклеточными стомиумами и двумя или более тонкостенными клетками ниже стомиума, двумя или более тонкостенными клетками между стомиумом и затвердевшими клетками эпистомиума».

Род *Polypodium*, распространенный в умеренных широтах северного полушария, имеет высокий уровень полиморфизма, в происхождении которого большую роль играла межвидовая гибридизация. В связи с этим систематическое положение комплекса видов *Polypodium vulgare*, распространенного в Европе, Азии и Америке, пересматривалось в ряде работ. Исследователи пытались установить наиболее важные таксономические признаки, которые отличали один вид от другого. Был выполнен ряд морфологических исследований, в основу которых положены признаки строения, формы пластинки, долей, форма и размеры чешуй, наличие микроморфологических особенностей строения сорусов, спорангиев и спор (Rothmaler & Schneider 1962; Lang 1971; Berton A. 1974).

Berton (1974), Nardi и Tommei (1976) в исследовании р. *Polypodium* большую роль уделяли морфологии спорангиев, в результате чего было показано, что представленные три вида – *P. australe*, *P. interjectum* и *P. vulgare* – отличаются количеством базальных клеток и клеток аннулюса, а не только формой и размерами чешуй и формой пластинки. В свою очередь, мы рассматриваем строение спорангиев российских представителей р. *Polypodium* и их значение в систематике.

Материалы и методы исследования

Материалами для исследования послужили гербарные образцы, хранящиеся в Гербариях LE (г. Санкт-Петербург) и ALTB (г. Барнаул). Для исследования были отобраны представители семи видов, распространенных в России: *P. australe* Feé, *P. interjectum* Shivas, *P. vulgare* L., *P. sibiricum* Sipl., *P. fauriei* Christ., *P. × vianei* Schmakov и *P. kamelinii* Schmakov (табл. 1). С гербарных листов отбирались зрелые спорангии, расположенные в средней части пластинки, с каждого образца по 5 сорусов. Рассматривались спорангии под биноклем МБС-2, и на микроскопе Zeiss Stemi 2000-C (камерой AxioCam ERc5S). Анализ спорангиев проводился по следующим морфологическим признакам – количество базальных клеток и количество клеток аннулюса. Длина ножки спорангия не была включена в исследование, поскольку состояла из 2–3 клеток.

Таблица 1

Исследованные образцы представителей рода *Polypodium*

№	Вид	Исследованный образец
1	<i>Polypodium australe</i>	Кавказ, Абхазия, ущелье р. Жвава Квара, смешанный лес, 43°20' с. ш., 40°14' в. д., 24.09.2003 г., Шмаков А.И.
2	<i>Polypodium vulgare</i>	Алтайский кр., граница Алтайского и Советского р-нов, окрестн. с. Платово, г. Бабырган, 52°04' с. ш., 85°44' в. д., разнотравные луга, осинники. 8.09.2004 г., Дьяченко С.А.
3		Алтайский кр., Смоленский р-он, окрестн. с. Черновая, каменистый склон, сосняк на камнях, 15.05.94 г., Пугачева С.К.
4		Алтайский кр., Смоленский р-он, окрестн. с. Тележиха, правый берег р. Черновой Ануй, 02.09.1994 г. Шмаков А.И., Давыдов Е., Киселев А.
5		Республика Алтай, Онгудайский р-он, левый берег р. Чуя, уроч. Детышур, 50°25' с. ш., 87°03' в. д., 31.07.2004 г. Шмаков А.И., Ваганов А.В., Скалозубов Р.Г.
6		Алтайский кр., граница Алтайского и Советского р-нов, окрестн. с. Платово, г. Бабырган, 52°04' с. ш., 85°44' в. д., разнотравные луга, осинники. 8.09.2004 г., Дьяченко С.А.
7	<i>Polypodium interjectum</i>	Крым, 2 км сев. пос. Форос, дубовый лес, тенистые скалы. 11 февраля 1988 г. Шмаков А.И.
8		Карельский перешеек, сев. г. Санкт-Петербурга, окрестн. ст. Лебедевка, хвойный лес, замшелый валун. 25.10.2000 г., Шмаков А.И., Смирнов С.В., Чубаров И., Антонюк Е.
9	<i>Polypodium sibiricum</i>	Россия, Красноярский кр., басс. р. Бол. Березовая, в 6 км выше устья р. Безымянка, лев. бер. сев. макросклон, 52°54' с. ш., 92°06' в. д. 27.07.2005. Шмаков А.И., Куцев М.Г., Ваганов А.В., Костюков С.А., ТК № 1389
10		Алтайский кр., Чарышский р-он, в 3-х км выше с. Сентелек, 22.07.1993 г., Камелин Р.В., Шмаков А.И., Дьяченко С., Киселев А., Кащеев М., Соловьев А.
11		Алтайский кр., Алтайский р-он, 5 км западнее с. Алтайское, р. Б. Шемиловка, 20.07.1997 г., Терехина Т.А., Голяков П., Громова Е.
12		Красноярский кр., отроги хр. Борус, правый берег р. Енисей, близ устья р. Кибик. 52°56' с. ш., 91°30' в. д., 25.09.1997 г. Шмаков А.И., Шауло Д.Н., Смирнов С.В., Тихонов Д., Голяков П.В., Герман Д.
13		Приморский кр., Кавалеровский р-он, окрестн. п. Хрустальный, долина ручья, тенистые скалы. 6.10.1987 г., Шмаков А.И., Эбель А.Л.
14	<i>Polypodium fauriei</i>	Kondo № 4413, Japan, Chugoku District: Hiroshima Prefecture, Yamagata Gun, between Togouchi-chou and Uchiguro Yama Coll. Katsuhiko Kondo, November 9, 1977.
15		Курилы, Кунашир. 31.08.1968 г. Терехин Э.
16	<i>Polypodium kamelinii</i>	Приморский кр., Лазовский р-он, остров Петрова, скл. сев. Экспозиции, тисовый лес, 17.10.1992 г., Шмаков А.И., Киселев А.Я. (typus, isotypus, ALT).
17	<i>Polypodium × vianei</i>	Россия, Республика Алтай, Чемальский р-он, прав. бер. р. Муны, юго-восточный макросклон, смешанный лес, замшелые скалы, Н = 428 м н. ур. м. 51°34'877'' с. ш., 85°47'914'' в. д. 12.08.2011, Шалимов А.П.
18		Республика Алтай, Чемальский р-он, окрестн. с. Усть-Сема, долина р. Катунь, правый берег, замшелые тенистые скалы, 24.07.2004 г. Шмаков А.И., Ваганов А.В., Герман Д.А., Костюков С.А. (typus, isotypus, ALTB).

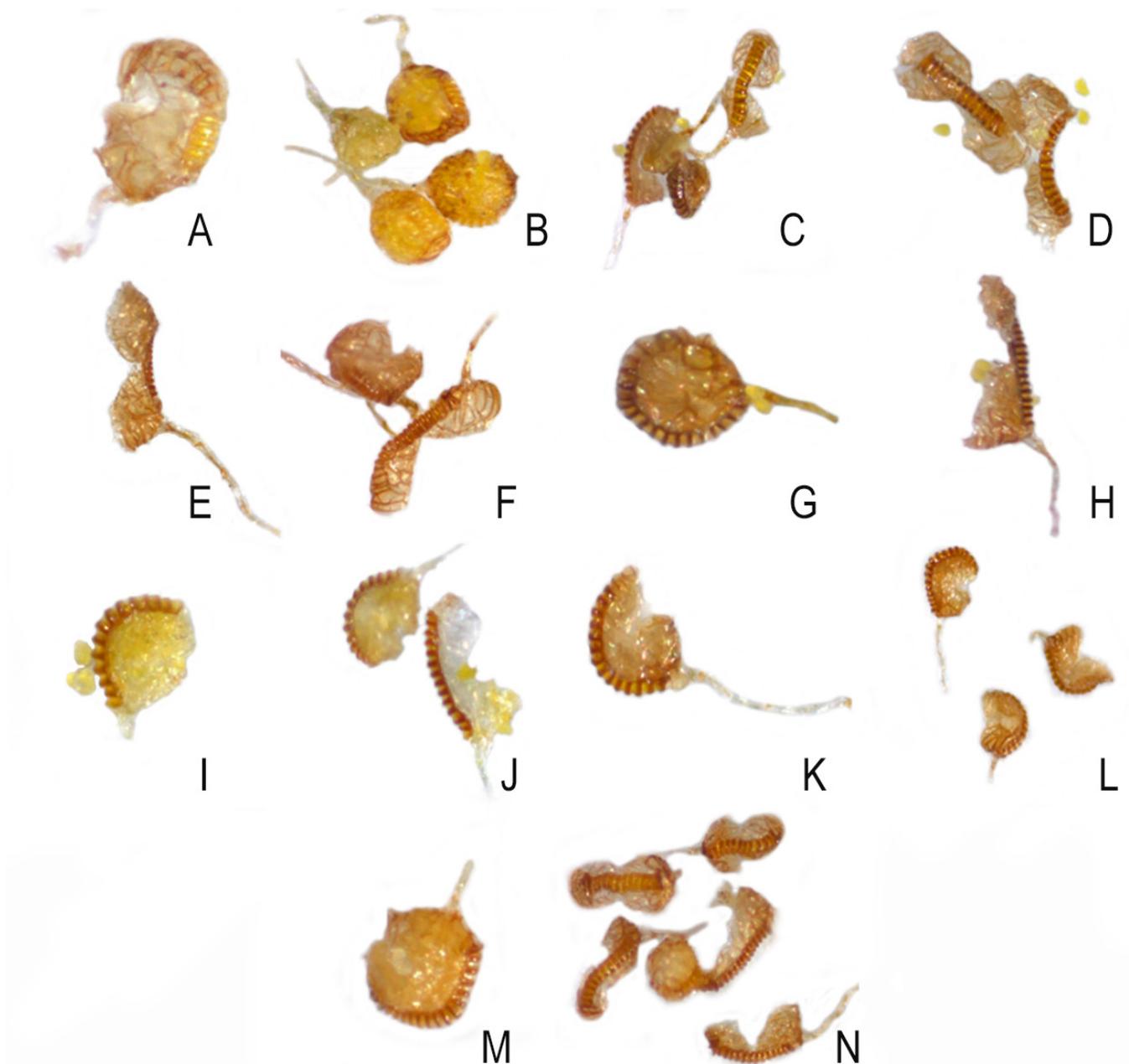


Рис. 1. Спорангии р. *Polypodium*: А, В – *P. australe*; С, D – *P. vulgare*; Е, F – *P. interjectum*; G, H – *P. sibiricum*; I, J – *P. × vianei*; K, L – *P. kamelinii*; M, N – *P. fauriei*.

Данные обработаны методами математической статистики с использованием анализа средних величин и многомерного дискриминантного анализа. Расчеты проводили с помощью программы StatSoft STATISTICA 7.0.

Обсуждение результатов

В результате исследования микроморфологии спорангиев рода *Polypodium* были установлены следующие характерные особенности. Спорангии *P. australe* имеют выраженную округлую форму, в отличие от *P. vulgare* и *P. interjectum*, которые имеют округло приплюснутую форму. Наибольшее количество базальных клеток имеют *P. australe* и *P. interjectum* – 5–6 клеток. У сибирских и дальневосточных представителей количество базальных клеток от 0 до 2, до трех клеток насчитывается у вида *P. × vianei* (гибрида между *P. vulgare × P. sibiricum*). Количество клеток аннулюса у разных видов также варьирует: наименьшее их число у *P. australe* – от 4 до 5; у *P. interjectum* их число от 11 до 13, у остальных видов – от 11 до 19; наибольшее число у *P. sibiricum* – 13–19 (рис. 1; табл. 2).

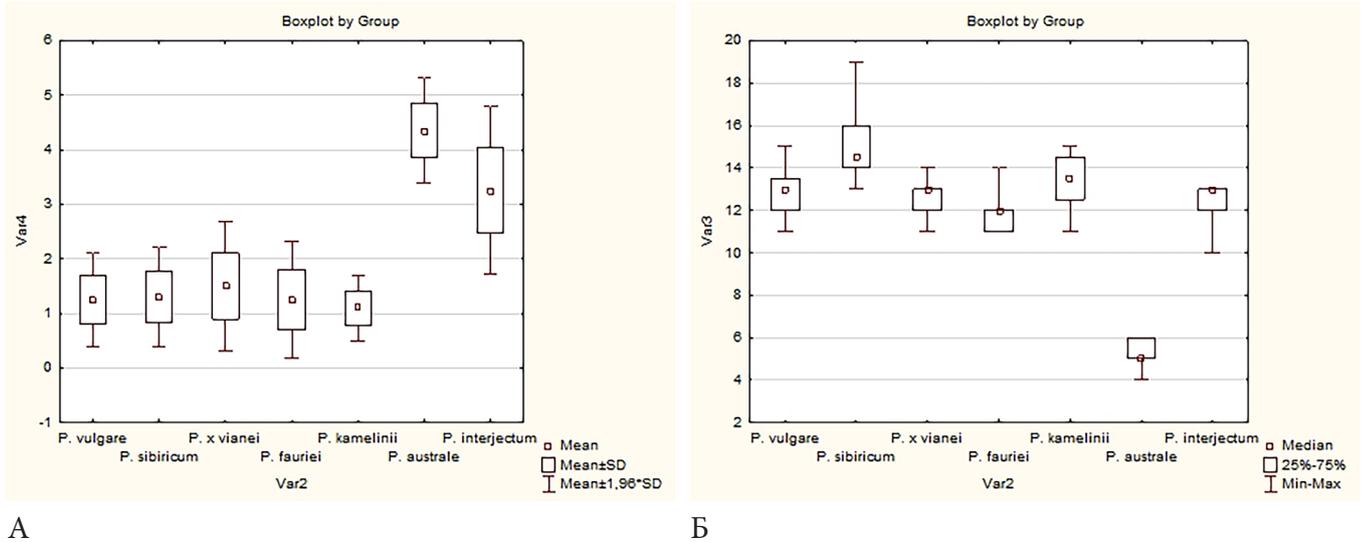


Рис. 2. Сравнительный анализ средних величин морфометрических показателей спорангиев представителей р. *Polypodium*: А – Средние величины числа базальных клеток спорангия; Б – Средние величины числа клеток аннулюса спорангия.

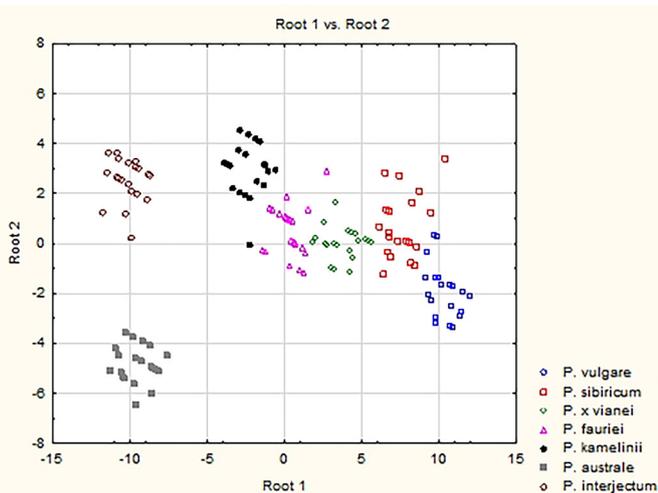


Рис. 3. Проекция объектов групп *P. australe*, *P. fauriei*, *P. interjectum*, *P. kamelinii*, *P. sibiricum*, *P. vulgare*, *P. x vianei* в осях канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа по суммарным морфометрическим показателям сорусов (количеству клеток аннулюса и базальных клеток).

решенным. Результаты исследования изоферментов (Haufler, 1995) показали, что этот вид является членом группы *P. glycyrrhiza* D. C. Eaton и *P. californicum* Kaulf., распространенных в Западной Америке, что подтверждают исследования Sigel et al. (2014).

Два относительно недавно описанных вида *P. kamelinii* и *P. x vianei* (*P. sibiricum* × *P. vulgare*) (Шмаков, 2001, 2004) по результатам наших исследований показывают характерные отличия от родительских видов и в количестве базальных клеток, и в числе клеток аннулюса. По нашему мнению, цитологические исследования дополнят и помогут решить ряд спорных вопросов в систематике этих таксонов.

Благодарности. Автор работы выражает благодарность кураторам Гербария БИН РАН им. В.Л. Комарова (г. Санкт-Петербург) за возможность работы с гербарными фондами. Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках базовой части государственного задания в сфере научной деятельности ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», код проекта: 316.

По результатам анализа средних величин количества базальных клеток и клеток аннулюса представителей р. *Polypodium* можно разделить на две группы – *P. australe* и *P. interjectum* и группа сибирских и дальневосточных видов (рис. 2 а, б), что в свою очередь подтверждает и дискриминантный анализ по сумме двух показателей (рис. 3). Близкое расположение *P. australe* и *P. interjectum*, возможно, обусловлено генетической близостью видов, поскольку в генотипе *P. interjectum* присутствует два генома – один от *P. australe*, второй от *P. vulgare* (Цвелев, 2004). Пять других видов – *P. fauriei*, *P. kamelinii*, *P. sibiricum*, *P. vulgare*, *P. x vianei*, имеют приблизительно одинаковое количество базальных клеток в основании спорангия и, возможно, также имеют и общее эволюционное происхождение, на это указано в ряде работ, подтверждающих участие генов *P. sibiricum* в формировании генома *P. vulgare* и североамериканского *P. virginianum* L. (Цвелев, 2004; Haufler, 1993). Положение в этой группе *P. fauriei* до настоящего момента остается не

Морфологические параметры представителей р. *Polypodium* России

Вид	Количество базальных клеток	Количество клеток аннулюса	Цвет сорусов
<i>P. australe</i>	5–6	4–5	Молодые светло-желтые, более зрелые желтовато-коричневые
<i>P. vulgare</i>	(0) 1 (2)	(11) 12–14 (15)	Светло-коричневые
<i>P. interjectum</i>	(2) 3–4 (5)	(10) 12 (13)	Светло-коричневые
<i>P. sibiricum</i>	(0) 1 (2)	(13) 14–18 (19)	Желтовато-коричневые
<i>P. fauriei</i>	(0) 1 (2)	(11) 12–13 (14)	Светло-коричневые
<i>P. kamelinii</i>	(0) 1 (2)	(11) 12–14 (15)	Светло-коричневые
<i>P. × vianei</i>	(1) 2 (3)	(11) 12–13 (14)	Молодые светло-желтые, более зрелые желтовато-коричневые

ЛИТЕРАТУРА

- Цвелев Н.Н.** О роде *Polypodium* (Polypodiaceae) в Восточной Европе и Северной Азии // Ботан. журн., 2004. – Т. 89, № 10. – С. 1646–1652.
- Шмаков А.И.** Конспект папоротников России // Turczaninowia, 2001. – Т. 4, № 1–2. – С. 36–72.
- Шмаков А.И.** Новый *Polypodium* с Алтая // Turczaninowia, 2004. – Т. 7, № 4. – С. 5–7.
- Berton A.** Observation sur les formes du *Polypodium vulgare* L. // Bull. Soc. bot. Fr., 1974. – Vol. 121 (95). – P. 45–53.
- Haider K.** Zur Morphologie und Physiologie der Sporangien Leptosporangiater Farne // Plata, 1954. – Vol. 44. – P. 370–411.
- Haufler H.C., Windtham M.D., Lang F.A., Whitmore S.A.** *Polypodium* L. // Flora of North America, North of Mexico. – Oxford University Press, 1993. – P. 315–323.
- Haufler C. H., Soltis D. E., Soltis P. S.** Phylogeny of the *Polypodium vulgare* complex: Insights from chloroplast DNA restriction site data // Syst. Bot., 1995. – Vol. 20. – P. 110–119.
- Lang F.A.** The *Polypodium vulgare* complex in the Pacific Northwest // Mandrono, 1971. – Vol. 21 (4). – P. 235–254.
- Nardi E., Tommei A.** Osservazioni biosistematiche sul genere "*Polypodium*" L. in Italia // Webbia, 1976. – Vol. 30 (2). – P. 219–256.
- Rothmaler W., Schneider U.** Die Gattung *Polypodium* in Europa // Die Kulturpflanze, 1962. – Beih. 3. – P. 234–248.
- Sigel E.M., Windham M.D., Haufler C.H., Pryer K.M.** Phylogeny, Divergence Time Estimates, and Phylogeography of the Diploid Species of the *Polypodium vulgare* Complex (Polypodiaceae) // Systematic Botany, 2014. – Vol. 39 (4). – P. 1042–1055.
- Triana-Moreno L.A.** Desarrollo del esporangio en *Pecluma eurybasis* var. *vilosa* (Polypodiaceae) // Boletín Científico de Museos. Museo de Historia Natural, 2012. – Vol. 16 (2). – 60–66.
- Wilson K.A.** Ontogeny of the sporangium of *Phlebodium (Polypodium) aureum* // Amer. J. Bot., 1958. – Vol. 45 (6). – P. 483–491.
- Wilson K.A.** Sporangia of the fern genera allied with *Polypodium* and *Vittaria* // Contr. Gray Herb., 1959. – Vol. 185. – P. 97–127.
- Wilson K.A.** The sporangia of three problematic species of *Polypodium* // Amer. Fern J., 1959. – Vol. 49. – P. 147–151.
- Windham M.D., Yatskievych G.** A novel hybrid *Polypodium* (Polypodiaceae) from Arizona // Amer. Fern J., 1995. – Vol. 95(2). – P. 57–67.

SUMMARY

Using light microscopy method, a comparative examination of seven species of the sporangium genus *Polypodium*, distributed in Russia (*P. australe*, *P. interjectum*, *P. vulgare*, *P. sibiricum*, *P. fauriei*, *P. × vianei* and *P. kamelinii*), were conducted. In the work attention was drawn to the number of basal cells and annulus. The results of discriminant analysis and comparative analysis of the average values of morphometric parameters of sori showed the isolated position *P. australe* and *P. interjectum* from the rest of the studied representatives.

ГЕОБОТАНИКА И РЕСУРСОВЕДЕНИЕ

УДК 581.91+633.88(574)

Н.Г. Гемеджиева

N.G. Gemejyeva

АНАЛИЗ ВИДОВОГО И РЕСУРСНОГО ПОТЕНЦИАЛА ЛЕКАРСТВЕННОЙ ФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

ANALYSIS OF SPECIFIC AND RESOURCE POTENTIAL OF THE MEDICINAL FLORA OF KAZAKHSTAN

Приведены результаты анализа видового и ресурсного потенциала лекарственной флоры Казахстана за 25-летний период. Установлена низкая степень изученности их ресурсов. Необходимо проведение систематических ресурсных работ на территории республики по выявлению и оценке сырьевой базы лекарственных растений, в первую очередь, видов, используемых в официальной медицине Республики Казахстан.

Устойчивое использование и сохранение растительных ресурсов, являющихся составной частью природных, играют важную роль в жизнедеятельности человека. В настоящее время чрезвычайно ценным и незаменимым природным ресурсом выступают лекарственные растения.

Современный анализ видового и ресурсного потенциала лекарственной флоры Казахстана послужит научной основой для сбалансированного использования и сохранности растительных ресурсов, в первую очередь, фармакопейных лекарственных растений, способных обеспечить растительным сырьем медицинскую, фармацевтическую и пищевую промышленность Казахстана. Наличие стабильной сырьевой базы сделает возможным производство современных БАДов, травяных сборов и эффективных для оздоровления народа отечественных фитопрепаратов из природного возобновляемого сырья.

Цель исследования: анализ видового и ресурсного потенциала лекарственной флоры Казахстана.

Объекты исследования: лекарственные растения природной флоры Казахстана.

Методы исследований: общепринятые ресурсоведческие (Методика определения... , 1986) и геоботанические (Быков, 1957; Корчагин, 1964; Понятовская, 1964) методы.

Настоящая работа выполнялась в рамках проекта грантового финансирования: «Скрининг природной флоры Казахстана на наличие растений с лекарственными свойствами и разработка предложений по оптимизации их использования» (2012–2014 гг.), главным итогом которого стало издание в 2014 г. «Аннотированного списка лекарственных растений Казахстана» (Грудзинская и др., 2014).

На основе сформированного аннотированного списка лекарственных растений был проведен современный анализ видового и ресурсного потенциала лекарственной флоры Казахстана, даны рекомендации по ее сбалансированному использованию.

Анализ видового разнообразия и перспектив использования лекарственной флоры Казахстана в официальной и народной медицине позволил установить, что к настоящему времени на территории Казахстана произрастает не менее 1406 видов лекарственных растений из 612 родов, относящихся к 134 семействам (Грудзинская и др., 2014), составляющих четвертую часть всех видов сосудистых растений флоры Казахстана (Абдулина, 1999; Байтенов, 2001).

В отечественной официальной медицине (ОМ) используется только 230 (16,4 %) видов лекарственных растений из 161 родов, 71 семейства, среди которых 29 видов зарегистрированы в Государственной Фармакопее Республики Казахстан (ГФ РК) (2009), 92 вида – в Государственном реестре лекарственных средств РК (2013). В таксономическом отношении наиболее представительными оказались 7 семейств, насчитывающих от 10 до 30 лекарственных видов: Lamiaceae Lindl. (10), Ranunculaceae Juss. (11), Apiaceae Lindl. (13), Fabaceae Lindl. (15), Polygonaceae Juss. (17), Rosaceae Juss. (24), Asteraceae Dumort. (30). По количеству родов лидируют семейства: Asteraceae (22), Rosaceae (13), Apiaceae (11), Fabaceae (10).

В клиническом эксперименте (ЭМ) испытано 262 (18,6 %) вида из 153 родов 60 семейств. Среди них в видовом отношении многочисленными оказались семейства, насчитывающие от 12 до 41 лекарственных

видов: Apiaceae (12), Lamiaceae (13), Poaceae Barnhart, (14), Scrophulariaceae Juss. (17), Ranunculaceae (22), Rosaceae (30), Asteraceae (41). По количеству родов лидируют семейства: Asteraceae (16), Ranunculaceae (15), Poaceae (12), Rosaceae (11).

Свыше 900 (65 %) видов составляют растения, используемые в народной медицине (НМ). В эту группу объединены лекарственные виды, используемые в народной медицине не только Монголии, Китая, Тибета, Бурятии, но и народов Средней и Восточной Азии. В их числе издавна применяемые в казахской народной медицине виды аконита, ферулы, полыни, горца, мари, мяты, рябчика, эминума, дягиля, родиолы, левзеи и др. Изучение народно-лекарственных растений казахстанской флоры позволит выявить ранее неизвестные хозяйственно-ценные признаки видов и расширить ассортимент ценных отечественных фитопрепаратов с широким спектром фармакологической активности и терапевтического действия.

В результате анализа ресурсного потенциала лекарственной флоры выявлена низкая степень изученности ресурсов дикорастущих лекарственных видов на территории Казахстана. Локальные, иногда довольно устаревшие, а также современные данные по запасам сырья имеются только для 141 (10 %) вида из 47 семейств, 100 родов аннотированного списка (табл. 1), среди которых, в первую очередь, необходимо отметить ресурсную изученность фармакопейных видов и видов, используемых в официальной медицине (Кукенов, 1999; Список ..., 1999; Государственная..., 2009; Грудзинская и др., 2014).

Таблица 1

Список видов лекарственных растений, для которых определялись запасы сырья на территории Казахстана

Вид	Семейство	Сфера применения
<i>Achillea millefolium</i> L.	Asteraceae Dumort.	ОМ, ГФРК
<i>Achillea nobilis</i> L.	Asteraceae Dumort.	НМ
<i>Aconitum altaicum</i> Steinb.	Ranunculaceae Juss.	НМ
<i>Aconitum anthoroideum</i> DC.	Ranunculaceae Juss.	НМ
<i>Aconitum apetalum</i> (Huth) B. Fedtsch.	Ranunculaceae Juss.	НМ
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	Poaceae Barnhart	НМ
<i>Ajania fastigiata</i> (C. Winkl.) Poljak.	Asteraceae Dumort.	НМ
<i>Allium nutans</i> L.	Alliaceae J. Agardh	НМ
<i>Amygdalus spinosissima</i> Bunge	Rosaceae Juss.	НМ
<i>Artemisia terrae-albae</i> Krasch.	Asteraceae Dumort.	НМ
<i>Berberis sphaerocarpa</i> Kar. et Kir.	Berberidaceae Juss.	НМ
<i>Corydalis sewerzowii</i> Regel	Fumariaceae DC.	НМ
<i>Crataegus almaatensis</i> Pojark.	Rosaceae Juss.	НМ
<i>Crataegus pontica</i> C. Koch	Rosaceae Juss.	НМ
<i>Crataegus songarica</i> C. Koch	Rosaceae Juss.	НМ
<i>Crepis sibirica</i> L.	Asteraceae Dumort.	НМ
<i>Daphne altaica</i> Pall.	Thymelaeaceae Juss.	НМ
<i>Elaeagnus oxycarpa</i> Schldtl.	Elaeagnaceae Juss.	НМ
<i>Ferula soongarica</i> Pall. ex Spreng.	Apiaceae Lindl.	НМ
<i>Fritillaria verticillata</i> Willd.	Liliaceae Juss.	НМ
<i>Helichrysum maracandicum</i> M. Pop. ex Kirp.	Asteraceae Dumort.	НМ
<i>Hyssopus ambiguus</i> (Trautv.) Iljin	Lamiaceae Lindl.	НМ
<i>Inula macrophylla</i> Kar. et Kir.	Asteraceae Dumort.	НМ
<i>Leonurus turkestanicus</i> V. Krecz. et Kuprian.	Lamiaceae Lindl.	НМ
<i>Limonium gmelinii</i> (Willd.) O. Kuntze	Limoniaceae Ser.	ГФРК

Продолжение таблицы 1

Вид	Семейство	Сфера применения
<i>Lonicera altaica</i> Pall. ex DC.	Caprifoliaceae Juss.	HM
<i>Nepeta pannonica</i> L.	Lamiaceae Lindl.	HM
<i>Origanum tyttanthum</i> Gontsch.	Lamiaceae Lindl.	HM
<i>Polygonum coriarium</i> Grig.	Polygonaceae Juss.	HM
<i>Polygonum hydropiper</i> L.	Polygonaceae Juss.	HM
<i>Salvia deserta</i> Schangin	Lamiaceae Lindl.	HM
<i>Saussurea salsa</i> (Pall.) Spreng.	Asteraceae Dumort.	HM
<i>Sorbus sibirica</i> Hedl.	Rosaceae Juss.	HM
<i>Sorbus tianschanica</i> Rupr.	Rosaceae Juss.	HM
<i>Sphaerophysa salsula</i> (Pall.) DC.	Fabaceae Lindl.	OM
<i>Syrenia siliculosa</i> (M. Bieb.) Andrz.	Brassicaceae Burnett	HM
<i>Valeriana dubia</i> Bunge	Valerianaceae Batsch	HM
<i>Veratrum nigrum</i> L.	Melanthiaceae Batsch	HM
<i>Aconitum leucostomum</i> Worosch.	Ranunculaceae Juss.	OM
<i>Acorus calamus</i> L.	Araceae Juss.	OM
<i>Adonis tianschanica</i> (Adolf) Lipsch.	Ranunculaceae Juss.	OM
<i>Alhagi pseudalhagi</i> (M. Bieb.) Fisch.	Fabaceae Lindl.	OM
<i>Allochrysa gypsophiloides</i> (Regel) Schischk.	Caryophyllaceae Juss.	OM
<i>Althaea officinalis</i> L.	Malvaceae Juss.	OM
<i>Anabasis aphylla</i> L.	Chenopodiaceae Vent.	OM
<i>Arctium tomentosum</i> Mill.	Asteraceae Dumort.	OM
<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	Rosaceae Juss.	OM
<i>Artemisia cina</i> Berg. ex Poljak.	Asteraceae Dumort.	OM
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	Asteraceae Dumort.	OM
<i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch	Saxifragaceae DC.	OM
<i>Bidens tripartita</i> L.	Asteraceae Dumort.	OM
<i>Bupleurum longifolium</i> L. (<i>B. aureum</i> Fisch.)	Apiaceae Lindl.	OM
<i>Bupleurum multinerve</i> DC.	Apiaceae Lindl.	OM
<i>Capparis herbacea</i> Willd.	Capparaceae Juss.	OM
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	Brassicaceae Burnett	OM
<i>Carum carvi</i> L.	Apiaceae Lindl.	OM
<i>Chartolepis intermedia</i> Boiss.	Asteraceae Dumort.	OM
<i>Chelidonium majus</i> L.	Papaveraceae Juss.	OM
<i>Cichorium intybus</i> L.	Asteraceae Dumort.	OM
<i>Conium maculatum</i> L.	Apiaceae Lindl.	OM
<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.	Rosaceae Juss.	OM
<i>Delphinium confusum</i> M. Pop.	Ranunculaceae Juss.	OM
<i>Delphinium dictyocarpum</i> DC.	Ranunculaceae Juss.	OM
<i>Delphinium elatum</i> L.	Ranunculaceae Juss.	OM
<i>Ephedra equisetina</i> Bunge	Ephedraceae Juss.	OM
<i>Ephedra intermedia</i> Schrenk	Ephedraceae Juss.	OM

Продолжение таблицы 1

Вид	Семейство	Сфера применения
<i>Equisetum arvense</i> L.	Equisetaceae Rich. ex DC.	ОМ
<i>Ferula foetida</i> (Bunge) Regel	Apiaceae Lindl.	ОМ
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	Rosaceae Juss.	ОМ
<i>Frangula alnus</i> Mill.	Rhamnaceae Juss.	ОМ
<i>Glycyrrhiza korshinskyi</i> Grig.	Fabaceae Lindl.	ОМ
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	Asteraceae Dumort.	ОМ
<i>Hippophae rhamnoides</i> L.	Elaeagnaceae Juss.	ОМ
<i>Inula helenium</i> L.	Asteraceae Dumort.	ОМ
<i>Malus sieversii</i> (Ledeb.) M. Roem.	Rosaceae Juss.	ОМ
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	Fabaceae Lindl.	ОМ
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	Nymphaeaceae Salisb.	ОМ
<i>Padus avium</i> Mill.	Rosaceae Juss.	ОМ
<i>Patrinia intermedia</i> (Horn.) Roem. et Schult.	Valerianaceae Batsch	ОМ
<i>Peganum harmala</i> L.	Peganaceae (Engl.) Tieg. ex Takht.	ОМ
<i>Peucedanum morisonii</i> Bess. ex Spreng.	Apiaceae Lindl.	ОМ
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Pinaceae Lindl.	ОМ
<i>Plantago major</i> L.	Plantaginaceae Juss.	ОМ
<i>Polemonium caeruleum</i> L.	Polemoniaceae Juss.	ОМ
<i>Polygonum nitens</i> (Fisch. et C. A. Mey.) V. Petrov ex Kom.	Polygonaceae Juss.	ОМ
<i>Polygonum persicaria</i> L.	Polygonaceae Juss.	ОМ
<i>Polygonum scabrum</i> Moench.	Polygonaceae Juss.	ОМ
<i>Psoralea drupacea</i> Bunge	Fabaceae Lindl.	ОМ
<i>Rhaponticum carthamoides</i> (Willd.) Iljin	Asteraceae Dumort.	ОМ
<i>Rheum tataricum</i> L. fil.	Polygonaceae Juss.	ОМ
<i>Rhodiola rosea</i> L.	Crassulariaceae DC.	ОМ
<i>Ribes nigrum</i> L.	Grossulariaceae DC.	ОМ
<i>Rosa alberti</i> Regel	Rosaceae Juss.	ОМ
<i>Rubus idaeus</i> L.	Rosaceae Juss.	ОМ
<i>Rumex confertus</i> Willd.	Polygonaceae Juss.	ОМ
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	Rosaceae Juss.	ОМ
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	Asteraceae Dumort.	ОМ
<i>Thermopsis alterniflora</i> Regel et Schmalh.	Fabaceae Lindl.	ОМ
<i>Tribulus terrestris</i> L.	Zygophyllaceae R.Br.	ОМ
<i>Tussilago farfara</i> L.	Asteraceae Dumort.	ОМ
<i>Urtica dioica</i> L.	Urticaceae Juss.	ОМ
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Ericaceae Juss.	ОМ
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	Melanthiaceae Batsch	ОМ
<i>Verbascum thapsus</i> L.	Scrophulariaceae Juss.	ОМ
<i>Vexibia pachycarpa</i> (Schrenk ex C. A. Mey.) Jakovl.	Fabaceae Lindl.	ОМ
<i>Artemisia leucodes</i> Schrenk	Asteraceae Dumort.	ОМ, ГФРК
<i>Artemisia absinthium</i> L.	Asteraceae Dumort.	ОМ, ГФРК

Окончание таблицы 1

Вид	Семейство	Сфера применения
<i>Artemisia glabella</i> Kar. et Kir.	Asteraceae Dumort.	ОМ, ГФРК
<i>Betula pendula</i> Roth	Betulaceae S.F. Gray	ОМ, ГФРК
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Betulaceae S.F. Gray	ОМ, ГФРК
<i>Chamomilla recutita</i> (L.) Rauschert	Asteraceae Dumort.	ОМ, ГФРК
<i>Crataegus korolkowii</i> L. Henry (= <i>C. altaica</i> (Loud.) Lange)	Rosaceae Juss.	ОМ, ГФРК
<i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	Fabaceae Lindl.	ОМ, ГФРК
<i>Glycyrrhiza uralensis</i> Fisch.	Fabaceae Lindl.	ОМ, ГФРК
<i>Hypericum perforatum</i> L.	Hypericaceae Juss.	ОМ, ГФРК
<i>Origanum vulgare</i> L.	Lamiaceae Lindl.	ОМ, ГФРК
<i>Paeonia anomala</i> L.	Paeoniaceae Rudolphi	ОМ, ГФРК
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.-	Rosaceae Juss.	ОМ, ГФРК
<i>Rosa majalis</i> Herrm.	Rosaceae Juss.	ОМ, ГФРК
<i>Serratula coronata</i> L.	Asteraceae Dumort.	ОМ, ГФРК
<i>Aconitum volubile</i> Pall. ex Koelle	Ranunculaceae Juss.	ЭМ
<i>Agrimonia asiatica</i> Juz.	Rosaceae Juss.	ЭМ
<i>Artemisia annua</i> L.	Asteraceae Dumort.	ЭМ
<i>Artemisia dracunculus</i> L.	Asteraceae Dumort.	ЭМ
<i>Artemisia rutifolia</i> Steph. ex Spreng.	Asteraceae Dumort.	ЭМ
<i>Artemisia santolinifolia</i> (Turcz. ex Pamp.) Krasch.	Asteraceae Dumort.	ЭМ
<i>Artemisia sieversiana</i> Willd.	Asteraceae Dumort.	ЭМ
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	Onagraceae Juss.	ЭМ
<i>Cistanche salsa</i> (C. A. Mey.) G. Beck	Orobanchaceae Vent.	ЭМ
<i>Echinops albicaulis</i> Kar. & Kir.	Asteraceae Dumort.	ЭМ
<i>Eremurus regelii</i> Vved.	Asphodelaceae Juss.	ЭМ
<i>Hedysarum neglectum</i> Ledeb.	Fabaceae Lindl.	ЭМ
<i>Hypericum scabrum</i> L.	Hypericaceae Juss.	ЭМ
<i>Mentha longifolia</i> (L.) L.	Lamiaceae Lindl.	ЭМ
<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O.Schwarz	Rosaceae Juss.	ЭМ
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Poaceae Barnhart	ЭМ
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	Ranunculaceae Juss.	ЭМ
<i>Tamarix ramosissima</i> Ledeb.	Tamaricaceae Link	ЭМ
<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	Lamiaceae Lindl.	ЭМ
<i>Urtica cannabina</i> L.	Urticaceae Juss.	ЭМ
<i>Ziziphora clinopodioides</i> Lam. (= <i>Z. bungeana</i> Juz.)	Lamiaceae Lindl.	ЭМ

Установлено, что из 230 официально используемых в медицине видов растений из 33 семейств запасы сырья изучались лишь у 84 (36,5 %), что составляет не менее 6 % от общего числа видов лекарственной флоры Казахстана. Не определялись запасы сырья у остальных 146 (63,5 %). Преобладающее большинство этих видов в природе зарослей промыслового значения не образует, некоторые встречаются локально или рассеянно, либо выращиваются в культуре и обеспечивают потребности в сырье. Часть видов относится к категории редких, часть видов произрастает в труднодоступных, болотистых местах и в высокогорных условиях, некоторые как рудеральные растения произрастают у дорог, в населенных пунктах, на залежах и т. п.

Из числа применяемых в официальной медицине видов перспективны для последующих ресурсных исследований *Alhagi kirghisorum* Schrenk, *Rhamnus cathartica* L., *Filipendula vulgaris* Moench, виды родов: *Polygonum* L., *Salix* L., *Potentilla* L., *Juniperus* L.

Распределение количества официально используемых видов лекарственных растений, имеющих сведения по запасам сырья, по семействам показало, что из 84 видов по одному виду представлено в 28 семействах: Agaceae, Brassicaceae, Carragaceae. и т. д. По два вида отмечено в семействах Betulaceae, Ephedraceae. Из остальных семейств наиболее представительны в видовом отношении Asteraceae (17 видов), Rosaceae (11 видов), Fabaceae (восемь видов), Polygonaceae (пять видов), Apiaceae (шесть видов) и Ranunculaceae (пять видов).

Анализ ресурсной изученности, в первую очередь, 29 фармакопейных видов из 11 семейств, включенных во 2-е издание Государственной Фармакопеи Республики Казахстан (2009), показал, что запасы сырья изучались у 21 (или 72,4 %) видов с наибольшим видовым представительством сем. Asteraceae (шесть видов): *Achillea millefolium*, *Artemisia absinthium*, *A. glabella*, *A. leucodes*, *Chamomilla recutita*, *Serratula coronata* и сем. Rosaceae (четыре вида): *Crataegus korolkowii*, *C. sanguinea*, *Rosa acicularis*, *R. majalis*. По два фармакопейных вида в семействах Fabaceae (*Glycyrrhiza glabra* и *G. uralensis*) и Betulaceae (*Betula pendula*, *B. pubescens*) обеспечены сырьевой базой. В остальных семи семействах: Hypericaceae, Lamiaceae, Limoniaceae, Malvaceae, Melanthiaceae, Nymphaeaceae, Paeoniaceae сведения о запасах сырья обнаружены только для одного вида. Таким образом, для восьми (или 27,6 %) фармакопейных видов казахстанской флоры отсутствуют данные по сырьевой базе, среди которых *Ajanía fruticulosa* (Ledeb.) Poljak., *Salsola collina* Pall., *Thymus serpyllum* L., *Althaea armeniaca* Ten. и т. д., что связано с отсутствием дикорастущих зарослей, имеющих промысловое значение.

Таксономический анализ 141 вида, для которых имеются сведения о запасах сырья, показал, что наиболее изучены в ресурсном отношении виды семейств: Apiaceae (семь видов), Polygonaceae (восемь видов), Lamiaceae (девять видов), Fabaceae, Ranunculaceae (по 10 видов), Rosaceae (19 видов), Asteraceae (30 видов). Таким образом, наибольшее количество изученных в ресурсном отношении видов (94 вида, или 66,7 % от общего числа ресурсных видов) сосредоточено в семи семействах (14,9 %) из 47. У девяти семейств (19,1 %): Betulaceae, Hypericaceae, Melanthiaceae, Urticaceae, Brassicaceae, Ephedraceae, Elaeagnaceae, Poaceae, Valerianaceae изучено по два вида. Наименее изученными в ресурсном отношении оказались 31 семейство (или 66 %) из 47, у которых изучено по одному виду.

Анализ семи ведущих семейств по рассматриваемому показателю показал, что лидирующее положение по количеству изученных родов (17) и видов (30) занимает сем. Asteraceae. В нем представлено 17 видов, официально используемых научной медициной (в том числе шесть фармакопейных) и 13 видов, применяемых в экспериментальной и народной медицине.

Наиболее изучены в ресурсном отношении представители рода *Artemisia* L. (11 видов), среди которых пять официально используемых в медицине видов: *A. absinthium*, *A. cina*, *A. glabella*, *A. leucodes*, *A. vulgaris* и шесть видов (*A. annua*, *A. dracunculoides*, *A. rutifolia*, *A. santolinifolia*, *A. sieversiana*, *A. terrae-albae*), применяемых в народной и экспериментальной медицине. Кроме того, запасы сырья также определены у 2-х видов тысячелистника (*A. millefolium*, *A. nobilis*), 2-х видов бессмертника (*Helichrysum arenarium*, *H. maracandicum*), применяемых в официальной и экспериментальной медицине. Вместе с тем, у целого ряда видов, широко используемых официальной медициной, запасы сырья не изучены: *A. fruticulosa* (Ledeb.) Poljak., *Arctium lappa* L., *A. taurica* Willd., *A. vulgaris* L., *Centaurea cyanus* L., *Ch. suaveolens* (Pursh) Rydb., *Cnicus benedictus* L., *Echinops ritro* L., *Silybum marianum* (L.) Gaertn., *Solidago virgaurea* L., *Taraxacum officinale* Wigg. Изперечисленных, за исключением *A. vulgaris* и *T. officinale*, почти все виды произрастают в природных условиях рассеянно и промысловых зарослей не образуют.

Вторую позицию по количеству ресурсных видов занимает сем. Rosaceae, в котором из 19 ресурсных видов запасы сырья определялись у 11 из 23 официально признанных и восьми видов, применяемых в народной и экспериментальной медицине. Почти у половины официально признанных видов рассматриваемого семейства запасы сырья не изучены: *Amygdalus communis* L., *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb., *F. vulgaris* Moench, *Fragaria vesca* L., *Geum urbanum* L., *Potentilla argentea* L., *P. erecta* (L.) Raeusch., *Rosa corymbifera* Borkh., *R. fedtschenkoana* Regel, *R. laxa* Retz. Перспективны для подсчета запасов виды р. *Rosa* L., *F. vulgaris*, *A. communis*, *F. vesca*, *G. urbanum*.

Третью позицию по количеству ресурсных видов занимает сем. Fabaceae. В этом семействе из 10 ресурсных видов запасы сырья определялись у двух фармакопейных и семи из 15 официально признан-

ных и у одного вида, применяемого в народной и экспериментальной медицине. Среди официально признанных видов запасы не изучены у *A. kirghisorum* Schrenk, *G. echinata* L., *Hedysarum alpinum* L., *Ononis arvensis* L., *Thermopsis alterniflora* Regel et Schmalh., поэтому эти виды перспективны для учета запасов сырья.

У видов сем. *Ranunculaceae* запасы сырья определялись только у пяти из 11 официально признанных и пяти видов, применяемых в народной и экспериментальной медицине. Почти для половины официально признанных видов этого семейства запасы сырья не изучались: *Aconitum soongoricum* Stapf, *Adonis vernalis* L., *Thalictrum foetidum* L., *Th. isopyroides* C. A. Mey., *Th. minus* L., *Nigella damascena* L., для которой предпочтительно выращивание в культуре. *A. vernalis* L. является редким, а *A. soongoricum* Stapf, несмотря на сравнительно широкий ареал, не образует крупных промысловых массивов. Более того, популяции этого вида подвергаются бесконтрольной эксплуатации местным населением, которое использует подземные части этого растения в качестве лекарственного сырья. В этой связи целесообразно строгое квотирование заготовок *A. soongoricum* для нужд фармацевтической промышленности с обязательным укоренением растений в местах их естественного произрастания и создание культурных плантаций. Перспективно также изучение вида в системах *in vitro* с использованием методов биотехнологии.

Единственный представитель казахстанских борцов – фармакопейный вид борец белоустый обеспечен сырьевой базой. По результатам ресурсных исследований сырьевая база борца белоустого на хребтах Северного Тянь-Шаня и Казахстанского Алтая достаточна для проведения заготовок в промышленных масштабах. Наиболее близкий к борцу белоустому вид – б. мелкопестный *A. apetalum*, перспективный для промышленного получения зонгорина, также характеризуется стабильной сырьевой базой на хребтах Джунгарский Алатау и Листвяга.

В сем. *Lamiaceae* из девяти ресурсных видов запасы сырья определялись только для одного фармакопейного вида – *Origanum vulgare* L., а также у восьми видов, применяемых в народной и экспериментальной медицине. Для официально признанных лекарственных растений: *Marrubium vulgare* L., *Melissa officinalis* L., *Phlomis pungens* Willd., *Salvia aethiopsis* L., *S. sclarea* L., *Stachys betoniciflora* Rupr., *Th. serpyllum* L. нет данных по изучению запасов сырья. Перспективны для изучения запасов *M. vulgare*, *S. aethiopsis*, *S. sclarea*, *Ph. pungens*, остальные виды встречаются реже и зарослей, имеющих практический интерес, выявить не удалось.

У видов сем. *Polygonaceae* запасы сырья определялись только у пяти официально признанных и двух видов, применяемых в народной и экспериментальной медицине. Для 11 видов, применяемых в официальной медицине Казахстана, запасы сырья не изучались: в том числе у шести видов горцев: *Polygonum amphibium* L., *P. aviculare* L., *P. bistorta* L., *P. minus* Huds., *P. soongoricum* Schrenk, *P. viviparum* L., *Rheum compactum* L. и четырех видов щавеля: *Rumex acetosella* L., *R. marschallianus* Rchb., *R. rossicus* Murb., *R. thyrsoiflorus* Fingerh. Однако, для проведения заготовок достаточны природные заросли *P. aviculare*, *P. bistorta*, остальные виды встречаются реже, либо не образуют промысловых зарослей.

У видов сем. *Ariaceae* запасы сырья определялись только у пяти официально признанных и двух видов, применяемых в народной и экспериментальной медицине. У применяемых в официальной медицине Казахстана видов *Daucus carota* L., *Ferula sumbul* (Kauffm.) Hook., *Oenanthe aquatica* (L.) Pair., *Pimpinella saxifraga* L. и др. запасы сырья не изучались. Перечисленные виды в природных условиях произрастают рассеянно и промысловых зарослей выявить не удалось. Для *Coriandrum sativum* L., *Foeniculum vulgare* Mill., *Pastinaca sativa* L. предпочтительнее культурные плантации.

Анализ сведений по локализации запасов сырья ресурсных видов по регионам Казахстана позволил установить, что наиболее изучены запасы лекарственных видов южного (91 вид или 64,5 %) и восточного (59 видов или 41,8 %) Казахстана. Для северного Казахстана выявлены запасы сырья у 19 видов (13,5 %), незначительна доля изученных лекарственных видов центрального (7 видов или 5 %) и западного (6 видов или 4,3 %) Казахстана.

Анализ распределения ресурсных видов по горным экосистемам Казахстана, где в основном сосредоточено видовое разнообразие лекарственной флоры, показал, что запасы промыслового значения на хребтах Северного и Западного Тянь-Шаня образуют не менее 25 (17,7 %) из 141 ресурсных вида лекарственной флоры. Среди них лидирует *Hypericum perforatum*, образующий промысловые заросли на семи горных хребтах, а также виды *A. millefolium*, *O. vulgare*, *Patrinia intermedia*, *Ziziphora clinopodioides*, образующие промысловые заросли на шести горных хребтах, *H. scabrum*, *Mentha longifolia*, *P. nitens*, *R. tianschanicus*, образующие заросли на четырех хребтах. Не менее 16 видов образуют промысловые запасы на трех из 10

приведенных хребтов Северного и Западного Тянь-Шаня, для остальных видов запасы сырья определены на одгом или двух хребтах.

На хребтах Казахстанского Алтая запасы промыслового значения образуют не менее 10 (7,1 %) из 141 ресурсных вида лекарственной флоры, среди которых лидирует *A. leucostomum*, образующий промысловые заросли на 6 горных хребтах, *Veratrum lobelianum* и *A. millefolium*, образующие запасы на пяти хребтах. Не менее семи видов образуют промысловые запасы на трех из 10 приведенных хребтов Казахстанского Алтая, для остальных видов запасы сырья определены на одном или двух хребтах.

Следовательно, большая часть ресурсных видов с обеспеченной сырьевой базой сосредоточена на хребтах Северного и Западного Тянь-Шаня, расположенных на юге и юго-востоке Казахстана.

Для проведения заготовок лекарственного сырья перспективны хребты Северного и Западного Тянь-Шаня: Джунгарский Алатау (27 видов), Заилийский Алатау (26 видов), Кетмень (14 видов), Киргизский (14 видов), Кунгей Алатау (12 видов), Каржантау (12 видов), Терскей Алатау (9 видов), Боролдайтау (6 видов) и хребты Казахстанского Алтая: Западный Тарбагатай (21 вид), Курчумский (13 видов), Калбинский (11 видов), Сарымсақты (9 видов), Азутау (9 видов), Нарымский (9 видов), Саур, Манрак (8 видов), Алтайский Тарбагатай (7 видов), Южный Алтай (6 видов), Листвяга (4 вида).

Следует отметить, что приведенные сведения о запасах сырья для 141 ресурсного вида охватывают 20–25-летний период. Для отдельных видов приведены данные по запасам сырья 1961–1963 гг. (*Anabasis aphylla*), 1968 г. (*P. coriarium*, *Limonium gmelinii*), 1983 г. (*Sphaerophysa salsula*), 1986 г. (*Leonurus turkestanicus*), так как ресурсные исследования перечисленных видов позднее не проводились. Анализ имеющихся сведений по запасам сырья показал, что наименьшее количество (31 вид) характеризуется данными, полученными до 1990 г. Наибольшее количество (70) видов было охвачено ресурсными исследованиями до 2000 г., до 2010 г. и за последнее 4 года количество видов, у которых подсчитывались запасы сырья, различается незначительно: 49 и 47 видов соответственно.

Это свидетельствует об активизации ресурсных исследований в последние годы, прежде всего, экономически востребованных и наиболее значимых в настоящее время видов. К ним относятся солодка голая и с. уральская, цистанхе солончаковая, ферула вонючая, а также дикие сородичи культурных растений – каперсы, шиповники, многие травянистые виды растений, характеризующиеся лекарственными, пищевыми, кормовыми и др. полезными свойствами. В их числе полынь беловатая, п. голая, п. однолетняя, серпуха венценосная, горькуша солончаковая, хартолепис, виды борцев, живокостей и т. д.

Таким образом, из представленных в аннотированном списке 1406 видов из 612 родов 134 семейств высших цветковых растений в официальной медицине используются только 230 видов из 71 семейства, в числе которых 29 фармакопейных видов. Запасы сырья учтены для 141 ресурсных вида лекарственной флоры Казахстана из 100 родов 47 семейств, в их числе 82 вида применяются в официальной медицине, остальные 59 видов широко используются в экспериментальной и народной медицине. Более половины ресурсных видов (94) сосредоточено в семи ведущих семействах из 47: *Ariaceae*, *Polygonaceae*, *Lamiaceae*, *Fabaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Asteraceae*. Малоизучены в ресурсном отношении 31 семейство, где изучено по одному виду.

Нынешнее состояние лекарственных растительных ресурсов Казахстана требует, во-первых, реализации долгосрочной программы всестороннего изучения и освоения лекарственных растительных ресурсов, как регионов, так и Республики в целом; во-вторых, создание единого научно-производственного центра, координирующего и реализующего оптимальный режим функционирования системы сбора, распределения растительного сырья до получения конечного продукта (Кукенов, 1999).

Современные систематические ресурсные исследования лекарственной флоры по всей территории Казахстана позволят определить перспективные для заготовок и последующего освоения регионы; выявить виды, перспективные для промышленного выращивания и нуждающиеся в охране; обеспечить научную основу их рационального использования, которая «...позволит максимально эффективно трансформировать природные богатства нашей страны в устойчивый экономический рост» (Стратегия «Казахстан – 2050»).

ЛИТЕРАТУРА

- Абдулина С.А. Список сосудистых растений Казахстана. – Алматы, 1999. – С. 161.
Байтенов М.С. Флора Казахстана. Родовой комплекс флоры. – Т. 2. – Алматы, 2001. – С. 139.
Быков Б.А. Геоботаника. – Алма-Ата, 1957. – С. 22–23.
Государственная Фармакопея Республики Казахстан. Издание 1. – Астана, 2009. – Т. 2. – 790 с.

Государственный Реестр лекарственных средств Республики Казахстан (Перечень лекарственных средств, зарегистрированных и разрешенных к применению и производству Министерством здравоохранения Республики Казахстан). – 2013. URL: adilet.zan.kzИПС Әділет>docs/U950002655

Грудзинская Л.М., Гемеджиева Н.Г., Нелина Н.В., Каржаубекова Ж.Ж. Аннотированный список лекарственных растений Казахстана. – Алматы, 2014. – 220 с.

Корчагин А.А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Т. 3. – М. – Л., 1964. – С. 39–60.

Кукенов М.К. Ботаническое реурсоведение Казахстана. – Алматы, 1999. – 160 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. Т. 3. – М. – Л., 1964. – С. 209–237.

Список официально признанных лекарственных растений // Руководство по работе с лекарственными растениями / Под ред. Н.Д. Беклемишева. – Алматы, 1999. – С. 95–132.

Стратегия «Казахстан – 2050». II. Десять глобальных вызовов XXI века. Шестой вызов – исчерпаемость природных ресурсов. Послание Президента Республики Казахстан – лидера нации Н. А. Назарбаева народу Казахстана. – Астана, 14. 12. 2012.

SUMMARY

The results of the analysis of specific and resource potential of the medicinal flora of Kazakhstan for a 25-year period are shown. A low degree of the exploration of its resources was identified. It is necessary to carry out a systematic resource work to identify and assess resource base of medicinal plants on the territory of the Republic, primarily the species used in the official medicine of the Republic of Kazakhstan.

УДК 630.23

Д. Зоёо, М. Ундраа

D. Zoyo, M. Undraa

ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ ПОСЛЕ РУБКИ УХОДА В ПСЕВДОТАЕЖНЫХ ЛИСТВЕННИЧНЫХ МОЛОДНЯКАХ

PLANT COMMUNITY DYNAMIC AFTER SELECTIVE CUTTING IN YOUNG GROWTH PSEUDOTAIGA LARCH STAND

Установлены результаты исследования разнотравно-ритидиевого псевдотаежного лиственничника Центрального Хангая через 28 лет формируются ритидиево-злаково-брусничное сообщество на участке рубки ухода с интенсивностью 27,3 %, ритидиево-мёртвопокровное сообщество рубки ухода с интенсивностью 40 %, ритидиево-разнотравно-злаковое сообщество рубки ухода с интенсивностью 60 %.

Согласно лесорастительному районированию Монголии (Карта лесов Монголии, 1983), районы наших исследований относятся к Центрально-Хангайской провинцией Хангайской лесорастительной области, состоящей из горных степей и лиственничных лесов. Псевдотаежные лиственничники формируются в экстремальных континентальных холодных и сухих условиях высокогорий (Коротков, 1976; Коротков, Дугаржав, 1976).

Процесс формирования молодняка тесно связан с распределением древесных пород, биологическими свойствами и экологическими условиями мест произрастания. Один из видов рубки ухода – прореживание – проводится в древостоях от 40 до 60-летнего возраста с целью создания благоприятных условий для правильного формирования ствола и кроны лучших деревьев. К рубке выбирают деревья с нежелательной формой ствола и кроны (Доржсурэн и др., 2001). После проведения рубки ухода увеличивается площадь питания, улучшаются световой режим и режим увлажнения, в результате чего создаются благоприятные условия и ускоряются рост и развитие древостоя (Савин и др., 1987). С целью устойчивого использования, восстановления и увеличения лесных ресурсов в молодняке проводят рубки ухода, что является основным лесохозяйственным мероприятием (Цогт и др., 2004).

Для изучения динамики роста и процесса формирования лиственничного молодняка после рубок ухода разной интенсивности в 1979 г. Е.Н. Савин, И.А. Коротков, З. Цогт закладывали пробные площади в Центральном Хангае. На этих площадях мы выполняли повторное описание спустя 28 лет в составе лесного отряда СРМКБЭ. Изучение изменения растительного сообщества лиственничного молодняка, где проводились рубки ухода, имеет большое значение для установления способа дальнейшего лесовосстановления и лесовозобновления.

Методика исследования

Подбор, закладка и описание пробных площадей проводились согласно методическим указаниям, изложенным в работах В.Н. Сукачева и С.В. Зонна (1961). На пробных площадях проводилась таксация леса по методам, принятым в лесной таксации (Анучин, 1983). Равномерно по площади закладывали учетные площадки размером 2 × 2 м на пробу и проводили описание подлеска, травяно-кустарникового и мохово-лишайникового ярусов и учет всходов и подроста древесных пород в 1979 и 2007 гг. Описание напочвенного покрова леса 1979 г. сравнивалось с описанием 2007 г.

Коэффициент сходства этих описаний по ценотической значимости определен методом наименьших сумм (Василевич, 1969). Коэффициент сходства по видовому составу определен по формуле Серенсена. Материалы исследований по возобновлению и динамике растительного покрова в основном обработаны статистическими методами.

Цель исследования заключалась в изучении изменения напочвенного покрова и состояния древостоя и подроста под воздействием рубки ухода в псевдотаежном разнотравно-ритидиевом лиственничнике. Лиственничник разнотравно-ритидиевый является вторым широко распространенным типом леса в Центральном Хангае (Леса МНР, 1983).

Результаты исследования

Лесной отряд Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции закладывал постоянную пробную площадь рубки ухода в 1979 году в разнотравно-ритидиевом псевдотаежном лиственничных молодняке. Участок исследования расположен в 23 км от центра сомона Тосонцэнгэл Завхан аймака, урочище Хуурай. Пробные площади (ПП-1К, ПП-В, ПП-2, ПП-3) были заложены в 1979 г. в средней части склона северной экспозиции с крутизной 5°, на высотах 2033 м над ур. м. Размер пробной площади 25 × 25 м (0,06 га). Бонитет леса IV. Количество живых деревьев лиственницы 10560 шт./га. Средний диаметр – 5,6 см, высота – 6,73 м, запас – 95,04 м³. Полнота – 1,20. Лесообразующая порода – *Larix sibirica* Ledb. В разнотравно-ритидиевом сообществе произрастает 15 видов. В кустарничком ярусе встречаются *Rosa acicularis* 3,4 ± 3,4 %, *Lonicera altaica* 0,4 ± 0,24 %. Проективное покрытие травяного яруса в среднем составляет 19 ± 5,71 %, в котором доминируют *Bromus pumellinus* 6,6 ± 1,6 %, *Vaccinium vitis-idaea* 4,6 ± 3,89 %, *Lathyrus humilis* 4,6 ± 2,46 %, *Poa sibirica* 1,7 ± 0,49 %, *Euphorbia discolor* 1 ± 0,27 %. В лесу этого типа моховой ярус сильно развит. Проективное покрытие мохового покрова составляет 18,6 ± 7,84 %, из них доминируют *Rhytidium rugosum* 16,4 ± 7,1 %, *Thuidium abietinum* 1,4 ± 0,6 %.

В разнотравно-ритидиевом псевдотаежном лиственничнике, который вырубил с интенсивностью 27,3 %, произрастает 15 видов. Возобновление древесных пород после 28 лет на 1 гектаре площади составило 4000 ± 1695 (К-80 %) подростов лиственницы. В кустарничком ярусе встречается *Lonicera altaica* 0,8 ± 0,49 %. Проективное покрытие травяного покрова составляет 38,2 ± 14,18 %, в котором доминируют *Vaccinium vitis-idaea* 21,8 ± 14,09 %, *Bromus pumellinus* 11,2 ± 8,46 %, *Poa sibirica* 2,2 ± 0,96 %. В моховом покрове разрастается *Rhytidium rugosum* 18,4 ± 15,97 %.

На участке рубок ухода с интенсивностью 41,4 % произрастают 10 видов. Возобновление древесных пород после 28 лет на 1 га площади составило 1000 ± 612 (К-40 %) всходов лиственницы. Проективное покрытие травяного покрова составляет 20,6 ± 10,6 %, из них господствуют *Vaccinium vitis-idaea* 11,7 ± 10,8 %, *Bromus Pumpellinus* 6,6 ± 2,6 %. В моховом покрове встречается *Rhytidium rugosum* 22,6 ± 15,4 %.

На участке рубок ухода с интенсивностью 60 % произрастает 14 видов. Возобновление древесных пород после 28 лет на 1 га площади составило 156 ± 156 (К-6 %) подростов лиственницы. В кустарничком покрове встречается *Lonicera altaica* 0,1 ± 0,1 %. Проективное покрытие травяного покрова составляет 32,4 ± 7,19 %, в котором доминирует *Vaccinium vitis-idaea* 11 ± 7,8 %, *Bromus pumellinus* 10 ± 5,1 %, *Lathyrus humilis* 7 ± 1,89 %, *Poa sibirica* 2,4 ± 0,7 %, *Festuca altaica* 1 ± 0,4 %. В моховом покрове встречается *Rhytidium rugosum* 12,4 ± 8,72 % (рис. 1).

Через 28 лет формируются ритидиево-злаково-брусничное сообщество на опытном участке рубки ухода с интенсивностью 27,3 %, ритидиево-мёртвое покровное сообщество на участке рубки ухода с интенсивностью 40 %, ритидиево-разнотравно-злаковое сообщество на участке рубки ухода с интенсивностью 60 %.

При сравнении контрольного леса и вырубленного леса с разной интенсивностью коэффициент сходства фитоценозов до и после рубки ухода составляет 68–73 % по видовому составу, а по ценотической значи-

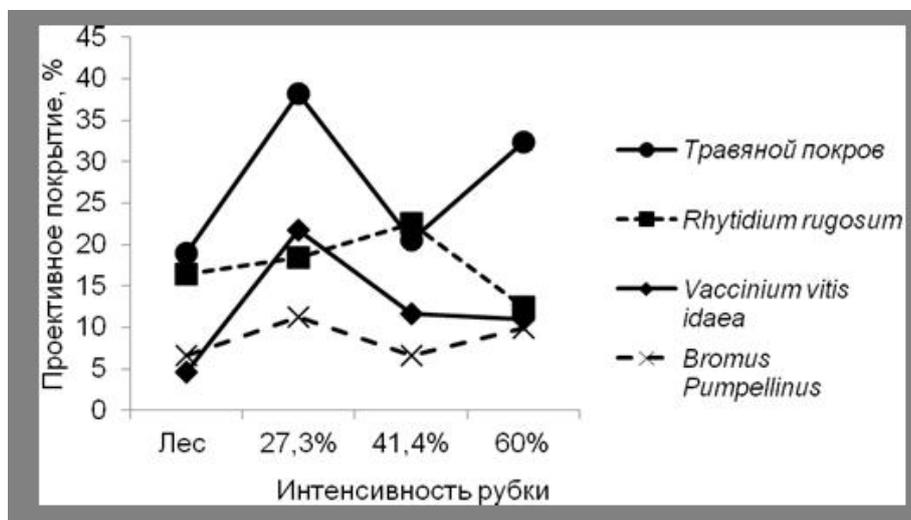


Рис. 1. Динамика живого почвенного покрова на участке проводимых рубок с целью ухода.

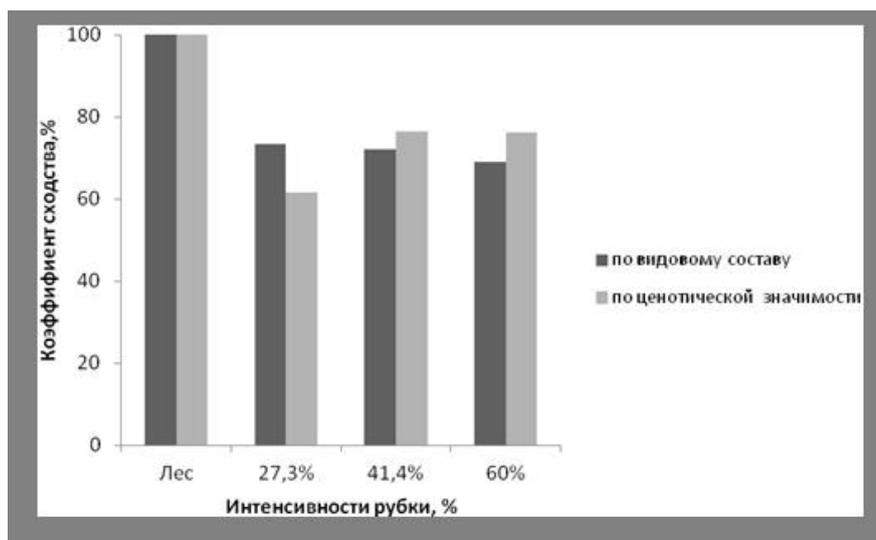


Рис. 2. Коэффициент сходства фитоценозов в разнотравно-ритидиевом псевдотаежном лиственничном молодняке.

мости сходства на 61–76 %. Отсюда видно, что вырубка с интенсивностью 27,3–60 % не оказывала резкого влияния на почвенный покров (рис. 2).

Заклучение

В насаждениях разнотравно-ритидиевого псевдотаежного лиственничника через 28 лет формируются ритидиево-злаково-брусничное сообщество на опытном участке рубки ухода с интенсивностью 27,3 %, ритидиево-мёртвопокровное сообщество на участке рубки ухода с интенсивностью 40 %, ритидиево-разнотравно-злаковое сообщество на участке рубки ухода с интенсивностью 60 %. Исходя из этого, отмечается закономерность в том, что проведение рубки ухода для процесса лесовозобновления и лесной экологии более полезно, чем сплошные рубки. Важным вопросом лесного хозяйства является проведение рубок ухода в лиственничном молодняке с научным обоснованием и при подходящей рекомендации – это увеличивает количество лесных ресурсов и ускоряет рост и развитие древостоя.

ЛИТЕРАТУРА

- Анучин П.Н.* Лесная таксация. 5-е изд., доп. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 550 с.
- Белов С.В.* Лесоводство. Учебное пособие для вузов. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 352 с.
- Василевич В.И.* Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
- Доржсүрэн Ч., Цогт З., Цэдэндаш Г., Чулуунбаатар Д. и др.* Брошюра менеджмента леса коллективного владения. – УБ.: Зэл издательство, 2001. – 71 с. (на монгольском языке).
- Коротков И.А.* Географические закономерности распределения лесов Монгольской Народной Республики // Бот. журн., 1976. – Т. 61, № 2. – С. 145–153.
- Коротков И.А., Дугаржав Ч.* Закономерности распределения лесов в Монгольской Народной Республики // Тр. Института ботаники АМ МНР. Улан-Батор, 1976. – Вып. 1. – С. 162–185.
- Леса Монгольской Народной Республики (Лиственничные леса Центрального Хангая). – Новосибирск: Наука, 1983. – 149 с.
- Савин Е.Н., Доржсүрэн Ч., Цогт З.* Зависимости между диаметрами и высотой деревьев в лиственничных молодняках Центрального Хангая // Тр. ин-та ботаники АНМ, 1984. – № 10. – С. 3–7 (на монгольском языке).
- Сукачев В.Н., Зонн С.В.* Методические указания к изучению типов леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 144 с.
- Цогт З., Дугаржав Ч., Даишэвэг Ц.* Оптимальная интенсивность выборки при рубках ухода в лиственничнике Центрального Хангая // К вопросу лесовосстановления и использования. УБ, 2004. – С. 139–143. (на монгольском языке).

SUMMARY

The studies carried out in herbs-rhytidium mosses pseudotaiga larch forest in Central Khangai after selective cutting with various intensities revealed that there were formed rhytidium-grasses-cowberry community in the plot with intensity of 27,3 %, rhytidium-dead plant cover community in the plot with intensity of 40 % and rhytidium-herbs-grasses community in the plot with intensity of 60 % after 28 years, respectively.

УДК 581.524.43(235.216)

Л.А. Димеева, К. Усен

L.A. Dimeyeva, K. Ussen

ВЫСОТНО-ПОЯСНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА КИРГИЗСКОГО ХРЕБТА В ПРЕДЕЛАХ КАЗАХСТАНА

ALTITUDINAL DIFFERENTIATION OF VEGETATION COVER OF KYRGHYZ MOUNTAIN RANGE IN THE BORDERS OF KAZAKHSTAN

Изучены закономерности высотного распределения растительности Киргизского хр. в пределах Казахстана. Выявлены высотные пояса: предгорных пустынь; горных степей с подпоясами опустыненных, саванноидных и луговых степей; пояс арчовых редколесий; пояс субальпийских лугов и стлаников; пояс криофитных (альпийских) лугов. Отмечено высокое фитоценотическое разнообразие в межгорных ущельях и долинах рек.

Хр. Киргизский Алатау расположен в широтном направлении между Северным и Западным Тянь-Шанем, протягиваясь между р. Чу и Талас. Протяженность хребта 360 км, ширина 30–40 км (Шлыгин, 1971). В геоморфологическом отношении хребет ассиметричен. Южный склон крутой, менее расчлененный, северный более пологий и удлиненный. В пределы Казахстана попадает лишь западная часть северного склона с абсолютными высотами до 3700 м над ур. м. В его пределах выделяются высокогорный грядовый рельеф (3000–3700 м над ур. м.) с современным оледенением, среднегорный (2200–3000 м над ур. м.), низкогорный (1000–2200 м над ур. м.), переходящий в предгорные возвышенности и равнины (Рельеф Казахстана, 1991). К крупным рекам региона относятся Чу, Талас, Курагаты, Асса. Наиболее значительными горными реками, впадающими в р. Чу, являются Большой Кемин, Мерке, Аспара, Каракистак.

На северном макросклоне Киргизского хр. распространены следующие почвы (Ассинг и др., 1967; Мамытов, 1987): 1) сероземы (650–1000 м над ур. м.); 2) светло-каштановые (700–1100 м над ур. м.); 3) темно-каштановые (1100–1300 м над ур. м.); 4) горные темно-каштановые (1400–1500 м над ур. м.); 5) горные черноземы (1500–2200 м над ур. м.); 6) горно-луговые субальпийские (2200–3000 м над ур. м.); 7) горно-лесные (2500–3000 м над ур. м.); 8) горно-луговые дерново-полуторфяные альпийские почвы (3000–3500 м над ур. м.). В западной части хребта отсутствует зона горных черноземов и зона лесных почв (Дурасов, Тазабеков, 1981). На горных склонах большие площади занимают скалы и каменистые участки.

Характерной особенностью климата предгорной зоны является резкая континентальность и сильная засушливость. Количество осадков возрастает с запада на восток. В нижних частях хребта преобладают осадки весенние, зимние и осенние. Лето сухое и жаркое. На высоте более 1600 м над ур. м. распределение осадков равномерное, они выпадают и летом. В западной оконечности Киргизского Алатау лето засушливое, жаркое с температурами до + 30–35 °С. Зимы холодные, малоснежные, с температурами в январе – феврале до – 25 °С. На различных высотах климатические условия не однородны. С высотой изменяются температурный режим – от жаркого пояса до холодного; возрастает годовое количество осадков, от 200–300 до 500 мм и более (Серпикиов и др., 1965).

Для написания статьи были использованы материалы исследований, проведенных в 2013 г. по программе «Ботаническое разнообразие диких сороричей культурных растений Казахстана как источник обогащения и сохранения генофонда агробиоразнообразия для реализации продовольственной программы».

Изучение высотно-поясных закономерностей растительного покрова проводилось традиционными методами полевых геоботанических исследований с использованием бланков геоботанических описаний (Быков, 1978). В характеристике растительности высотных поясов использованы материалы полевых исследований 2013 г. и опубликованные данные (Ботаническая география..., 2003; Карта растительности..., 1995; Аралбай и др., 2007). Название видов растений дается по С.К. Черепанову (1995).

Изучение поясного распределения растительности в горах является первым этапом исследования структуры растительности горной страны в целом. Пояс – высотная ступень в горах, который отличается своим гидротермическим режимом и характеризуется господством определенного типа почв и растительности. Подпояс характеризуется определенной структурой растительных сообществ господствующего типа растительности, приуроченных к различным подтипам почв (Ботаническая география..., 2003). Смена под-

поясов в растительном покрове диагностируется по ряду показателей строения растительных сообществ: набору жизненных форм видов, видовым составом доминирующих видов, соотношением экологических групп видов (мезофитов, ксерофитов и т.п.), соотношением фитоценологических групп видов (лугово-степных, степных и т.п.).

Для Киргизского Алатау определен особый «Киргизский тип поясности» (Волкова, 2003), в котором проявляются переходные черты растительности Северного и Западного Тянь-Шаня, выражающиеся во фрагментарности лесного пояса, обилии эфемеров и эфемероидов в степном поясе на предгорных равнинах и шлейфах гор (Волкова, 2003; Аралбай и др., 2007). Общим с растительностью Западного Тянь-Шаня является наличие пояса арчовых редколесий. В западной части северного макросклона, расположенного в границах Казахстана, проявляются особенности поясного распределения основных типов растительности и их высотной приуроченности, которые отличаются от закономерностей, отмеченных исследователями этого горного хребта в пределах Кыргызстана (Выходцев, 1956; Ионов, 1991 и др.).

Пояс предгорных пустынь (400–500 м над ур. м.) характеризуется эфемероидно-полынной растительностью со злаками: ковыльно-полынной с эфемероидами (*Artemisia semiarida*, *Stipa sareptana*, *S. richteriana*, *Poa bulbosa*), эбелеково-изенево-полынной (*A. semiarida*, *Kochia prostrata*, *Ceratocarpus utriculosus*). В составе сообществ нередко принимают участие виды осоки (*Carex pachystylis*, *C. stenophylloides*). Доминирующую роль играют полукустарничковые виды полыни, в составе сообществ всегда присутствуют дерновинные злаки, что определяет остепненный характер предгорных пустынь. Сопутствующую роль выполняют эфемероидные низкотравные саванноиды (*Taeniatherum crinitum*, *P. bulbosa*, *Hordeum brevisubulatum*, *H. leporinum*, *Aegilops cylindrica*), нередко они становятся субдоминантами в растительных сообществах при антропогенной нагрузке средней степени. Растительность предгорий подвержена сильной антропогенной трансформации, в основном сельскохозяйственной (пашня, пастбища). Вдоль арыков и каналов орошения отмечены заросли волоснеца (*Leymus multicaulis*, *L. angustus*), тростника (*Phragmites australis*) и солодки (*Glycyrrhiza uralensis*).

Степной пояс делится на три подпояса.

Подпояс опустыненных степей (500–800 м над ур. м.) представлен эфемероидно-полукустарничково-дерновиннозлаковыми сообществами: эфемероидно-полынно-ковыльными (*S. sareptana*, *S. lessingiana*, *S. caucasica*, *Festuca valesiaca*, виды *Artemisia*, *Kochia prostrata*, *P. bulbosa*) с участием кустарников (*Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica*, виды *Atraphaxis*, *Rosa*), местами в сочетании с петрофитными кустарничково-полынными (*A. rutifolia*, *A. juncea*, *Ephedra intermedia*, *Convolvulus tragacanthoides*) сообществами. Весной обильна эфемеровая синюзия (*Bromus japonicus*, *Anisantha tectorum*) с участием эфемероидов (*Poa bulbosa*, виды *Gagea*, *Tulipa*). Галерейные пойменные леса образованы ивой (*Salix alba*) и боярышником (*Crataegus songarica*). В кустарниковом ярусе представлены: *Rubus caesius*, *Rosa beggeriana*, *Halimodendron halodendron*; в травяном ярусе – *Phragmites australis*, *Pseudosophora alopecuroides*. На высоких речных террасах и в других автоморфных местообитаниях нередко доминирует *A. sublessingiana*.

Подпояс саванноидных степей (800–1200 м над ур. м.) представлен эфемероидно-разнотравно-дерновиннозлаковой и эфемероидно-дерновиннозлаковой растительностью; распространены эфемероидно-разнотравно-ковыльно-типчачковые (*Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Elytrigia trichophora*, *E. repens*, *Botriochloa ischaetum*, *Hypericum scabrum*, *Eremurus tianschanicus*) сообщества с участием кустарников (*Spiraea hypericifolia*, *Atraphaxis pyrifolia*) и колючих подушечников (*Allochrusa paniculata*). Степи сочетаются с зарослями кустарников, скалами и осыпями. В пределах подпояса фитоценологическое разнообразие связано с галерейными лесами, протянувшимися вдоль горных рек. Основу древесного яруса составляют: клен Семенова (*Acer semenovii*), виды боярышника (*Crataegus korolkowii*, *C. sanguinea*, *C. turkestanica*, *C. songarica*), ива (*Salix alba*). Среди кустарников распространены виды шиповника (*Rosa beggeriana*, *R. platyacantha*), ежевика (*Rubus caesius*), облепиха (*Hippophae rhamnoides*); в травяном ярусе отмечены: *Elytrigia repens*, *E. trichophora*, *Mentha longifolia*, *Cynodon dactylon*. По сухим каменистым склонам с невысоким обилием встречается вишня (*Cerasus erythrocarpa*, *C. tianschanica*). Довольно редки яблоня Сиверса (*Malus sieversii*) и груша Регеля (*Pyrus regelii*). В травяном ярусе обильны саванноиды (*Bromus macrostachys*, *Aegilops cylindrica*, *Botriochloa ischaetum*, *Taeniatherum crinitum*, *Hordeum leporinum*), нередко образующие микроценозы.

Наибольшее фитоценологическое разнообразие формируется в межгорных ущельях и долинах рек. Каждая долина характеризуется неповторимым обликом. Долина р. Шункыр образует несколько рукавов. Пой-

менный лес формируется ивой белой (*Salix alba*); в кустарниковом ярусе, кроме шиповника и ежевики, отмечены: *Lonicera tatarica*, *Cotoneaster multiflora*. В видовом составе высокотравных пойменных лугов довольно обильны ценные кормовые злаки (*Elytrigia repens*, *Calamagrostis pseudophragmites*), заросли образует солодка уральская (*Glycyrrhiza uralensis*) и полынь эстрагон (*Artemisia dracuncululus*). В составе разнотравья отмечены также: *Equisetum ramosissimum*, *Plantago lanceolata*, *Inula britannica*, *Galium aparine*, *Medicago falcata* и др. На высокой речной террасе распространены сообщества полыни (*Artemisia sublessingiana*) с участием видов-индикаторов выпаса сеgetальных и рудеральных растений (*Centaurea squarrosa*, *C. cyanus*, *Acroptilon australe*, *Peganum harmala*). На склонах формируются кустарниковые заросли с участием шиповника, спиреи, жимолости, вишни тяньшанской; в травяном ярусе отмечены пырей ползучий и виды саванноидов. Яркий аспект создают *Eremurus tianschanicus*, *Delphinium biternatum*, *Salvia deserta*.

В ущелье р. Согеты в древостое пойменных лесов преобладают *Acer semenovii*, *Crataegus songarica*. В кустарниковом ярусе отмечены виды шиповника, травяной ярус формируют луговые злаки: *Elytrigia repens*, *Festuca pretensis*, *Bromopsis inermis*. На крутых западных склонах распространены разнотравно-злаковые кустарничники. Кустарниковый ярус образуют: *Cerasus tianschanica*, *Rosa platyacantha*, *Atraphaxis pyrifolia*, *A. virgata*, *Spiraea hypericifolia*. Основу травостоя составляют: *Elytrigia repens*, *Poa bulbosa*, *Origanum vulgare*. Растительный покров используется как пастбище, местами сбит, присутствуют индикаторы нарушенности: *Hulthemia persica*, *Centaurea squarrosa*.

В ущелье Алмалы (Яблонево) основу древесного яруса составляют *Acer semenovii*, *Malus sieversii*. В кустарниковом ярусе – *Rosa beggeriana*, *Rubus caesius*. Растительность пойменных лугов – разнотравно-злаковая с высоким обилием мяты (*Mentha longifolia*) и бобовых (*Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*). По восточному склону отмечена типчаковая степь с участием видов разнотравья (*Elytrigia repens*, *Glycyrrhiza glabra*, *Galium verum*, *Hypericum scabrum*). Растительность используется для выпаса, нередко воздействие сильное, о чем свидетельствует обилие сорных и непоедаемых видов: *Centaurea squarrosa*, *Artemisia serotina*, *Dodartia orientalis*, *Hulthemia persica*.

В ущелье р. Когершин галерейные леса формируются следующими видами: *Crataegus songarica*, *C. korolkowii*, *Salix alba*, *Acer semenovii*. Кустарниковый ярус представлен *Rubus caesius*, *Spiraea hypericifolia*, *Rosa beggeriana*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Atraphaxis pyrifolia*. В видовом составе пойменных лугов отмечены: *Elytrigia repens*, *E. trichophora*, *Medicago falcata*, *Hypericum perforatum*, *Achillea asiatica*, *Sanguisorba officinalis*, *Mentha longifolia*, *Allium caeruleum*. В нарушенных местообитаниях увеличивается обилие недотроги (*Impatiens parviflora*).

Галерейные леса ущелья Кайынды (Березовое) образованы березой (*Betula tianschanica*), яблоней (*Malus sieversii*), ивой (*Salix alba*). Нередко в древесном ярусе появляются *Acer negundo*, *Ulmus pumila*, вышедшие из культурных насаждений. В кустарниковом ярусе – шиповник, ежевика, подрост абрикоса. Пойменные луга высокотравные (до 200 см), доминирует пырей ползучий (*Elytrigia repens*). Довольно обильны: *Achillea millefolium*, *Festuca pratensis*, *Allium caeruleum*, *Bromopsis inermis*. Компонентами сообществ выступают: *Scaligeria setacea*, *Daucus carota*, *Phleum paniculatum*, *Nepeta pannonica*, *Delphinium biternatum*, *Veronica spuria*, *Alcea nudiflora*.

В этом подпоясе на западе Киргизского хр. отмечено самое северное местообитание фисташки. Редколесья с участием фисташки (*Pistacia vera*), клена Семенова, груши Регеля встречаются на крутых каменистых сухих склонах юго-западной экспозиции.

Подпояс луговых степей (1200–1600 м над ур. м.) представлен богаторазнотравно-злаково-типчakovыми (*Festuca valesiaca*, *Phleum phleoides*, *Dactylis glomerta*, *Salvia deserta*, *Nepeta pannonica*, *Galium verum*) сообществами с участием *Stipa capillata*, *S. kirghisorum*, *Helictotrichon schellianum*, *Phlomis pratensis*, *Geranium collinum*, в сочетании с зарослями кустарников (*Spiraea hypericifolia*, *Rosa spinosissima*, *Atraphaxis pyrifolia*), местами с арчовыми (*Juniperus semiglobosa*, *J. pseudosabina*) редколесьями. В травяном ярусе встречаются: *Eremurus regelii*, *E. tianschanicus*, *E. cristatus*; по каменистым местообитаниям отмечены саванноиды (*Taeniatherum crinitum*, *Aegilops cylindrica*, *Botriochloa ischaetum*). Уникальна и богата видами растительность межгорной долины Карабулак. На высоте 1485 м над ур. м. распространены богаторазнотравно-злаковые луговые степи. Основу травостоя составляют виды пырея (*Elytrigia trichophora*, *E. repens*) и типчак (*Festuca valesiaca*). Среди разнотравья отмечены: *Salvia deserta*, *Scaligeria setacea*, *Nepeta pannonica*, *Achillea millefolium*, *A. asiatica*, *Potentilla asiatica*, *P. impolita*, *Pseudohandelia multifida*, *Senecio jacobea*, *S. erucifolius*, *Dipsacus dipsacoides*, *Origanum vulgare*, *Hypericum perforatum*. В меньшем обилии

встречаются: *Medicago falcata*, *Lathyrus tuberosus*, *Rumex confertus*. На высоте 1558 м над ур. м. характерны злаково-богаторазнотравные сообщества. В разнотравье отмечены: *Eremostachys fetisowii*, *Amoria hybrida*, *Lathyrus pratensis*, *Allium caesium*, *A. caeruleum*, *Betonica foliosa*, *Nepeta pannonica*, *Rumex confertus*, *Potentilla asiatica*. Злаковый покров формируют: *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Festuca valesiaca*. Растительность долины используется под сенокос.

Пойменные леса образуют ива белая и клен Семенова, в кустарниковом ярусе – *Rosa beggeriana*, *Lonicera microphylla*, *Euonimus semenovii*, *Rubus caesius*, *Berberis shaerocarpa*. В травяном ярусе отмечены высокие злаки: *Melica altissima*, *M. transilcanica*, *Phalaroides arundinacea*. Разнотравные пойменные луга формируют: *Amoria repens*, *A. hybrida*, *Plantago major*, *P. longifolia*, *Festuca arundinacea*; у воды встречаются: *Veronica anagalis-aquatica*, *Mentha longifolia*. Луговая растительность высоких речных террас разнотравно-злаковая. Преобладает *Elytrigia repens*, с высоким обилием встречается тысячелистник (*Achillea millefolium*). В разнотравье отмечены: *Potentilla impolita*, *P. asiatica*, *Nepeta pannonica*, *Galium verum*, *Ligularia thomsonii*, *L. heterophylla*, *Dipsacus dipsacoides*, *Allium caeruleum*, *Conium maculatum*, *Lathyrus pratensis*. По каменистым обрывам единично встречаются *Armeniaca vulgaris*, *Crataegus songarica*, *Juniperus semiglobosa*, *Ephedra intermedia*. К сухим склонам приурочены группировки саванноидов.

В ущельях Мерке и Кайынды высок пресс рекреации. В травяном ярусе повышается обилие *Impatiens parviflora*, *Urtica dioica*. Нередко проективное покрытие недотроги достигает 50–60 %.

Пояс арчовых редколесий (1600–2200 м над ур. м.) представлен кустарниково-арчовыми (*Juniperus pseudosabina*, *J. semiglobosa*, *Rosa platyacantha*, *Spiraea lasiocarpa*, *Atragene sibirica*) редколесьями и степями (*Festuca valesiaca*, *Helictotrichon schellianum*, *Stipa kirghisorum*, *Phleum phleoides*, *Phlomis pratensis*). В ущелье Когершин арчовые редколесья обычно сочетаются со злаково-разнотравными лугами, разнотравно-злаковыми луговыми степями и кустарниковыми зарослями. Арчовые редколесья (*Juniperus semiglobosa*) приурочены к крутым склонам. В нижней части склонов формируются густые кустарниковые заросли с доминированием *Rosa spinosissima*, реже встречаются: *Rosa beggeriana*, *Cotoneaster uniflora*, *Lonicera microphylla*, *Spiraea hypericifolia*. Травяной ярус представлен луговыми видами: *Campanula glomerata*, *Veronica spuria*, *Lathyrus pratensis*, *Origanum vulgare*, *Achillea asiatica*, *Thalictrum collinum*. По пологим склонам и долинам распространены высокотравно-злаковые луговые степи. Из злаков представлены: *Festuca valesiaca*, *Stipa kirghisorum*, *S. capillata*, *Phleum phleoides*, *Alopecurus pratensis*, *Elytrigia repens*; разнотравье включает 15–20 видов (*Amoria repens*, *Achillea millefolium*, *Ziziphora clinopodioides*, *Artemisia dracuncululus*, *Hypericum perforatum*, *Allium caeruleum*). Растительный покров средне нарушен, сказывается пастбищная нагрузка. Есть участки сильного нарушения – стоянки крупного рогатого скота. На начальных стадиях занавоженные участки пастбищ зарастают *Malva pusilla*, *Rumex confertus*.

Вдоль рек формируются густые кустарниковые заросли с участием *Rosa platyacantha*, *R. beggeriana*, *Spiraea hypericifolia*, *S. lasiocarpa*, *Sorbus tianshanica*, *Lonicera microphylla*, *Salix triandra*. Травяной ярус густой, в его сложении принимают участие злаки: *Melica transsilvanica*, *M. altissima*, *Bromopsis inermis*, *Festuca pratensis*, *Phleum phleoides*; разнотравье: *Patrinia intermedia*, *Delphinium oreophyllum*, *Hypericum perforatum*, *Allium caesium*, *Medicago falcata*, *Potentilla impolita*, *Thalictrum collinum*. Можжевельник встречается по каменистым склонам, где также произрастают *Ephedra equisetina*, *Atraphaxis pyrifolia*.

Пояс субальпийских лугов и стлаников (2200–2800 м над ур. м.) характеризуется злаково-богаторазнотравными, разнотравно-злаковыми лугами (*Phlomis oreophila*, *Bistorta elliptica*, *Poa pratensis*, *P. angustifolia*, *Phleum phleoides*, *Dactylis glomerata*) с участием стланикового (*Juniperus pseudosabina*) и древовидного (*Juniperus semiglobosa*) можжевельников и степными сообществами по сухим склонам (*Festuca valesiaca*, *Helictotrichon schellianum*, *Ziziphora clinopodioides*, *Potentilla nivea*, *P. bifurca*). Разнотравно-злаковые луга формируются вдоль речных русел и ложбин стока. Злаковый покров формируют: *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *Alopecurus pratensis*. В разнотравье отмечены: *Phlomis oreophila*, *Trifolium pratense*, *Amoria repens*, *Rhodiola kirilovii*, *Miosotis asiatica*, *Iris ruthenica*, *Alchemilla sibirica*, *Aconogonon alpinum*, *Lamium album*, *Achillea millefolium*, *Artemisia santolinifolia*. Растительность стравлена, нарушенность сильная. В этом поясе фрагментарно встречаются колючие подушечники (*Acantholimon fetisowii*, *A. purpureum*, *A. alberti*).

В альпийском поясе (2800–3500 м над ур. м.) распространены криофитные низкотравные луга с доминированием *Achillea reptopilosa*, *Bistorta vivipara*, *Potentilla gelida*, *Festuca kryloviana*, *Poa alpina*, а также

сообщества *Kobresia humilis*, *K. capilliformis*. Сообщества кобрезии характерны только для альпийского пояса (3000–4000 м над ур. м.), распространены на платообразных вершинах, древнеморенных отложениях, где эрозия почти не проявляется (Рубцов, 1966). Вершины хребтов заняты несомкнутыми группировками криофильных петрофитов: *Thylacospermum caespitosum*, *Rhodiola coccinea*, *Saxifraga flagellaris*. По каменистым склонам, скалам, моренам, осыпям произрастают *Lonicera semenovii*, *Ephedra regeliana*, в трещинах скал, по увлажненным мелкоземистым склонам – *Potentilla gelida*, *Waldheimia tomentosa*, *Saussurea gnaphalodes* (Волкова, 2003).

Растительность Киргизского Алатау антропогенно трансформирована. В целом степень нарушенности средняя. Местами встречаются сильно трансформированные участки. Крутые склоны слабо нарушены. Основные факторы трансформации – выпас, сенокос, рекреация.

ЛИТЕРАТУРА

- Аралбай Н.К., Мухтубаева С.К., Шорманова А.А., Данилов М.П., Закирова Р.О.** Государственный кадастр растений Жамбылской области. – Алматы: Media-House, 2007. – 506 с.
- Ассинг И.А., Орлова М.А., Серников С.К., Соколов С.И., Стороженко Д.М.** Почвы Джамбулской области. – Алма-Ата, 1967. – 366 с.
- Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области) / Под ред. Е.И. Рачковской, Е.А. Волковой, В.Н. Храмова. – СПб.: Бостон-Спектр, 2003. – 424 с.
- Быков Б.А.** Геоботаника. – Алма-Ата: Наука, 1978. – 288 с.
- Волкова Е.А.** Растительный покров гор // Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области) / Под ред. Е.И. Рачковской, Е.А. Волковой, В.Н. Храмова. – СПб.: Бостон-Спектр, 2003. – С. 167–191.
- Выходцев И.В.** Вертикальная поясность растительности Киргизии (Тянь-Шань и Алай). – М.: АН СССР, 1956. – 83 с.
- Дурасов А.М., Тазабеков Т.Т.** Почвы Казахстана. – Алма-Ата: Кайнар, 1981. – 150 с.
- Ионов Р.Н.** Высокотравные луга Киргизского хребта: Структура, динамика, охрана. – Бишкек: Илим, 1991. – 212 с.
- Карта растительности Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной зоны). – М. 1: 2500000. – 1995. – СПб. – 3 л.
- Мамытов А.М.** Почвы гор Средней Азии и Южного Казахстана. – Фрунзе: Илим, 1987. – 310 с.
- Рельеф Казахстана (Пояснительная записка к геоморфологической карте Казахской ССР масштаба 1:1 500 000). – Алма-Ата, Гылым, 1991. – Часть 2. – С. 33–34.
- Рубцов Н.И.** Кобрезиевники Тянь-Шаня // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. – М.–Л.: Наука, 1966. – С. 255–264.
- Серников С.К., Ассинг И.А., Соколов С.И.** Краткая характеристика почв и земельных ресурсов Джамбулской области. – Алма-Ата: Наука, 1964. – 90 с.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
- Шлыгин А.Е.** Основные черты геологического строения // Геология СССР. – М.: Недра, 1971. – Т. 40, № 1. – С. 23–29.

SUMMARY

The regularities of altitudinal zonality of vegetation of Kyrgyz mountain range in the borders of Kazakhstan have been studied. The following altitudinal belts have been identified: piedmont deserts; mountain steppe with sub-belts of desert, savannoid and meadow steppes; juniper woodland belt; subalpine meadows and prostrate juniper thickets belt; cryophytic (alpine) meadows belt. High phytocoenotic diversity has been marked in gorges and river valleys.

УДК 574.9(574.476)

Е.Э. Королькова, Д.Д. Манзий

E.E. Korolkova, D.D. Manziy

ПРОБЛЕМА КЛАССИФИКАЦИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПАДНОГО ПРИБАЙКАЛЬЯ

THE PROBLEM OF CLASSIFICATION OF THE FUNCTIONAL ORGANIZATION OF STEPPE VEGETATION IN THE WESTERN CISBAIKALIA

Статья посвящена проблеме выявления и оценки функций растительности степей Западного Прибайкалья. Определено ценогическое разнообразие степной растительности на уровне формаций. В процессе исследований типизированы и классифицированы функции степных растительных сообществ. Для более подробного изучения устойчивости растительности к нарушениям и возможности сохранить свой функциональный потенциал необходимо применение комплексного подхода в изучении, использование экспериментальных методов оценки функционирования ценозов, а также разработка новых методов идентификации межфункциональных взаимосвязей растительных сообществ с компонентами геосистем.

Выявление и классификация функциональной роли растительности, обладающей особыми индикативными свойствами среди компонентов геосистем, является актуальной задачей, решение которой необходимо при планировании любых типов использования ресурсного потенциала природных комплексов. В данной работе хотелось бы подчеркнуть проблему малоизученности функциональных особенностей степной растительности Восточной Сибири. В целом изучению функциональной организации данного типа растительности посвящено не так много фундаментальных работ (Базилевич и др., 1986; Титлянова, 1977; Мордкович, 1982; Волкова Е. А. и др., 1993; Чибилёв, 1998; Белов и др., 2009; Тишков, 2010). Большая часть проводимых исследований находится на стыке проблем оценки функционирования степных систем с прикладными аспектами – сельскохозяйственными, строительными и т. д.

Процессы перестройки и разрушения степных геосистем Западного Прибайкалья связаны прежде всего с восстановлением сельского хозяйства и развитием туристического бизнеса и рекреационной инфраструктуры. По проведённым оценкам, наиболее популярными местами отдыха на территории признаны окрестн. м. Б. Голоустное, зал. Малое Море, о. Ольхон, район Кругобайкальской железной дороги, п. Большие Коты, бух. Печаная, бух. Бабушка. Здесь широкое распространение получили уникальные для данной территории степные растительные сообщества, определяемые некоторыми авторами как марьяны (Сукачёв, Поплавская, 1914), горные лесостепи (Пешкова, 1985, 2001) или «островные» степи (Малышев, 1957). Действительно, степи Западного Прибайкалья имеют островное распространение, а их максимальная концентрация приурочена к району Приольхонья и близким островам. Продвигаясь к северу вдоль Байкала, степные сообщества постепенно сдают свои позиции лесным и луговым ценозам. В общей сложности под степями находится около 38 % от всей площади Западного Прибайкалья, включая более 40 % площади о. Ольхон (самого большого острова Байкала). По классификации растительности Восточной Сибири, сообщества данного типа отнесены к разнотравно-злаковым и злаковым степям Южносибирских формаций Монголо-Китайской фратрии (Белов и др., 2013). Период их формирования, близкого по флороценогическим характеристикам к современному, приходится к концу плиоцена и началу эоплейстоцена (1,8 млн. л. н.) (Пешкова, 1972, Белова, 1975).

Основным фактором, обуславливающим развитие степей Западного Прибайкалья, является климат, рельеф с характерными микроклиматическими особенностями и состав подстилающих горных пород, которые представлены гнейсами, известняками, амфиболитами и сланцами тажеранской и чернорудской свит святоносской толщи архея (Геологическая карта..., 1964). Процесс почвообразования, в отличие от классических степных процессов, регулируется промерзанием, благодаря чему на территории преобладают дерновые остепненные и темно-каштановые глубокопромерзающие почвы, фрагментарно проявляются маломощные черноземы.

На уровне формаций растительность степей Западного Прибайкалья делят на горные, настоящие, сазовые и луговые подтипы, которые отличаются между собой видовым разнообразием, биоморфологиче-

скими характеристиками и общим проективным покрытием травостоев (Касьянова и др., 2003; Королькова, 2015). Отдельно нужно отметить петрофитные степи, характерные для открытых обрывистых склонов с выходом материнских пород. Кратко рассмотрим каждый подтип.

Горные степи представлены низкотравными формациями (*Androsace incana* Lam., *Aster seprentimontanus* Tamamsch., *Chamaerhodos altaica* Laxm., *Cymbaria daurica* L., *Iris humilis* Georgi) и нителестниковыми сообществами (*Filifolium sibiricum* L.) на степных безкарбонатных почвах. Эти формации связаны с местообитаниями крутых склонов и приурочены к сильно каменистым субстратам. В основном это растения-куртинки, полукустарнички и корневищные травы.

Настоящие степи слагаются ковыльной (*Stipa krylovii* Roshev.), типчаковой (*Festuca lenensis* Drobow) и мятликовой (*Poa botryoides* Trin. ex Griseb.) формациями и приурочена к пологим склонам подгорных шлейфов и днищам межгорных котловин. Для данных местообитаний характерны такие почвы, как черноземы выщелоченные и солонцеватые с тяжелым механическим составом, горные степные бескарбонатные и темно-каштановые.

Сазовые степи образованы специфической чиевой формацией (*Achnatherum endens* L.). Почва под сообществами луговая карбонатная солончаковатая, достаточно увлажненная. Встречается чиевая степь по берегам соленых озер, в притеррасной части степных долин. Фон в сообществах образуют дерновины чия, пространство между ними занято леймусовыми (*Leymus arenarius* L.) или волоснецовыми (*Elymus sibiricus* L.) сообществами (район устья р. Ая).

Луговые степи образованы разнотравной (*Dianthus versicolor* Fisch., *Serratula centauroides* L., *Galium verum* L., *Schizonepeta multifida* L.) и пырейной (*Elytrigia repens* L.) формациями. Для них характерны степные карбонатные почвы. По межгорным впадинам, вдоль надпойменных террас рек широко распространена леймусовая степь, способная выносить значительные дозы засоления и засушливость почв. Житняковая формация (*Agropyron pectinatum* M. Bieb.) привязана к почвам легкого механического состава и в основном располагается по днищам падей. Перистоковыльная степь (*Stipa pennata* L.) встречается по северо-восточным склонам гор (Пешкова, 1972).

Петрофитные степи располагаются на крутых склонах и часто приурочены к выходам карбонатных пород. Для них характерны неразвитые почвы, образующие тонкий слой мелкозема на поверхности горной породы. Травостой сильно разрежен и сложен как представителями луговых, злаковых степных сообществ (*Agropyron distichum* Georgi, *Artemisia frigida* Willd., *Aster Amellus* L., *Dianthus versicolor* Fish., *Rhaponiticum uniflorum* L.) так и петрофитами (*Carex ledebouriana* C. F. Mey. ex Trevir., *Festuca lenensis* Drobow, *Poa botryoides* Trin. ex Griseb.).

Процесс типизации функциональной роли растительности и создание классификационной схемы во многом основаны на принципах, ранее предложенных известными биогеографами (Лавренко, 1977; Волкова, Фёдорова, 1993; Белов, Соколова, 2009). В результате все функции отнесены к трём ролевым группам: ресурсной, ландшафтно-регулирующей (средообразующей) и социально-медицинской. В работе мы попытались рассмотреть две первых группы, сопоставив их с уже имеющимися данными о растительных формациях степей Западного Прибайкалья.

Первая функциональная группа – *ресурсная*, в соответствии с особенностями территории, включает в себя лекарственный и пастбищно-кормовой потенциалы. Также в неё входит подгруппа типов сообществ, несущих важнейшую биостационарную функцию и не имеющих прямой хозяйственной ценности.

Вторая группа – *эколого-средообразующая* (ландшафтно-регулирующая) – сложена функциональными подгруппами, характеризующими гидросфероформирующие свойства растительности (водоаккумулирующие, водостокоснакопительные, мерзлостостабилизирующие, водоохранные), биорегулирующие (биостационарные, сохраняющие фиторазнообразие, биохимический круговорот, энергетический обмен), рельефостабилизирующие (противоэрозионные, противоденудационные). Отдельно вынесенынеобходимо рассматривать сообщества со слабопротиводенудационным и слабопротиворозионным влиянием на экотоп. Это наиболее нарушенные растительные ценозы, в процессе естественного восстановления которых сохраняющая функциональная роль в геосистеме ослаблена.

В таблице классифицированы степные растительные формации в соответствии с их функциями.

Таблица

Основные функции растительности степных геосистем Западного Прибайкалья

Группа функций	Функции	Описание	Соответствующие растительные формации
Ресурсная	Лекарственная	Наличие одного или нескольких видов растений, используемых в медицине.	Горные степи, петрофитные степи, луговые степи.
	Пастбищно-кормовая	Наличие потенциальных кормовых видов растений в составе сообществ, которые в сукцессионных цепочках не теряют свой кормовой потенциал.	Настоящие степи. В значительно меньшей степени сазовые и луговые степи.
Эколого-средообразующая	Гидросфероформирующая	Сохранение природной цикличности в обеспечении влагой, консервация запасов воды.	Луговые степи, настоящие степи, горные степи, сазовые степи. В меньшей степени петрофитные степи.
	Биорегулирующая	Регуляция обилия разных групп растений и животных, снижение риска внедрения чужеродных видов, сохранение системы рефугиумов для мигрирующих видов, использование в качестве «кормящего ландшафта», обмен веществом и энергией.	Луговые степи, настоящие степи, горные степи, сазовые степи, петрофитные степи.
	Рельефостабилизирующая	Сомкнутые сообщества, либо сообщества дерновинного типа.	Луговые степи, горные степи, настоящие степи.

Детально описать функциональные характеристики растительности на уровне групп и классов ассоциаций планируется после проведения дополнительных комплексных экспедиционных исследований с использованием эколого-географических, ботанических, дендрохронологических, палеогеографических, гидрологических методов и экспериментов.

ЛИТЕРАТУРА

- Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А.** Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. – М.: Наука, 1986. – 297 с.
- Белов А.В., Соколова Л.П.** Картографирование растительности в решении экологических проблем Юга Восточной Сибири: итоги и перспективы // Геобот. картографирование, 2013. – С. 1–31.
- Белов А.В., Соколова Л.П.** Функциональная организация растительности в системе картографического прогнозирования // География и природные ресурсы, 2009. – № 1. – С. 11–18.
- Белова В.А.** Палинологическое обоснование палеогеографических изменений байкальской котловины в позднем кайнозое // Динамика байкальской впадины. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 231–258.
- Волкова Е.А., Фёдорова И.Т.** Карта экологических функций растительного покрова России // Геобот. картографирование, 1993. – С. 51–58.
- Геологическая карта СССР N –48 XXIX. Серия Прибайкальская. М 1 : 200 000 / Объяснительная записка / ред. Коноплев С.П. – М.: Недра, 1964.
- Касьянова Л.Н., Азовский М.Г.** Типичные и редкие фитоценозы степной растительности Приольхонья: (Западное Прибайкалье) // География и природные ресурсы, 2003. – № 4. – С. 32–38.
- Королькова Е.Э.** Среднемасштабное геоботаническое картографирование Северо-Западного Прибайкалья на основе эволюционно-динамических тенденций растительности // Геобот. картографирование, 2013. – С. 42–61.
- Лавренко Н.Н.** Опыт составления карты ландшафтнoзащитных и ресурсных функций растительного покрова зоны Байкало-Амурской магистрали // Геобот. картографирование, 1977. – С. 20–34.
- Малышев Л.И.** К познанию степной растительности побережий Северного Байкала // Бот. журн., 1957. – Т. 42, № 9. – С. 1383–1388.
- Мордкович В.Г.** Степные экосистемы. – Новосибирск: Наука, 1982. – 220 с.
- Пешикова Г.А.** Степная флора байкальской Сибири. – М.: Наука, 1972. – 207 с.
- Пешикова Г.А.** Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука, 1985. – 145 с.

Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. – Новосибирск, 2001. – 192 с.

Сукачёв В.Н., Поплавская Г.И. Ботанические исследования северного побережья Байкала в 1914 г. // Известия Императорской Академии наук, 1914. – Сер. VI, № 17. – С. 48–60.

Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. – Новосибирск, Наука, 1977. – 220 с.

Тишков А.А. Биосферные функции и экосистемные услуги ландшафтов степной зоны России // Аридные экосистемы, 2010. – Т. 16, № 41. – С. 5–15.

Чибилёв А.А. Степи Северной Евразии (Эколого-географический очерк и библиография). – Екатеринбург, 1998. – 100 с.

SUMMARY

The article is devoted to the problem of identifying and assessing features of the steppes vegetation of the Western Cisbaikalia. We defined coenotic diversity of steppe vegetation at the level of formations. During the research we typed and classified functions of steppe plant communities. For a more detailed study of stability of vegetation to disturbances and the ability to maintain their functional capacity, it is necessary to use an integrated approach in the study, the use of experimental methods to assess the functioning of communities, and develop new methods to identify functional relationships of plant communities with the components of geosystems.

УДК: 582.665.11:615.322

В.А. Костикова, Г.И. Высочина, Т.А. Кукушкина, А.А. Петрук

V.A. Kostikova, G.I. Vysochina, T.A. Kukushkina, A.A. Petruk

БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА *RHEUM COMPACTUM* L.

BIOLOGICALLY ACTIVE SUBSTANCES OF *RHEUM COMPACTUM* L.

Исследование динамики накопления биологически активных веществ в органах надземной части растений *Rheum compactum* L., показало, что бутоны и цветки могут быть источником флавонола рутина (13,06 % и 6,92 %, соответственно), катехинов (0,61 % и 1,05 %), танинов (25,48 % и 22,13 %) и сапонинов (24,89 % – в бутонах). Листья в период отрастания и начала бутонизации накапливают много каротиноидов (212,67 мг%). Больше всего пектиновых веществ содержится в черешках листьев (3,43 % пектинов и 3,40 % протопектинов).

Одним из типичных представителей рода *Rheum* L. является сибирско-монгольско-китайский вид *Rheum compactum* L. – ремень густоцветковый. Это многолетнее травянистое растение 30–120 см высотой. Произрастает на скалах, каменистых россыпях и каменистых степях в горном, лесном поясе и высокогорьях (Кашина, 1992).

Известно применение *R. compactum* как общеукрепляющего средства при лечении малокровия и туберкулеза. В тибетской медицине используется в составе многих рецептов при инфекционных заболеваниях. В Сибири и Средней Азии порошок из подземных органов применяют наружно при ожогах, отвар как слабительное или вяжущее (в зависимости от дозы). Листья, черешки и цветоносы используют в пищу. Высушенные черешки добавляют в компоты. Известно как красильное растение (Иванова, 1988; Растительные ресурсы СССР, 1984).

Сведений о вторичных метаболитах ревеня густоцветкового очень мало. В надземной части растений найдены гликозиды кемпферола, кверцетина и мирицетина, в подземных органах – оксиметилантрахиноны хризофанол, эмодин, фицион, алоэ-эмодин и реин (Высочина, 2004).

При использовании растений в качестве источника биологически активных веществ необходимо исследование динамики их накопления в различных органах и определение фаз вегетации с максимальным содержанием веществ.

Цель настоящей работы – изучить особенности накопления основных групп биологически активных веществ в органах надземной части растений *R. compactum* в зависимости от фазы вегетации.

Материал и методы

Количество биологически активных веществ в репродуктивных органах, листьях и стеблях растений *R. compactum* второго года жизни изучали в течение вегетационного периода 2013 г. Исследовали 4 фазы развития: вегетация, бутонизация, цветение и плодоношение. Исследованные растения были выращены из семян на экспериментальном участке лаборатории фитохимии ЦСБС СО РАН.

Для хроматографического исследования фенольных соединений использовали водно-этанольные (40 %) извлечения из сырья, полученные экстракцией на водяной бане (Высочина, 2004). Для анализа проб использовали аналитическую ВЭЖХ-систему, состоящую из жидкостного хроматографа Agilent 1200 с диодноматричным детектором и системы для сбора и обработки хроматографических данных ChemStation. Разделение проводили на колонке Zorbax SB-C18, размером 4,6×150 мм, с диаметром частиц 5 мкм, при градиентном режиме элюирования. Для приготовления стандартных образцов применяли препараты фирмы «Fluka» и «Sigma». Вещества идентифицировали методом сопоставления времени удерживания пиков веществ на хроматограммах анализируемых образцов со временами удерживания пиков стандартных образцов и УФ спектров. Количественное определение индивидуальных компонентов в образцах растений проводили по методу внешнего стандарта в пересчёте на кверцетин (Храмова, Комаревцева, 2008).

Для определения содержания катехинов, танинов (гидролизуемых дубильных веществ), каротиноидов, пектиновых веществ, сапонинов использовали методики, подробное описание которых опубликовано в статье Г.И. Высочиной, Т.А. Кукушкина и Е.С. Васфиловой (2013). Содержание катехинов в пересчёте на (±)-катехин определяли спектрофотометрическим методом. Расчет танинов производили по стандартному образцу ГСО танина (Хворост, Беликов и др., 1986). Пектиновые вещества (протопектины и пектины) в пересчёте на галактуроновою кислоту определяли карбазольным методом. Количество сапонинов устанавливали весовым методом. Содержание каротиноидов определяли в ацетоново-этанольном экстракте спектрофотометрическим методом при длинах волн 450 и 550 нм.

Результаты и их обсуждение

В условиях Новосибирской обл. растения ревеня густоцветкового начинают вегетировать в первой декаде мая. Солнечная инсоляция в этот период особенно опасна для молодых, только что появившихся листьев. Большой вред на-

носят растениям в этот ответственный период их формирования и весенние заморозки. Во всех растениях, произрастающих в условиях резко континентального климата, присутствуют биохимические механизмы защиты растений от повреждающего воздействия инсоляции и низких температур. Установлено, что одной из главных функций фенольных соединений является защита растительных тканей, в первую очередь, эпидермальных, от УФ радиации. Доказано их непосредственное участие во всех жизненно важных процессах растений (Запрометов, 1993). Наличие их обеспечивает антиоксидантную активность растительного сырья. Флавоноиды, катехины и танины действуют как вяжущие, противовоспалительные, бактерицидные, кровоостанавливающие средства и способны гасить в организме так называемые свободные радикалы, возникающие под действием неблагоприятных экологических факторов.

Защиту молодых растений ревеня обеспечивают флавонолы, катехины и танины, принимающие активное участие в окислительно-восстановительных процессах растений. Об этом косвенно свидетельствует их высокое содержание. Флавоноловые гликозиды большинства сибирских видов рода *Rheum*, в том числе и *R. compactum*, имеют в своей основе агликоны кемпферол, кверцетин и мирицетин, причём количество гликозидов кверцетина больше, чем гликозидов других агликонов (Высочина, 2004). Анализ содержания агликонов флавонолов в гидролизатах этанольных экстрактов методом ВЭЖХ показал, что в растениях *R. compactum* присутствуют флавонолы кверцетин, кемпферол, мирицетин и флавоон лютеолин, причём кверцетина больше, чем других соединений (Костикова, Петрук, 2014). В этанольных экстрактах из черешков, листьев и репродуктивных органов *R. compactum* методом ВЭЖХ нами обнаружены флавонолы кверцетин, кемпферол, рамнетин, рутин, астрагалин и флавоон лютеолин (рис., табл. 1). Агликон мирицетин обнаружен нами не был.

Исследование содержания флавоноидов показало, что органы надземной части *R. compactum* содержат много рутина (рис., табл. 1). Растения рода *Rheum* могут быть источником рутина, так как он обнаружен практически у всех видов этого рода (Agarwal, Singh et al., 2001; Высочина, 2004). Содержание рутина достигает у *R. compactum* 13,06 % в бутонах, в два раза меньше в соцветиях (6,92 %) и в листьях – в фазах вегетации (5,28 %) и бутонизации (6,23 %). Меньше всего рутин в черешках листьев (0,16–0,40 %). Остальные обнаруженные нами флавоноиды, содержащиеся в экстрактах из органов *R. compactum*, являются минорными, так как их количество не достигает 1 %. Больше всего кверцетина содержат соцветие (0,55 %), бутон (0,22 %) и листья в фазе вегетации (0,19 %). Кемпферол больше накапливается в бутоне (0,19 %), листьях в фазе вегетации (0,14 %) и соцветиях (0,11 %). Астрагалин больше содержится в бутоне (0,44 %), листьях в фазах вегетации (0,26 %) и бутонизации (0,44 %). Рамнетин преобладает в листьях в фазу вегетации (0,24 %) и в бутоне (0,15 %).

Полученные данные показали, что в черешках листьев содержится меньше флавоноидов, чем в листьях и репродуктивных органах. Бутоны, соцветия и листья в фазах вегетации и бутонизации *R. compactum* могут быть ценным источником флавоноидов, особенно это относится к гликозиду кверцетина – рутину, содержание которого достигает 13,06 %.

Экстракт из плодов *R. compactum* отличается наличием флавона лютеолина. В экстрактах из всех остальных органов ревеня компактного лютеолина обнаружено не было. Из всех идентифицированных веществ больше всего в плодах содержится рутин (1,93 %) и лютеолин (0,09 %) (табл. 1).

Танинов накапливается больше в репродуктивных органах - в бутоне (25,48 %) и цветках (22,13 %), в плодах их немного (табл. 2). Катехинов в цветках (1,05 %) и плодах (0,88 %) содержится больше, чем в бутоне.

Каротиноидов в листьях в фазе вегетации очень большое количество – 212,67 мг%. К середине июня в листьях бутонизирующих растений их становится намного меньше – 125,16 мг%, примерно столько же сохраняется до конца жизни растения. Каротиноидов в бутоне и соцветиях почти в пять раз меньше, чем в листьях. Значение каротиноидов (провитамин А) для человека трудно переоценить, поэтому поиски растений с высоким содержанием этих веществ всегда актуальны. Они превращаются в витамин А в печени и стенках кишечника при наличии в пище жира, а также желчи и некоторых ферментов в кишечнике. Они влияют на эндокринную и репродуктивную системы, способствуют

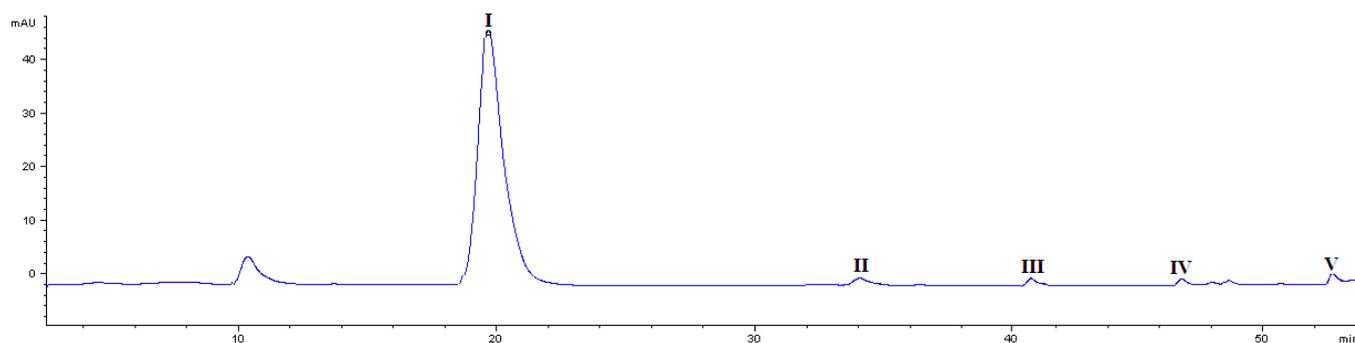


Рис. ВЭЖХ-хроматограмма водно-этанольного экстракта из бутонов *R. compactum*. Обозначения: I – рутин, II – астрагалин, III – кверцетин, IV – кемпферол, V – рамнетин.

Таблица 1

Содержание флавоноидов в органах надземной части *R. compactum*, %

Фаза развития, дата сбора	Орган растения	рутин	кверцетин	кемпферол	лютеолин	астрагалин	рамнетин
Вегетация, 15.05.13 г.	лист	5,28	0,19	0,14	–	0,26	0,24
	черешки	0,40	0,02	0,03	–	–	0,03
Бутонизация, 11.06.13 г.	лист	6,23	0,16	0,07	–	0,25	0,05
	черешки	0,21	0,02	–	–	–	0,04
	бутоны	13,06	0,22	0,19	–	0,44	0,15
Цветение, 02.07.13 г.	лист	2,60	0,05	0,03	–	0,13	0,02
	черешки	0,16	0,01	0,02	–	–	0,09
	цветки	6,92	0,55	0,11	–	0,13	0,04
Плодоношение, 16.07.13 г.	лист	2,63	0,04	0,02	–	0,12	0,02
	черешки	0,21	0,03	0,02	–	–	0,03
	плоды	1,93	0,06	0,04	0,09	0,06	0,06

Примечание: «–» – вещество не обнаружено.

устойчивости к инфекционным и грибковым заболеваниям, замедляют рост опухолей и ускоряют заживление ран. Каротиноиды, как и витамин Р, являются активными антиоксидантами (Никитюк, 1999).

Пектиновые вещества существуют в растениях в двух формах – пектинов и протопектинов. Это высокомолекулярные сахараиды, выполняющие функции упрочняющих компонентов и регулирующие водный обмен растения. Со многими металлами (кальцием, стронцием, свинцом и др.) пектины образуют нерастворимые комплексные соединения, которые практически не перевариваются и выводятся из организма. Эта способность пектинов объясняет их радиозащитные свойства и лечебное действие при отравлении свинцом, ядами, а также радионуклидами (Оводов, 2009).

Пектины и протопектины присутствуют в ревете густоцветковом в значительных количествах. Динамика их в течение вегетативного периода растений практически одинакова: в фазе массового цветения отмечено максималь-

Таблица 2

Содержание биологически активных веществ в органах растений ревета густоцветкового в течение вегетационного периода 2013 г. (%)

Фаза развития, дата сбора	Орган	Танины	Катехины	Пектины	Протопектины	Сапонины	Каротиноиды, мг%
Вегетация, 15.05.13 г.	лист	17,11	0,42	1,11	2,36	14,49	212,67
	черешки	3,10	0,11	1,37	2,23	11,81	47,01
Бутонизация, 11.06.13 г.	лист	18,32	0,26	2,04	2,40	16,00	125,16
	черешки	16,80	0,13	2,34	3,16	22,99	13,23
	бутоны	25,48	0,61	0,85	1,78	24,89	45,27
Цветение, 02.07.13 г.	лист	17,21	0,30	2,90	2,79	15,40	120,02
	черешки	1,73	0,10	3,43	3,40	18,88	8,37
	цветки	22,13	1,05	1,30	2,97	14,41	48,75
Плодоношение, 16.07.13 г.	лист	13,79	0,36	1,75	2,83	17,46	125,06
	черешки	1,00	0,14	2,36	2,01	18,66	19,56
	плоды	7,26	0,88	0,52	1,23	1,43	65,57

ное содержание и пектинов и протопектинов во всех органах. Больше всего пектиновых веществ в черешках (3,43 % пектинов и 3,40 % протопектинов), в листьях меньше (2,90 % и 2,79 %), причем обе формы содержатся практически в одинаковых количествах. В цветках протопектинов в 2,3 раза больше, чем пектинов. Вследствие высокого содержания пектиновых веществ черешки листа бутонализирующих и цветущих растений ревеня густоцветкового представляет собой ценный пищевой продукт. Об этом же свидетельствует обнаружение в черешках листа больших количеств сапонинов (22,99 %), ценных биологически активных веществ достаточно широкого спектра действия. Самое высокое содержание сапонинов в бутонах (24,89 %), в цветках происходит резкое снижение. Сапониносодержащие растения эффективны при склерозе сосудов, атеросклерозе в сочетании с гипертонической болезнью, злокачественных новообразованиях, используются как мочегонные, общеукрепляющие, тонизирующие, противоопухолевые и седативные средства, благоприятно влияют на сердечно-сосудистую систему (Растительные лекарственные средства, 1985).

Выводы

Надземная часть растений R. compactum, выращенных на экспериментальном участке ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск), содержит комплекс биологически активных веществ – флавоноидов, катехинов, танинов, каротиноидов, пектиновых веществ, сапонинов.

В результате анализа содержания флавоноидов методом ВЭЖХ в этанольных экстрактах из надземных органов *R. compactum* выявлены флавонолы кверцетин и кемпферол, рамнетин, рутин и астрагалин. Бутоны, соцветия и листья в фазах вегетации и бутонизации *R. compactum* могут быть ценным источником флавоноидов, особенно это относится к гликозиду кверцетина – рутина, содержание которого достигает 13,06 %. Экстракт из плодов отличается наличием лютеолина, тогда как в других органах он обнаружен не был. Бутоны и цветки *R. compactum* могут быть источником флавонолов, катехинов, танинов, пектиновых веществ, сапонинов, листья – каротиноидов (в период отрастания и начала бутонизации). Перспективность использования ревеня густоцветкового для получения лечебных средств подтверждается также значительной биомассой растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Высочина Г.И.** Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных. – Новосибирск: Наука, 2004. – 240 с.
- Высочина Г.И., Кукушкина Т.А., Васфилова Е.С.** Биологически активные вещества растений рода *Filipendula* Mill. на Среднем Урале // Вестн. Новосиб. гос. ун-та. Серия: Биология, клин. медицина, 2013. – Т. 11, вып. 3. – С. 55–56.
- Запретов М.Н.** Фенольные соединения: Распространение, метаболизм и функции в растениях. – М.: Наука, 1993. – 272 с.
- Иванова К.В.** Род *Rheum* L. – Ревень // Культурная флора СССР: Листовые овощные растения. – Л.: Агропромиздат, 1988. – Т. XII. – С. 30–70.
- Кашина Л.И.** Род *Rheum* // Флора Сибири. Salicaceae – Amaranthaceae. – Новосибирск: Наука, 1992. – Т. 5. – С. 108–109.
- Костикова В.А., Петрук А.А.** Исследование сезонной динамики содержания флавоноидов в органах надземной части *Rheum compactum* L. методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы III (V) Всеросс. молод. конф. с участием иностранных учёных (10–14 ноября 2014 г., Новосибирск). – Новосибирск: Академиздат, 2014. – С. 150–152.
- Никитюк В.Г.** Каротиноиды и их значение в живой природе и для человека // Провизор, 1999. – № 6. – С. 39–41.
- Оводов Ю.С.** Современные представления о пектиновых веществах // Биоорганическая химия, 2009. – Т. 35, № 3. – С. 293–310.
- Растительные лекарственные средства / Под ред. Н.П. Максютинной. – Киев: «Здоров'я», 1985. – 280 с.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Magnoliaceae – Limoniaceae. – Л.: Наука, 1984. – 460 с.
- Хворост О.П., Беликов В.В., Сербин А.Г., Комиссаренко Н.Ф.** Сравнительная количественная оценка содержания дубильных веществ у *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. // Растительные ресурсы, 1986. – Т. 22, вып. 2. – С. 258–262.
- Храмова Е.П., Комаревцева Е.К.** Изменчивость флавоноидного состава листьев *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) разных возрастных состояний в условиях Горного Алтая // Растительные ресурсы, 2008. – № 3. – С. 96–102.
- Agarwal S.K., Singh S.S., Lakshmi V., Verma S., Kumar S.** Chemistry and Pharmacology of Rhubarb (*Rheum* species) – A Review. // Journal of Scientific & Industrial Research, 2001. – Vol. 60, No 1. – P. 1–9.

SUMMARY

The dynamic of accumulation of the biologically active substances in the organs the above-ground parts of the plants *Rheum compactum* L. has been studied. It was revealed, that the buds and flowers could be a source of rutin (13,06 % and 6,92 %, respectively), catechins (0,61 % and 1,05 %), tannins (25,48 % and 22,13 %) and saponins (24,89 % – in the buds). Leaves during growth and early budding accumulate a lot of carotenoids (212,67 mg%). Most pectin is contained in the leaf petioles (3,43 % – pectin and 3,40 % – protopectin).

УДК 581.28.002:712(54.11)

Ю.А. Котухов, А.Н. Данилова, О.А. Ануфриева, С.А. Кубентаев

Y.A. Kotukhov, A.N. Danilova, O.A. Anufrieva, S.A. Kubentaev

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И РЕСУРСНАЯ ОЦЕНКА *ALLIUM NUTANS* L. НА ХРЕБТЕ КАЛБИНСКОМ В КАЗАХСТАНСКОМ АЛТАЕ

PHYTOCENOTIC SPECIFICATION AND RESOURCE EVALUATION OF *ALLIUM NUTANS* L. ON THE KALBA MOUNTAIN RANGE IN KAZAKHSTAN ALTAI

В статье приводится фитоценотическая характеристика трёх ценопопуляций *Allium nutans*, описанных на горных массивах Актау и Сарытау хребта Калбинский. Им дана ресурсная оценка и проанализировано внутривидовое разнообразие по комплексу метрических признаков. По ресурсным показателям и величине коэффициентов вариации для отбора форм в интродукцию перспективной является ценопопуляция ковьельно-луково-иссопового фитоценоза.

Во многих странах мира вопрос о сохранении и рациональном использовании генетических ресурсов культурных растений и их диких сородичей определен в качестве приоритетной государственной задачи на законодательном, экономическом, научно-организационном и производственном уровнях. Многие виды рода *Allium* L. входят в состав генетических ресурсов растений (ГРР) и составляют основное богатство региона. В отличие от культурных сортов дикие виды луков обладают более высокой устойчивостью к вредителям, болезням, колебаниям факторов внешней среды, адаптивностью к природным катаклизмам, имеют большое ресурсное значение, так как обладают комплексом полезных свойств. Потребительская их ценность как пищевых, лекарственных, кормовых растений определяется специфическим качественным и количественным составом химических веществ (Тухватуллина, 2010).

Allium nutans L. 1753, Sp. Pl. : 299. – Лук поникающий – корневищно-луковичное растение. Надземная масса содержит сахара, минеральные соли, среди которых железо, но особенно богата витамином С, каротином. Обладает противовоспалительным действием, улучшает работу желудочно-кишечного тракта из-за повышенного содержания слизи, относится к диетическим видам лука (Казакова, 1978). В сыром и варёном виде на Алтае употребляется в пищу. На пастбищах поедается овцами и крупным рогатым скотом. Может служить декоративным растением (Верещагин и др., 1959). Обитает в степях, нередко на солонцеватых лугах, а также на щебнистых склонах. Общее распространение: Зап. и Вост. Сибирь. В Казахстане встречается: 2. Тоб.-Ишим., 3. Ирт., 4. Семип. Бор., 5. Кокчет., 11. Вост. мелкосоп., 22. Алтай (Байтенов и др., 1959).

По данным Л.А. Тухватуллиной (2011) *Allium nutans* L. размножается вегетативно и семенами. В культуре на 3–5-й год образует мощные кусты высотой от 40 до 60 см, несущие 2–18 побегов. Реальная семенная продуктивность соцветия составляет 34–322 шт. зрелых семян, потенциальная семенная продуктивность – 306–684 шт. семян. Коэффициент вегетативного размножения равен 2–4,5. Лабораторная всхожесть семян после 6 месяцев хранения в комнатных условиях составляет 96 %.

Материалы и методы исследований

Исследования проводились маршрутно-рекогносцировочным методом. При составлении фитоценотической характеристики ценопопуляций использовался классический метод с визуальной оценкой количества особей по шкале Друде (Быков, 1957, 1970). Для составления морфометрической характеристики *A. nutans* учитывались мерные и счетные количественные показатели в 15–20-кратной повторности. Уровень изменчивости морфометрических признаков рассчитан по величине коэффициента вариации C_v : меньше 12 % – уровень изменчивости низкий, 13–20 % – средний, 21–40 % – высокий, более 40 % – очень высокий (Зайцев, 1973). Статистическую обработку материала проводили согласно рекомендациям Г.Н. Зайцева (1973).

Результаты исследований и их обсуждение

Калбинский хребет расположен на левобережье Иртыша, между долинами рек Кокпекты, Буконь, Чар. Нагорье имеет вид приподнятой глыбы с плоской волнистой вершиной. Хребет протягивается на 200–300 км в долину, максимальная его ширина 50–70 км. Самой высокой точкой считается гора Сары – Шоку –

1608 м. Рельеф Калбинского хребта – низкогорный, с крутыми склонами. Массивы хребта, сложенные гранитами, имеют своеобразный облик (Егорина и др., 2003). Сложные физико-географические условия: расчлененность рельефа, мозаичность почв, особые климатические факторы и др. предполагают формирование своеобразного флористического комплекса, в состав которого входят дикие родичи культурных растений (ДРКР) – эволюционно-генетически близкие к культурным растениям виды естественной флоры, потенциально пригодные для введения в культуру или использования в процессе получения новых сортов (Смекалова и др., 2002).

На хр. Калбинский в Казахстанской части Алтая в 2013 г. при выполнении проекта «Ботаническое разнообразие диких сородичей культурных растений Восточного Казахстана как источник обогащения и сохранения генофонда агробиоразнообразия для реализации продовольственной программы» обследованы две популяции *A. nutans* на горных массивах Актау и Сарытау, условно названные нами по месту их нахождения как Актауская и Сарытауская.

Популяция Актауская. Занимает участок общей площадью 12 га на юго-восточных предгорьях горного массива Актау в ур. Талды, 730 м над ур. м. Координаты: 49°29'45» с. ш. 82°36'40» в. д. Входит в состав наскального сосняка. Эдификаторами растительного покрова является *Pinus sylvestris* L. – soc, *Allium nutans* – сор₂, *Stipa pennata* L. – сор₁. В популяции отмечено около 30 видов высших сосудистых растений, участвующих в формировании ценопопуляций ковыльно-луково-иссопового (*Hyssopus cuspidatus* Boriss., *Allium nutans*, *Stipa pennata* L.) и ковыльно-лукового (*Allium nutans*, *Stipa pennata*) фитоценозов.

Ценопопуляция ковыльно-луково-иссопового (*Hyssopus cuspidatus*, *Allium nutans*, *Stipa pennata*) фитоценоза. Местообитание, занятое данным фитоценозом, характеризуется достаточным экологическим режимом при относительно постоянном дефиците влажности почвы и воздуха, интенсивной освещенности участка и прогреваемости субстрата и воздуха. Участок расположен на юго-востоке предгорной террасы юго-восточного склона горного массива Актау в ур. Талды, слабо понижается с северо-запада на юго-восток, выровненный, или слегка мелкобугристый. Часто отмечается выход на поверхность гранитоидных плит. Почвенный слой умеренно развит, от 15 до 50 см толщиной со значительным включением мелкой крошки и щебня. Почвы – горные чернозёмы, богатые гумусом. Напочвенный покров умеренно развит, образован опадом травянистых растений, листьев кустарника и хвои в разной степени разложения. Толщина его составляет 3–6 см. Вес опада – 70–120 (96 ± 3,2) г/м². Растительный покров достаточно развит, с общим проективным покрытием – 70–90 %. Кустарниковый ярус изрежен, в покрытии на его долю приходится 3–5%, сомкнутость – 02, реже 03. Из кустарников рассеянно и редко в пределах ценопопуляции встречаются низкорослые особи небольшими группами с низким обилием *Rosa pimpinellifolia* L. – s, *Caragana arborescens* Lam. – s, *Spiraea hypericifolia* L. – s, *S. trilobata* L. – s, *Juniperu ssabina* L. – sol, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. – s. Основу травостоя составляют три вида – *Stipa pennata*, *Allium nutans*, *Hyssopus cuspidates*. В покрытии на их долю приходится до 60%. В данном фитоценозе они являются доминантами и индикаторными видами. Видовая насыщенность фитоценоза сравнительно низкая – 30–35 видов. Нередко травостой изрежен, особенно в пределах выхода и близкого залегания плит гранитоидов. Травостой четко трёхъярусный. Первый ярус, 60–80 см выс., проективное покрытие – 20–25 %, доминирует *Stipa pennata*, из сопутствующих обычны: *Phlomoidea tuberosa* (L.) Moench. – sol, *Scabiosa ochroleuca* – L. – sol, *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg. – s, *Centaurea ruthenica* Lam. – s. Сомкнутость яруса – 03–05. Во втором ярусе, 40–50 см выс., доминантами субдоминантами являются *Stipa pennata*, *Allium nutans*, *Filipendula vulgaris* Moench (*F. hexapetala* Gilib.) – сор₂-sp, *Poa angustifolia* L. – sp-сор₂, кроме них обычны – *Seseli buchtormense* (Fisch. ex Hornem.) Koch – sol, *Salvia stepposa* Shost. – sol, *Erysimum flavum* (Georgi) Bobr. (*E. altaicum* C.A. Mey.) – sol, *Gypsophila altissima* L. – s, *Clematis integrifolia* L. – s, *Origanum vulgare* L. – sol, *Bupleurum scorzoniferifolium* Willd. – sol, *Valeriana dubia* Bunge –s, *Berteroa incana* (L.) DC. – s, *Ferula dissecta* (Ledeb.) Ledeb. – sol, *Medicago falcata* L. – sol. Сомкнутость высокая, в пределах – 05–08. Третий ярус, 20–25 см выс., составлен *Plantago media* L. – s, *Dracocephalum nutans* L. – sp, *Poa transbaicalica* Roshev. (*P. stepposa* (Kryl.) Roshev.) – sol, *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski – s, *Festuca valesiaca* Gaudin – sol, *Achillea millefolium* L. – sol, *Galium verum* L. – sp, *Ziziphora clinopodioides* Lam. – s. В ярусе *Dracocephalum nutans* L., *Galium verum* L. могут выступать как доминанты, с покрытием 15–20 %. Сомкнутость яруса высокая – 07–1.

Ценопопуляция ковыльно-лукового (*Allium nutans*, *Stipa pennata*) фитоценоза. Занимает участок площадью около 11 га на юго-восточных предгорьях хр. Калбинский, у юго-восточного подножья горного массива Актау в широкой и глубокой впадине Талды, 737 м над ур. м. Участок занимает обширную предгорную

террасу. Координаты: 49°29'25» с. ш. 82°36'39» в. д. С северо-востока и юго-запада он ограничен широкой ложбиной, заросшей кустарником (*Lonicera tatarica* L. – sol, *Spiraea hypericifolia* L. – sol, *Rosa pimpinellifolia* L. – sp); с северо-запада примыкает сосновый лес; с юго-востока – заросли *Caragana arborescens* Lam. – sp, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. – s. Рельеф участка выровнен со слабым уклоном с северо-запада на юго-восток. Почвенный горизонт развит до 60–80 см толщиной. Почвы – горные черноземы, рыхлые, верхний слой обогащен гумусом, плотно пронизан корнями *Stipa pennata*, *Stipa sareptana* A. Beck и корневищами разнотравья. Напочвенный покров представлен опадом, до 3 см толщиной с запасом 30–90 (50) г/м². Терраса образована отложениями продуктов разрушения гранитоидных пород. Доминанты и субдоминанты представлены ксеромезофитами и ксерофитами: *Allium nutans* – 25 %, *Stipa pennata* – 30 %, *Stipa sareptana* – 10 %. Кустарниковый ярус не сформирован, редко по площади участка встречаются кустарники, 30–40 см выс. (*Spiraea hypericifolia* L. – s, *Rosa pimpinellifolia* L. – sol, *Juniperus sabina* L. – s). Общее проективное покрытие – 80–100 %. Насыщенность фитоценоза сопутствующими видами – 35–45 наименований. Травостой с четко выраженной трёхъярусной структурой. Первый ярус, 70–90 см выс., представлен в основном ксеромезофильными доминантами и субдоминантами: *Stipa pennata* – soc, *Stipa sareptana* – сор₂. Из сопутствующих обычны: *Filipendula vulgaris* Moench (*F. hexapetala* Gilib.) – sp, *Phlomis tuberosa* (L.) Moench. – sp, *Thalictrum minus* L. – sol, *Delphinium dactylocarpum* DC. – sol, *Poa angustifolia* L. – sol, *Serratula coronata* L. – sol, *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg.–sol, *Artemisia dracunculus* L. – s. Сомкнутость яруса 03–04, покрытие – до 30 %. Реже, по периферии популяции в зарослях кустарника встречаются горно-луговые виды: *Delphinium elatum* L. – sol, *Dactylis glomerata* L. – sol-sp, *Crepis sibirica* L. – sol. Во втором ярусе, 35–45 см выс., доминирует *Allium nutans* – сор, постоянны *Allium lineare* L. – sol, *Gypsophila altissima* L. – sol, *Medicago falcata* L. – sol, *Galium verum* L. – sol-sp, *G. boreale* L. – sol, *Achillea millefolium* L. – s, *Salvia stepposa* Shost. – s, *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC. – s, *Valeriana collina* Wallr. (*V. stolonifera* Czern.) – s, *Erysimum flavum* (Georgi) Bobr. (*E. altaicum* C.A. Mey.) – s, *Tanacetum tanacetoides* (DC.) Tzvel. – s, *Artemisia sericea* Web. – sol, *Clematis integrifolia* L. – s, *Tragopogon pratensis* L. – s, *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv. – sol, *Dictamnus angustifolius* G. Don fil. ex Sweet – sol, *Geranium pratense* L. – s, *Bupleurum scorzonerifolium* Willd. – sol, *Phleum phleoides* (L.) Karst. – sol, *Turritis glabra* L. – sol, *Hierochloë odorata* (L.) Beauv. – sol. Сомкнутость яруса – 04–06, покрытие – до 40 %. Третий ярус, 20–30 см выс., составлен *Poa transbaicalica* Roshev. (*P. stepposa* (Kryl.) Roshev.) – s, *Centaurea sibirica* L. – s, *Carex humilis* Leyss. – sp, *Iris ludwigii* Maxim. – sp, *I. ruthenica* Ker-Gawl. – sol-sp, *Thymus marschalliauis* Willd. – sp, *Fragaria viridis* Duch. – sp-sol, *Polygola sibirica* L. – sp, *Thesium refractum* C.A. Mey. – sol, *Cerastium arvense* L. – sol, *Potentilla bifurca* L. – sol, *Sedum hybridum* L. sol, *Hedysarum gmelinii* Ledeb. – sol, *Astragalus danicus* Retz. – sol, *Festuca valesiaca* Gaudin – sol, *Plantago media* L. – s, *Scutellaria altaica* Fisch. ex Sweet – sp-sol, *Microthlaspi perfoliatum* (L.) F.K. Mey. (*Thlaspi perfoliatum* L.) – sp. Сомкнутость – 03–06, покрытие – до 50 %.

Сарытауская популяция размещена на северо-восточном склоне горного массива Сарытау между селами Асубулак и Таинты в высотном пределе 700–850 м над ур. м. Координаты: 49°30'06» с. ш. 83°02'32» в. д. Она занимает участок около 5 га в составе горных остепненных низких (30–44 см выс.) кустарников, однородных по составу и структуре с доминированием *Spiraea hypericifolia* L. – сор, из травянистых *Allium nutans* – сор, *Sedum hybridum* L. Общее проективное покрытие – неравномерное от 50 до 70 %. Эдификаторами растительного покрова являются *Spiraea hypericifolia* L., *Sedum hybridum*, *Allium nutans*. Описана ценопопуляция таволгово-луково-очиткового (*Sedum hybridum*, *Allium nutans*, *Spiraea hypericifolia*) фитоценоза в среднем высотном пределе северо-восточного склона, 791 м над ур. м. Занимает участок общей площадью около 3,7 га на крутом северо-восточном склоне горного массива Сарытау. Рельеф участка слабо волнистый. Мощность почвенного профиля – 30–45 см, в понижениях – до 50 см. Почвы горные черноземы, рыхлые, со значительным включением мелкой крошки, щебня. Напочвенный покров развит, представлен слоем опада в разной степени разложения, до 3 см толщ., с покрытием до 100%. Вес опада – 50–80 (65) г/м².

Растительный покров хорошо развит. Основу травостоя составляют *Allium nutans* (30 %), *Sedum hybridum* L. (25 %). Видовая насыщенность фитоценоза сравнительно низкая, особенно в пределах куртин *Sedum hybridum*. Общее проективное покрытие – 60–70 %. Травостой четко трёхъярусный. Первый ярус, 45–50 см выс., проективное покрытие – 10–17%, сложен *Helictotrichon desertorum*(Less.) Nevski – sp, *H. pubescens* (Huds.) Pilg. – s, *Stipa pennata* L. – sp, *Phleum phleoides* (L.) Karst. – sol, *Aconogonon alpinum* (All.) Schur (*Polygonum alpinum* All.) – sol, *Artemisia dracunculus* L. – sol, *Erysimum flavum* (Georgi) Bobr. (*E. altaicum* C.A. Mey.) – s, *Filipendula vulgaris* Moench (*F. hexapetala* Gilib.) – sol. Сомкнутость яруса – 02–03. Второй ярус, 20–30 см выс., проективное покрытие – 3–5 %. Доминантами и субдоминантами второго яруса являются *Al-*

lium nutans и *Artemisia sericea* Web. – sp-cop₂, кроме них, обычны и постоянны *Festuca valesiaca* Gaudin – sol, *Poa transbaicalica* Roshev. (*P. stepposa* (Kryl.) Roshev.) – sp, *Euphorbia macrorhiza* C.A. Mey. – sol, *Pedicularis compacta* Steph. – sol, *Galium verum* L. – sol, *Patrinia intermedia* (Hornem) Roem. et Schult. – s. Третий ярус, 15–20 см выс., проективное покрытие – 20–35 %, с доминированием *Sedum hybridum* L. (305), из сопутствующих видов обычны: *Thesium refractum* C.A. Mey. – sol, *Iris ruthenica* Ker-Gawl. – sp-cop₂, *Fragaria viridis* Duch. – sp-cop₂, *Dracocephalum nutans* L. – sp. Сомкнутость яруса – 03–07. Кустарниковый ярус умеренно выражен, кустарники по площади расселены рассеянно и редко. В пределах ценопопуляции встречаются низкорослые особи или небольшие группы *Rosa pimpinellifolia* L. – sol-sp, *Spiraea trilobata* L. – s, с сомкнутостью 03–04. *Spiraea hypericifolia* L. – s, выступает как доминант или субдоминант.

В ходе полевых работ дана ресурсная оценка *Allium nutans* на хр. Калбинский в актаусской и сарытауской популяциях. Установлено, что биологический запас надземной и подземной массы колеблется от 0,94 до 1,05 (1,003 ± 1,04) кг/м². Вес товарных вегетативных побегов – от 0,56 до 0,7 (0,65 ± 1,04) кг/м², вес нетоварных побегов колеблется от 0,35 до 0,39 (0,363 ± 0,042) кг/м², вес луковиц – от 0,13 до 0,17 (0,153 ± 0,038) кг/м². Вес листьев, пригодных для заготовки, колеблется от 0,24 до 0,32 (0,3 ± 0,097) кг/м². Общий вес товарных побегов, листьев пригодных для изъятия, – 0,37–0,5 (0,453 ± 0,132) кг/м². Листья весной сильно повреждаются возвратными заморозками на 1/3 их длины.

Процент выхода воздушно-сухого сырья из свежесобранного определен нами экспериментально. Объем возможных заготовок для надземных органов высчитывали, как частное от деления эксплуатационного запаса сырья на оборот заготовки, включающий год заготовки и продолжительность периода восстановления зарослей. Ориентировочная периодичность заготовки сырья для надземных органов многолетних растений взята нами 1 раз в 4 года. В таблице 1 представлены эксплуатационные запасы воздушно-сухого сырья листьев *Allium nutans* с объемом возможных ежегодных заготовок в ценопопуляциях ковыльно-луково-иссопового, ковыльно-лукового и таволго-луково-очиткового фитоценозов.

Таблица 1

Сырьевые запасы листьев *Allium nutans* на хр. Калбинский

Место нахождения и координаты ценопопуляций	Площадь, га		Урожайность воздушно-сухого сырья, кг/га	Эксплуатационный запас воздушно-сухого сырья, т	Объем возможных ежегодных заготовок воздушно-сухого сырья, т
	общая	занимаемая видом			
2	3	4	5	6	7
Ценопопуляция ковыльно-луково-иссопового фитоценоза, г. Актау, ур. Талды, окр. с. Алгабас, 730 м над ур. м., N49°	12,00	6,00	15,60	0,09	0,02
Ценопопуляция ковыльно-лукового фитоценоза, г. Актау, окр. с. Алгабас, 737 м над ур. м., N4929ÿ	11,00	2,80	20,10	0,06	0,02
Ценопопуляция таволго-луково-очиткового фитоценоза, сев.-вост. склон г. Сарытау, ВКО, между сс. Асубулак и Таинты, 791 м над ур. м., N49°	3,70	1,10	15,20	0,02	-

Ученные сырьевые запасы листьев *Allium nutans* с объемом возможных ежегодных заготовок – 0,02 т воздушно-сухого сырья незначительны, промышленного значения не имеют, их природные популяции могут служить для сбора семенного материала, отбора декоративных и пищевых форм в интродукцию.

Для отбора в интродукцию перспективных форм *Allium nutans* и создания высокопродуктивных и декоративных интродукционных популяций нами оценено его внутривидовое разнообразие в описанных це-

нопопуляциях на основе морфометрического анализа в фазе хозяйственной годности листьев (07.06.2013) и в период массового цветения (10.08.2013).

В ценопопуляции ковыльно-лукового-иссопового фитоценоза по площади *A. nutans* размещен рассеянно или диффузно, клональными или большими куртинами, образованными от слияния нескольких мелких дернин. Разрастание дернин происходит за счет центробежного роста побегов корневищ. При этом в центральной части дернин формируются плешины, где, зачастую, селятся другие растения (*Scutellaria altaica* Fisch. ex Sweet – s, *Iris scariosa* Willd. ex Link. – s, *Poa transbaicalica* Roshev. (*P. stepposa* (Kryl.) Roshev.) – sol, *Dracocephalum nutans* L. – sp). Обычно лук поникающий формирует заросли по несколько сотен квадратных метров, чаще встречается рассеянно с сомкнутостью 04–05. Дернины обычно правильно круглые, их диаметр колеблется от 26 до 67 ($40,8 \pm 6,8$) см. Высота розетки в период хозяйственной пригодности колеблется от 20 до 31 ($24,7 \pm 1,45$) см. Листья по высоте выровненные, широкие, сочные, легко ломаются с выделением слизи, ширина их колеблется от 0,8 до 1,2 ($1,02 \pm 0,13$) см. Листья собраны в розетку, у основания генеративного побега, число их в розетке может быть от 6 до 14 ($10,8 \pm 1,1$) шт. Число розеток в дернине зависит от возраста растений, колеблется от 5 до 55 ($27,2 \pm 6,2$) шт. Высота генеративных побегов колеблется от 39 до 71 ($49,7 \pm 4,5$) см, соцветие крупное, многоцветковое в диаметре от 4 до 7 см ($5,06 \pm 0,79$) см, количество цветков в соцветии – от 59 до 198 ($123 \pm 21,4$), генеративных побегов на особь – от 3 до 8 ($4,9 \pm 0,8$) шт., Число семян в коробочке колеблется от 2 до 5 ($3,2 \pm 0,2$) шт., потенциальное семеношение – 3613,2, реальное – 1505,2 семечки на одну особь.

В ценопопуляции ковыльно-лукового фитоценоза *A. nutans* по площади размещен рассеянно, отдельными некрупными плотными дернинами. Их диаметр колеблется от 35 до 42 ($37,5$) см. Розеточные листья укороченные, сравнительно узкие. Высота вегетативных побегов – от 20 до 27 ($23 \pm 2,7$) см, длина листа изменяется от 13 до 27 ($17,88 \pm 2,7$) см, ширина – 0,8–1,3 ($1,06 \pm 0,12$) см. Количество листьев в розетке – от 4–13 ($10,33 \pm 1,03$) шт. Число вегетативных побегов – от 57 до 75 ($67,66$) шт.

В ценопопуляции таволгово-луково-очиткового фитоценоза *A. nutans* по площади размещен рассеянно, небольшими группами, в основном, отдельными дернинами, образуя обширные заросли. Плотность его сравнительно высокая, число побегов колеблется от 39 до 57 ($43,00 \pm 2,29$) шт., высота генеративных побегов 35–76 ($50,08 \pm 4,02$) см, высота вегетативных побегов 16–32 ($22,3 \pm 1,6$) см. Вегетативные побеги характеризуются узкими и укороченными розетками листьев, их длина колеблется в пределах от 24 до 29 ($27,00 \pm 2,29$) см. Число листьев в розетке достаточно велико – 9–11 ($10,2 \pm 0,96$) шт. Размеры листьев слабо варьируют: ширина – от 1,2 до 1,7 ($1,48 \pm 0,26$) см. Диаметр соцветия 3–6 ($4,50 \pm 0,34$) см. На рисунке приведены сравнительные показатели высоты генеративных и вегетативных побегов, диаметра соцветия, числа цветков в соцветии, генеративных и вегетативных побегов, листьев в розетке, длине и ширине листьев у *Allium nutans* в описанных ценопопуляциях на хр. Калбинский.

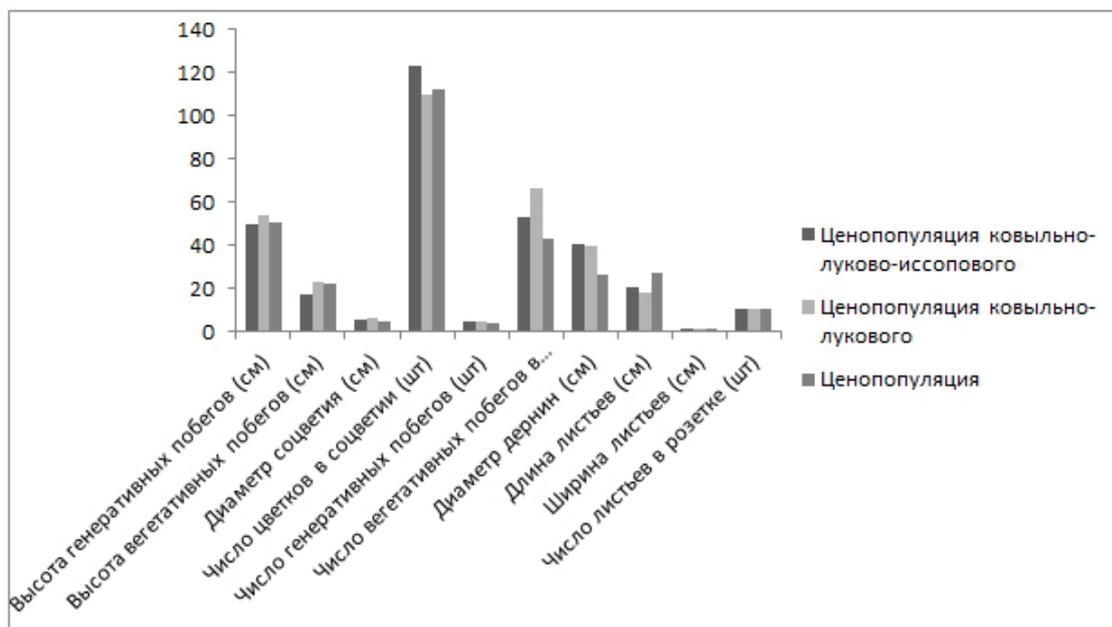


Рис. Сравнительные морфометрические показатели *Allium nutans* в изученных ценопопуляциях на хр. Калбинский.

Таблица 2

Морфометрические характеристики *Allium nutans* в актауской и сарытауской популяциях на хр. Калбинский

Показатели	Актауская популяция				Сарытауская популяция	
	Ценопопуляция ковыльно-луково-иссопового фитоценоза		Ценопопуляция ковыльно-лукового фитоценоза		Ценопопуляция таволгово-луково-очиткового фитоценоза	
	M ± m	C _v %	M ± m	C _v %	M ± m	C _v %
1	2	3	4	5	6	7
Высота генеративных побегов, см	$49,7 \pm 4,5$ 39–71	18 средний	$53,7 \pm 4,1$ 43–82	24 высокий	$50,1 \pm 4,0$ 35–76	26 средний
Высота вегетативных побегов, см	$17,1 \pm 3,7$ 13–24	22 высокий	$23 \pm 2,7$ 20–27	15 средний	$22,3 \pm 1,6$ 16–32	22 средний
Диаметр соцветия, см	$5,1 \pm 0,8$ 4–7	28 высокий	$6,3 \pm 0,5$ 5–9	8 низкий	$4,5 \pm 0,3$ 3–6	2 низкий
Число цветков в соцветии, шт.	$123 \pm 21,4$ 59–198	31 высокий	$109,5 \pm 11,2$ 66–156	32 высокий	$112 \pm 13,9$ 40–172	39 высокий
Число генеративных побегов, шт.	$4,9 \pm 0,8$ 3–7	35 высокий	$4,4 \pm 0,8$ 1–8	56 Очень высокий	$4,1 \pm 2,1$ 2–6	35 высокий
Число вегетативных побегов в дернине, шт.	$53 \pm 2,2$ 42–63	12 низкий	$66,2 \pm 2,1$ 57–75	10 низкий	$43 \pm 2,3$ 39–57	18 средний
Диаметр дернин (см)	$40,8 \pm 6,8$ 26–67	31 высокий	$39,2 \pm 1,0$ 35–42	8 низкий	$26,53 \pm 3,2$ 13–42	38 высокий
Длина листьев (см)	$20,3 \pm 0,9$ 17–25	13 средний	$17,9 \pm 2,7$ 13–27	19 средний	$27,0 \pm 2,3$ 24–29	7 низкий
Ширина листьев (см)	$1,0 \pm 0,1$ 0,8–1,2	23 высокий	$1,1 \pm 0,12$ 0,8–1,3	16 средний	$1,5 \pm 0,3$ 1,2–1,7	15 средний
Число листьев в розетке (шт)	$10,8 \pm 1,1$ 6–14	19 средний	$10,3 \pm 1,0$ 4–13	13 средний	$10,2 \pm 1,0$ 9–11	8 низкий

Примеч.: в числителе средняя арифметическая ± ошибка выборки, в знаменателе – минимальное и максимальное значение признака.

Результаты исследования показали, что растения *A. nutans* на хр. Калбинский в определенной степени различаются по ряду морфометрических показателей. Так, наибольшие показатели высоты генеративных побегов ($53,7 \pm 4,1$ см) отмечены у особей, собранных в ценопопуляции ковыльно-лукового фитоценоза, тогда как наименьшая высота ($49,7 \pm 4,5$ см) – у растений в ценопопуляции ковыльно-луково-иссопового фитоценоза. Аналогичные данные получены и для высоты вегетативных побегов. По показателям численности цветков в соцветии, диаметру дернин лидирующую позицию занимают растения в ценопопуляции ковыльно-луково-иссопового фитоценоза. Стоит отметить, что число листьев в розетке во всех ценопопуляциях практически одинаково.

Уровень изменчивости изучаемых морфометрических показателей *A. nutans* был рассчитан по величине коэффициент вариации C_v. В таблице 2 приведены средние количественные показатели *A. nutans*, амплитуды их варьирования и уровни изменчивости в ценопопуляциях ковыльно-луково-иссопового, ковыльно-лукового и таволгово-луково-очиткового фитоценозов. Изучение средних метрических и счетных показателей надземных органов *A. nutans* в ценопопуляциях и степени их варьирования позволило выявить, что наибольшая степень варьирования (C_v от 31 до 50) характерна для таких признаков, как число генеративных побегов, количество цветков в соцветии. Наименее вариabельными оказались показатели: число вегетативных побегов дернине (C_v от 10 до 18), число листьев в розетке (C_v от 8 до 19), длина листьев (C_v от 7 до 19).

Таким образом, по показателям ресурсной оценки, величине коэффициента вариации мерных и счетных признаков отбор пищевых и декоративных форм в интродукцию для создания интродукционных популяций перспективной является ценопопуляция ковыльно-луково-иссопового фитоценоза.

ЛИТЕРАТУРА

- Байтенов М.Б., Голоскоков В.П., Дмитриева А.А.** и др. Флора Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1958. – Т. 2. – 277 с.
- Быков Б.А.** Введение в фитоценологию. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1970. – 226 с.
- Быков Б.А.** Геоботаника. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1957. – 287 с.
- Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова А.И.** Полезные растения Западной Сибири. – М.-Л., 1959. – 347 с.
- Егорина А.В., Зинченко Ю.К., Зинченко Е.С.** Физическая география Восточного Казахстана. – Усть-Каменогорск: Альфа-Пресс, 2003. – 178 с.
- Зайцев Г.Н.** Методика биометрических расчётов. – М.: Наука, 1973. – 150 с.
- Казакова А.А.** Культурная флора СССР. Лук. – Л.: Колос, 1978. – 362 с.
- Смекалова Т.Н., Чухина И.Г., Лунева Н.Н.** Основные аспекты стратегии сохранения диких родичей культурных растений на территории России // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы первой междунауч.-практ. конф. – Барнаул, 2002. – С. 265–269.
- Тухватуллина Л.А.** Изучение хозяйственно ценных качеств дикорастущих луков в условиях культуры // Вестник Оренбургского государственного университета, 2010. – № 6(112). – С. 160–162.
- Тухватуллина Л.А., Абрамова Л.М.** Редкие виды рода *Allium* L. в интродукции // Научные ведомости, 2011. – № 3(98), вып. 14/1. – С. 68–74.

SUMMARY

This article is about phytocenotic specification of three cenopopulations, which are described on mountain massives of Aktau and Sarytau on the Kalba mountain ridge. Resource evaluation is given and internal variety of species is analyzed which was based on the complex of metric attributes. Resource index and quantity of coefficient variations have shown us that the most prospect form to be taken to introduction is cenopopulation of *Hyssopus – Allium – Stipa* phytocenosis.

УДК 631.434.52:634.023.323(571.5)

М.А. Мартынова, А.И. Лобанов

M.A. Martynova, A.I. Lobanov

СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ НА СТИХИЙНО ЗАКОНСЕРВИРОВАННЫХ ЗЕМЛЯХ НА ЮГЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

PLANT SUCCESSION PROCESSES ON SPONTANEOUSLY PRESERVED LANDS IN THE SOUTH OF CENTRAL SIBERIA

Исследованы сукцессионные процессы на залежных сильно деградированных землях, используемых в качестве пастбищ и расположенных в системах полезащитных лесных полос из вяза приземистого (*Ulmus pumila* L.) на юге Средней Сибири. На изученных территориях наблюдалась третья стадия сукцессии – корневищно-рыхлокустовая с переходом к дерновинной с активным распространением семенного возобновления вяза приземистого. Выявлено как положительное, так и отрицательное влияние естественного лесовозобновления на продуктивность травостоя в лесопастбищах. Вязовые фитоценозы с небольшой сомкнутостью крон (в пределах 0,2) обладают наивысшей продуктивностью, чем межполосные открытые пространства полезащитных лесных полос (ПЗЛП), целинная степь, залежные участки вне зоны влияния ПЗЛП, а также фитоценозы с высокой сомкнутостью крон. Лесополосы с возрастом старше 25 лет находятся в расстроенном состоянии и относятся к 4 категории, семенное возобновление – ко 2 категории санитарного состояния. Интенсивность зарастания межполосных пространств в системах происходит неравномерно: она максимальна вблизи материнских лесополос и увеличивается с удалением от наветренных клеток вглубь системы.

Защитные лесные насаждения – неотъемлемая часть адаптивно-ландшафтных систем земледелия в засушливых условиях. Они являются каркасом формируемых на опустыненных землях аридной зоны агролесомелиоративных экосистем (Савостьянов, 2009).

Общеизвестным фактом является то, что на равнинных степных просторах высокие летние температуры, горячие ветры приводят к тому, что выпасаемые животные испытывают угнетение и как следствие – снижение выхода сельскохозяйственной продукции (молока, мяса). В зимнее время бураны и метели затрудняют нормальный выпас, часто вызывают простудные заболевания у скота. Ликвидация или уменьшение вредоносного влияния ветра происходит при создании пастбищезащитных насаждений. В конце прошлого века происходило стихийное уменьшение площади пахотных земель, в том числе на лесомелиорируемых территориях, что способствовало залесению стихийно заброшенных земель и использованию их в качестве пастбищ. Процессы естественного лесовозобновления на оставленных сельскохозяйственных угодьях изучены слабо.

Исследования проводились на сильнодеградированных землях, уже не подлежащих возврату в сельскохозяйственный севооборот в силу своей непригодности. Цель работы – изучить сукцессионные процессы на залежных землях, используемых в качестве пастбищ и расположенных в системах полезащитных лесных полос из вяза приземистого (*Ulmus pumila* L.), выявить влияние естественного лесовозобновления на продуктивность травостоя на лесопастбищах.

В качестве объекта исследования были выбраны две системы полезащитных лесных полос (ПЗЛП) на каштановых легкосуглинистых укороченных малогумусных сильно деградированных почвах в сухостепной зоне Усть-Абаканского района Республики Хакасия. В первой системе насчитывалось 10, во второй – 20 лесополос. Первая из них подвержена слабой, а вторая – сильной пастбищной нагрузке. Относительно сторон света лесополосы обеих систем располагались с севера на юг. Ширина межполосных пространств составляла 160 м. Длина лесополос варьировала от 3 до 4 км. Возраст насаждений определен по годичным кольцам на спилах. Для 1-го участка он насчитывал 37, для 2-го – 26 лет. Возраст залежей составлял 19 и 10 лет. Средняя высота лесополос достигала около 4–5 м.

Исследования выполнены маршрутным методом в сочетании с лабораторным анализом полевых данных. В работе использовались общепринятые методики (Воронов, 1973; Общесоюзная ..., 1984). Урожай пастбищного корма определялся укосным методом на площадках 0,25 м² в 10–15-кратной повторности в каждом отдельном растительном сообществе и выражался в воздушно-сухой массе (Методика ..., 1971). На ка-

ждой пробной площадке характеризовался фитоценоз вяза приземистого: тип, возраст, высота, диаметр кроны, диаметр корневой шейки, густота стояния особей, сомкнутость крон вяза. Возраст подроста определялся на модельных деревьях методом подсчета годичных колец. В каждом межполосном пространстве систем ПЗЛП закладывались сплошные поперечные трансекты для сплошного пересчета семенного возобновления. Для определения санитарного состояния объектов исследования по общепринятой методике (Правила ..., 2013) в каждой лесополосе, а также в вязовых фитоценозах с семенным возобновлением в межполосном пространстве, закладывались по две пробные площадки размером 20 м² каждая.

При визуальном обследовании состояния лесонасаждений было выявлено, что оно в обеих системах относилось к 4-й категории, где в сильной степени проявлялось изреживание крон деревьев, усыхание скелетных и годичных побегов, листья на ветвях выглядели недоразвитыми, мелкими, светлой окраски. Состояние семенного возобновления, относящееся к молоднякам I и II класса возраста (за возрастной интервал принята градация в 5 лет, соответствующая быстрорастущим породам) и к средневозрастному классу, соответствовало 2-й категории. Листья у подроста были развиты нормально, усохшие побеги наблюдались в базальной части центрального ствола в небольшом числе, менее 6–10 % от всей массы кроны, отмечалась гибель апикальной части годичных побегов.

При рассмотрении влияния вязовых фитоценозов на продуктивность травостоя лесопастбищ выявлены следующие закономерности: с увеличением сомкнутости крон и густоты стояния особей вяза продуктивность падает. Так, в фитоценозах с наличием вяза в возрасте старше 8 лет максимальная продуктивность травостоя (12,7 ц/га) выявлена при минимальной (0,2) сомкнутости крон, а минимальная продуктивность (0,4 ц/га) – при наивысшей (1,0) сомкнутости крон (табл.). Эта закономерность подтверждается сильной об-

Таблица

Характеристика фитоценозов и продуктивность травостоя в системах ПЗЛП, целинной степи в Усть-Абаканском районе Республики Хакасия, 2014 г.

№ пп	Возраст, лет	Высота, см	Диаметр кроны, см	Диаметр на шейке корня, см	Сомкнутость крон	Проективное покрытие травянистого яруса, %	Густота стояния вяза, шт./м ²		Воздушно-сухая масса, ц/га	Фитоценоз
							h более 50 см	h от 0 до 50 см		
окр. д. Заря, первая система ПЗЛП										
1	10	220	140	3,7	1,0	12	3,1	0	0,4	злаково-полынно-вязовый
2	11	197	137	8,0	0,60	20	0,5	0	3,1	пырейно-ковыльно-вязовый
3	10	207	197	3,9	0,40	15	0,2	0	6,7	пырейно-вязовый
4	8	125	119	5,0	0,20	30	0,25	1,9	12,7	пырейно-вязовый
5	4	60	25	0,3	0,90	1	127	0	0,9	пырейно-вязовый
6	5	82	24	0,6	0,60	20	55	0	1,3	полынно-вязовый
7	3	50	18	0,8	0,60	7	-	86	2,3	мятливо-пырейно-вязовый
8	4	107	75	2	0,31	24	1,3	-	5,2	полынно-ковыльно-вязовый
9	4	60	53	0,7	0,1	20	0,1	0	10,2	пырейно-вязовый
окр. п. Солнечное, вторая система ПЗЛП										
10	3	12	12	0,8	0,40	15	-	94	1,8	ковыльно-вязовый
Открытое межполосное пространство без вяза									9,3	кострецово-пырейный
залежь									5,8	полынно-ковыльно-мятливый
целина									8,4	мятливо-ковыльный

ратной корреляционной связью, где $r = -0,94$. Аналогичная закономерность выявлена в группе фитоценозов с наличием вяза младших возрастов (1 класса возраста), где $r = -0,93$.

При анализе данных исследований парной связи: продуктивность травостоя – густота стояния особей вяза получены следующие результаты. На участках фитоценозов с наличием вяза старше 8 лет максимальной продуктивности (12,7 ц/га) травостоя соответствовала наименьшая густота стояния особей вяза (0,25 шт./м²), а на участках с минимальной продуктивностью (0,4 ц/га) – наибольшая густота стояния особей вяза (3,1 шт./м²). Данная закономерность подтверждалась обратным коэффициентом корреляции, который для старших возрастов равнялся $-0,71$; для младших (с наличием самосева вяза 3–5-летнего возраста) – $-0,83$. На участке с сильной пастбищной нагрузкой и высокой густотой стояния особей вяза также выявлена низкая продуктивность травостоя (табл.). При сравнении показателя наивысшей продуктивности травостоя в вязовом фитоценозе с продуктивностью других фитоценозов, было установлено, что таковой превышает продуктивность залежных земель на 54 %; целинных – на 34 %, а открытых пространств, расположенных в системе ПЗЛП, – на 27 %.

Определена динамика распространения семенного возобновления в системах ПЗЛП. Выявлено, что в ветроударной клетке наблюдается наименьшее число особей вяза, которое составляло до 0,2 % от их общего количества. С удалением от наветренных лесополос вглубь системы ПЗЛП численность особей в межполосном пространстве увеличивалась до 19–26 %. В отдельно взятом межполосном пространстве наибольшее число возобновившихся семенным путем особей вяза наблюдали на расстоянии 1–40 м с заветренной части лесополос. Здесь особей вяза с высотой до 50 см насчитывалось от 57,9 до 73 %, а с высотой более 50 см – 12,3–52,6 % от их общего числа. Установлено, что в южной части системы ПЗЛП возобновление вяза происходит лучше как в молодых (в 1,8 раза), так и более старших возрастов древостоях (в 1,6 раза), чем в северной ее части (Мартынова, 2013).

Обследование травянистой растительности показало наличие различных ассоциаций на исследуемой территории. В травянистом покрове обеих систем преобладали ассоциации с доминирующим участием *Agropyron repens* (L.) Beauv., субдоминирующее положение занимала *Poa pratensis* (L.) Arcang. На изучаемых территориях наблюдалась третья стадия сукцессии травянистого покрова – корневищно-рыхлокустовая с переходом к дерновинной с активным распространением семенного возобновления вяза приземистого.

Таким образом, одними из главных факторов, комплексно влияющих на продуктивность лесопастбищ, являются сомкнутость крон и густота стояния молодого поколения леса. Выявлено как положительное, так и отрицательное влияние естественного лесовозобновления на продуктивность травостоя на лесопастбищах. Вязовые фитоценозы с небольшой сомкнутостью крон (в пределах 0,2) обладают наивысшей продуктивностью, чем межполосные открытые пространства ПЗЛП, целинная степь, залежные участки вне зоны влияния ПЗЛП, а также фитоценозы с высокой сомкнутостью крон. Поэтому на тех участках, где наблюдается семенное возобновление с высокой густотой стояния особей вяза приземистого в межполосном пространстве, требуется регулирование его численности лесохозяйственными приемами.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронов А.Г.** Геоботаника: учеб. пособие для ун-тов и пед. ин-тов. – М.: Высшая школа, 1973. – 384 с.
- Мартынова М.А.** Пространственная структура возобновления *Ulmus pumila* L. на землях стихийно законсервированных в лесопастбища в системах ПЗЛП в сухостепной зоне юга Средней Сибири // Агроресомелиорация в системе адаптивно-ландшафтного земледелия: поиск новой модели (к 90-летию акад. РАСХН Е. С. Павловского): матер. междунар. науч.-практич. конф. аспирантов и молодых ученых (Волгоград, 25–28 ноября 2013 г.). – Волгоград: ВНИАЛМИ, 2013. – С. 166–170.
- Методика опытов на сенокосах и пастбищах / Всесоюзный НИИ кормов им. В. Р. Вильямса. – М., 1971. – Ч. 1. – 132 с.
- Общесоюзная инструкция по проведению геоботанического обследования природных кормовых угодий и составлению крупномасштабных геоботанических карт / МСХ СССР, Главн. упр. землепользования и землеустройства, Главн. упр. кормов, лугов и пастбищ. – М.: Колос, 1984. – 105 с.
- Правила санитарной безопасности в лесах. Утв. Приказом Минприроды России от 24.12.2013. № 613. – 23 с.
- Савостьянов В.К.** Агроресомелиоративное районирование засушливой зоны юга Средней Сибири и особенности создания защитных лесных насаждений: рекомендации / РАСХН, СРО, ГНУ НИИАП Хакасии. – Абакан: Изд-во ХГУ им. Н. Ф. Катанова, 2009. – 24 с.

SUMMARY

Plant succession processes on the ledge strongly degraded lands used as pastures and located in systems of windbreak forest fields from *Ulmus pumila* L. in the south of Central Siberia were investigated. In the studied territories the third stage of succession – rhizome-loose bush with transition to tussock one with active distribution of seed renewal of stocky elm was observed. It is revealed both positive, and negative influence of natural reforestation on efficiency of herbage on the forest pastures. Elm phytocoenosis with a small density of kroner (within 0,2) possess the highest efficiency, than interband open spaces of PZLP, the virgin steppe, ledge sites out of a zone of influence of PZLP, and also a phytocoenosis with a high density of kroner. Forest belts more senior than 25 years are in the upset state with age and belong to 4 category, seed renewal – to 2 category of a sanitary state. Intensity of overgrowing of interband spaces in systems occurs unevenly: it is maximum near maternal forest belts and increases with removal from the windward cages deep into the system.

УДК 581.6:615(571.15)

Н.А. Некратова, М.Н. Шурупова

N.A. Nekratova, M.N. Shurupova

РАСЧЕТ ПЕРИОДИЧНОСТИ ЗАГОТОВОК ЛЕКАРСТВЕННОГО СЫРЬЯ В ЦЕЛЯХ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ

HARVESTING PERIODICITY OF MEDICINAL PLANTS: CALCULATION FOR SUSTAINABLE USE OF PLANT RESOURCES

Предложен способ расчета периодичности заготовки лекарственного сырья на одних и тех же участках в природных местообитаниях в целях рационального использования эксплуатируемых популяций. В качестве объектов изучения взяты 7 видов лекарственных растений, среди которых есть брендовые виды: *Rhaponticum carthamoides*, *Rhodiola rosea*, *R. algida*, *Paeonia anomala*. В качестве периодичности заготовки предложено использовать средний возраст взрослых особей в оптимальных для вида местообитаниях. В зависимости от биоморфы продолжительность жизни определяли морфологическим способом по числу годичных рубцов на корневище и анатомическим – по числу годичных колец ксилемы на самой старой части главного корня и/или корневища.

Рассвет 20-го века был отмечен ростом понимания научным сообществом важности использования лекарственных растений (ЛР) на глобальном уровне (Sharma, Pandey, 2013). В разных странах сотни миллионов людей собирают дикорастущие и прежде всего ЛР и получают доход от этой деятельности (Iqbal, 1993; Walter, 2001; Schippmann et al., 2002). Использование ЛР напрямую связано с сохранением естественной среды обитания в целом (Hamilton, 2004). Также на дикорастущие ЛР оказывают влияние многие экологические и социальные факторы: неудачи при попытках введения в культуру, потеря среды обитания в результате освоения земель, обезлесения и выпаса скота, постоянный высокий спрос на сырье, коммерческие заготовки, развитие торговли ЛР, многоступенчатый конвейер сборщиков, посредников и продавцов (Leaman, 2001; Larsen et al., 2007; Uprety et al., 2011). При введении в культуру ценных ЛР специалисты сталкиваются со многими проблемами. Например, не для всех видов характерно вегетативное размножение, которое во многом облегчает интродукцию. Сохранение генетических банков семян хотя и возможно, но имеет ограниченное применение. До сих пор на экспериментальной стадии находятся методы сохранения в пробирке, клоновые хранилища и криоконсервация (Sharma, Pandey, 2013). В настоящее время за рубежом обсуждается научный подход для стратегии устойчивого производства ЛР путем культивирования, реинтродукции и усовершенствованных способов заготовки сырья (Sharma, Pandey, 2013).

В РФ, а также за рубежом, важным способом поддержания эксплуатируемых природных популяций ЛР рассматривается их рациональное использование (Шретер, 1977; Сахарова, 1981; Соколов, 1989; Куваев, 1988, 1989; Peters, 1996; Методические указания ..., 1988; Некратова и др., 1991; Коммерческий оборот..., 2009; Nekratova, Shurupova, 2014). Для биологически обоснованного режима использования важны следующие показатели: эксплуатационные запасы (ЭЗ) сырья, периодичность заготовки (ПЗ) и ежегодно возможный объем заготовки (ЕВОЗ). Также необходимо принимать во внимание оптимальное время сбора и способы изъятия сырья с учетом динамики накопления БАВ и возможности восстановления природных популяций.

В разные годы в научных центрах Москвы, Ленинграда, Томска, Новосибирска, Барнаула, Горно-Алтайска и Кемерово было проведено изучение ресурсов официальных ЛР, имеющих промышленные запасы сырья на Алтае и Кузнецком Алатау. Были исследованы ЭЗ около 40 видов (Суров и др., 1975; Атлас ареалов ..., 1976; Суров и др., 1978; Суров и др., 1981; Рудский, 1981; Некратова и др., 1991; Постников, 1995; Некратова и др., 2005; Доклад ..., 2007; Мырзагамиева и др., 2008; Коммерческий оборот ..., 2009; Манеев, 2010; Айдарбаева и др., 2012; Nekratova, Shurupova, 2014). Но данные по ЭЗ, ПЗ и ЕВОЗ ЛР, представленные в публикациях по этим исследованиям, часто противоречивы.

ПЗ определяет ЕВОЗ, который рассчитывают по формуле (1):

$$V = \frac{R}{P}$$

где V – ЕВОЗ, R – ЭЗ, P – ПЗ.

ПЗ зависит от многих биологических особенностей видов ЛР, определяющих их уязвимость, ареал, размер и плотность популяций, экологическая ниша, жизненная стратегия и др.

Но для расчета ЕВОЗ требуется конкретный количественный показатель, поэтому ПЗ рассчитывается для каждого ресурсного вида, исходя из его жизненной формы, используемой части, жизненного цикла и его длительности, способа восстановления после заготовки сырья (семенное или/и вегетативное размножение (Некратова, Некратов, 2005).

Одним из важных и сложных вопросов, который лежит в основе определения ПЗ сырья тех видов, у которых используются подземные органы, является определение возраста особей.

Мы проанализировали степень изученности этого вопроса на примере ЛР Алтая. За основу был взят список ЛР Алтая, вовлеченных в коммерческий оборот (Коммерческий оборот ..., 2009). Из 263 видов ЛР, произрастающих на Алтае и предлагаемых на рынке сырья, у 78 видов (30 %) применяются подземные органы.

Однако в статьях, посвященных определению возраста, не всегда обозначены методы, и полученные разными авторами результаты по одному и тому же виду не совпадают друг с другом. Например, возраст взрослых особей *Rhodiola rosea* был определен в 150–200 (до 300) лет (Нухимовский, 1974), а рекомендуемая ПЗ на одних и тех же участках – 10–20 лет (Суров, 1985). В качестве минимального возраста для заготовки *Rhaponticum carthamoides* приводят 3–15 лет (Коммерческий оборот ..., 2009) и с 6 до 48 лет (Некратова и др., 1991), а в качестве времени восстановления популяций после заготовки – 15–20 лет (Постников и др., 1985) и 20–40 лет (Некратова и др., 1991). Опубликованы данные о возрасте особей и/или ПЗ для 16 видов ЛР с заготавливаемыми подземными органами. Они составляют около 20 % от ЛР Алтая, у которых используются подземные органы.

Мы изучили средний возраст взрослых особей у 7 видов ЛР, из которых 5 видов относятся к брендовым в Алтае-Саянском экорегионе: *Rhaponticum carthamoides*, *Rhodiola rosea*, *Paeonia anomala*, *Rhodiola algida*, *Bergenia crassifolia* (Коммерческий оборот ..., 2009), и еще 2 широко известных вида – *Polygonum bistorta* и *Sanguisorba officinalis*. Ранее для указанной территории приводился 1 вид – *Polygonum bistorta* L. Во «Флоре Сибири» (1992) вместо *Polygonum bistorta* выделено 2 вида: *Bistorta major* S.F. Gray и *B. ellipnica* (Willd. ex Spring.) Kom. В ресурсных целях в работе оставили вид *Polygonum bistorta* в прежнем объеме (Некратова, 1995).

Средний возраст особей ЛР, представленных травянистыми многолетниками, определяли морфологическим и анатомическим способами. Морфологический способ применяли для розеточных и полурозеточных (с моноподиальным нарастанием) растений. Возраст особи определяли по числу листовых рубцов на корневище (Работнов, 1974; Некратова и др., 1991). У *Bergenia crassifolia*, относящегося к розеточной длиннокорневищно-кистекарневой биоморфе, подсчитывали «возраст» взрослых побегов. Возраст особи (или побега) рассчитывали по формуле (2):

$$L = \frac{\sum_{i=1}^n N_i}{N}$$

где L – возраст, N_i – число листовых рубцов на корневище за год, N – среднее число листовых рубцов в год.

Вместо среднего числа листовых рубцов в год можно использовать среднее число листьев в розетке.

У безрозеточных и полурозеточных (с симподиальным нарастанием) короткокорневищно-стержнекорневых растений возраст определяли анатомическим способом. Возраст особи равнялся числу годичных колец ксилемы на самой старой части корневища или главного корня (Некратов, 1988; Некратова и др., 1991). Возраст определяли как условный, потому что часть подземных органов подвержена некрозу.

Для определения возраста на Алтае и Кузнецком Алатау было собрано по 200–300 образцов подземных органов *Rhaponticum carthamoides*, *Rhodiola rosea*, *Paeonia anomala*, *Polygonum bistorta*, и по несколько сот образцов подземных органов *Bergenia crassifolia*, а также по десятку образцов *Rhodiola algida* и *Sanguisorba officinalis*.

ПЗ подземных органов на одном и том же участке может определяться по среднему возрасту взрослых (G_2) особей или побегов (у *Bergenia crassifolia*) в оптимальных местообитаниях (табл.).

Точное определение возраста и, соответственно, ПЗ дикорастущих травянистых ЛР возможно лишь в эксперименте или при выращивании на плантациях. Однако ориентировочно этот показатель можно рассчитать по среднему возрасту взрослых особей в оптимальных местообитаниях. По нашим исследованиям ПЗ будет составлять 25–30 лет – для *Rhaponticum carthamoides*, 20–30 лет – для *Rhodiola rosea*, 20–35 лет –

Таблица

Средний возраст взрослых особей (или побегов) некоторых ЛР

Виды	Местообитания	Средний возраст взрослых особей (годы)			
		Me	Mo	Lim	N
<i>Rhaponticum carthamoides</i>	Лесолуговая полоса (1,2)	32	24–39	22–44	125
	Кустарниково-луговая полоса (1,2)	25	22–26	22–31	62
	Ненарушенные субальпийские луга (1,2)	28	24–37	18–44	43
<i>Rhodiola rosea</i>	Берега постоянных водотоков (1)	31	25–54	20–70	96
	Берега временных водотоков (1)	19	15–35	10–38	83
<i>Paeonia anomala</i>	Субальпийские высокотравные луга (1)	50	46–54	13–71	35
	Лесные высокотравные луга (1)	38	35–42	10–71	88
	Лесные высокотравные луга и разреженные леса (2)	27	25–30	13–42	29
	Редколесья (Б, Л) с осоками, злаками, разнотравьем (2)	21	19–23	10–39	111
<i>Bergenia crassifolia</i>	Тундра (2)	8	5,5–10	1–44	156
	Альпийские луга (2)	16	12–18	5–56	126
	Леса (П) (2)	16	10–20	2–64	171
	Редколесья (Б, К, П) и пустоши с зелеными мхами, черникой, баданом (2)	8	5–9	1–44	250
	Редколесья (П, Л) с зелеными мхами и баданом (1)	5	5–7	1–27	129
	Альпийское разнотравье на куруме (1)	5	4–9	1–39	382
	Травянисто-бадановый ценоз на куруме (1)	3	2,4–11	1–24	74
<i>Polygonum bistorta</i>	Горцевые субальпийские луга (G ₁) (1, 2)	16	12–18	8–26	S
	Там же (G ₂)	31	27–37	12–49	104
	Там же (G ₃)	26	20–30	12–40	53
<i>Sanguisorba officinalis</i>	Долинные луга (2)	11	10–13	8–23	18

Примечания:

1. Рассчитаны: Me – медиана, Mo – мода, Lim – пределы, N – величина выборки.
2. Обозначен древесный ярус: П – пихта, К – кедр, Л – лиственница, Б – береза.
3. Обозначены районы: 1 – Алтай, 2 – Кузнецкий Алатау.
4. У *Bergenia crassifolia* приведен «возраст» побегов.
5. G₁, G₂, G₃ – молодое, средневозрастное и старое генеративные состояния.

для *Paeonia anomala* (на лесных высокотравных лугах, в лиственничных лесах с осоками), 10–20 лет – для *Bergenia crassifolia* (в лесных и редколесных сообществах в комплексе с пустошами), около 30 лет – для *Polygonum bistorta*, около 15 лет – для *Rhodiola algida* (на альпийских лугах в комплексе с тундровыми ценозами) и 10–15 лет – для *Sanguisorba officinalis*.

Предельные значения возраста намного превышают средние и приближаются к продолжительности жизни растений. На примере *Polygonum bistorta* показано, что средний условный возраст особей в состоянии G₂ значительно превышает его в G₁, но уступает в G₃. В G₃ у особей значительно выражен некроз, при котором корневище с частью листовых рубцов разрушается, хотя по определению их абсолютный возраст превышает абсолютный возраст в G₂.

Полученные данные по ПЗ позволят разработать режим заготовок, при котором популяции смогут восстановиться после изъятия подземных органов. Для этого также необходимо соблюдать режим рационального использования на уровне популяций. При этом должно быть оставлено не менее 10 % побегов у *Rhaponticum carthamoides*, 15 % – у *Rhodiola rosea*, 25 % – у *Polygonum bistorta*, 40 % – у *Bergenia crassifolia* (Некратова, Некратов, 2005).

ЛИТЕРАТУРА

Айдарбаева Д.К., Иманкулова С.К., Кенжебаева З.С. Аналитическая оценка полезных растений Южного Алтая // Биологические науки, 2012. – № 11. – С. 827–832.

- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / Глав. ред. П.С. Чиков. – М.: ГУГК, 1976. – 340 с.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Республики Алтай в 2006 г. / Министерство природных ресурсов Республики Алтай. Горно-Алтайск, 2007.
- Коммерческий оборот дикорастущих лекарственных и ароматических растений в российском секторе Алтае-Саянского экорегиона: природоохранные аспекты / И. Смелянский, Г. Камалутдинов, М. Рошканюк, А. Барашкова, Е. Колюк. – Новосибирск: Сибирский экологический центр, 2009. – 72 с.
- Кубаев В.Б.** Охрана малочисленных и сокращающихся видов лекарственных и родственных им растений // Лекарственное растениеводство. – М., 1988. – Вып. 2. – 51 с.
- Кубаев В.Б.** Направления и принципы ведения ресурсных работ (на примере лекарственных растений) // Принципы и методы рационального использования дикорастущих полезных растений. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1989. – С. 18–33.
- Манеев Г.А.** Оценка запасов пиона уклоняющегося на территории переходной зоны Алтая // Естественные и технические науки, 2010. – № 6. – С. 332–334.
- Методические указания по изучению ресурсов лекарственных растений Сибири / А.В. Положий, Н.А. Некратова., Е.Е. Тимошок. – Абакан, 1988. – 91 с.
- Мырзагалиева А.Б., Самарханов Т.Н.** Запасы некоторых растений – источников биологически активных веществ на Западном Алтае // Материалы за IV-а международна научно практична конференция, «Научно пространство на Европа – 2008», 2008. – Т. 21. Биологии.Физическа култура и спорт. София. «Бял ГРАД-БГ» ООД. – С 31–35.
- Некратов Н.Ф.** К изучению биологии золотого корня // Вторая республиканская конференция по медицинской ботанике: Тез. докл. – Киев, 1988. – С. 77–78.
- Некратова Н.А.** Заметки об изменчивости *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) и *Polygonum bistorta* (Polygonaceae) в Алтае-Саянской горной области // Бот. журн. 1995. – Т. 80, № 11. – С. 77–84.
- Некратова Н.А., Некратов Н.Ф.** Лекарственные растения Алтае-Саянской горной области. Ресурсы, экология, ценокомплексы, популяционная биология, рациональное использование. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2005. – 228 с.
- Некратова Н.А., Некратов Н.Ф., Михайлова С.И., Серых Г.И.** Лекарственные растения Кузнецкого Алатау. Ресурсы и биология / Под ред. докт. биол. наук А.В. Положий. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1991. – 268 с.
- Нухимовский Е.Л.** Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях обитания. *Rhodiola rosea* L. // Раст. ресурсы, 1974. – Т. 10, вып. 4. – С. 499–516.
- Постников Б.А.** Маралий корень и основы введения его в культуру. –Новосибирск: Сиб. отделение РАН, 1995. – 271 с.
- Работнов Т.А.** Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений // Успехи современной биологии, 1974. – Т. 24, вып. 1. – С. 133–149.
- Рудский В.В.** Ресурсы пищевых и лекарственных растений Горного Алтая и Саян (география и перспективы заготовок) // География и природные ресурсы, 1981. – № 3. – С. 53–61.
- Сахарова Н.А.** Биологические основы рационального использования важнейших лекарственных растений Кузнецкого Алатау // Раст. ресурсы. 1981. – Т. 17, вып. 2. – С. 165–175.
- Соколов П.Д.** Принципы и методы организации рационального использования и охраны дикорастущих полезных растений // Принципы и методы рационального использования дикорастущих полезных растений. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1989. – С. 4–10.
- Суров Ю.П.** Инструкция по сбору и сушке корневищ с корнями родиолы розовой // Правила сбора и сушки лекарственных растений (сборник инструкций) / Отв. ред. проф. А.И. Шретер. – М.: Медицина, 1985. – С. 215–217.
- Суров Ю.П., Положий А.В., Выдрин С.Н., Курбатский В.И., Сахарова Н.А., Серых Г.И.** Ресурсы растительного лекарственного сырья в Туве. – Томск : Изд-во Том. ун-та, 1978. – 105 с.
- Суров Ю.П., Сахарова Н.А., Сутормина Н.В.** Ресурсы лекарственного и плодово-ягодного сырья в Горном Алтае. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1981. – 242 с.
- Суров Ю.П., Тутубалина Н.В., Сахарова Н.А.** и др. Запасы и заготовки лекарственного растительного сырья в Горно-Алтайской автономной области // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. – М., 1975. – Вып. 3. – С. 101–109.
- Флора Сибири. Salicaceae – Amaranthaceae / М.Н. Ломоносова, Н.М. Большаков, И.М. Красноборов и др. – В 14 т. – Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1992. – Т. 5. – 312 с.
- Шретер А.И.** Использование и охрана дикорастущих лекарственных растений. – М.: ЦНТИ, 1977. – С. 1–6.
- Hamilton A.C.** Medicinal plants, conservation and livelihoods // Biodiversity & Conservation, 2004. – Vol. 13, iss. 8. – P. 1477–1517.
- Iqbal M.** International trade in non-wood forest products: An overview. – 1993 [online]. Fao.org. Available at: <http://www.fao.org/docrep/x5326e/x5326e00.htm> [Accessed 19 Dec. 2014].
- Leaman D.J.** Conservation, trade, sustainability and exploitation of medicinal plant species // Development of plant-based medicines: conservation, efficacy and safety, 2001. – P. 1–15.
- Nekratova N.A., Shurupova M.N.** Resources of medicinal plants in the Kuznetsky Alatau // International Journal of Environmental Studies, 2014. – Vol. 71, No 5. – P. 656–666.

Peters C. The ecology and management of non-timber forest resource // Washington, D.C.: World Bank, 1996. – 157 p.

Schippmann U., Leaman D.J., Cunningham A.B. Impact of cultivation and gathering of medicinal plants on biodiversity: global trends and issues. – 2002 [online]. Fao.org. Available at: <http://www.fao.org/docrep/005/aa010e/aa010e00.htm> [Accessed 19 Dec. 2014].

Sharma N., Pandey R. Conservation of medicinal plants in the tropics // Conservation of tropical plant species, 2013. – P. 437–487.

Upriy Y., Poudel R., Asselin H., Boon E., Shrestha K. Stakeholder perspectives on use, trade, and conservation of medicinal plants in the Rasuwa district of central Nepal // Journal of Mountain Science, 2011. – Vol. 8, iss. 1 – P. 75–86.

Larsen H., Olsen C. Unsustainable collection and unfair trade? Uncovering and assessing assumptions regarding Central Himalayan medicinal plant conservation // Plant Conservation and Biodiversity, 2007. – Vol. 6. – P. 105–123.

Walter S. Non-wood forest products in Africa. A regional and national overview. – 2001 [online]. Fao.org. Available at: <http://www.fao.org/docrep/003/y1515b/y1515b00.htm> [Accessed 19 Dec. 2014].

SUMMARY

We provide the method of calculation of harvesting periodicity for medicinal raw materials at the same sites in natural habitats in order of sustainable use of exploited populations. The objects of study are seven medicinal plant species including some brand species, i.e. *Rhaponticum carthamoides*, *Rhodiola rosea*, *R. algida*, *Paeonia anomala*. The average age of adult plants in optimal habitats is proposed as harvesting periodicity for a species. Depending on life form of a species, the age was determined by an annual number of scars on the rhizome (morphological method) and a number of xylem annual rings in the oldest part of the main root and / or rhizome (anatomical method).

УДК 581.9(571.150)

Н.В. Овчарова, А.А. Донцов

N.V. Ovcharova, A.A. Dontsov

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ
ЗЕМЛИ ДЛЯ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА ТРАВЯНЫХ
СООБЩЕСТВ АЛТАЙСКОГО КРАЯ**

**THE USE OF REMOTE SENSING DATA FOR GEOBOTANICAL MONITORING OF THE
GRASS COMMUNITIES IN ALTAI KRAI**

Исследование направлено на решение фундаментальной научной проблемы экологии и биологии – изучение биоразнообразия в целях создания системы его эффективной охраны и рационального использования. В качестве исследуемых участков выбраны территории Баевского района Алтайского края. В ходе экспедиции 2014 г. выполнены геоботанические описания травяной растительности района исследования. Получен расчет NDVI по данным космических аппаратов Landsat для Баевского района Алтайского края. Представлены результаты динамики распределения площадей фитоценозов (км²) на исследуемой территории. Для определения площадей, которые занимает та или иная растительность, была произведена процедура классификации спутниковых снимков – процесс извлечения классов объектов, отображенных на растровом изображении. Для проведения процедуры классификации были использованы модули *i.gensigset* и *i.smap* ГИС GRASS.

Сохранение биологического разнообразия является одним из важнейших условий перехода мирового сообщества, стран и регионов к модели устойчивого развития. Биологическое разнообразие обладает многомерной ценностью, в том числе и как источник экологических услуг по сохранению экосистем и биосферы в целом. Все это определяет высокую актуальность исследований по изучению биологического разнообразия на уровне видов и особенно растительных сообществ, маркирующих экосистемы и предопределяющих состав гетеротрофной биоты. Исследовательские работы по дешифрированию и картографированию сохранившихся участков степной и луговой растительности по космическим снимкам в настоящее время всё больше становятся актуальными как за рубежом, так и в российских исследованиях (Аковецкий, 1983; Книжников и др, 2004; Ковалевская, 2005). Применение дистанционных методов позволяет оперативно получать достаточно полный объем сведений о состоянии растительных экосистем на исследуемой территории. Большой интерес представляет моделирование динамики по результатам многократной съемки.

Исследование направлено на изучение динамики растительности травяных фитоценозов (в том числе залежных земель) Баевского района Алтайского края на основе дешифрирования разновременных космических снимков. По предварительно подготовленным космическим снимкам в район изучения была организована в 2014 году полевая экспедиция. В рамках экспедиции был собран гербарный материал для уточнения видов растений и выполнены полные геоботанические описания как естественных «нетронутых» фитоценозов (сохранившиеся участки степей), так и заброшенных залежных земель.

Район исследования расположен в северо-западной части Алтайского края. Граничит с Каменским, Тюменцевским, Завьяловским, Благовещенским, Суетским и Панкрушихинским районами края. Рельеф – слабоволнистая равнина приобской лесостепи. Климат континентальный. Средняя температура января – 18,7 °С, июля + 19,4 °С, годовое количество атмосферных осадков – 320–350 мм. На территории района расположено более 130 озёр и естественных водоёмов, в том числе Лена, Баево, Долгое, Мостовое, Камышное и др. Протекают реки Кулунда, Прослаушка, Чуман, Пайвёнок. С севера на юг территорию района пересекает Кулундинский магистральный канал. Почвы черноземные, встречаются солончаки. В северной части района находятся берёзовые колки, в восточной – смешанный лес, западная и южная – степные. В районе произрастает берёза, осина, тополь, сосна, боярышник, шиповник, калина и др.

Применение методов дистанционного зондирования Земли из космоса поможет определить изменения площадей обрабатываемой пашни и залежных земель, засоленных участков, лесных насаждений. Анализ результатов исследований травяных сообществ Алтайского края позволит обосновать новые подходы к их рациональному использованию.

В работе были использованы данные, полученные со спутниковых аппаратов серии Landsat. Программа Landsat – наиболее продолжительный проект по получению спутниковых снимков Земли (Grass GIS, 2015). Первый из спутников был запущен в рамках программы в 1972 году; последний, на сегодняшний день, Landsat-8 – 11 февраля 2013. Для анализа состояния растительности Баевского района Алтайского края были использованы данные с 1990 по 2014 гг. космических аппаратов Landsat-5 и Landsat-8.

Для определения площадей, которые занимает та или иная растительность, была произведена процедура классификации спутниковых снимков – процесс извлечения классов объектов, отображенных на растровом изображении. Данная процедура позволяет использовать полученные снимки для создания тематических карт.

Спутниковые снимки Landsat, предоставляемые конечным пользователям, проходят обработку, включающую радиометрическую коррекцию и масштабирование полученных значений яркости пикселей на шкалу возможных значений яркости элемента изображения. Эти данные зависят от радиометрического разрешения матрицы (количества уровней яркости) и представляют собой величины, пропорциональные количеству приходящего излучения (т. н. DN – digital numbers).

Важным этапом подготовки снимка к процедуре классификации является конвертация исходных значений яркости DN снимка (которые изменяются от 0 до 255 для Landsat TM (ETM+)) в реальные значения приходящего излучения. Значения DN безразмерны и пропорциональны количеству попадающего на сенсор излучения, которое измеряется в Вт/(м²·стерадиан·мкм). Для реализации этой процедуры была использована утилита `i.landsat.toar` системы обработки географической информации GRASS (Geographic Resources Analysis Support System) (Grass GIS, 2015). В большинстве случаев при классификации изображений использовать истинные значения излучения не обязательно, вполне достаточно значений масштабированных DN. Но для более точной классификации, когда в работе используются одновременно данные, полученные с нескольких разных приборов (TM-ETM+, MSS-TM и т.д.), лучше произвести конвертацию, так как следует понимать, что разные камеры калибруются по-разному. Это достигается за счет перевода данных из DN в реальные значения приходящего излучения (Gowarda, Masekb, 2001; Leimgruber, 2005).

Работа с GRASS возможна через командную строку, графический интерфейс или при помощи программного API для высокоуровневых языков программирования, таких как Python, R, C, C++. Для решения задачи подготовки данных к классификации с использованием программного интерфейса GRASS был разработан специальный программный модуль, его работу можно разделить на следующие этапы:

- загрузка растров – модуль `r.in.gdal`;
- конвертация исходных значений яркости DN в реальные значения приходящего излучения – модуль `i.landsat.toar`;
- добавление к мультиспектральным каналам панхроматического канала (для снимков Landsat-8);
- расчет NDVI;
- автоматическое улучшение цветовой карты – модуль `i.landsat.rgb`.

Процедуру классификации можно разделить на два этапа. Первый этап – выявление техногенных и природных объектов, которые не имеют отношения к исследованию. Второй этап – непосредственно сама классификация растительности. Для реализации процедуры классификации на первом этапе был рассчитан индекс NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) – нормализованный относительный индекс растительности – показатель количества фотосинтетически активной биомассы, один из самых распространенных индексов для решения задач, использующих количественные оценки растительного покрова, вычисляющийся по следующей формуле:

$$NDVI = (NIR - RED) / (NIR + RED),$$

где NIR — отражение в ближней инфракрасной области спектра, RED — отражение в красной области спектра.

Расчет NDVI базируется на двух наиболее стабильных участках спектральной кривой отражения сосудистых растений. В красной области спектра (0,6–0,7 мкм) лежит максимум поглощения солнечной радиации хлорофиллом высших сосудистых растений, а в инфракрасной области (0,7–1,0 мкм) находится область максимального отражения клеточных структур листа. Высокая фотосинтетическая активность (связанная, как правило, с густой растительностью) ведет к меньшему отражению в красной области спектра и большему в инфракрасной.

Для отображения индекса NDVI используется стандартизованная непрерывная градиентная или дискретная шкала, в которой отображены значения в диапазоне от – 1 до 1 в % или в так называемой масшта-

бированной шкале в диапазоне от 0 до 255 (используется для в некоторых пакетах обработки ДЗЗ, соответствует количеству градаций серого), или в диапазоне от 0 до 200 (от – 100 до 100). Что более удобно, так как каждая единица соответствует 1 % изменения показателя. Благодаря особенности отражения в NIR-RED областях спектра, природные объекты, не связанные с растительностью, имеют фиксированное значение NDVI, что позволяет использовать этот параметр для их обнаружения. Данная особенность NDVI была использована в работе для идентификации техногенных (дороги, здания и др.), водных и прочих природных объектов, не связанных с исследуемыми в работе (рис. 1, табл. 1).

Непосредственно сама классификация основывалась на анализе композитных изображений, составленных на основе стандартных комбинаций каналов Landsat «искусственные цвета», 5, 4, 1 (для Landsat-5) или 6, 5, 2 (для Landsat-8) и 4, 5, 3 (для Landsat-5) или 5, 6, 4 (для Landsat-8). Эти комбинации каналов прибора применяются, главным образом, для изучения состояния растительного покрова, мониторинга дренажа и почвенной мозаики, а также для изучения агрокультур.

Таблица 1

Показатели индекса NDVI для различных типов объектов

Тип объекта	Значение NDVI
Густая растительность	0,7
Разреженная растительность	0,5
Открытая почва	0,025
Облака	0
Снег и лед	– 0,05
Вода	– 0,25
Искусственные материалы (бетон, асфальт)	– 0,5

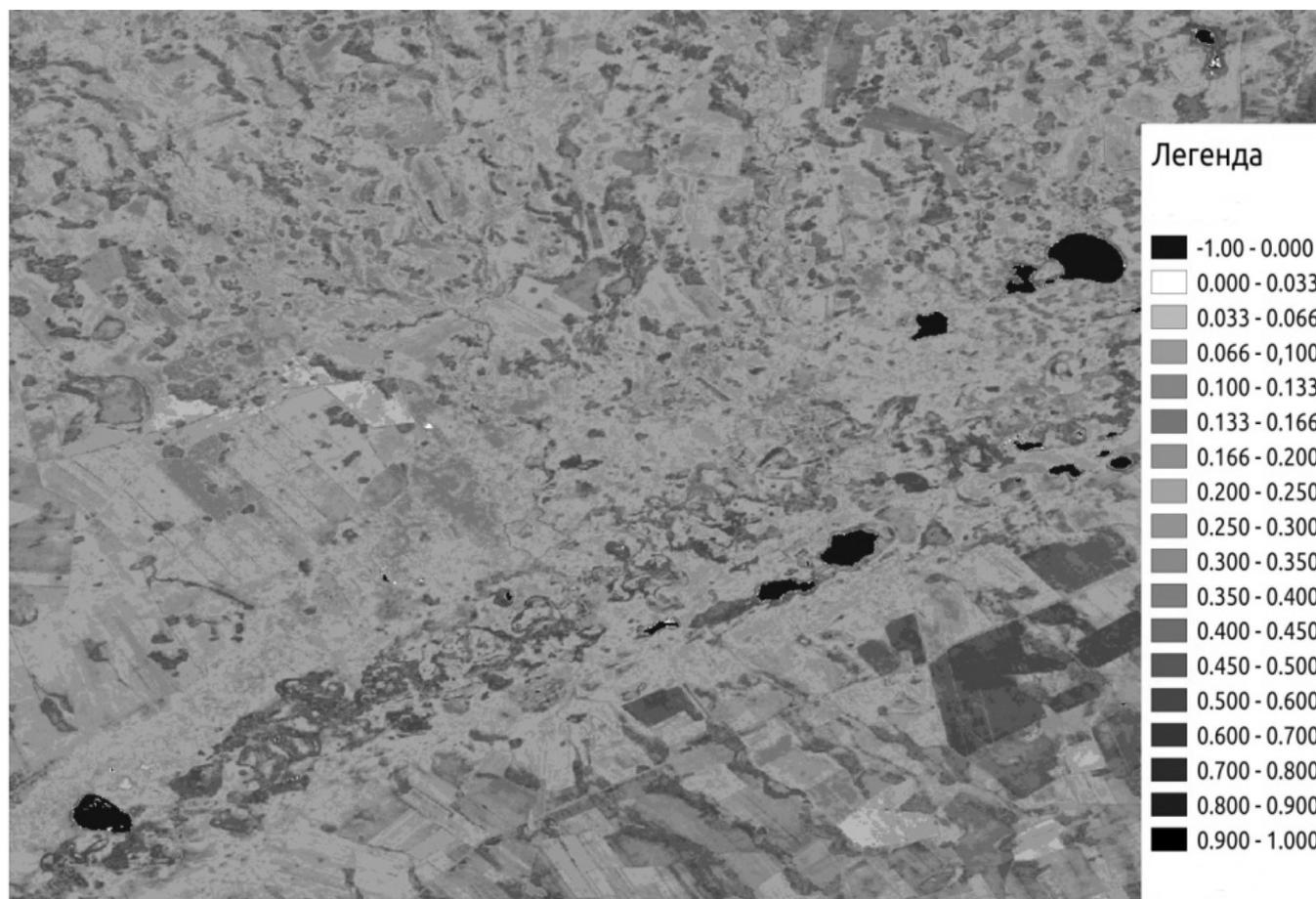


Рис. 1. Значения NDVI для различных типов объектов.

Классификация космических снимков

Для проведения процедуры классификации были использованы модули *i.gensigset* и *i.smap* ГИС GRASS. Модуль *i.gensigset* рассчитывает сигнатуры с учетом спектральной яркости пикселей, а модуль *i.smap* производит сегментацию изображения с учетом того, что расположенные рядом пиксели с большой степенью вероятности имеют один и тот же класс. Результатом является классификация с меньшим количеством шумов и большими однородными областями, занятыми одним классом. Количество классов и сами классы задаются пользователем в ручную.

Алгоритм классификации включает следующие шаги:

- создание обучающего слоя;
- импорт исходного растра и обучающего слоя в GRASS;
- классификация;
- фильтрация шумов классификации и векторизация.

Классификация растров в GRASS состоит из двух этапов: расчета первичной статистики и классификации. Модуль *i.gensigset* производит расчет спектральной статистики по космическому снимку внутри эталонных полигонов, создавая так называемый файл сигнатур для классификации с использованием модуля *i.smap*. Результатом работы модуля *i.smap* является растровый слой с результатами классификации. После классификации и фильтрации «шумов» растровый снимок переконвертируется в векторный формат, и затем разбивается на векторные полигоны соответствующие классам объектов исходного изображения. На рис. 2 и в таблице 2 представлены результаты определения динамики распределения площадей фитоценозов (км²) на территории Баевского района Алтайского края.

Таким образом, из таблицы 2 видно, что площадь агроценозов на исследуемой территории сократилась (в 1990 г. – 174,6 км², в 2014 – 145,6 км²), тогда как доля естественных фитоценозов (луга и степи) не-

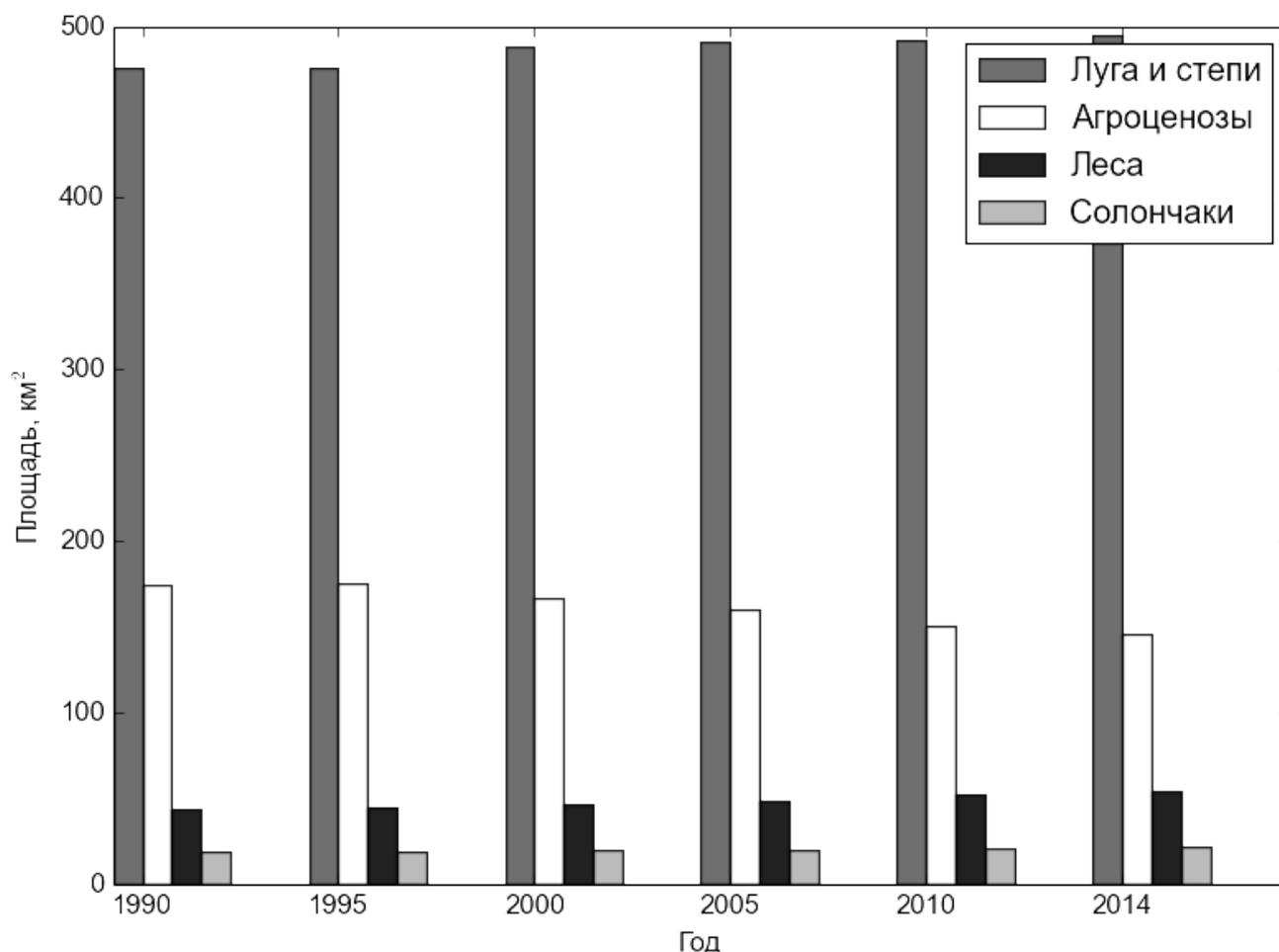


Рис.2. Динамика площадей фитоценозов Баевского района (Алтайский край) (в черно-белый вид).

Таблица 2

Результаты динамики распределения площадей фитоценозов (км²) на территории Баевского района Алтайского края за период с 1990 по 2014 гг. по данным космических снимков Landsat

Год	Луга, км ²	Аграценозы, км ²	Лесные и кустарниковые сообщества, км ²	Солончаки, км ²
1990	475,7	174,6	42,3	19,6
1995	476,1	175,8	43,1	19,2
2000	487,8	166,6	45,1	19,8
2005	490,8	160,6	48,1	20,1
2010	491,9	150,4	51,4	21,5
2014	495,6	145,6	53,4	21,9

значительно увеличилась (в 1990 г. – 475,7 км², в 2014 – 495,6 км²). Наблюдается увеличение площадей засоленных участков (солончаков) с 19,6 км² в 1990 г. до 21,9 км² в 2014 г.

Именно многолетние наблюдения за последовательными сменами растительности на травяных сообществах имеют важное теоретическое и практическое значение, они дают представление о направлении и возможных конечных результатах сукцессий, протекающих при разных экологических условиях и режимах, помогают выработать стратегию управления этими сукцессиями и систему природопользования в нарушенных местообитаниях.

Работа представляет первичные данные исследуемой территории. Данные изображения демонстрируют возможности использования NDVI для мониторинга реального использования земель, выявление заброшенных полей, оценка эффективности сельхоз оборота, отслеживание зарастания и закустаривания, слежение за эрозионными и другими динамическими процессами в зоне целинных земель. NDVI позволяет эффективно, с незначительными затратами решать одну из основных задач таксации пастбищ и выпасов в зоне активного животноводства – расчет продуктивности биомассы.

ЛИТЕРАТУРА

- Аковецкий В.И.* Дешифрирование снимков – М.: Недра, 1983. – 374 с.
- Книжников Ю.Ф., Кравцова В.И., Тутубалина О.В.* Аэрокосмические методы географических исследований. – М.: Академия, 2004. – 334 с.
- Ковалевская Н.М., Королюк Ю.А., Dkost Н.Ж., Grigoras I., Булатов В.И., Кириллов В.В., Романова И.Н., Черных Д.В.* Использование космической информации для картирования растительности (район оз. Чаны) // Сибирский экологический журнал, 2005. – № 2. – С. 215–220.
- Grass GIS [Electronic resource]. URL: <http://grass.osgeo.org/>. 2015
- Gowarda S.N., Masekb J.G.* The Landsat 7 mission: Terrestrial research and applications for the 21st century // Remote Sensing of Environment, 2001. – Vol. 78. – P. 3–12.
- Leimgruber P., Christen C.A., Laborderie A.* The Impact of Landsat Satellite Monitoring on Conservation Biology Environmental Monitoring and Assessment // Remote Sensing of Environment, 2005. – Vol. 106. – P. 81–101.

SUMMARY

The study is referred to solve the fundamental scientific problems of ecology and biology - the study of biodiversity in order to create an effective system of its protection and sustainable use. As the study sites we selected Baevsky district in the Altai krai. In 2014 during the expedition mission we made geobotanical descriptions of herbaceous vegetation of the study area. We received the calculation NDVI based on data from Landsat satellites for Baevsky district of Altai krai. The results of the dynamics of the area distribution of phytocenoses (km²) on issued territory are presented. To determine the area occupied by one or other vegetation, the classification procedure of the satellite imagery was performed – the process of objects classes extracting displayed on the raster image. For the procedure of classification modules and i.gensigset i.smap GIS GRASS were used.

УДК 581.55:58.009

Д.В. Санданов

D.V. Sandanov

ОЦЕНКА ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ ПРИУРОЧЕННОСТИ ВОСТОЧНОАЗИАТСКИХ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ДЕМОГРАФИЧЕСКИМИ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ ПОПУЛЯЦИЙ

THE ASSESSMENT OF PHYTOCOENOTIC CONFINEMENT OF EAST-ASIAN STEPPE PLANTS IN CONNECTION WITH POPULATION DEMOGRAPHY

Проведено изучение фитоценотической приуроченности и популяционных характеристик *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss. и *Scutellaria baicalensis* Georgi. Проанализированы ключевые параметры ценопопуляций для изученных видов, такие как плотность, онтогенетические индексы и обилие вида в сообществах. При определении оптимума видов в фитоценозах важной характеристикой также явились экологические статусы сообществ. Полученные данные позволили выявить оптимальные условия для произрастания видов в различных частях их ареала.

Локальные эколого-ценотические условия произрастания являются у растений важным регулирующим фактором, действующим как на отдельные особи, так и на их популяции в целом (Злобин и др., 2013). При этом отклик растений к локальным условиям варьирует от развития проростков до отмирания и имеет особое значение при функционировании популяции (Miriti, 2006). Поэтому оценка варьирования демографических параметров популяций в различных эколого-ценотических условиях, а также в различных частях ареала видов может обеспечить понимание того какие факторы могут лимитировать их распространение (Angert, 2009).

Целью исследования явился совокупный анализ эколого-ценотических и популяционных характеристик у двух восточноазиатских степных видов *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss. и *Scutellaria baicalensis* Georgi.

Материалы и методы

Сбор материала проводился на широтном трансекте в различных регионах Северо-Восточной Азии: Забайкалье (Россия), Дорнодский аймак (Монголия), провинция Внутренняя Монголия (Китай). Основой работы послужили геоботанические описания с участием изучаемых видов, выполненных по стандартным методикам на пробных площадях в 100 кв.м. Хранение и первичная обработка описаний производились в пакете IBIS 6.2 (Зверев, 2007). Латинские названия видов приведены согласно «Конспекту флоры Азиатской России» (2012). Дальнейшая обработка проводилась средствами пакета PAST 2.14 (Hammer et al., 2001). При построении дендрограмм использовался кластерный анализ методом Уорда. DCA-ординация проводилась стандартным методом (Hill, 1980). Для вычисления положения вида на различных градиентах использовались стандартные экологические шкалы (Щаценкин и др., 1974). Среди популяционных параметров учитывались проективное покрытие вида в сообществах, доля прегенеративных и генеративных растений, онтогенетическая структура. За счетную единицу принимали особь. Онтогенетическую структуру ценопопуляций (ЦП) анализировали по критерию дельта-омега Л.А. Животовского (2001). Экологическая плотность (экз. на м²) рассчитывалась, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). Анализ распределения проективного покрытия видов проводился в ГИС-пакете ArcView GIS 3.2 с использованием модуля Spatial Analyst.

Результаты и обсуждение

Кластерный анализ растительных сообществ с участием *Gueldenstaedtia verna* позволил выделить на первом уровне 9 групп растительных сообществ, организованных в иерархическую систему (рис. 1).

Первый кластер объединил остепненные (ксерофильнотравяные) сосновые леса, встречающиеся на пологих склонах (6–14°) и характеризующиеся несомкнутым древесным ярусом. Основу травостоя данного типа сообществ формируют растения, обычные и для соседствующих степных фитоценозов. В густых сосняках изучаемый вид не встречается. Необходимо также отметить, что вид отмечается в сосновых лесах

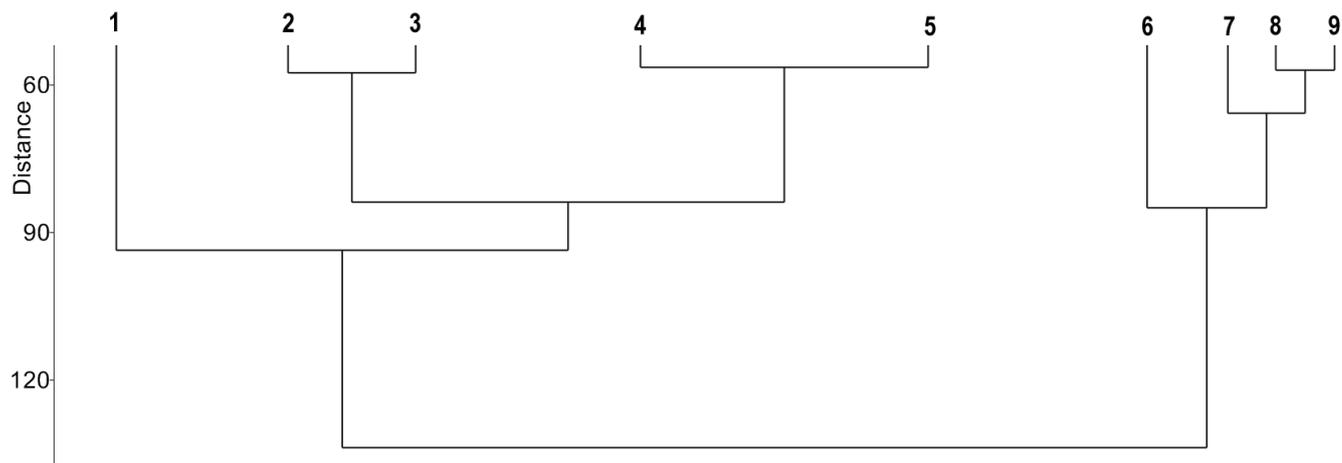


Рис. 1. Дендрограмма сходства и различия растительных сообществ с участием *Gueldenstaedtia verna*.

только в северо-западной части ареала. На основной части ареала наблюдается приуроченность к степным сообществам.

Второй кластер представлен травяными сообществами, представляющими дерновинную стадию демутиации степной растительности на старых залежах. Данные сообщества представлены переходными полидоминантными разнотравно-осоково-злаковыми фитоценозами, в которых содоминируют несколько дерновинных и корневищных злаков и осок – *Stipa baicalensis*, *Leymus chinensis*, *Koeleria cristata*, *Carex pediformis*, *C. korshinskyi*.

Третий кластер объединил луговые степи с полидоминантным травостоем. Доминирующие позиции занимают *Festuca lenensis*, *Stipa baicalensis*, *Koeleria cristata*, *Carex pediformis*, *Filifolium sibiricum*, *Galium verum*, *Aster alpinus*.

Псаммофитноразнотравные ильмовники, развивающиеся на песчаных почвах по выровненным подгорным шлейфам и по склонам различной крутизны, в ходе кластерного анализа объединились в единую группу (кластер 4). Данный тип сообществ представляет заключительные стадии закрепления песков. В травостое господствуют как общестепные виды (*Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*), так и псаммофиты (*Agropyron michnoi*, *Festuca dahurica*).

Пятый кластер объединил различные варианты настоящих дерновиннозлаковых степей. Данная группа сообществ характеризовалась наибольшим разнообразием. В отдельный кластер выделились байкальскоковыльные степи (кластер 6). Мятликово-холоднопопынно-злаковые степи (кластер 7) встречаются по подгорным шлейфам, выположенным гребням склонов сопок. В сообществах доминируют *Poa botryoides*, *Artemisia frigida*, *Stipa baicalensis*, *Koeleria cristata*. Близкая группа сообществ (твердоватоосоково-холоднопопынно-злаковые степи, кластер 8) встречаются на пологих подгорных шлейфах. Данный тип сообществ подвержен сильной пастбищной нагрузке. В ценозах доминируют *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida*, *Stipa grandis*, *Cleistogenes squarrosa*.

Отдельной группой выделились богаторазнотравные луговые степи, описанные на территории провинции Внутренняя Монголия (кластер 9). В травостое часто доминируют *Stipa baicalensis*, *Carex pediformis*, содоминируют многие виды разнотравья – *Bupleurum chinense*, *Thymus mongolicus*, *Filifolium sibiricum*, *Artemisia eriopoda*, *Scabiosa comosa*, *Schizonepeta multifida*.

Для определения экологических факторов, отвечающих за формирование структуры растительных сообществ и флористических различий между ними, была проведена DCA-ординация имеющихся описаний (рис. 2). Первую группу (левая часть ординационной схемы) формируют остепненные сосновые леса, флористический состав травостоя которых близок с соседствующими степями (группа 2). Основу третьей группы (правая часть ординационной схемы) формируют ильмовые редколесья с псаммофитными группировками на песчаных эолово-дефляционных формах рельефа в полосе настоящих дерновиннозлаковых (ковыльных, тонконоговых и змеевковых) степей. В отдельную группу выделились демутиационные сообщества, формирующиеся на залежах (группа 4). Первую ось можно интерпретировать как градиент увлажнения, что подтверждается расположением основных типов сообществ на ней. Вторая ось варьирования, по-видимому, связана с уровнем антропогенного воздействия. Это выражается в большей интенсивности

аэробного катаболизма (деструкции мортмассы) в демутационных сообществах, в результате которого растениям достается больше элементов минерального питания. Данные местообитания характеризуются сухо-луговым увлажнением (ступени 52–54), но вместе с тем встречаются на более богатых почвах (ступени 13–13,5) (Селютина, Санданов, 2012).

Анализ онтогенетической структуры ЦП *G. verna* выявил, что для большинства онтогенетических спектров наблюдается преобладание группы генеративных особей (61–86 % от общего числа особей) и наличие достаточно высокой доли особей прегенеративного периода, которые составляют 14–32 %. Базовый спектр вида одновершинный с абсолютным максимумом на генеративных средневозрастных особях. В некоторых ЦП отмечены бимодальные спектры, их наличие, по-видимому, связано с нерегулярностью семенного возобновления вида.

Ценопопуляции *G. verna* в лугово-разнотравных сообществах отличаются высокой плотностью особей (6,5–12,1 особей/м²), высокими значениями индекса эффективности ($\omega = 0,72–0,84$) и стабильной возрастной структурой с преобладанием генеративных средневозрастных особей. ЦП вида в демутационных сообществах характеризуются бимодальными возрастными спектрами и невысокой плотностью (2,6–4,9 особей/м²). Однако, в случае начальных стадий демутации на относительно недавних залежах отмечается высокая плотность особей (13,4–15,2 особей/м²) с преобладанием прегенеративных растений (53,8–62,6 %). Это сообщества с преобладанием полыней *Artemisia sieversiana*, *A. scoparia*, *A. leucochloe*, наличием злаков *Setaria viridis*, *Leymus chinensis*, *Agropyron cristatum* и сорных растений *Lepidium ruderales*, *Axyris amaranthoides*. Для ценопопуляций в сухих сосновых лесах отмечается средняя плотность (5,1–6,3 особей/м²). По-видимому, более увлажненные местообитания (ступени 54–57) на бедных песчаных почвах (ступени 11,5–12) являются не совсем оптимальными для произрастания изучаемого вида.

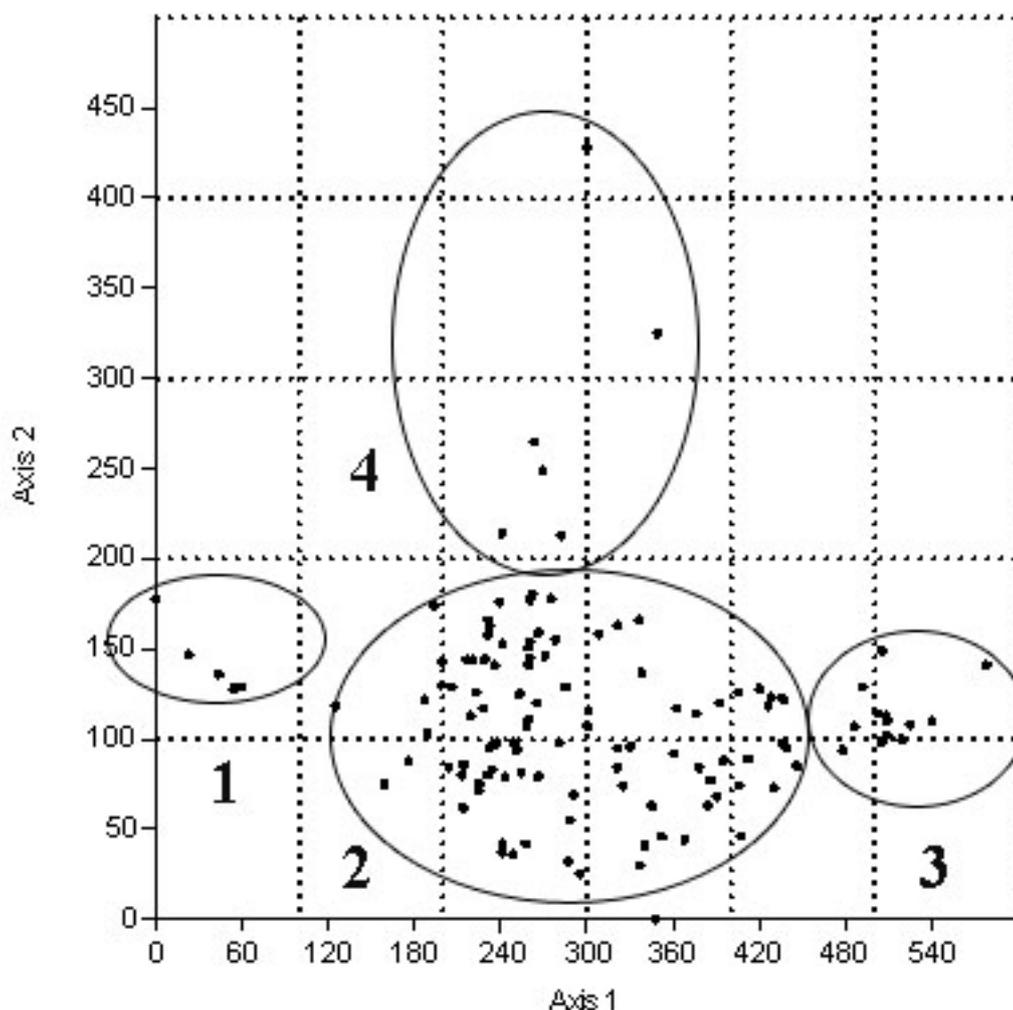


Рис. 2. Результаты DCA-ординации сообществ с участием *Gueldenstaedtia verna*.

Условные обозначения: 1 – сосновые леса; 2 – настоящие и луговые степи; 3 – псаммофитно-разнотравные ильмовники; 4 – демутационные сообщества.

Таким образом, в изученных фитоценозах *G. verna* характеризуется пациентно-эксплерентной стратегией. Проективное покрытие вида в большинстве изученных сообществах не превышает 1–2 %, онтогенетическая структура и плотность особей в ценопопуляциях варьирует в зависимости от характера растительности. Оптимальные условия для произрастания вида встречаются в лугово-разнотравных сообществах. При нарушениях субстрата и отсутствии конкуренции с другими степными видами наблюдается всплеск численности ценопопуляций.

Кластерный анализ сообществ с участием *Scutellaria baicalensis* выявил на первом уровне 5 групп растительных сообществ (рис. 3). Первый кластер сформировали сообщества нителестниковых степей, к которым в большей степени приурочен *S. baicalensis*. Второй кластер объединил настоящие дерновиннозлаковые степи. Сообщества богаторазнотравных луговых степей образовали третий кластер. Четвертый кластер объединил гмелиновопольные, а пятый – байкальскоковыльные осоково-разнотравные степи. Наблюдается сравнительно низкая дифференцированность кластеров, что связано с тем, что большая часть изученных сообществ характеризуется близким флористическим составом, ввиду экологического сходства их местообитаний. Ядро видов с высоким постоянством (встречаемость в более 75 % описаний) составляют *Filifolium sibiricum*, *Vupleurum scorzonrifolium*, *Koeleria cristata*, *Carex pediformis*. Доминанты травостоя *Filifolium sibiricum*, *Carex pediformis*, *Stipa baicalensis*, *Artemisia gmelinii*. В ряде случаев *S. baicalensis* может являться содоминантом сообществ. Это наиболее характерно для южных районов Восточного Забайкалья, где сообщества с участием *S. baicalensis* отмечаются высоким проективным покрытием, большой видовой насыщенностью и высоким обилием изучаемого вида (рис. 4). При этом ценопопуляции *S. baicalensis* в этих сообществах характеризуются высокой плотностью (4,1 особей/м²) и высокими значениями индексов возрастности и эффективности. Высокое проективное покрытие *S. baicalensis* отмечено в нителестниковых степях с высоким видовым богатством (от 44 до 61 видов) и с переходным увлажнением между лугостепным и сухолуговым (ступени 51–54). Наибольшее обилие изучаемого вида встречается в южных (Агинский, Ононский) и юго-восточных (Калганский, Нерчинско-Заводской, Забайкальский) районах Забайкальского края. Это свидетельствует о том, что в данных районах наблюдаются наиболее благоприятные условия для произрастания вида. Низкое обилие *S. baicalensis* (до 1 % проективного покрытия вида) отмечено в настоящих дерновиннозлаковых степях, для которых характерно среднестепное увлажнение (ступени 46–48). Довольно большой процент данных сообществ отмечен для провинции Внутренняя Монголия Китая, где фоновыми являются разнотравно-дерновиннозлаковые сообщества субассоциации *Cymbario dahuricae-Stipetum krylovii artemisietosum gmelinii*, которые на более каменистых участках замещаются сообществами *Eremogono capillaris-Stipetum krylovii* в сочетании с разнотравно-кустарниковыми петрофитными сообществами *Caryoptero mongolicae-Armeniacetum sibiricae*. Местообитания *S. baicalensis* на территории Дорнодского аймака Монголии характеризовались лугостепным увлажнением (ступени 49–52). Структура ценопопуляций в этих сообществах в значительной степени зависела от степени пастбищной дигрессии. При слабом и умеренном выпасе наблюдалась достаточно стабильная онтогенетическая структура ценопопуляций, близкая к базовому спектру. При сильном выпасе наблюдалось упрощение структуры ценопопуляций.

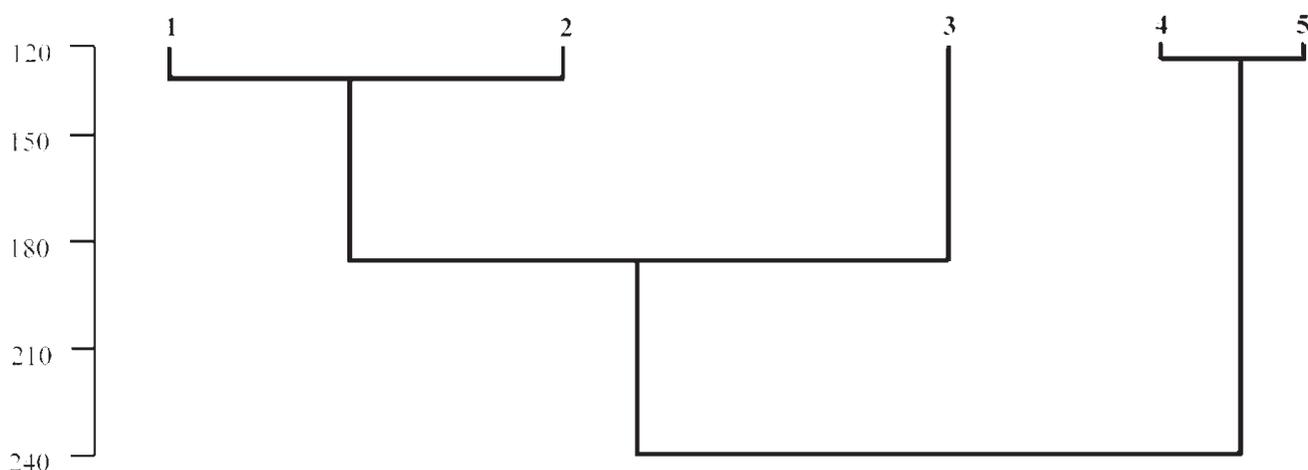


Рис. 3. Дендрограмма сходства и различия сообществ с участием *Scutellaria baicalensis*.

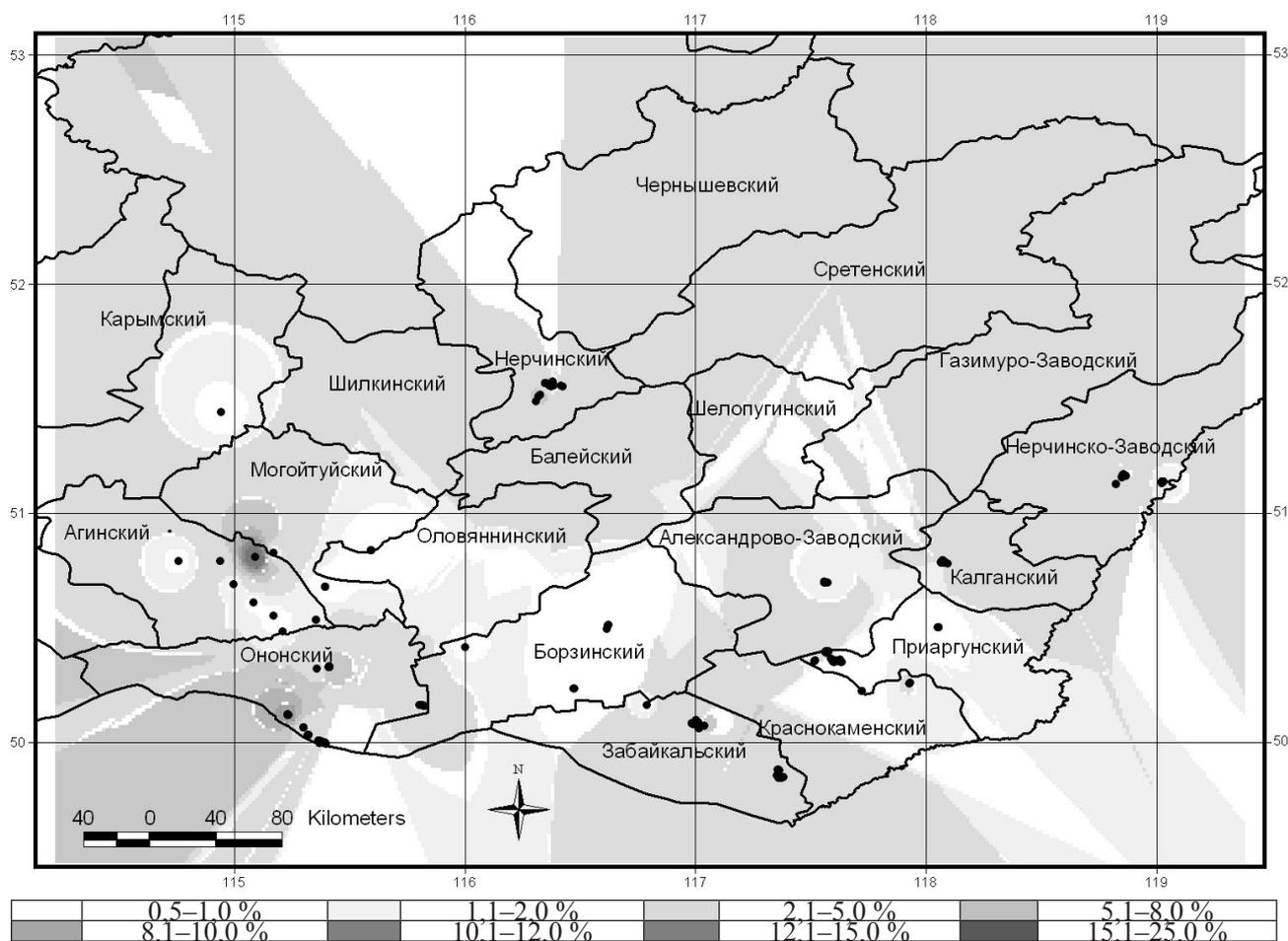


Рис. 4. Модель пространственного распределения параметров проективного покрытия *Scutellaria baicalensis* в растительных сообществах Восточного Забайкалья. Условные обозначения: точками обозначены имеющиеся геоботанические описания, проективное покрытие выделено оттенками серого.

Высокие индексы возрастности в южных и юго-восточных ценопопуляциях Восточного Забайкалья ($\Delta = 0,43\text{--}0,46$) свидетельствуют о наличии большого числа взрослых особей. Максимальные значения индекса эффективности ($\omega = 0,64\text{--}0,72$) также отмечены для ценопопуляций юга Восточного Забайкалья. Такое распределение индексов, прежде всего, связано с тем, что базовый онтогенетический спектр ценопопуляций *S. baicalensis* нормального типа и характеризуется абсолютным максимумом на среднегенеративных особях (Бухашеева и др., 2007). Самые низкие показатели индекса эффективности отмечены для ценопопуляций из Внутренней Монголии. Таким образом, наиболее оптимальными для *S. baicalensis* являются условия юга Восточного Забайкалья в полосе нителестниковых степей.

Проведенные исследования показали, что детальный анализ эколого-ценотических условий в совокупности с демографическими параметрами популяций, позволяет выявить оптимальные условия для произрастания видов и оценить степень адаптации видов к различным экотопам.

ЛИТЕРАТУРА

- Бухашеева Т.Г., Санданов Д.В., Асеева Т.А., Шишмарев В.М., Чирикова Н.К. Возрастная структура ценопопуляций и сырьевая фитомасса *Scutellaria baicalensis* Georgi (Lamiaceae) // Раст. ресурсы, 2007. – Т. 43, вып. 4. – С. 23–32.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология, 2001. – № 1. – С. 3–7.
- Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. – 304 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.

Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / Л. И. Малышев [и др.]; под ред. К. С. Байкова. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 640 с.

Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 209 с.

Селютина И.Ю., Санданов Д.В. Онтогенез *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss. (Fabaceae) в Забайкалье // Растительный мир Азиатской России, 2012. – № 1(9). – С. 26–32.

Цаценкин И.А., Дмитриева С.И., Беляева Н.В., Савченко И.В. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. – М., 1974. – 247 с.

Angert A.L. The niche, limits to species' distributions, and spatiotemporal variation in demography across the elevation ranges of two monkeyflowers // Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009. – Vol. 106. – P. 19693–19698.

Hammer Ø., Harpe D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica, 2001. – No. 4(1). – 9 p.

Hill M.O., Gauch H.G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique // Vegetatio, 1980. – Vol. 42. – P. 47–58.

Miriti M.N. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub // Journal of Ecology, 2006. – Vol. 94. – P. 973–979.

SUMMARY

The phytocoenotic confinement and population characteristics of *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss. and *Scutellaria baicalensis* Georgi have been studied. Key parameters of coenopopulations, such as density, ontogenetic indices and species abundance at the community have been analyzed. Ecological statuses of communities were important in defining of optimal conditions for the species. Data obtained gave an opportunity to reveal optimal habitats in the different part of the species distribution.

УДК 581.5

Г.Г. Соколова

G.G. Sokolova

ВЛИЯНИЕ ОПАХИВАНИЯ НА ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРУ БЕРЕЗОВЫХ КОЛКОВ АЛТАЙСКОГО КРАЯ

THE EFFECT OF PLOUGHING ON THE SPECIES COMPOSITION AND STRUCTURE OF BIRCH GROVES OF THE ALTAI TERRITORY

В результате сельскохозяйственного опашивания березовых колков и уничтожения буферных зон происходит процесс деградации древесно-кустарникового и травянистого ярусов. Интенсивность процессов деградации увеличивается при уменьшении площади колков.

Березовые колочные леса занимают значительную часть равнинной территории Алтайского края и являются зональным типом растительности. Березовые колки оказывают на окружающую среду положительное влияние, так как являются естественным мелиоративным фондом. Занимая, как правило, пониженные местоположения, они служат мощным биологическим насосом, не допуская заболачивания отдельных участков. Березовые колки защищают почвы от дефляции и эрозии, способствуют улучшению микроклимата, сравнительно равномерному распределению снега на прилегающей территории и повышению урожайности сельскохозяйственных культур (Смирнов, 1970).

Березовые колки служат резервом для восстановления уничтоженных и трансформированных сообществ слабооблесенной лесостепной зоны, являются местом обитания и пристанищем для многих видов животных, птиц. Также велика ресурсная значимость березовых колков, как источников лекарственных видов растений и ценного растительного сырья.

В настоящее время большая часть березовых колков подвержена антропогенным воздействиям, которые являются дестабилизирующими для лесных экосистем. Основными антропогенными факторами, влияющими на состояние колочных березовых лесов, являются рубки, выпас скота, сенокошение, рекреация и сельскохозяйственное опашивание. В результате антропогенного влияния происходит нарушение видового состава и структуры сообщества. Для планирования лесовосстановительных мероприятий, мероприятий по охране и рациональному использованию березовых лесов необходимо детальное изучение особенностей их антропогенной трансформации (Соколова, 2003, 2013).

Изучение антропогенных изменений березняков кустарничных под влиянием опашивания проводилось в Тюменцевском районе Алтайского края. Для оценки антропогенного воздействия в форме опашивания нами было выделено 3 группы березовых колков: 1 группа – контрольный участок, 2 группа – березовые колки площадью 4–5 га, 3 группа – березовые колки площадью 1–2 га. Сравнительный анализ позволил выявить основные закономерности в изменении структуры березовых колков при опашивании.

По сравнению с контролем в древесном ярусе березовых колков уменьшается количество стволов березы и осины, причем численность осины сокращается почти в 2 раза, что обусловлено высокой требовательностью данной породы к изменению степени влажности. Отмечено также уменьшение количества подроста осины и березы и снижение степень сомкнутости крон (табл. 1).

Таблица 1

Динамика фитоценологических показателей березовых колков под влиянием опашивания

Показатели	Контроль	Площадь колка (га)	
		4–5	1–2
Количество стволов древесных пород (шт.):			
береза	15	12,8	14,4
осина	6	3,2	0,8
Количество экземпляров подроста (шт.):			
береза	9	7,8	6,6
осина	20	14	3,4
Степень сомкнутости крон, %	75	64	69

Оценка изменения кустарникового яруса выявила следующие закономерности: уменьшение численности всех видов кустарникового яруса и, соответственно, снижение сомкнутости полога по мере уменьшения площади колков (табл. 2). Такие виды, как *Ribes nigra* и *Salix alba*, постепенно выпадают из состава кустарникового яруса. Таким образом, с уменьшением площади колка на опахиваемой территории кустарниковый ярус становится менее выраженным.

Таблица 2

Динамика численности видов кустарникового яруса в результате опашивания

Вид	Контроль	Площадь колка, га	
		4–5	1–2
Количество экз. по видам, шт.:			
<i>Rosa majalis</i>	30	19,8	16,6
<i>Ribes nigra</i>	7	5,0	–
<i>Salix caprea</i>	4	3,4	2,2
<i>Salix alba</i>	6	–	–
Сомкнутость полога, %	10	7,4	2,6

В результате опашивания березовых колков происходят значительные фитоценотические изменения и в травяном покрове. Количество видов меняется незначительно и на первых этапах остается стабильным, так как вымирание лесных мезофитных видов компенсируется иммиграцией извне луговых и сорных видов. Заметно уменьшается высота всего травяного покрова – от 50 см на контроле до 38,8 см в опахиваемых колках. Наблюдается прямая зависимость высоты травостоя от площади колка.

Уменьшается встречаемость и проективное покрытие мезофитов и мезогигрофитов за счет увеличения доли мезоксерофитов и ксерофитов. Аналогично снижается и общее проективное покрытие. Количество ярусов не меняется (табл. 3).

Таблица 3

Динамика травяного покрова в результате опашивания

Показатели	Контроль	Площадь колка, га	
		4–5	1–2
Общее количество видов, шт.	20	18,6	20,8
Общее проективное покрытие, %	85	80,8	74
Средняя высота, см	50	49,5	38,8
Количество ярусов, шт.	3	3	3

Экологический анализ показал, что с уменьшением площади колков доля мезофитов снижается с 76,6 % до 68,2 %, а количество мезоксерофитов увеличивается с 5 % до 24 %. Появляются типичные ксерофиты (до 5,8 %), что говорит о изменении гидрологического режима в сторону ксерофитизации. Видовое разнообразие регулярно опахиваемых колков снижается в основном за счет уменьшения доли разнотравья и увеличения доли злаков (табл. 4).

Наблюдается изменение соотношения жизненных форм в сторону увеличения обилия многолетних трав и снижения доли полукустарничков и одно-двулетних трав. В травостой внедряются в основном сорные многолетние виды с окружающих сельскохозяйственных полей. Среди них *Urtica dioica*, *Elytrigia repens*, *Agrimonia pilosa*, *Oberne behen*. Их доля увеличивается до 6,8 % в колках с меньшей площадью.

Данная закономерность объясняется уничтожением суходольных лугов, выполняющих буферную роль между сельскохозяйственными угодьями и березовыми колками. Это ускоряет процесс деградации березняков и способствует выпадению лесных видов и внедрению сорно-лугового разнотравья. Процесс деградации зависит от размеров колков. Более быстрыми темпами идет деградация в березняках, площадь которых не превышает 1–2 га.

Направленность сукцессионных процессов зависит от типа и размера колка. В ходе деградации наблюдается последовательная смена одних ассоциаций березовых колков другими (рис.).

Для предотвращения деградации березовых колков на территории сельскохозяйственных площадей необходимо проведение мероприятий по сокращению площадей опашивания и увеличению буферных зон вокруг колков. Также для восстановления нарушенных и сохранения ненарушенных березняков необходимо проводить сохранение отдельных колков в статусе памятников природы.



Рис. Схема деградации березовых колков под влиянием опахивания.

Таблица 4

Изменение основных признаков березовых колков под влиянием опахивания

Показатели	Контроль	Площадь колка, га	
		4–5	1–2
Соотношение экологических групп, %			
мезофиты	85	76,6	68,2
мезоксерофиты	5	13,9	24,0
ксерофиты	–	1	5,8
гигрофиты	5	2,1	–
мезогигрофиты	5	3,3	2
Соотношение ботанических групп, %			
злаки	15	15,5	17,3
осоки	–	4	–
бобовые	10	10,6	13,3
разнотравье	75	72,9	69,4
Соотношение жизненных форм, %			
полукустарнички	10	7,7	5,7
травянистые многолетники	85	87,9	92,5
однолетние, двулетние	5	4,4	1,8
Количество сорных видов, %	–	5,4	6,8

ЛИТЕРАТУРА

- Смирнов А.В.* Изменение компонентов лесной растительности юга Средней Сибири под воздействием антропогенных факторов. – Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Красноярск, 1970. – 37 с.
- Соколова Г.Г.* Антропогенная трансформация растительного покрова степной и лесостепной зон Алтайского края. – Барнаул: Изд-во Алтайского университета, 2003. – 155 с.
- Соколова Г.Г.* Островной эффект и его влияние на березовые колки Алтайского края // География и природные ресурсы, 2013. – № 16. – С. 178–187.

SUMMARY

There is the process of degradation of trees and shrubs and herbaceous layers as a result of agricultural ploughing of birch groves and destruction of buffer zones. The intensity of the processes of degradation increases with decreasing square pegs.

УДК 581.5

Г.Г. Соколова

G.G. Sokolova

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА СКЛОНАХ РАЗНОЙ ЭКСПОЗИЦИИ

SPATIAL DIFFERENTIATION OF HERBACEOUS PLANTS ON THE SLOPES OF DIFFERENT EXPOSITION

Выявлено влияние экспозиции склона холмов на пространственную дифференциацию травянистых растений в Змеиногорском районе Алтайского края. Отмечены закономерные изменения видового состава, обилия, проективного покрытия и частоты встречаемости видов на склонах холмов южной, западной, северной и восточной экспозиций.

На распространение растений влияют различные экологические факторы, в том числе и орографические, которые оказывают косвенное воздействие вследствие перераспределения тепла, влаги и света, что приводит, в свою очередь, к характерным особенностям размещения и распределения видов растений на различных элементах рельефа. Особенно четко влияние рельефа на распределение растений прослеживается при изменении высоты местности, на склонах разной крутизны и экспозиции. При этом меняется видовой состав фитоценозов, их структура, численность и обилие отдельных видов.

На склоны разной экспозиции падает разное количество солнечной радиации. Как правило, более теплыми и сухими являются южные и западные склоны, более холодными и влажными – северные и восточные. Склоны разной экспозиции характеризуются неодинаковым характером накопления снежного покрова, изменением механического состава и влажности почв. Для менее крупных форм рельефа – расчлененных возвышенностей и холмов – влияние орографических особенностей изучено слабо. Поэтому изучение влияния экспозиции склонов холмов на видовой состав и пространственное распределение растений имеет важное теоретическое и практическое значение.

Склоны разной экспозиции отличаются по интенсивности эрозионных процессов, распределению и накоплению снегового покрова и влаги, температурному режиму почвы и воздуха, характеризуются различным микроклиматом. Интенсивность освещенности, влажности и температуры воздуха и почвы на склонах холмов (особенно южных и северных) оказывают влияние на экологию и биоэкоморфологию растений, прохождение ими жизненного цикла развития; способствуют формированию различной по составу флоры; определяют характер и типологию растительности; влияют на вертикальную структуру, проективное покрытие и продуктивность травостоя (Буторина, 1958; Одум, 1975; Горышина, 1979; Миркин, 2002).

Целью наших исследований явилось изучение видового состава и пространственного распределения видов травянистых растений на склонах холмов в Змеиногорском районе Алтайского края. Изучение проводилось детальными маршрутными методами исследования с использованием общепринятых методик геоботанических работ (Раменский, 1971; Программа и методика биогеоценологических исследований, 1974; Полевая геоботаника, 1976; Работнов, 1978).

Для установления закономерностей изменения видового состава степных фитоценозов в зависимости от экспозиции склона использовался метод экологических рядов, согласно которому пробные площади закладывались в определенной последовательности (на северных, южных, восточных и западных склонах), образуя ряды в соответствии с изменением условий экотопа, что позволило сравнивать описываемые фитоценозы и местообитания. В ходе исследования было сделано 420 геоботанических описаний фитоценозов степного типа растительности на 15 невысоких холмах изометрической формы и приблизительно одинаковой высоты.

В окрестностях города Змеиногорска выражен типичный мелкосопочный рельеф. Северные склоны сопок покрыты мощным покровом суглинков, южные склоны в значительной степени эродированны и характеризуются маломощными черноземными почвами с многочисленными выходами коренных пород. Растительность представлена в основном ковыльными, разнотравно-типчаково-ковыльными и разнотравно-типчаковыми степями. В травостое преобладают ковылы (*Stipa capillata* L., *Stipa zaleskii* Wilensky) и дерновинные злаки (*Festuca valesiaca* Gaudin, *F. pseudovina* Hack. Ex Wiesb., *Helictotrichon desertorum* (Less.)

Nevski, *Koeleria cristata* (L.) Pers.); обычны полыни (*Artemisia austriaca* Jacq., *A. commutata* Bess., *A. sericea* Web. ex Stechm.), осока низкая (*Carex supina* Wahlenb.) и разнотравье (*Veronica incana* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Potentilla argentea* L., *Medicago falcata* L., *Astragalus dasyglottis* Fisch., *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Centaurea scabiosa* L., *Achillea asiatica* Serg. и др.).

Степная растительность на крутых, особенно южных склонах сильно изрежена (проективное покрытие составляет около 40–50 %) и характеризуется небольшой высотой травостоя. Большая часть растительных сообществ закустарена. Кустарники в изучаемых сообществах представлены 4 видами: *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt., *Spiraea crenata* L., *Rosa spinosissima* L. и *Lonicera tatarica* L. (Соколова, 2014)

Исследуемые нами фитоценозы произрастают на разных по экспозиции склонах холмов, отличающихся друг от друга по комплексу экологических факторов. Склоны южной и восточной сторон в большинстве случаев более крутые, чем склоны северных и западных. Более пологими являются чаще всего северные и западные склоны. Южные склоны отмечаются как наиболее каменистые. Увлажнение на всех экспозициях атмосферное. Северные и западные склоны, по сравнению с южными и восточными, являются более увлажненными, так как здесь задерживается большее количество снега, к тому же эти склоны находятся на подветренной стороне, что также влияет на увеличение количества снега зимой.

Анализ геоботанических описаний фитоценозов показал, что общее количество видов, произрастающих на всех склонах, составляет 83. Наибольшее число видов представлено семействами сложноцветных (16 %) и бобовых (10 %), а также семействами злаковых (8 %), розоцветных (8 %) и гвоздичных (8 %). Всего насчитывается 24 семейства. По биологическим группам преобладают травянистые многолетники – 64 вида (77,4 %), двулетники представлены 6 видами (7,2 %), однолетники – 4 вида (4,8 %), полукустарнички – 2 вида (2,4 %), кустарники – 6 видов (7,2 %).

Количество видов минимально на северных склонах холмов (29 ± 0), и максимально – на южных склонах (36 ± 1). На восточном и западном склонах встречается одинаковое количество видов (табл.). Средняя высота травостоя на склонах разных экспозиций изменяется в пределах от 10 см до 40 см. На южных экспозициях высота травостоя меньше, чем на северных (25 ± 1 см и $34 \pm 1,6$ см соответственно).

Общее проективное покрытие травяного покрова на склонах разной экспозиции колеблется от 50 % до 100 %. На южных склонах наблюдается его минимальное значение (86,3 %), а на северных – максимальное (97 %). Западные и восточные склоны по значениям общего проективного покрытия занимают промежуточное положение (табл.).

Доминантными видами на всех склонах является *Stipa capillata* и *Stipa pennata*, на юге к нему присоединяется *Poa pratense*, а на востоке – *Festuca valessiaca*.

Анализ ботанических групп изучаемых фитоценозов показал преобладание группы разнотравья. Она представлена 65 видами: *Filipendula vulgaris*, *Potentilla humifusa*, *Potentilla argentea*, *Eryngium planum*, *Bupleurum multinerve*, *Seseli libanotis*, *Polygala hybrida*, *Goniolimon speciosum*, *Plantago urvillei*, *Pulsatilla patens*, *Fragaria viridis*, *Rumex acetosa*, *Galium verum*, *Jongia tenuifolia*, *Draba cana* Rydb, *Hypericum perforatum*, *Origanum vulgare* и др. На втором месте находится группа злаков, куда входит 6 видов: *Stipa capillata*, *Festuca valessiaca*, *Festuca pseudovina*, *Phleum pratense*, *Stipa pennata*, *Poa pratensis*. Бобовые представлены пятью видами: *Trifolium pratense*, *Trifolium lupinaster*, *Medicago falcata*, *Astragalus dasyglottis*, *Vicia cracca*. Из осоковых присутствует лишь один вид – *Carex humilis*.

Соотношение ботанических групп в зависимости от экспозиции склона меняется мало. На склонах всех четырех сторон наибольшую долю составляет группа разнотравья – их количество везде превышает 75 %. На северных и западных склонах наблюдается увеличение содержания бобовых и злаков, и уменьшение содержания разнотравья. На южных экспозициях, наоборот, происходит увеличение доли разнотравья и уменьшение практически в два раза содержания злаков и бобовых. Доля осоковых на склонах разных экспозиций существенно не меняется и не превышает на склонах всех экспозиций 2,5 % (табл.).

Экологический анализ степных фитоценозов выявил присутствие на склонах видов из шести экологических групп – ксерофиты, мезоксерофиты, мезофиты, мезогигрофиты, ксеропетрофиты и мезопетрофиты. Группа мезоксерофитов представлена двадцатью шестью видами: *Polygala hybrida*, *Achillea asiatica*, *Artemisia sericea*, *Potentilla argentea*, *Trifolium lupinaster*, *Iris ruthenica*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Campanula sibirica*, *Seseli libanotis*, *Bupleurum multinerve*, *Silene multiflora*, *Silene sibirica*, *Heteropappus altaicus*, *Pulsatilla patens*, *Dianthus versicolor*; *Potentilla humifusa*, *Erysimum hieracifolium*. Группа ксерофитов представлена двенадцатью видами: *Stipa capillata*, *Allium rubens*, *Medicago falcata*, *Astragalus dasyglottis*, *Aster alpinus*, *Veronica spicata*, *Festuca valessiaca*, *Festuca pseudovina*, *Thymus marschallianus*, *Onosma simpli-*

Таблица

Геоботаническая характеристика фитоценозов на склонах холмов разной экспозиции

Показатели	Экспозиция склона			
	юг	восток	запад	север
Количество видов, шт	36 ± 1	35 ± 1	35 ± 2	29 ± 0
Средняя высота травостоя, см	25 ± 1	27,5 ± 2	30,8 ± 2,1	34 ± 1,6
Общее проективное покрытие, %	86,3	90,7	93,6	97,0
соотношение ботанических групп, %:				
злаки	6,0	9,9	10,1	14,0
осоки	1,8	2,3	1,9	1,6
бобовые	4,9	5,0	6,9	7,7
разнотравье	87,3	83,8	81,1	76,8
соотношение экологических групп, %:				
ксерофиты	26,8	24	21,2	20,1
мезоксерофиты	32,8	32,1	35,0	36,0
мезофиты	14,9	22,0	26,1	30,0
мезогигрофиты	1,4	1,3	1,4	1,4
ксеропетрофиты	22,4	18,3	14,5	11,1
мезопетрофиты	1,7	2,3	1,8	1,4
соотношение биологических групп				
травянистые многолетники	80,8	77,9	77,8	79,1
травянистые двулетники	8,0	8,2	6,4	5,0
травянистые однолетники	0,4	2,3	5,0	5,1
полукустарнички	5,0	4,5	1,1	0,8
кустарники	5,8	7,1	9,7	10,0

36 ± 1 – достоверно с вероятностью 95%.

cissima. В группу мезофитов входит двадцать четыре вида: *Trifolium pratense*, *Rumex acetosa*, *Plantago urvillei*, *Galium verum*, *Vicia cracca*, *Odontites vulgaris*, *Hieracium umbellatum*, *Hypericum perforatum*, *Origanum vulgare*, *Berteroa incana*, *Phleum pratense*; в группу ксеропетрофитов – четырнадцать видов: *Centaurea sibirica*, *Artemisia pontica*, *Carex humilis*, *Orostachis spinosa*, *Eritrichium altaicum*, *Eryngium planum*, *Goniolimon speciosum*, *Dracocephallum peregrinum*, *Jongia tenuifolia*. Мезогигрофиты представлены *Euphrasia pectinata*, а мезопетрофиты – *Draba cana*.

С изменением экспозиции склона соотношение экологических групп меняется в сторону увеличения на южных склонах доли ксерофитов и ксеропетрофитов и уменьшения доли мезофитов. На северных склонах содержание мезофитов увеличивается, а содержание ксерофитов и ксеропетрофитов – уменьшается. Содержание мезоксерофитов мало изменяется в зависимости от экспозиции и на всех склонах эта группа является преобладающей (табл. 1). Мезогигрофиты и мезопетрофиты занимают наименьшую долю, при этом их содержание в зависимости от экспозиции склона практически не меняется: количество мезогигрофитов составляет не более 1,4 %, а количество мезопетрофитов – не более 2,5 % (табл. 1).

Анализ изменения видового состава изучаемых фитоценозов на склонах разных экспозиций выявил следующие группы: 1) виды, изменяющие встречаемость и обилие с изменением экспозиции склона; 2) виды, не изменяющие встречаемость и обилие; 3) виды, изменяющие встречаемость, но неизменные по обилию, с изменением экспозиции склона.

К первой группе можно отнести *Stipa capillata*, *Festuca valessiaca*, *Astragalus dasyglottis*, *Thymus marschallianus*, *Medicago falcata* (чаще встречаются на южных и восточных сторонах, реже – на западных и северных), *Filipendula vulgaris*, *Iris ruthenica*, *Fragaria viridis*, *Artemisia sericea*, *Galium verum* (чаще встречаются на западных и северных сторонах, реже – на южных и восточных).

Вторую группу составляют *Polygala hybrida*, *Achillea asiatica*, *Silene multiflora*, *Seseli libanotis*, *Pulsatilla patens*, *Dianthus versicolor*, *Potentilla humifusa*, *Erysimum hieracifolium*.

В третью группу входят все остальные виды. При этом их можно разделить на тех, что встречаются чаще на северных склонах и тех, чья встречаемость выше на южных сторонах. К первым относятся *Festuca pseudovina*, *Phleum pratense*, *Vicia cracca*, *Bupleurum multinerve*, *Plantago urvillei*, *Campanula sibirica*, *Origanum vulgare*, *Berteroa incana*, *Hieracium umbellatum* и *Hypericum perforatum*; ко вторым – *Carex humilis*, *Potentilla argentea*, *Eryngium planum*, *Draba cana*, *Aster alpinus*, *Odontites vulgaris*, *Goniolimon speciosum*, *Draconocephallum peregrinum*, *Eritrichium altaicum*, *Euphrasia pectinata*, *Veronica spicata*, *Jongia tenuifolia*, *Allium rubens*, *Heteropappus altaicus*, *Artemisia pontica*, *Orostachys spinosa* и *Centaurea sibirica*.

Анализ биологических групп изучаемых фитоценозов показал преобладание травянистых многолетников на склонах холмов всех экспозиций. Их доля везде превышает 75 %, и практически не меняется в зависимости от экспозиции. На северных склонах соотношение биологических групп меняется в сторону увеличения доли кустарников и травянистых однолетников, и уменьшения содержания полукустарничков и травянистых двулетников. На южных экспозициях наблюдается обратная тенденция.

Следовательно, изменение экспозиции склона приводит к изменению в травостое степных сообществ таких показателей, как количество видов, средняя высота травостоя, общее проективное покрытие, соотношение ботанических и экологических групп, соотношение биологических групп, обилие и встречаемость разных видов. При этом наиболее различными между собой являются южные и северные склоны.

Для южных экспозиций склонов характерно увеличение количества видов, содержания разнотравья, содержания полукустарничков и травянистых двулетников, и уменьшение средней высоты травостоя, общего проективного покрытия, содержания злаков, бобовых, содержания кустарников и травянистых однолетников.

ЛИТЕРАТУРА

- Буторина Т.Н.** Основные закономерности растительного покрова заповедника // Труды заповедника «Столбы». – Красноярск, 1958. – 387 с.
- Горышина Т.К.** Экология растений. – М.: Высшая школа, 1979. – 368 с.
- Миркин Б.М.** Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2002. – 406 с.
- Одум Ю.** Основы экологии. – М.: Изд-во Мир, 1975. – 738 с.
- Полевая геоботаника. – Л.: Наука, 1976. – Т. 1. – 320 с.
- Программа и методика биогеоценотических исследований. – М.: Наука, 1974. – 403 с.
- Работнов Т.А.** Фитоценология. – М.: МГУ, 1978. – 384 с.
- Раменский Л.Г.** Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука, 1971. – 334 с.
- Соколова Г.Г.** Пространственная дифференциация кустарников на склонах разной экспозиции // География и природные ресурсы, 2014. – № 17. – С. 178–184.

SUMMARY

We investigated the effect of exposure of the slope of the hills on the spatial differentiation of herbaceous plants in Zmeinogorsk district of the Altai territory. We observed natural changes in species composition, abundance, percent cover and frequency of occurrence of species on the slopes of the hills South, West, North and East exposures.

УДК 630*23

Ж. Тушигмаа

J. Tushigmaa

ЕСТЕСТВЕННОЕ ЗАСЕЛЕНИЕ СТЕПНЫХ УЧАСТКОВ СОСНОЙ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ЗАПАДНОМ ХЭНТЭЕ В МОНГОЛИИ

NATURAL SETTLEMENT OF STEPPE AREAS BY *PINUS SYLVESTRIS* IN WESTERN KHENTEI OF MONGOLIA

Исследовано естественное заселение в подтаежных осоково-разнотравном и разнотравно-ковылево-осоковом сосняках на территории Западного Хэнтэя Монголии. В условиях Западного Хэнтэя сосна обыкновенная достаточно активно поселяется на степных участках, образуя молодые древостои различной густоты (1200–8200 шт./га) в виде лент шириной до 200–250 м, примыкающих к лесным массивам. Возраст этих древостоев в исследуемом районе не одинаков и составляет в среднем от 10 до 40 лет. Следовательно, формирование леса на открытых пространствах не следует связывать только с циклическими колебаниями влажных периодов климата. Анализ разнообразия живого напочвенного покрова вновь формируемых лесов и его состояние показывают, что в Западном Хэнтэе постепенное преобразование степной экосистемы в лесную наблюдается с 30–40 лет после заселения открытых территорий, по мере формирования древесного яруса.

Фрагменты заселения луговых степей лесной растительностью были зафиксированы исследователями в Северо-Восточном и Центральном Хангае (Леса МНР, 1978; Ярмишко и др., 2008), а также в горной лесостепи Восточного Хангая (Горная лесостепь ..., 1983). Это явление оказалось достаточно распространенным и в Восточном Хэнтэе (Леса МНР, 1988). Для изучения и оценки особенностей роста и развития сосны обыкновенной на степных участках, примыкающих к лесным массивам, нами были заложены постоянные пробные площади.

Материалы и методы исследований

Для решения поставленных задач на степных участках примыкающих к лесным массивам были заложены 2 постоянные пробные площади (ППП). Краткая характеристика растительности на ППП приведена в таблице 1. На ППП проводили описание и измерение деревьев методами, принятыми в лесной таксации (Анучин, 1982, Методы..., 2002; Молчанов, Смирнов, 1967). 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 × 2 м в количестве 20 шт., на которых проводили учет подроста по видам, категориям и высотным группам.

На основании данных индивидуального учета подроста на учетных площадках производили оценку возобновления леса. При этом определяли следующие показатели:

1. Количество подроста по каждой породе по возрастным категориям на учетных площадках;
2. Долю жизнеспособного подроста в процентах от его общего числа.

Детальному учету подвергался подрост хвойных пород, в ходе которого его подразделяли на 5 высотных групп: до 10 см, 11–50 см, 51–150 см, 151–300 см и больше 300 см.

Количество подроста определяли по формуле:

$$N = \frac{n \cdot 10000}{D}$$

где N – количество подроста на 1 га, шт.; n – количество подроста данной породы на всех учетных площадках, шт.; P – общая площадь учетных площадок, м²; 10000 – площадь 1 га в м².

Процент жизнеспособности подроста определяется по формуле

$$D = \frac{n}{N} \cdot 100\%$$

где P – процент жизнеспособного подроста, %; n – количество жизнеспособного подроста, без признаков угнетения до потери способности к росту, шт.; N – общее количество подроста, шт.

Учет и описание живого напочвенного покрова осуществляли в каждом квадрате 10×10 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).

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

Материалы исследований обрабатывали статистическими методами (Доржсурэн, 1992).

Анализ эколого-ценотического состава подчиненных ярусов осуществлен по эколого-ценотическим группам видов, при этом использованы разработки Т.Н. Буториной (1967) и Ильинской (1963). Нами было выделено четыре группы:

- 1) тундрово-альпийские виды, растущие в условиях высокогорных местообитаний субальпийских и альпийских лугов и тундр;
- 2) таежные теневыносливые мезофиты, растущие в достаточно увлажненных местообитаниях;
- 3) лесолуговые, к которым относятся мезофитные виды, растущие в умеренно увлажненных местообитаниях и не терпящие сильное затенение;
- 4) лесостепные и степные виды, к которым относили светолюбивые ксерофитные и мезо-ксерофитные виды, растущие в условиях недостаточного и временного недостаточного увлажнения.

Результаты исследований

В осоково-разнотравном сосняке в 2005 году была заложена пробная площадь (ППП-13) площадью 0,16 га, расположенная в нижней части склона южной экспозиции крутизной 3°, на высоте 895 м над ур. м.

Заселение открытого степного пространства началось с верхней части склона непосредственно от стены леса 40–45 лет назад. К настоящему времени здесь сформировался одновозрастный (40–45 лет) средней густоты древостой (1431 шт./га) сосны обыкновенной. Ширина этой полосы более 200 м. Средние таксационные характеристики материнского древостоя: состав – 10С (80–100), диаметр – 32 см, высота – 20 м, полнота – 0,7, класс бонитета IV–V.

Кустарниковый ярус редкий, сформирован *Crataegus sanguinea*, *Spiraea aquilegifolia*, *Spiraea media*.

Под пологом древостоя встречается подрост сосны обыкновенной в количестве 2000 шт./га, встречаемостью 45 %. Возраст подроста колеблется в пределах от 3 до 6 лет и высота его не превышает 10 см. Весь подрост находится в жизнеспособном состоянии.

Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 20 % и формирует его в основном *Agrimonia pilosa*, *Thalictrum minus*, *Phlomis tuberosa*. Мохово-лишайниковый ярус хорошо развит и отличается богатством видового состава. Проективное покрытие мохового покрова составляет 13–17 %. В составе яруса преобладает зеленый мох *Pleurozium schreberi*.

За прошедшие 3 года между очередными описаниями растительности отмечено увеличение встречаемости и проективного покрытия таежных и лесолуговых видов: *Ptilium crista-castrensis*, *Agrimonia pilosa*, *Thalictrum minus*, и уменьшение лесостепных и степных видов: *Alopecurus pratense*, *Carex pediformis*, *Galatella dahurica*, *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*. При этом установлено выпадение из состава растительности лесостепных и степных видов сосудистых растений, таких как *Bromus pumpellianus*, *Stipa baicalensis*, *Leontopodium leontopodioides*, *Vupleurum scorzoniferifolium*, и зафиксировано появление таежных и лесолуговых видов: *Pleurozium schreberi*, *Geranium sibiricum*, *Crepis sibirica*, *Geum aleppicum* и др.

Под пологом сосняка осоково-разнотравного соотношение видов разных эколого-ценотических групп близко друг к другу за 2 срока наблюдений. При очередной инвентаризации на исследуемом участке (2008 г.) было учтено 46 видов растений, из которых 6 видов (13,0 %) относятся к таежным, 21 видов (45,7 %) – к лесолуговым, 19 видов (41,3 %) – к лесостепным и степным (рис. 1).

В 2005 году в разнотравно-ковылево-осоковом сосняке была заложена пробная площадь ППП-14. Участок расположен в средней части склона западной экспозиции крутизной 8–10°, на высоте 891 м над ур. моря.

Заселение открытого степного пространства началось 10–15 лет назад с верхней части склона от стены леса. К настоящему времени здесь сформировался одновозрастный достаточно редкий древостой (1175 деревьев на 1 га). Краткая характеристика древостоя представлена в табл.

Кустарниковый ярус редкий, сформирован *Dasiphora fruticosa*, *Spiraea aquilegifolia*, *S. media*.

Таблица

Краткая характеристика молодых сосняков, формирующихся на остепненных участках

№ ППП	Тип леса	Формула древостоя	Возраст, деревьев, лет	Средние		Число деревьев, шт./га	Запас древесины, м³/га	Бонитет
				H, м	D, см			
13	Сосняк осоково-разнотравный	10С	40–45	13,9	18,6	1431	280,51	III
14	Сосняк разнотравно-ковылево-осоковый	10С	10–15	4,6	7,7	1175	7,9	I

Под пологом древостоя на площади были выявлены подрост и всходы сосны обыкновенной в количестве 250 шт./га, встречаемостью 10 %. Возраст подроста и всходов не превышает 3-х лет, высота – 7 см. Возобновление сосны находится в достаточно хорошем состоянии.

Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 70 %, преобладают *Agrimonia pilosa*, *Carex pediformis*, *Phlomis tuberosa*, *Stipa baicalensis*. Мохово-лишайниковый ярус слабо развит и располагается пятнами – *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*.

За прошедшие 3 года между очередными описаниями растительности отмечено увеличение встречаемости и проективного покрытия лесолуговых, лесостепных и степных видов *Agrimonia pilosa*, *Agrostis trinii*, *Carex pediformis*, *Elymus sibiricus*, *Phlomis tuberosa*, *Potentilla tanacetifolia*, при этом уменьшаются эти характеристики у таких лесостепных и степных видов, как: *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Alopecurus pratense*, *Bromus pumellianus*. Из состава выпали лесолуговые и лесостепные и степные виды, такие как *Myosotis sylvatica*, *Filifolium sibiricum*, *Stipa sibirica*, *Lilium tenicaulis*, *Potentilla acaulis*, и появились лесолуговые виды: *Geranium sibiricum*, *Geum aleppicum*, *Hemerocallis minor* и др.

Полученные данные свидетельствуют о том, что за два срока наблюдений под пологом сосняка разнотравно-ковылево-осокового общее число и соотношение видов разных эколого-ценотических групп близко друг к другу (рис. 2). Однако за прошедшие 3 года в составе напочвенного покрова снизились число и проективное покрытие степных и лесостепных видов.

Выводы

В районе исследований сосна обыкновенная активно поселяется на степных участках, образуя молодые древостои различной густоты (1200–8200 шт./га) в виде лент шириной до 200–250 м, примыкающих к лесным массивам. Возраст этих древостоев не одинаков и составляет в среднем 10, 20 и 40 лет. Сосна обыкновенная на новых местообитаниях обладает интенсивным ростом в высоту и по диаметру и формирует полноценные насаждения.

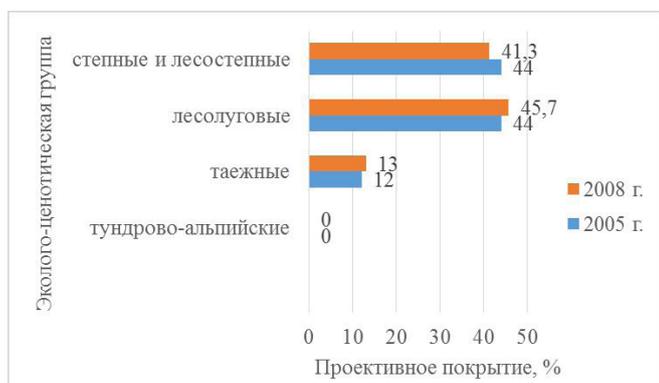


Рис 1. Сравнительный анализ распределения растений напочвенного покрова в сосняке осоково-разнотравном по эколого-ценотическим группам.

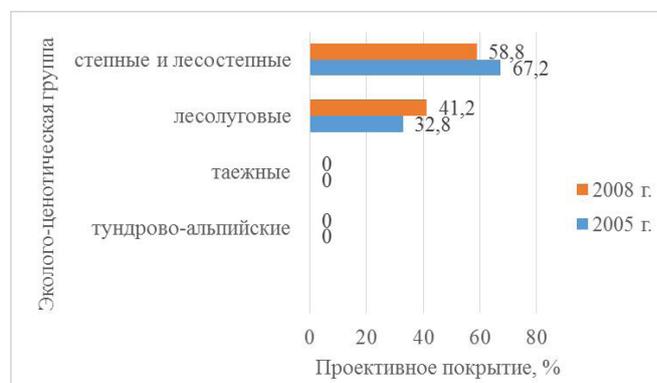


Рис 2. Распределение растений по эколого-ценотическим группам в исследованном сосняке разнотравно-ковылево-осоковом на ППП-14

ЛИТЕРАТУРА

- Анучин П.Н.* Лесная таксация. 5-е изд. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 550 с.
- Белов С.В.* Лесоводство: Учебное пособие для вузов. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 352 с.
- Буторина Г.Н.* Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири, 1967. – С. 3–95.
- Василевич В.И.* Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
- Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). – М.: Наука, 1983. – 185 с.
- Грубов В.И.* Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). – Л.: Наука, 1982. – 442 с.
- Доржсүрэн Ч.* Программа обработки материалов растительного покрова постоянной пробной площади исследования // Межинститутский науч.-исслед. сб. тр., 1992. – №1. – С. 16–19.
- Ильинская С.А.* Изучение синузальной структуры лесных сообществ // Типы лесов Сибири, 1963. – С. 5–29.
- Леса Монгольской Народной Республики (география и типология). – М.: Наука, 1978. – 127 с.
- Леса Монгольской Народной Республики (лиственничные леса Восточного Хэнтэя). – М.: Наука, 1988. – 176 с.
- Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. – М54. – 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. – Улаанбаатар.: Соёмбопринтинг, 2001. – 473 с.
- Ярмишко В.Т., Слемнев Н.Н., Потокин А.Ф., Ярмишко М.А., Доржсүрэн Ч., Зоёо Д., Цогт З.* Анализ структуры и продуктивности подтаежных пойменно-долинных нарушенных лесных сообществ в Северо-Восточном Хангае (Монголия) // Растительные ресурсы, 2008. – Т. 44, вып. 4. – С. 66–78.

SUMMARY

Investigated in natural settling of subtaiga sedge-herb and herb-kovylevo-sedge pine forests in the Western Khentei Mongolia. In the context of the Western Khentei Scots pine actively settles on the steppe areas, forming young stands of varying thickness (1200–8200 pcs./ha) in the form of tapes up to a width of 200–250 m, adjacent to the forest. The age of the forest stands in the study area is not the same, averaging from 10 to 40 years. Consequently, the formation of the forest in open spaces should not be attributed only to cyclical fluctuations wet climate periods. Analysis of the diversity of living ground cover newly formed forest and its condition shows that in Western Khentei gradual transformation in the forest steppe ecosystem observed from 30–40 years after the settlement of open areas, as the formation of the tree layer.

УДК 58(470.57)

С.С. Хайретдинов

S.S. Khayretdinov

ДИКОРАСТУЩИЕ ПИЩЕВЫЕ РАСТЕНИЯ В БЫТУ У ГОРНЫХ БАШКИР И НАРОДОВ ЮЖНОЙ СИБИРИ

WILD FOOD PLANTS FOR MOUNTAIN BASHKIRS AND PEOPLES OF SOUTHERN SIBERIA

Установлено, что башкиры-бурзяне в пищу используют более 35 видов из 17 семейств высших растений. В меню у бурзян и народов Южной Сибири, живущих в близких условиях, преобладают одни и те же виды; отличия связаны с отсутствием в бурзянской кухне растений, встречающихся на Алтае и Саянах, но не растущих на Южном Урале.

Научная разработка вопроса об историко-культурных связях башкир с аборигенным населением Сибири на этнографическом материале предпринимается с начала XX в. С.И. Руденко (1955) у башкир обнаружил элементы сходства с культурой населения Приобья и Северного Алтая. Он указал на близость некоторых приемов охоты и отдельных видов жилищ и т.д., но слабая изученность этнографии народов Сибири, особенно таежной полосы, не позволила ему исследовать этот вопрос во всей полноте (Шитова, 1976).

В последние годы этнологи все больше находят параллели в хозяйстве народов Сибири и племен башкир. Было установлено, что некоторые виды построек и прежде всего каркасные жилища башкир находят аналогии на территории Сибири (Шитова, 1976). Кору и дранку – материал, распространенный у башкир, – использовали народы Южной Сибири. Многие черты сходства обнаружены и в хозяйственных занятиях башкир и народов Сибири. Так, из таежных способов охоты, имевших широкое применение на сибирской территории и в то же время знакомых башкирам, можно назвать преследование зверя на лыжах по рыхлому снегу или насту. У башкир и народов Южной Сибири сохранилась сходная техника собирания некоторых растений, например, клубнелуковиц лилии кудреватой (сараны) (Шитова, 1976).

Нами установлены схожие черты в использовании дикорастущих пищевых растений бурзянскими башкирами и тюркоязычными коренными народами Южной Сибири, в частности тех, хозяйство которых относят к горно-таежному культурному комплексу. Данный комплекс включает следующие варианты: шорский горно-таежный культурный комплекс (шорцы), северо-алтайский горно-таежный культурный комплекс (челканцы, тубалары и кумандинцы), восточно-саянский горно-таежный культурный комплекс (тувинцы-тоджинцы, тофалары) (Назаров, 2009). Бурзянский район, где проживает основная часть бурзян, расположен на юго-востоке Башкортостана, в горах Южного Урала. Климат района континентальный. Среднегодовая температура 1–1,5 °С, средняя температура января –16 °С, июля +18 °С. Среднегодовое количество осадков 500–700 мм, в тёплый период 350–400 мм. Гидрографическая сеть представлена рекой Белой и ее притоками. Особенности ландшафтов обусловлены вертикальной зональностью и наличием широколиственных, сосново-лиственничных и берёзовых лесов и близостью степей.

Выявление растений, используемых в быту бурзянами, проводилось методом опроса в 2011–2013 гг. Анкета включала свыше 150 вопросов, в т. ч. и вопросы о применении дикорастущих пищевых растений. В опросе участвовали 30 респондентов, возраст которых составил 62–86 лет. Определение растений, уточнение их названий на русском и латинском языках проведены с использованием «Определителя высших растений Башкирской АССР» (1989) и словаря С.С. Хайретдинова (2002). С.И. Руденко (1955) отмечал, что башкиры «грибов не ели никаких, ягоды же собирали всевозможные: полевую клубнику, землянику, малину, красную и черную смородину, ежевику, костянику, полевые вишни, и особенно в большом количестве черемуху... в золе башкиры пекли сарану». Богатая фауна и флора башкирского края позволяли сочетать скотоводство с охотой, бортничеством, рыболовством, сбором плодов и корней растений. Разнообразило меню употребление черемухи, клубники, земляники, малины, смородины, ежевики, костяники и дикой вишни. Ягоды употреблялись как свежие, так и в виде пастилы, сушеную черемуху и вишню употребляли для пирогов. Ели также корни и листья растений. Э.В. Мигранова (2006) считает, что употребление в пищу дикорастущих съедобных трав и корней (дикого лука, чеснока, борщевика, сараны и др.), а также ягод и плодов связано с присваивающим хозяйственно-культурным типом и относится к раннему пласту системы питания

башкир. Многие дикорастущие пищевые растения, особенно плодово-ягодные (ежевика, земляника зеленая и лесная, малина, черемуха, шиповник и др.) в Башкортостане и в соседних регионах башкирами всё ещё используются массово. С.Н. Шитова (2006) указывает, что курганские башкиры даже в наши дни из дикой вишни, полевой клубники, черной смородины, костяники, боярышника делают тонкую сухую пастилу или ягоды сушат и употребляют для начинки пирогов. Наши исследования показали, что бурзянские башкиры в пищу применяли не менее 35 видов дикорастущих растений из 15 семейств (табл.). Из них только сосна лесная (*Pinus sylvestris*) относится к отделу Рупорphyta, остальные – к Magnoliophyta. Из числа цветковых представителей Magnoliopsida являются 30 видов, а Liliopsida – всего 4 вида (3 вида из рода *Allium* и *Lilium martagon*).

Таблица

Дикорастущие растения, используемые в пищу бурзянами

Время сбора	Пищевые растения
Не указано	<i>Fragaria vesca</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Origanum vulgare</i> , <i>Padus avium</i> , <i>Ribes nigrum</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Viburnum opulus</i>
Весна	<i>Allium obliquum</i> , <i>Allium rubens</i> , <i>Allium</i> sp., <i>Angelica archangelica</i> , <i>Bunias orientalis</i> , <i>Heracleum sibiricum</i> , <i>Inula helenium</i> , <i>Polygonum alpinum</i> , <i>Polygonum aviculare</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Prymula macrocalyx</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Rumex acetosa</i> , <i>Tussilago farfara</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Urtica dioica</i>
Лето	<i>Adenopohora lilifolia</i> , <i>Allium rubens</i> , <i>Angelica archangelica</i> , <i>Cerasus fruticosa</i> , <i>Chaerophyllum prescottii</i> , <i>Chamerion angustifolium</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Hypericum perforatum</i> , <i>Lilium martagon</i> , <i>Ribes nigrum</i> , <i>Rumex acetosa</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>
Осень	<i>Lilium martagon</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Rosa</i> sp. <i>Rubus idaeus</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Viburnum opulus</i>
Итого	35 видов растений из 15 семейств

Больше всего дикорастущих пищевых растений бурзяне собирали весной и летом (по 16 видов), осенью заготавливалось сырье 7 видов. Наиболее часто респондентами упоминались *Viburnum opulus* (23 раза), *Sorbus aucuparia* (19), *Padus avium* (17), *Ribes nigrum* (14), *Rosa* sp. (7). *Allium obliquum*, *A. rubens*, *Chaerophyllum prescottii*, *Heracleum sibiricum*, *Rumex acetosa* были упомянуты по 3, а остальные 25 видов по 1–2 раза. Выглядит странным указание об использовании в пищу листьев *Tussilago farfara*, ведь сведения о съедобности этого растения в научной литературе практически отсутствуют. Так, есть сведения, что «тулвинские татары и башкиры использовали в пищу ... молодой стебель мать-и-мачехи» (Тулвинские..., 2004). В то же время пожилые женщины, проживающие в Гафурийском районе Башкортостана, не раз сообщали, что молодые листья этого растения использовались вместо шпината даже в 60-е гг. прошлого столетия, а сушеные листья использовались как суррогат чая. Таким образом, сообщения бурзянских информаторов о съедобности мать-и-мачехи небесспорны. Э.В. Мигранова (2012) сообщает: «Башкиры начинали собирать различные съедобные растения ранней весной». Далее она приводит список из 9 видов лука, в том числе, включенных в Красную книгу РБ (2011), лука косоного и черемши. В то же время Э.В. Мигранова (2012) ошибочно пишет и о сборе башкирами ревеня, который в РБ дико не произрастает. Из сообщений наших информаторов видно, что наибольшим числом заготавливаемых видов представлены семейства Rosaceae (не менее 8 представителей), Asteraceae, Alliaceae, Apiaceae (по 3 вида), а семейства Boraginaceae, Campanulaceae, Caprifoliaceae, Fagaceae, Grossulariaceae, Hypericaceae, Lamiaceae, Liliaceae, Onagraceae, Pinaceae, Primulaceae, Urticaceae, Vacciniaceae – каждое одним видом. Ранневесенние растения использовались в пищу во время или практически сразу после сбора. Так, стебли свербиги и кислицы обычно съедались в день сбора, так как они быстро теряли упругость и вследствие этого аппетитный вид, и, конечно, витамины. Также поступали и с клубнями бутня Прескотта. Из крапивы и борщевика сразу после сбора готовили витаминные супы; в то время как майскую крапиву и молодую траву сныти часто сушили и применяли зимой. Зелень диких видов лука обычно солили, надземные части растений (*Hypericum perforatum*, *Origanum vulgare*, *Ribes nigrum* и др.), используемых для приготовления чая, обычно сушили. Плоды калины, рябины, черемухи применялись как в свежем, так и в сушеном виде. Грибы обычно солили. Э.В. Мигранова (2012) также сообщает, что башкиры «собранные травы и цветы высушивали, а затем хранили в полотняных мешочках или в пучках, подвесив в клету, на чердаке или в летней кухне». Многие наши информаторы также сообщили, что сушеные

части пищевых растений часто хранили в мешках из волокна конопли. Здесь наблюдается элементы народной гигиены, пищу следует хранить в чистоте.

Указанные выше народы Сибири чаще всего собирали луковицы кандыка (*Erythronium dens-canis*), луковицы сараны, молодые стебли и листья борщевика (*Heracleum sibiricum*) и молодую зелень калбы (*Allium ursinum*). У шорцев женщина заготавливала за весну до 1 ц кандыка. Корни кандыка ели, разваривая в воде или молоке, иногда сырыми. Наиболее лакомое блюдо – кандык, смешанный с медом. Корни, предназначенные для запаса на зиму, лишь слегка разваривались и затем с помощью деревянной иглы нанизывались на тонкую полоску древесины, образуя ожерелье белых корней, по форме напоминающих клыки. Кандык шорцы также обменивали на молочные продукты. Весьма распространенным было и собирание корней сараны. Сарану копали в июне, перед цветением, или же осенью, и обычно сразу же съедали печеную в золе или сваренную в молоке, на зиму, как правило, не запасали. Массовым являлся и сбор черемши. В пищу употребляли мясистый круглый стебель, по вкусу напоминающий чеснок. Русские весьма охотно покупали ее и заготавливали на зиму в соленом виде. Помимо перечисленных выше растений заготавливали плоды земляники черники, малины, смородины красной и черной, клюквы калины и др. Листья малины и смородины выполняли роль чая. Кроме них заваривали белоголовник, который называли «сын чая» (Назаров и др., 2002). В отличие от бурзян в жизни коренного населения Горной Шории издавна важное значение имели семена кедра, или сосны сибирской (*Pinus sylvestris* или *sibirica*), который в Башкортостане не произрастает.

В пищу челканцы, тубалары и кумандинцы также употребляли кандык, сарану, борщевик, черемшу и др. Собирательство было сугубо женским занятием. Выкапывание корней кандыка производили корнекопалкой; использовали также особую мотыгу. Сбор кандыка (онек – у челканцев) производили преимущественно в мае и начале июня, сарану (саргай – у челканцев, кайтага/катына – у тубаларов) выкапывали в июне и осенью. Стебли черемши рвали с конца апреля до середины июня. Бадан, белоголовник, душицу, зверобой для чая рвали летом. Из ягод собирали клюкву, землянику, черную и красную смородину, малину, чернику, калину, а также черемуху. Грибы стали использовать в пищу только в последнее время. Аборигенам Северного Алтая были известны лекарственные растения (марьин корень, подорожник большой, череда и др.) (Назаров и др., 2002).

Обитатели Восточных Саян (тувинцы-тоджинцы) к мясной и молочной пище добавляли, а иногда и полностью заменяли, дикорастущие растения, которые заготавливали и собирали впрок. Клубни кандыка, луковицы сараны, стебли черемши, борщевика, дягиля, семена и корни живородящей гречихи, семена и стебли дикого лука составляли большую долю в питании тувинцев. Кедровые орехи, смола лиственниц, облепиха, черемуха, плоды шиповника, корни солодки, бадана, золотого корня, корневища лесного пиона, ягоды и листья смородины, малины, земляники, крыжовника, чага, листья, стебли иван-чая – вот далеко не полный перечень растительной пищи, применяемой в традиционной кухне населения Тувы (Назаров и др., 2002). Отмечается, что собирательство, являлось основным источником растительной пищи восточных тувинцев. При этом луковицы и коренья употреблялись ими не только в сыром или высушенном виде, но и подвергались механической и термической обработке. В отличие от бурзян тувинцы-тоджинцы собирали кедровые орехи. И все же, главным объектом сбора у тоджинцев была сарана, которую собирали издавна, ее заготовка начиналась в августе. Таким образом, башкиры-бурзяне и коренные народы Алтае-Саянского региона в пищу употребляли практически одни и те же виды дикорастущих растений. Отличия в меню у бурзян обусловлены отсутствием в составе более бедной флоры Башкортостана бадана, кандыка, облепихи и некоторых других пищевых растений, произрастающих на территории Алтая и Саян.

ЛИТЕРАТУРА

Мигранова Э.В. Традиционная система питания башкирского народа // Проблемы этногенеза и этнической истории башкирского народа: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посв. 70-летию С.Н. Шитовой. – Уфа: Гилем, 2006. – С. 29–35.

Мигранова Э.В. Башкиры. Традиционная система питания: Историко-этнографическое исследование. – Уфа: Китап, 2012. – 296 с.

Назаров И.И. Традиционные знания коренных народов Алтае-Саянского экорегиона в области природопользования: информационно-методический справочник / И.И. Назаров, Е.А. Бельгибаев, А.Н. Садовой, В.В. Поддубиков, К.Ю. Кирюшин и др. – Барнаул, 2009. – 352 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю.Е. Алексеев, А.Х. Галеева, И.А. Губанов и др. – М.: Наука, 1989. – 375 с.

Руденко С.И. Башкиры: Историко-этнографические очерки. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 393 с.

Тулвинские татары и башкиры: Этнографические очерки и тексты / А.В. Черных (отв. ред), Л.И. Урестимирова (отв. ред. татарского текста). – Пермь: Пермское кн. изд-во, 2004. – 456 с.

Хайретдинов С.С. Русско-башкирский, башкирско-русский словарь видовых названий растений. – Уфа: РИО БашГУ, 2002. – 117 с.

Шитова С.Н. Сибирские таежные черты в материальной культуре и хозяйстве башкир // Этнография Башкирии. – Уфа: БФАН СССР, 1976. – С. 49–94.

Шитова С.Н. Материальная культура // Курганские башкиры: Историко-этнографические очерки. – Уфа: Гилем, 2002. – С. 104–152.

SUMMARY

It is found out that the Bashkir-Burzyans use more than 35 species from 17 families of higher plants. There are the same species in the menu of Burzyans and peoples of Southern Siberia living in similar conditions ; differences are related to the lack of plants grown in the Altai and Sayan Mountains, but not in Southern Urals.

МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

УДК 581.41:581.5

Е.А. Аверьянова

E.A. Averyanova

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ *OPHRYS OESTRIFERA* BIEB. (ORCHIDACEAE) В СОЧИНСКОМ ПРИЧЕРНОМОРЬЕ

FEATURES OF BIOLOGY AND ECOLOGY OF *OPHRYS OESTRIFERA* BIEB. (ORCHIDACEAE) IN SOCHI BLACK SEA COAST.

Приводятся результаты исследования популяций *Ophrys oestrifera* Bieb. в Российском Причерноморье в 2011–2015 гг.; детализированы некоторые вопросы морфологии, экологии, фенологии, распространения и численности, размножения, структуры и динамики субпопуляций вида, отмечены угрозы его существованию и современное положение его охраны.

Семейство Orchidaceae Juss. – интереснейшая группа высокоспециализированных видов, в своё время привлекавшая внимание Чарльза Дарвина сложными приспособлениями к опылению насекомыми.

Список семейства орхидных Сочинского Причерноморья обширнее аналогичных списков всех соседних территорий и составляет 40 видов по сведениям Зернова (2013), 41 вид по данным Литвинской (2011) или даже 46 видов по данным Солодько и Макаровой (2011), и этот список дополнился в последние годы двумя видами (Макарова, Шулаков, 2011; Аверьянова, 2013). Литературные данные по разным видам довольно разрознены, касаются в основном распространения, многие аспекты биологии и экологии практически не изучены.

Зона произрастания большинства представителей семейства – узкая полоса низко- и среднегорных участков от уреза морской воды до высот 400–500 м над ур. м. Именно эта зона всё в большей степени занимается городскими и сельскими постройками Большого Сочи и его инфраструктурой. Процесс особенно интенсифицировался в последние годы в связи с подготовкой и проведением Зимней Олимпиады 2014 г. Множество местообитаний орхидных было уничтожено, и теперь уже нет возможности оценить потери. Оставшиеся популяции нуждаются в ревизии и оценке перспектив их дальнейшего существования, притом что разрушение их местообитаний продолжается (Аверьянова, 2014).

В данной статье отражены результаты исследований одного из представителей семейства Orchidaceae – *Ophrys oestrifera*, офрис оводоносной. Вид в России произрастает лишь в Крыму и на Кавказе, внесён в Красную Книгу РФ (2008) с категорией 2а (вид, сокращающийся в численности), Красную Книгу Украины (2009) и региональные Красные Книги (Красная книга Краснодарского кр., 2007; Красная книга Ставропольского кр., 2002; Красная книга Сочи, 2002), а также имеет европейское значение (внесён в приложение II Конвенции о международной торговле СИТЕС (2006), в Приложение I (Вен-I) Бернской конвенции (Bern Convention, 1998). *O. oestrifera* в 1997 г. был внесён в Красный список МСОП (IUCN Red List of Threatened Plants), но затем исключён из-за недостаточности данных при введении новых категорий и критериев для оценки видов.

Изучение популяций *Ophrys oestrifera* проводилось на территории Большого Сочи, Туапсинского, Геленджикского и Новороссийского районов Краснодарского края (Западное Закавказье: Туапсе-Адлерский округ; Северо-Западный Кавказ: Пшадско-Джубгский и Анапа-Геленджикский округ (Меницкий, 1991)) в период с 2011 по 2015 годы. Особое внимание уделено окрестностям Сочи, где вид исследовался по хребтам и долинам междуречий Мзымты, Кудепсты, Восточной и Западной Хосты, Агуры, Мацесты, Сочи, Псахе, Куапсе. Фиксировались местообитания, биотопы и сообщества, проводился подсчёт численности вида в отдельных субпопуляционных локусах, фенологические наблюдения, отмечены консортивные связи, для одного из локусов установлена онтогенетическая структура, прослежена динамика субпопуляции на протяжении четырёх лет. Исследования распространения и численности проводились маршрутным методом и на постоянных пробных площадках по методикам Денисовой Л.В., Никитиной С.В., Заугольной Л.Б. (1986).

Определение онтогенетической структуры и динамики популяции проводилось в 2011–2015 годах на участке разреженного леса с кустарниками в окрестностях пос. Виноградники Хостинского района. Уча-

сток расположен на ЮВВ склоне известнякового массива левобережья р. Хоста на высоте 194 м над уровнем моря (N 43°32'05.3", E 039°52'54.9").

Выделение онтогенетических состояний проводилось по Ю.А. Злобину (1989) и по изданию «Ценопопуляции...» (1976).

Собрано 5 гербарных образцов, которые хранятся в Сочинском отделении Русского Географического общества.

Названия растений приводятся по С.К. Черепанову (1995).

Ophrys oestriifera Bieb. 1808, Taur.-Cauc. 2: 369. – *O. cornuta* Stev. 1808, in Bieb. l. c. : 370. Описан из Крыма: «...in Tauria meridionalis, circa pagum Derekoi». Lectotypus (Averyanov, 1994: 124): «Tauria meridionalis. Steven, 1807» (LE!, cum isolectotypo LE!) (Аверьянов, 2006).

Ophrys oestriifera – средиземноморско-переднеазиатский гляциальный реликтовый вид с ограниченным числом локалитетов и сокращающейся численностью на северо-восточной границе ареала (Красная книга..., 2002, 2007), распространён в Восточном Средиземноморье, Малой Азии и Иране, а также в Закавказье (Гроссгейм, 1940; Невский, 1935; Delforge, 2006). В России встречается в Краснодарском крае, Крыму (Fatoryga, Kreutz, 2014), на юге Ставропольского края (Иванов, Ковалёва, 2005), в Республиках Карачаево-Черкесской и Дагестане (Аверьянов, 2006; Раджи, 1981).

В Краснодарском крае по литературным данным отмечен у Анапы, Крымска (Гроссгейм, 1940), Горячего Ключа, Новороссийска, пос. Михайловка, Мостовская щель, г. Мессажай, Сочи (Алтухов, Литвинская, 1986), в нижнем течении рек Хоста, Западная Хоста, Мацеста, Агура, Псоу, Псезуапсе; окр. пос. Каменка, Монастырь, Красная Воля, Уч-дере, Солоники, Волковка, Барановка, Аибга; ущелья Ахцу, Дзыхринское и Ахштырское, р. Цусхвадж, пос. Волконка, у бухты Инал (Тимухин, 2003; 2003а), в Хостинском отделе КГПБЗ (Семагина, 1999).

Нами наблюдался в окрестностях пос. Нижне-Баканский, Убых, Шесхарис, в Суджокской долине Новороссийского района; у пос. Архипо-Осиповка, Тешевс, Бжид Геленджикского р-на; на г. Школьной около пос. Джубга, в пригородах Туапсе и у пос. Гизель-дере Туапсинского р-на. В районе Большого Сочи вид встречен в 22-х местообитаниях практически по всем рекам, а также в черте города – на территориях парка Дендрарий, сан. им. Ворошилова, «Прогресс», «Мыс Видный».



Рис. 1. Зимние розетки листьев *Ophrys oestriifera*.



Рис. 2. Общий вид цветущей особи.



Рис. 3. Часть соцветия.



Рис. 4. Плод.



Рис. 5. Семена.

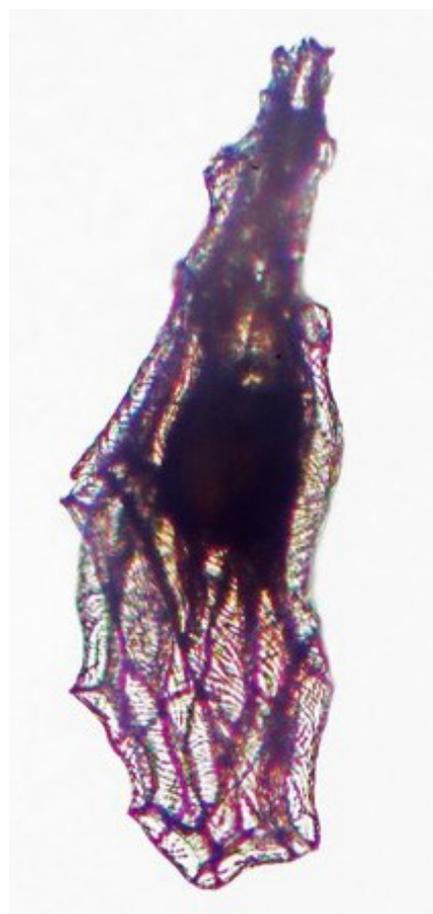


Рис. 6. Семя.



Рис. 7. Подземная часть генеративной особи.

Можно утверждать, что *Ophrys oestriifera* распространена в Российском Причерноморье довольно широко вдоль побережья Чёрного моря от Анапы почти до границы с Абхазией. Однако распространение контагиозно, субпопуляционные локусы, как правило, редки и малочисленны, из встреченных нами лишь 8 имели численность выше 50.

Ophrys oestriifera – криптофит (геофит) по К. Раункиеру (Raunkiaer, 1934), относится к классу наземных травянистых поликарпических растений с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, подклассу клубнеобразующих многолетников по И.Г. Серебрякову (1964), рестативный многолетник по Г.М. Зозулину (1968) и вегетативный однолетник со сферическим стеблекорневым тубероидом на коротком столоне по И.В. Татаренко (1996).

Факультативный гелиофит, выдерживает небольшое затенение, встречен даже на нескольких участках тенистого леса.

В Сочинском Причерноморье – мезофит (ксеромезофит в Северо-Западном Закавказье (Перебора, 2011)) и мезотроф по эдафическим условиям произрастания.

Мезотерм. Выдерживает непродолжительные морозы до -10 – -14 °С, следствием которых бывает появление мелких линзовидных полупрозрачных участков ткани и пузырьков отслоившейся кутикулы на листьях. Промерзание влечёт образование мелких пятен некроза. Гибель листьев от мороза отмечена не была.

Основные биотопы – более-менее открытые, довольно сухие и среднеувлажнённые: разреженный полидоминантный широколиственный буково-грабово-дубовый лес, смешанный колхидский лес, можжевеловое редколесье, опушки, поляны, несплошные кустарники. Вид отмечен во вторичных фитоценозах: на заброшенных плантациях и в старых колхозных садах окрестностей Большого Сочи, а также в парковой зоне города; часто на обочинах шоссе и лесных дорог, туристских троп. Местообитания преимущественно приурочены к известняковым массивам. Экспозиция склонов, как правило, южная, юго-восточная и юго-западная, реже – западная, высота над уровнем моря от 40 до 405 м.

Почвы бурые и светло-бурые горные лесные либо перегнойно-карбонатные на мергелях, известняках, мергелистых сланцах и известняковых песчаниках (Зернов, 2013).

Генеративные особи имеют розетку листьев и центральный побег, несущий листья и цветки (рис. 1, 2). Подземная часть (рис. 7) представлена округлым тубероидом (летом двумя) и неветвящимися придаточными корнями, равномерно утолщёнными по всей длине. Молодые особи имеют лишь розетку листьев.

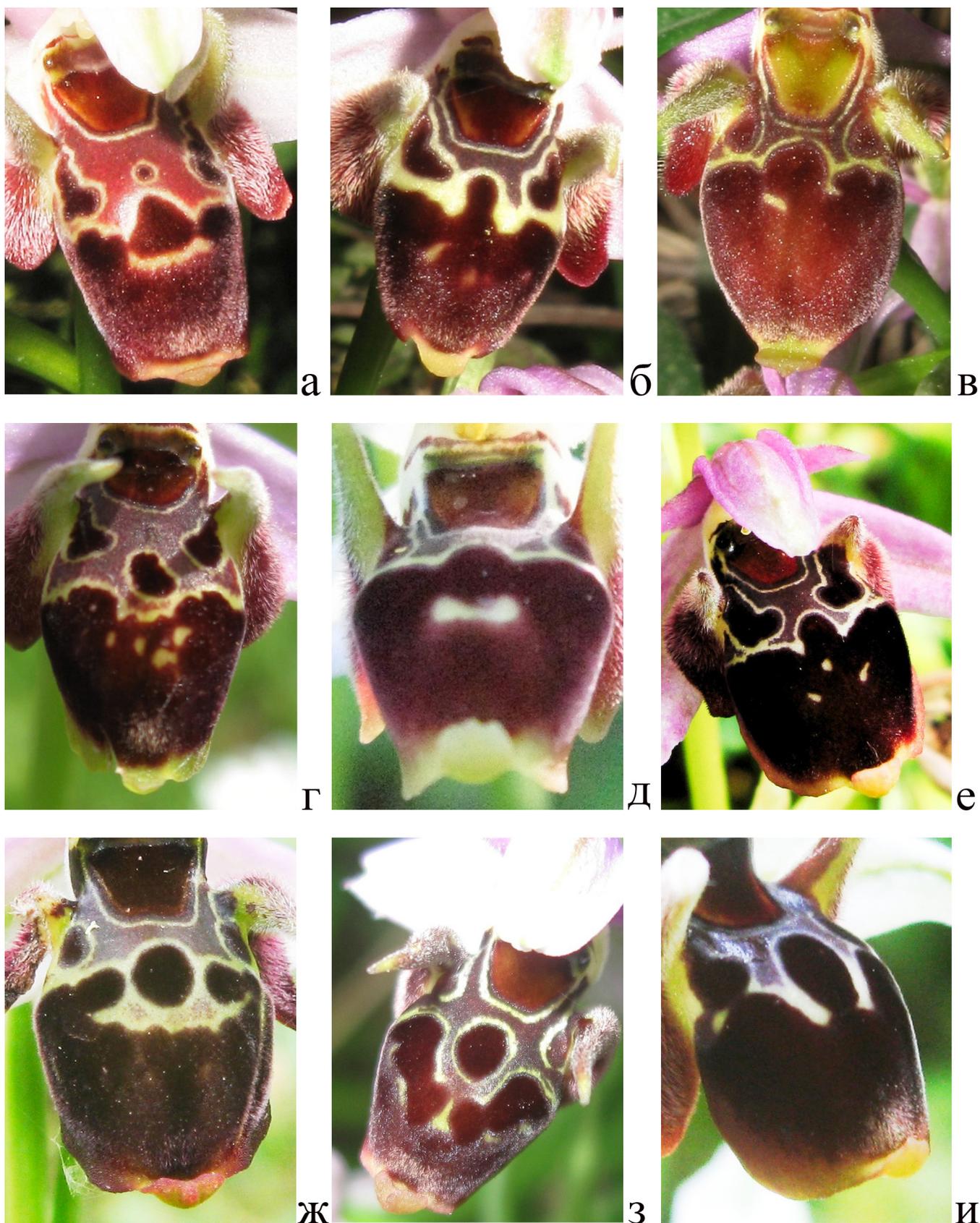


Рис. 8 (а–и). Варианты окраски губы.

Листья широколанцетные, более узкие к середине розетки и на стебле, с серебристым налётом, с ровным краем, устьица расположены только на нижней поверхности листа. Количество розеточных листьев колеблется у генеративных особей от 3 до 6, максимальные размеры – 122x39 мм. Продольных жилок на ли-

стях взрослых особей чаще 15–17, но бывает и больше, до 31 (у самых крупных экземпляров). Хорошо заметны также изогнутые поперечные жилки. Стеблевых листьев обычно 4–5 (максимум 7).

Стебель цилиндрический, прямой, высота $41,5 \pm 2,9$ (min 23, max 64 см).

Длина соцветия $13,3 \pm 1,4$ (6,4; 26,0).

Прицветники зелёные, длиннее завязи, $3,5 \pm 0,3$ см (2,0; 5,3).

Цветков $7,2 \pm 0,4$ (4; 17). Отмечены широкие вариации окраски и формы губы (рис. 3, 8).

Плоды длиной 2,5–3,5 и толщиной 0,6–1 см, гладкие, удлинённой формы (рис. 4).

Максимальное количество семян в одном плоде – 13667 (Перебора, 2011).

Семена мелкие, зародыш шарообразный (табл. 1, рис. 5, 6).

Таблица 1

Морфометрические параметры семян *O. oestrifera* (мкм)

	x	min	max	mx	σ
Длина семени	516,27	419,20	631,35	0,0110	0,0602
Ширина семени	132,37	98,82	177,51	0,0035	0,0196
Длина зародыша	113,61	93,33	131,76	0,0018	0,0101
Ширина зародыша	79,48	59,48	107,06	0,0017	0,0093

Примеч.: x – среднее арифметическое; mx – ошибка среднего; σ – среднеквадратическое отклонение.

Отмечено, что корни располагаются в два яруса, нижний – вплотную над старым тубероидом и верхний – над растущим молодым тубероидом. Корни верхнего яруса в общем заметно длиннее, хотя их количество практически одинаково с количеством корней нижнего яруса (рис. 7).

Выделены возрастные состояния особей *O. oestrifera*: ювенильные (j) – растения с одним листом; иматурные (im) – с двумя листьями; виргинильные (v) – растения с тремя листьями, генеративные (g) – с четырьмя-пятью листьями и центральным побегом или без него (табл. 2). Временно нецветущие экземпляры, по параметрам розетки соответствующие генеративным, отнесены к группе g.

Редкость вида не позволяет часто пользоваться выкапыванием для уточнения. Нами лишь однажды проведено выборочное единичное изъятие разноразмерных особей из многочисленного локуса для определения структуры подземной части. Были выкопаны, сфотографированы, измерены и высажены обратно 11 экземпляров. В результате установлены размеры подземных органов разных онтогенетических состояний (табл. 2). Соотношение ширина/длина листа плавно меняется от 1/10 к 1/3 от ювенильной стадии к генеративной, то же наблюдается в размерах тубероида, количестве корней и жилок листа.

Таблица 2

Параметры онтогенетических состояний *O. oestrifera* в Сочинском Причерноморье

Надземная часть	Подземная часть						Кол-во исследованных особей, шт	Кол-во корней, шт	Длина корней, мм	Размеры тубероида, мм
	Кол-во исследованных особей, шт	Кол-во листьев, шт	Кол-во жилок листа, шт	Длина розеточного листа, мм	Ширина розеточного листа, мм	Соотношение ширина/длина листьев				
j	30	1	$4,1 \pm 0,47$ (1–11)	$26,5 \pm 2,38$ (4–64)	$3,8 \pm 0,31$ (1–8,3)	1/8–/10	2	0–1	3–4	1–1,5 × 1–2
im	31	2	$10,2 \pm 0,60$ (5–15)	$48,5 \pm 2,39$ (25–75)	$9,6 \pm 0,61$ (4–19)	1/7	3	3–4	4–10	7–8 × 4,5–5
v	30	3	$13,8 \pm 0,32$ (11–19)	$58,1 \pm 2,34$ (36–81)	$14,6 \pm 0,49$ (9,6–22)	1/5	3	5–6	8–24	9–14 × 9–10
g	33	4–6	$15,5 \pm 0,35$ (13–21)	$64,5 \pm 2,76$ (39–95)	$19,1 \pm 0,75$ (7,7–26)	1/3	3	6–8	20–50	10–18 × 9–15

O. oestrifera имеет побеги зимне-летнезелёные с осенним периодом покоя по И.В. Борисовой (1972).

По нашим наблюдениям, самое раннее появление трубочки листьев новой розетки отмечено 28.08.2013. Массовое раскрытие розеток происходит в начале–середине октября (8–11.10.2012; 10–22.10.2013, 18.10.2014 и др.). По результатам обследования подземной части установлено время видимого появления молодого тубероида – середина января. В конце апреля–начале мая поднимаются цветоносы (24.04. 2012, 11.05.2013, 05.05.2014 и др.), раскрытие первого цветка отмечено 30.05.2012, 16.05.2013, 25.05.2013. Окончанием цветения считаем последнюю дату, когда ещё можно увидеть старые цветки на верхушке цветоноса – обычно это конец июня (24.06.2013). Отмирание листьев отмечается во влажные годы после созревания плодов (в июле), но при более сухих погодных условиях оно начинается ещё во время цветения.

Итак, период вегетации *O. oestrifera* в Сочинском Причерноморье продолжается от 9 до 10 месяцев, формирование цветоноса до начала цветения занимает 3 недели, цветение длится один месяц, созревание семян – три–четыре недели. Период покоя включает вторую половину лета и начало осени. При этом индивидуальный разброс укладывается в плюс-минус неделю, а отклонения от приведённых сроков по годам в зависимости от погодных условий может составлять до трёх недель. Неблагоприятные (засушливые) годы характеризуются сокращённым количеством цветущих особей.

Замечено, что сроки цветения отличаются тем больше, чем дальше по побережью разбросаны местообитания представителей вида. В 2013 и 2014 годах цветение в Туапсинском районе начиналось на неделю раньше, чем в окрестностях Сочи, в Геленджикском районе сдвиг составлял около месяца, а в Новороссийском – от 1,5 до 2-х месяцев. При этом в Крыму сроки цветения по данным А.В. Фатерыги и К. Кройтца (Fateruga, Kreutz, 2014) включают долгий период с марта по июнь месяц, т. е. все варианты сроков цветения вида на Черноморском побережье Кавказа.

Офрис оводоносная считается облигатно аллогамным видом (Дарвин, 1928; Вахрамеева, 1991; Иванов, Холодов, Фатерыга, 2009). В наших наблюдениях отмечены два случая выпадения поллиния из пыльцевого гнезда (что открывает возможность последующего самоопыления под влиянием колебаний цветоноса), как это в норме наблюдается у *Ophrys apifera* Huds.

Преобладание семенного размножения подтверждается возрастной и пространственной структурой популяций (наличие молодых растений и группирование их на некотором расстоянии вокруг крупных особей). Семенная продуктивность низка – большой процент цветоносов ко времени диссеминации бывает повреждён; устоявшие несут по 1–3, максимум 5 плодов, чаще – ни одного. Причиной, кроме повреждения, может быть низкая численность насекомых-опылителей.

Отмечено, что процент генеративных особей, дающих цветоносы в текущем сезоне, оказывается не больше 20 (в зависимости от погодных условий). Самые мощные экземпляры цветут ежегодно, остальные – с перерывами в 2–3 и более сезонов.

Прорастание семян затруднено в местах с обильным листовым опадом. Напротив, прорастанию способствует втаптывание семян в почву людьми и животными. Этим можно объяснить частые встречи офрис оводоносной вдоль дорог и троп.

Несомненно и наличие вегетативного размножения с разной степенью омоложения: нередко встречаются двойные-тройные розетки, в которых отдельные особи близки по размерам листьев и количеству жилок листа. Яркий пример – маркированный экземпляр *O. oestrifera* у обочины шоссе в 3 км от пос. Хоста, где ежегодно в июне проходит выкашивание травы. Зимой 2011 г. это была крупная одиночная розетка, к зиме 2014 года количество розеток плавно увеличилось до 5-ти, причём отчётливо выделяется материнская особь и дочерние (у которых меньше листьев и жилок листа). Очевидно, ежегодная потеря цветоносов стимулировала вегетативное размножение.

Наблюдения в течение 2011–2015 годов позволили проследить динамику численности и возрастной структуры в одном из наиболее благополучных локусов (табл. 3). Параллельно велись наблюдения за некоторыми группами растений, растущими вдоль шоссе, но, к сожалению, результаты были обесценены из-за гибели этих групп или сильных повреждений местообитания в результате работ по реконструкции шоссе и вследствие других случайных причин. Во многих скоплениях отмечался заметный процент молодых особей (исключая места интенсивного втаптывания).

Возрастной спектр правосторонний с максимумом на виргинильных растениях. Субпопуляционный локус имеет признаки нормальной, полночленной популяции, которая находится в оптимальном состоянии, основной способ возобновления семенной. В период исследований возрастная структура и численность оставались стабильными. Аналогичная структура наблюдалась и в других локусах (рис. 9).

Таблица 3

Динамика численности и онтогенетической структуры субпопуляционного локуса *Ophrys oestrifera* в междуречье Восточной и Западной Хосты

j (n/%)	im (n/%)	v (n/%)	g (n/%)	Всего (n/%)	
2012	14/10,4	26/19,3	69/51,1	26/19,3	135/100
2013	28/12,9	61/28,1	85/39,2	43/19,8	217/100
2014	8/4	40/20,1	95/47,7	56/28,1	199/100
2015	15/7,4	40/19,7	96/47,3	52/25,6	203/100

Прим.: n – количество особей, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные (вегетативные), g – генеративные особи.

Консортивные связи вида отражаются прежде всего в симбиотрофизме. Наличие нитей микоризы на поверхности корней и тубероидов отмечено у особей всех онтогенетических состояний.

При выкапывании обнаружено повреждение трёх из одиннадцати тубероидов личинками жуков-щелкунов и мелкими голыми слизнями (судя по характеру повреждений и слизистым следам), один из тубероидов был выеден изнутри практически полностью.

Отмечено повреждение слизнями и листьев; однажды наблюдали голого слизня, съевшего розетку и продвигающегося внутрь в направлении тубероида. Тубероиды иногда выступают в виде кормового объекта и для мышевидных грызунов. Ранней весной отмечено поедание розеток домашними копытными животными.

Цветonoсы нередко поражаются тлѐй, которую культивируют муравьи.

Основными лимитирующими для *Ophrys oestrifera* являются факторы антропогенного характера – разрушение биотопов, сбор соцветий на букеты, выкапывание с целью получения лекарственного сырья, перевыпас скота и вытаптывание при рекреационном использовании территорий. Самым значительным фактором было и остается уничтожение местообитаний.

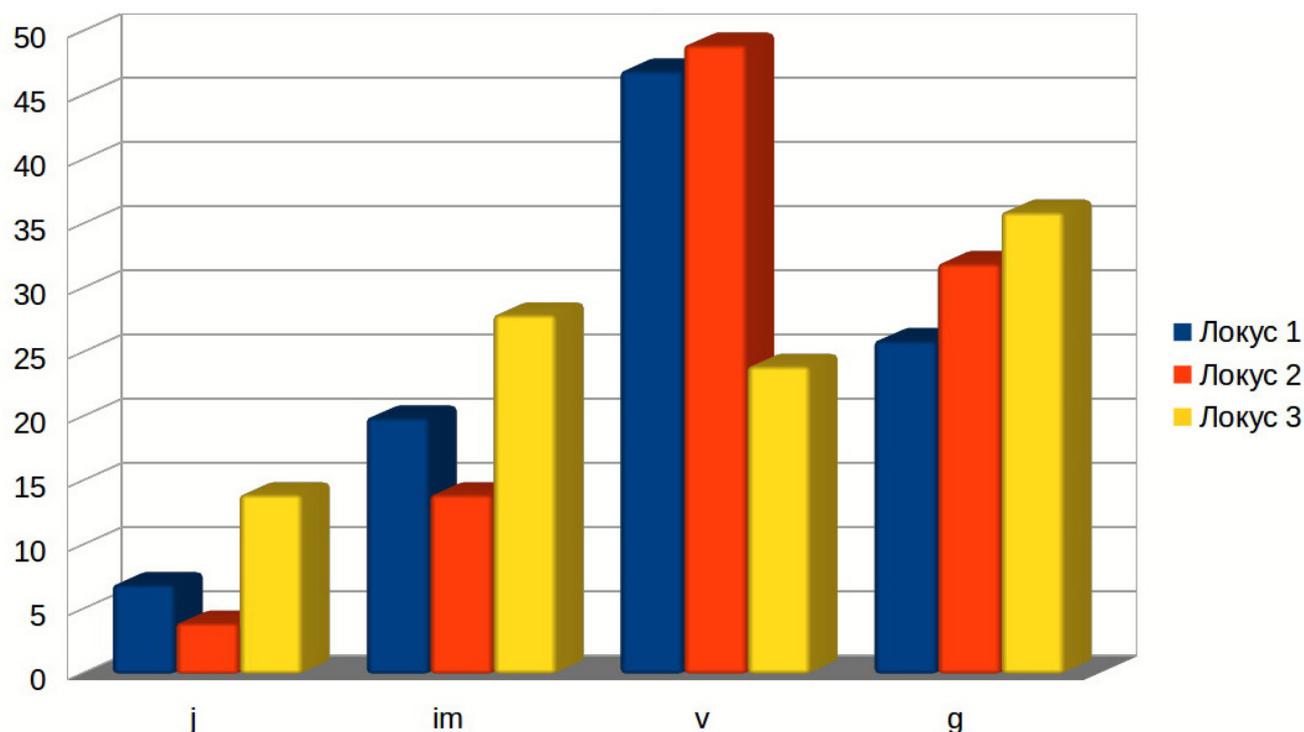


Рис. 9. Возрастные спектры *O. oestrifera* в трёх субпопуляционных локусах в междуречье Большой и Малой Хосты. Прим.: локус 1 – окрестн. пос. Виноградники, смешанный лес; локус 2 – окрестн. пос. Хлебороб, смешанный лес; локус 3 – правобережье Большой Хосты, 12 км от берега моря, заброшенная плантация фундука. По горизонтали – возрастные состояния, по вертикали – процент особей разных возрастных состояний.

Вид охраняется на территории Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова (Семагина, 1999; Тимухин, 2003а), Сочинского национального парка (Тимухин, 2003), Государственного природного заповедника «Утриш» (Суслова, 2013), а также в заповедниках и заказниках Крыма. К сожалению, в связи с реорганизацией (передача части земель муниципалитету (Аверьянова, 2014)) Сочинского нацпарка около половины известных нам местообитаний *O. oestrifera* (и других видов орхидных) окрестностей Сочи выпало из-под охраны и их полное уничтожение – лишь вопрос времени. Три местообитания разрушено за последние полгода, и одно сильно повреждено. Как указывалось ранее, бурный рост пригородов, расширение посёлков и развитие инфраструктуры города-курорта Сочи неизбежно влечёт разрушение многих ныне существующих локальных фитоценозов. На фоне таких перспектив становится крайне актуальной работа по введению вида в культуру *in vitro*, размножению и дальнейшей репатриации в надёжно охраняемые местообитания с целью сохранения генофонда.

На первый взгляд, *O. oestrifera* представляет пример широко распространённого (в Причерноморье) благополучного вида с широкой экологической амплитудой. Структура популяций позволяет назвать их нормальными, полночленными. Полиморфизм в строении и окраске цветков и различия в сроках цветения указывают на возможную генетическую гетерогенность. Способность к вегетативному размножению и тенденция к возникновению самоопыления расширяют возможности выживания. Представленность на охраняемых территориях позволяет с оптимизмом оценивать перспективы существования вида.

Однако узость ареала в масштабах страны, малочисленность субпопуляционных локусов и их большая удалённость друг от друга, а, более того, расположение многих отдельных местообитаний в зонах с перспективой техногенного преобразования, полностью оправдывает занесение вида в Красные книги разного ранга и отношение к нему как к уязвимому, нуждающемуся в выделении дополнительных особо охраняемых территорий для сохранения генофонда, а также разработке и внедрении биотехнологических способов размножения.

Автор выражает искреннюю благодарность членам Сочинского отделения Русского географического общества за помощь в сборе материалов и всестороннюю поддержку, особенно неизменной спутнице в полевых исследованиях Макаровой Елене Леонидовне.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверьянова Е.А.* *Epipactis pontica* Taubenheim (Orchidaceae) – новый вид для флоры России // *Turczaninowia*, 2013б. – Т. 16, Вып. 3. – С. 38–43.
- Аверьянова Е.А.* Проблемы и перспективы охраны орхидных (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XIII международной научно-практической конференции (20–23 октября 2014 г., Барнаул). – Барнаул: Концепт, 2014. – С. 5–10.
- Аверьянов Л.В.* Семейство Orchidaceae Juss. // Конспект флоры Кавказа. – СПб., 2006. – Т. 2. – С. 84–101.
- Алтухов М.Д., Литвинская С.А.* Редкие и исчезающие виды флоры Краснодарского края // Растительные ресурсы. Ч. 3. Редкие и исчезающие растения и растительные сообщества Северного Кавказа. – Ростов: Изд. Ростовского ун-та, 1986. – С. 211–238.
- Борисова И.В.* Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. – М.-Л., 1972. – Т. 4. – С. 5–95.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К.* Орхидеи нашей страны. – М.: Наука, 1991. – 224 с.
- Гроссгейм А.А.* Флора Кавказа, изд. 2-е. – Баку: Изд-во АзФАН, 1940. – Т. II. – 284 с.
- Гроссгейм А.А.* Определитель растений Кавказа. – М.: Советская наука, 1949. – 747 с.
- Дарвин Ч.* Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми // Полное собрание сочинений Чарльза Дарвина. – М.-Л.: Гос. изд-во, 1928. – Т. 4, кн. 1. – С. 1–182.
- Денисова Л.В., Никитина С.В., Заугольнова Л.Б.* Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений «Красной Книги СССР». – М., 1986. – 34 с.
- Зернов А.С.* Иллюстрированная флора юга Российского Причерноморья. – М: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 588 с.
- Злобин Ю.А.* Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Казанский ун-т, 1989. – 148 с.
- Зозулин Г.М.* Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений // Бот. журн., 1968. – № 2. – С. 223–233.
- Иванов А.Л., Ковалёва О.А.* Орхидеи Северного Кавказа. – Ставрополь: Изд-во СГУ, 2005. – 104 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.
- Красная Книга Краснодарского края. (Растения и грибы) (Издание второе) / Отв. ред. С.А. Литвинская. – Краснодар: ООО «Дизайн Бюро №1», 2007. – 640 с.
- Красная Книга Ставропольского края. Том 1. Растения / Отв. ред. С.И. Сигида. – Ставрополь: ОАО «Полиграфсервис», 2002. – 384 с.
- Красная Книга Украины. Растительный мир. – Киев: Глобалконсалтинг, 2009. – 600 с.
- Литвинская С.А.** Семейство Orchidaceae на Северо-Западном Кавказе: география, экология, охрана // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной конференции (26–30 сентября 2011 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 272–279.
- Макарова Е.Л., Шулаков А.А.** *Comperia comperiana* (Stev.) Aschers. et Graebn. (Orchidaceae) – новый вид для природной флоры России и Кавказа // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной конференции (26–30 сентября 2011 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 286–289.
- Меницкий Ю.Л.** Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Ботан. журн., 1991. – Т. 76, № 11. – С. 1513–1521.
- Невский С.А.** Сем. Orchidaceae // Флора СССР. – М.–Л., 1935. – Т. 4. – С. 589–730.
- Перебора Е.А.** Экология орхидных Северо-Западного Кавказа: монография, Е.А. Перебора; под общ. ред. И.С. Белюченко. – Краснодар: КубГАУ, 2011. – 441 с.
- Раджи А.Д.** Дикорастущие виды флоры Дагестана, нуждающиеся в охране. – Махачкала: Дагестанское кн. изд-во, 1981. – 84 с.
- Семагина Р.Н.** Флора Кавказского государственного природного биосферного заповедника. – Сочи, 1999. – 228 с.
- Серебряков И.Г.** Жизненные формы высших растений // Полевая геоботаника. – М.–Л., 1964. – Т. 3. – С. 146–205.
- Солодько А.С., Кирий П.В.** Красная книга Сочи. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды. Т. 1. Растения и грибы. – Сочи, 2002. – 148 с.
- Солодько А.С., Макарова Е.Л.** Орхидеи Сочинского Причерноморья. – Сочи, 2011. – 48 с.
- Суслова Е.Г.** Особенности флоры полуострова Абрау и заповедника «Утриш» // Биоразнообразие государственного природного заповедника «Утриш». Научн. труды. – Анапа, 2013. – Т. 1. – С. 129–135.
- Татаренко И.В.** Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.: Аргус, 1996. – 206 с.
- Тимухин И.Н.** Научные основы сохранения редких видов сосудистых растений Западнокавказского биосферного региона. Дисс. ... к.б.н. – Екатеринбург/Сочи, 2003. – 230 с.
- Тимухин И.Н.** Орхидеи Кавказского заповедника // 80 лет Кавказскому заповеднику – путь от Великокняжеской охоты до Всемирного природного наследия. – Сочи: Проспект, 2003а. – Вып. 17. – С. 147–172.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья – 95, 1995. – 992 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.
- Bern Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats; Appendix I; valid from 5 March 1998. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES, Appendix II) 2006.
- Delforge P.** Orchids of Europe, North Africa and the Middle East, 3rd ed. – London: A and C Black Publishers Ltd., 2006. – 640 p.
- Fateryga, A.V., Kreutz C.A.J.** Checklist of the orchids of the Crimea (Orchidaceae) // J. Eur. Orch., 2014. – Vol. 46 (2) – 407–436 p.
- IUCN Red List of Threatened Plants. – Cambridge, 1997.
- Raunkiaer C.** The life form of plants and statistical plants geography. – Oxford: Clarendon Press, 1934. – 632 p.

SUMMARY

The results of investigation of *Ophrys oestrifera* Bieb. (Orchidaceae) in the Russian Black Sea region (West Caucasus) in 2011–2015 presented in the article. Detailed information on the distribution, biology, ecology, population age structure and the current state of protection are given.

УДК 582.949.2:58.084(571.51)

И.Н. Барсукова

I.N. Barsukova

КРАТКИЕ ИТОГИ РАЗВИТИЯ *PRUNELLA VULGARIS* L. В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В КРАСНОЯРСКОМ КРАЕ

BRIEF SUMMARY OF DEVELOPMENT OF *PRUNELLA VULGARIS* L. UNDER THE INTRODUCTION CONDITIONS IN KRASNOYARSK KRAI

Проведены исследования особенностей развития особей *Prunella vulgaris* L. в условиях интродукции в Красноярском крае. Описана стержнекорневая жизненная форма с кистевидной корневой системой. Установлено, что *Prunella vulgaris* в культуре образует высокопродуктивные посевы и темпы развития растений существенно ускоряются.

В естественных условиях обитания многие виды лекарственных растений малопродуктивны, встречаются рассеянно, их заготовка сопряжена со значительными трудностями. Привлечение дикорастущих растений в культуру и изучение биологии развития позволяет решить проблему их широкого использования. К чрезвычайно малопродуктивным в природных условиях видам, образующим в условиях интродукции высокопродуктивные посевы относится *Prunella vulgaris* L. черноголовка обыкновенная, семейство Lamiales Hindl.

P. vulgaris обладает ценными лекарственными свойствами. Из ее надземной части выделены камфора, фенхон, олеаноловая, бетулиновая и урсоловая кислоты, фенолкарбоновые кислоты и их производные, кумарины. Настойка *P. vulgaris* обладает гипотензивным, жидкий экстракт – противосудорожным, сухой – жаропонижающим действиями (Растительные ресурсы..., 2011).

Наблюдения за развитием особей проводились в лесостепной зоне Красноярского края Курагинского района, п. Курагино. Климат района исследований – резко континентальный. Средняя температура января –21 °С, июля +18 °С. Устойчивые морозы начинаются после 10 ноября и заканчиваются в середине марта. Среднегодовое количество осадков – 300–600 мм. Вегетационный период – 140–145 дней (Энциклопедия..., 2008).

Перенос объекта исследования в интродукционные условия проводили семенным путем. Семенной материал был собран (со зрелых генеративных растений), на настоящих и лесных лугах Республики Хакасия, однако, не смотря на его разнородность, наблюдения показали, что в эксперименте развитие особей сходно.

В природе, в разных эколого-ценотических условиях обитания, *P. vulgaris* образует две биоморфы. Длиннокорневищная жизненная форма наиболее часто встречается и формируется на лесных и настоящих лугах, кистекорневая – в таких же типах растительных сообществ, но подвергшихся сильной трансформации. К цветению особи переходят на 3–5 год жизни. У зрелых генеративных особей число генеративных и вегетативных побегов не превышает 32 (Барсукова, Черемушкина, 2014). В условиях интродукции длительность онтогенеза сокращается.

Установлено, что в культуре *P. vulgaris* образует только стержнекорневую жизненную форму с кистевидной корневой системой.

Побеговая система взрослых особей образована моно- и дициклическими монокарпическими побегами с полным и неполным циклом развития. На ортотропных удлинённых частях монокарпических побегов развиваются 3–7 пар листьев. Соцветие открытое – колосовидный тирс, состоящий из 1–13 супротивно расположенных и сильно сближенных трехцветковых дихазиев. Для генеративных побегов всех типов характерна синфлоресценция.

По нашим наблюдениям, на смену и продолжительность онтогенетических состояний оказывают влияние качество семян, время посева и погодные условия вегетационного сезона. Установлено, что у особей, начиная с виргинильного онтогенетического состояния, возможны два варианта онтогенеза. При этом начальные их этапы (*p-im*) в основном сходны.

1. При осеннем посеве и благоприятных условиях III декады апреля – I декады июня, а также высоком качестве семян особи *P. vulgaris* зацветают в первый год жизни. На это явление также указывал К. Lincola (1935). У особей последовательно сменяются: виргинильное состояние – скрытогенеративное состояние – молодое генеративное состояние – зрелое генеративное состояние.

2. При осеннем посеве (при неблагоприятных условиях сезона), а также при весеннем посеве особи *P. vulgaris* зацветают на второй год жизни, у них отмечается пропуск молодого генеративного состояния: виргинильное состояние – зрелое генеративное состояние.

Отдельные особи, развивающиеся по первому, так и по второму вариантам, переходят в старое генеративное состояние.

При осеннем посеве проростки появляются в начале мая, при весеннем (III декада апреля – I декада мая) – в III декаде мая – I декаде июня.

Прорастание семян надземное. Как и в природных ценопопуляциях, семядольные листья черешковые, голые. Первичный побег ортотропный. Гипокотиль короткий, от главного корня отходят боковые корни I порядка. Семядольные листья сохраняются до виргинильного, иногда до молодого генеративного состояний. Спустя 7–15 дней растения переходят в ювенильное состояние. Ювенильные особи представлены одним розеточным побегом с 1 парой черешковых простых, цельных ассимилирующих листьев с боковыми почками. Корневая система состоит из главного и боковых корней I порядка. Через пару недель растения переходят в имматурное онтогенетическое состояние. Розеточный побег продолжает нарастать моноподиально. На нем разворачивается еще 1–2 пары длинночерешковых яйцевидных листьев с почками. В этом состоянии начинается ветвление материнского побега. Корневая система представлена главным корнем и отходящими от него боковыми корнями I–III порядков. Появляются придаточные корни.

В этот же вегетационный сезон растения переходят в виргинильное онтогенетическое состояние. Смены нарастания материнского побега не происходит.

Первый вариант онтогенеза:

На побеге I порядка разворачивается еще 3–4 пары яйцевидных листьев на длинных черешках с пазушными почками. Боковые почки, заложенные в течение ювенильного и имматурного состояний, трогаются в рост. В нижней области главного побега разворачиваются вегетативные розеточные, иногда верхнерозеточные побеги II порядка с пазушными почками, в средней – удлиненные. Их верхушечные почки вегетативные.

Часто, у особей, зацветающих в первый год развития можно выделить скрытогенеративное состояние. Причем растения по морфологическим признакам сходны с виргинильными, но терминальная почка главного побега и удлиненных боковых побегов II порядка имеет сформированную генеративную сферу. Иногда уже в этом состоянии начинается ветвление розеточных и верхнерозеточных побегов II порядка. Число придаточных корней возрастает до 40 шт., они отходят от главного и боковых побегов II порядка, расположенных в базальной части главного побега. Корневая система состоит из главного и боковых корней I–III порядка. Продолжительность виргинильного и скрытогенеративного состояний от 14 до 25 дней.

Особь, в первый год развития перешедшие в молодое генеративное онтогенетическое состояние, зацветают. В данном состоянии они представляют собой компактный куст, состоящий из моноциклического полурозеточного генеративного побега, 4–8 моноциклических удлиненных генеративных, а также 115–190 розеточных, верхнерозеточных и/или удлиненных вегетативных побегов. Можно наблюдать ветвление побегов до V порядка. Количество придаточных корней увеличивается до 405 шт. Главный корень сохраняется. Боковые корни I–IV порядков. Осенью, за счет контрактильной деятельности главного и придаточных корней базальная часть главного моноциклического полурозеточного генеративного и розеточных вегетативных побегов II порядка втягивается в почву.

Весной второго года жизни особи *P. vulgaris* переходят в зрелое генеративное состояние. Верхушечные почки боковых побегов II–IV порядков раскрываются с образованием ортотропных годичных удлиненных побегов. Часто побеги IV порядка остаются в вегетативном состоянии, выполняют фотосинтезирующую функцию и к осени погибают. Розеточные и/или удлиненные побеги V порядка – побеги с неполным циклом развития. Таким образом, взрослая особь в среднем состоит из 10–30 дициклических полурозеточных, 7–15 среднерозеточных, 22–40 удлиненных и полурозеточных озимых моноциклических и моноцикли-

ческих удлиненных генеративных побегов, а также 86–155 розеточных и/или удлиненных вегетативных побегов с неполным циклом развития.

Второй вариант онтогенеза:

В связи с тем, что продолжительность виргинильного состояния в этом варианте увеличивается, в течение вегетационного периода на главном розеточном побеге разворачивается еще 6–8 пар листьев с пазушными почками. Продолжают рост боковые побеги, развернувшиеся в предыдущем онтогенетическом состоянии. Побеги II порядка – розеточные, терминальные почки – вегетативные. Во втором варианте онтогенеза в течение вегетационного периода наблюдается ветвление побегов до IV порядка, образуется компактный куст, в среднем из 160–230 вегетативных побегов разных типов. Корневая система состоит из главного и боковых корней I–IV порядков. Число придаточных корней может достигать 210–245 шт., они отходят от побегов I–III порядков. К концу вегетационного сезона, за счет контрактильной деятельности главного и придаточных корней базальная часть вегетативных розеточных главного и боковых побегов II порядка втягивается в почву.

Весной второго года жизни особи *P. vulgaris* переходят в зрелое генеративное состояние, представляют собой компактные кусты, в среднем состоящие из 10–33 дициклических полурозеточных, 7–15 среднерозеточных, 25–40 удлиненных и полурозеточных озимых моноциклических и моноциклических удлиненных генеративных побегов, а также 150–190 розеточных, верхнерозеточных и/или удлиненных вегетативных побегов с неполным циклом развития.

К концу вегетационного периода особи в зрелом генеративном состоянии теряют листья. Главный корень сохраняется, от него отходят боковые корни I–IV порядков. Число придаточных корней колеблется от 168 до 503 шт.

Как правило, до третьего сезона растения не доживают. Погибшие особи представляют собой куст с отмершей корневой системой, генеративными и вегетативными побегами, при выкапывании он легко распадается. Однако в некоторых случаях у отдельных особей в рост трогаются спящие почки побегов II и III порядков и образуется компактный клон из кустящихся партикул. К осени, все побеги отмирают.

Таким образом, *P. vulgaris* в условиях интродукции образует высокопродуктивные посевы, а темпы развития растений существенно ускоряются, что является важным при создании интродукционных популяций лекарственных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Барсукова И.Н., Черемушкина В.А. Онтогенез и жизненная форма *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) в Республике Хакасия // Растит. ресурсы, 2014. – Т. 50, вып. 3. – С. 347–359.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 4. Семейства Carifoliaceae-Lobeliaceae / Отв. ред. А.Л. Буданцев. – СПб.: М.: Т-во научных изданий КМК, 2011. – 630 с.

Энциклопедия Красноярского края. Юг / пред. редкол., рук. проекта, гл. ред. Л. Н. Ермолаева; ред.-сост.: В. Л. Воробьев, В. Г. Чернышева. – Красноярск: «Буква С», 2008. – 590 с.

Lincola K. Über die Dauer und Jahresklassenverhältnisse des Jugendstadiums bei einigen Wisenstauden // Acta. for. fenn., 1935.– Bd. 42, No. 2. – P. 1–56.

SUMMARY

Researches of features of the development of individuals of *Prunella vulgaris* L. are conducted under the introduction conditions in Krasnoyarsk Krai. We described taproot life form with racemous root system. It was established that *Prunella vulgaris* in culture forms highly productive crops and rates of development of plants are significantly accelerated.

УДК 636.086.2(571.150)

Т.В. Гальцова, М.М.Силантьева

T.V.Galtsova, M.M.Silantjeva

ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *ASTRAGALUS* В КАЧЕСТВЕ КОРМОВЫХ ТРАВ ДЛЯ СУХОСТЕПНОЙ ЗОНЫ КУЛУНДЫ

THE STUDY OF *ASTRAGALUS* SPECIES AS FORAGE GRASSES FOR DRY STEPPE ZONE OF KULUNDA

В статье приведены сведения по лабораторной оценке посевных качеств семян и учет полевой всхожести семян трех видов астрагалов, перспективных в качестве кормовых культур в условиях сухой степи. Скарификация семян наждачной бумагой значительно повысила их энергию прорастания и всхожесть. Самые высокие показатели лабораторной всхожести у *Astragalus sulcatus* (78 % на седьмые сутки), *A. onobrychis* (70 % на десятые сутки), *A. cicer* (39 % на седьмые сутки). *A. cicer* имеет растянутый период прорастания семян. На пастбище через 30 дней с момента сева полевая всхожесть *A. onobrychis* – 36–49 %, а у *A. cicer* – 1–20 %. Через 60 дней всхожесть астрагала нутового была (56–69 %) выше, чем у астрагала эспарцетового (36–49 %). На сенокосном угодье при поздневесеннем севе всходы единичные, полевая всхожесть неудовлетворительная (1–20 %).

Повышение продуктивности сенокосов и пастбищ – одно из решающих условий успешного развития животноводства. Алтайский край играет ведущую роль в производстве сельскохозяйственной продукции, в том числе молока и мяса. Кормовая база животноводства в крае составляет 3731 тыс. га пастбищных и сенокосных угодий, или 35 % всех земель сельскохозяйственного назначения (www.altagro22.ru). Но большая часть пастбищ в результате их переэксплуатации в настоящее время деградирована и имеет сниженную в 2–2,5 раза продуктивность.

Существует большое количество подходов по восстановлению степных пастбищ, находящихся на разной стадии деградации. Для сильно деградированных пастбищ чаще используют коренное улучшение. Создание сеяных сенокосов и пастбищ повышает их продуктивность в 2–7 раз. Особую сложность представляет подбор ассортимента кормовых трав, прежде всего, бобовых для сухостепной зоны Кулунды.

Кулунда относится к числу наиболее засушливых территорий с годовым количеством осадков 230–250 мм. Осадки здесь распределяются неравномерно – весной и в первой половине лета их сумма незначительна, а на июль–август приходится до 40 % от годового количества. Характерными особенностями Кулундинской степи являются засушливость климата, суховежные явления, частые и сильные ветры, вызывающие в отдельных случаях пыльные бури (Acharya, 2001). Именно поэтому полевое кормопроизводство в столь суровых агроклиматических условиях должно базироваться на засухоустойчивых и жаростойких видах и сортах кормовых трав, характеризующихся отсутствием алкалоидов, высоким содержанием протеина и урожайностью, сравнимой с таковой у бобовых трав. Среди них наибольшего внимания заслуживают астрагалы (Иванов, 2012).

Род астрагал (*Astragalus* L.) – самый крупный род из семейства бобовых. Многие его виды произошли от ксерофильных предков, родина которых – Центральная Азия. Исходя из этого, многие исследователи рассматривают их как исходный материал для создания новых высокопродуктивных, богатых белком, засухоустойчивых кормовых культур (Шукис, 2001).

На сегодняшний день большой опыт селекции и интродукции астрагалов накоплен американскими учеными (Канада), где создан ряд высокопродуктивных сортов астрагала нутового. В России также ведутся опыты по интродукции и селекции астрагалов: в Воронежской и Пензенской областях, Ставрополье, в республике Карелия, на Алтае и т.д. (Иванов, 2012; Мандаева, 2012; Разживина, 2008).

В качестве объектов исследования были выбраны: астрагал нутовый (*Astragalus cicer* L.), а. эспарцетовый (*A. onobrychis* L.) и а. бороздчатый (*A. sulcatus* L.). Астрагалы эспарцетовый и бороздчатый являются кормовыми растениями дикорастущей флоры, широко распространенными по территории Кулундинской зоны и Алтайского края в целом. Виды обладают хорошими кормовыми качествами, устойчивы к вытаптыванию. Перспективность интродукции астрагала нутового была показана другими исследователями (Пленник, 1974). Этот вид по сравнению с другими представителями рода выделяется наиболее крупными

размерами, высокой степенью облиственности, максимальной продуктивностью зеленой массы и хорошей поедаемостью.

Был создан коллекционный участок кормовых культур семейств бобовые и злаковые (28 видов и сортов) и заложены полевые опыты подсева дикорастущих видов астрагала в травостой (сенокос и пастбище). Проведена лабораторная оценка посевных качеств семян и учет полевой всхожести представленных видов.

Лабораторная оценка качества семян проводилась на базе лаборатории мониторинга геосферно-биосферных процессов АлтГУ (г. Барнаул). Исходный семенной материал получен от кураторов коллекций Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (г. Санкт-Петербург), АНИИСХ (г. Барнаул). Семена *A. onobrychis* собраны на месте работ (Михайловский район).

Лабораторная оценка качества семян включала в себя несколько этапов: определение массы 1000 семян (ГОСТ 1204266), энергии прорастания, лабораторной всхожести (ГОСТ 12038-84) и степени поражения семян плесневыми грибами и гнилостными бактериями. Определение проводилось примерно за 1,5 месяца до посева (для семян собственной репродукции это составляло 7–8 месяцев после сбора) и включало два варианта: а) проращивание нескарифицированных семян; б) проращивание семян после скарификации наждачной бумагой. Семена раскладывались между 2–3 слоями увлажненной фильтровальной бумаги и проращивались при комнатной температуре (+ 25°C). Лабораторная всхожесть и энергия прорастания определялись в трех повторностях, по 100 семян в каждой.

Средний процент пораженных плесневыми грибами семян в соответствии с ГОСТ 12038-84 определялся визуально по трем пробам, а затем устанавливалась степень поражения (до 5 % – слабая; до 25 % – средняя; более 25 % – сильная).

На следующем этапе была определена посевная годность семян исследуемых видов – количество (в процентах) пригодных для посева семян в семенном материале (ГОСТ 12038-84).

А – семена основной культуры, %

Б – всхожесть семян, %

Все полевые опыты проводились на землях КФХ «Партнер» Михайловского района в окрест. с. Полюямки.

Была огорожена экспериментальная площадка размером 10×10 м, одна вторая часть которой – контрольная (с естественным травостоем), а на второй половине расположены микроделанки. Поскольку площадь экспериментального участка невелика, врезку в естественный травостой осуществляли вручную. При помощи лопаты и плоскореза сделаны траншеи (обрабатываемые полосы) шириной 15–20 см. Межполосное пространство составило 30–35 см. Длина полосы 5 м. Таким образом было расположено 20 полос.

Полосная обработка почвы осуществлялась при помощи стрип-тилл культиватора (STRIP-TILL). Сев производился ручной сеялкой точного высева. Повторность 3-кратная, расположение деленок – систематическое (по методике Б.А. Доспехова) (Доспехов, 1973). Размер деланки 4×4 (16 м²). Ширина обрабатываемой полосы 20 см, ширина межполосного пространства – 30 см. В целом ширина полосы и необрабатываемой части составляла 50 см. На деланке располагалось 8 полос. В обрабатываемую полосу всевался один рядок. Для улучшения сенокоса использовали астрагалы нутовый (*A. cicer*) и эспарцетовый (*A. onobrychis*), лядвенец рогатый (*Lotus corniculatis*) и эспарцет песчаный (*Onobrychis arenaria*). Астрагал бороздчатый в эксперименте не использовался в связи с недостаточным количеством семенного материала.

В первый год жизни проводились: учет полевой всхожести астрагалов методом визуальной оценки всходов. 5 баллов – массовая всхожесть (70–100 %), 4 – (50–69 %), 3 – (36–49 %), 2 – (21–35 %), 1 – неудовлетворительная (1–20 %).

Изучение веса 1000 семян у интродуцируемых растений имеет теоретическое и прикладное значение. Вес 1000 семян характеризует качество семенного материала, а степень изменчивости этого признака в условиях интродукции может характеризовать экологическую пластичность видов и популяций, и степень их пригодность к интродукции. У исследуемых объектов семена можно разделить на среднесемянные (*A. sulcatus* – 1 г, *A. onobrychis* – 1,1 г) и крупносемянные с весом 3,3 г – *A. cicer*. Семена *A. cicer* крупные длиной 3–3,2 мм, желтой окраски. У *A. onobrychis* семена среднего размера, в длину достигают 1–2 мм, темно-коричневой окраски с черными вкраплениями, глянцевые. *A. sulcatus* имеет семена среднего размера, длиной 1,5–2 мм, желто-коричневого цвета с черными пятнистыми вкраплениями.

При проращивании нескарифицированных семян и семян, скарифицированных наждачной бумагой, обнаружены существенные различия в энергии прорастания и всхожести.

Скарификация у астрагалов повышает всхожесть на 17–52 %. Самые высокие показатели лабораторной всхожести скарифицированных семян у *A. sulcatus* (78 % на седьмые сутки), *A. onobrychis* (70 % на десятые сутки), *A. cicer* (39 % на седьмые сутки). Таким образом, всхожесть астрагалов бороздчатого и эспарцетового почти вдвое выше, чем у астрагала нутового.

Энергия прорастания у всех видов во всех вариантах положительно коррелирует со всхожестью и определяется количеством твердых семян. У *A. sulcatus* и *A. onobrychis* энергия прорастания составила 64 % (на 4-е и 5-е сутки соответственно), а у *A. cicer* – 37 % (на 3-и сутки).

Астрагал нутовый имеет растянутый период прорастания семян (семена продолжали прорастать в течение 14–17 дней, причем за этот период проросло до 90 % от общего количества).

Энергия прорастания и всхожесть напрямую зависят от зараженности семян. Поэтому в экспериментах по оценке качества посевного материала важно определять степень поражения семян гниlostными бактериями и плесневыми грибами.

Семена астрагалов поражаются плесневыми грибами не значительно. Средний процент пораженных семян колеблется от 4 до 20 % у нескарфицированных семян и от 10 до 11 % у скарифицированных. У *A. cicer* и *A. sulcatus* поражено 10 % семян, у *A. onobrychis* – 11 %, что, по визуальной оценке, соответствует средней степени заражения.

Наибольший показатель посевной годности у *A. sulcatus* – 78 %. У *A. onobrychis* этот показатель составил 70 %, а у *A. cicer* – 39 %.

12 мая 2014 г. заложен опыт по улучшению деградированного пастбища методом полосного подсева астрагалов нутового и эспарцетового в дернину. Пастбище располагается в 300 м от стоянки крупного рогатого скота (600 голов). Участок более 25 лет назад был распахан, но вскоре переведен в залежь. В настоящее время активно используется под выпас. Этот участок (полынно-типчаковая сильно деградированная степь) находится на III стадии пастбищной дигрессии с переходом к IV – полынной стадии (начало сбоя). Почвы темно-каштановые солонцеватые, мощность гумусового горизонта составляет 19 см. На 100 м² выявлено 16 видов. В травостое два яруса. Первый ярус образуют: полынь веничная (*Artemisia scoparia* Waldst. & Kit.), полынь австрийская (*A. austriaca* Jacq.), овсяница валлиская (*Festuca valesiaca* Gaudin), люцерна серповидная (*Medicago falcata* L.), икотник серо-зеленый (*Berteroa incana* L. (DC.)). Второй ярус: полынь холодная (*Artemisia frigida* Willd.), лапчатка распростертая (*Potentilla humifusa* Willd. ex Schltdl.), лапчатка вильчатая (*P. bifurca* L.), житняк гребневидный (*Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv.), подмаренник русский (*Galium ruthenicum* Willd.), кохия простертая (*Kochia prostrata* (L.) Schrad.), молочай острый (*Euphorbia esula* L.), коровяк фиолетовый (*Verbascum phoeniceum* L.), просо посевное (*Panicum miliaceum* L.), осока твердоватая (*Carex duriuscula* C.A. Mey), грывчик многобрачный (*Herniaria polygama* J. Gay).

27 мая 2014 г. был заложен второй опыт по улучшению природного сенокоса. На выбранном поле 25–30 лет назад был поливной участок, где выращивали люцерну изменчивую, люцерну посевную, ломкоколосник ситниковый и житняк гребенчатый, но затем поле было переведено в залежь. В настоящее время участок представляет собой низко продуктивный сенокос. Площадь проективного покрытия невысокая, составляет 45 %. На 100 м² выявлено 17 видов. Условно можно выделить 2 яруса. Первый ярус: икотник серо-зеленый (*Berteroa incana* L.), житняк гребневидный (*Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv.), ломкоколосник ситниковый (*Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski), полынь холодная (*Artemisia frigida* Willd.), полынь австрийская (*A. austriaca* Jacq.), василек шероховатый (*Centaurea scabiosa* L.), овсяница валлиская (*Festuca valesiaca* Gaudin), качим метельчатый (*Gypsophila paniculata* L.), люцерна серповидная (*Medicago falcata* L.), л. изменчивая (*M. varia* L.), донник лекарственный (*Melilotus officinalis* (L.) Pall.). Второй ярус: лапчатка серебристая (*Potentilla argentea* L.), молочай лозный (*Euphorbia virgata* Waldst. & Kit.), выюнок полевой (*Convolvulus arvensis* L.), noneя русская (*Nonea rossica* Steven), латук татарский (*Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey.).

Полевая всхожесть определялась на опытных участках (сенокосе и пастбище) на тридцатый день после осуществления сева. При поздневесеннем севе в условиях сухой степи полевая всхожесть астрагалов нутового и эспарцетового на деградированном пастбище имела невысокие значения. У астрагала эспарцетового всхожесть на уровне 3 баллов (36–49 %), а у астрагала нутового – 1 балл (1–20 %). На сенокосном угодье и у астрагала нутового, и у астрагала эспарцетового единичные всходы.

Следующая оценка всходов производилась через шестьдесят дней с момента сева. Полевая всхожесть астрагала эспарцетового по-прежнему составляла 3 балла (36–49 %), а у астрагала нутового возросла до 4 баллов (56–69 %). Это еще раз говорит о том, что астрагал нутовый имеет растянутый период появления проростков. На сенокосе подсеянные астрагалы развиваются плохо, вероятно сказывался более поздний срок сева (27 мая). Всходы единичные, слабые.

Семена изученных видов рода *Astragalus* твердосемянны и нуждаются в скарификации перед посевом. Механическая скарификация с использованием наждачной бумаги положительно влияет на всхожесть и энергию прорастания семян астрагалов.

У *A. onobrychis* результаты лабораторной всхожести в 1,4–1,9 раз выше полевой всхожести (через 60 дней с момента сева). У *A. cicer*, напротив, полевая всхожесть оказалась значительно выше лабораторной (в 1,4–1,8 раз).

При поздневесеннем севе в условиях сухостепной зоны Кулунды развитие видов р. *Astragalus* происходит медленно, всходы единичные и очень слабые.

ЛИТЕРАТУРА

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). – Москва: Колос, 1973. – 351 с.

Иванов А.И., Разживина Т.В. Дикорастущие популяции астрагала нутового (*Astragalus cicer* L.) как исходный материал для селекционной работы // Нива Поволжья, 2012. – № 1(22). – С. 9–13.

Мандаева С.А. Особенности онтогенеза *Astragalus cicer* L. при интродукции в условиях Республики Алтай // Вестник АГАУ, 2008. – № 8(94). – С. 73–76.

Пленник Р.Я. Морфологическая эволюция бобовых юго-восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC.). – Новосибирск: Наука, 1976. – 215 с.

Разживина Т.В. Астрагал нутовый – перспективная кормовая культура в Пензенской области // Кормопроизводство, 2008. – № 1 (январь). – С. 25–26.

Шукис Е.Р. Оценка традиционных и новых кормовых культур на Алтае и особенности их селекции и семеноводства [Текст] / Е.Р. Шукис // РАСХН. Сиб. отд-ние. АНИИЗиС. – Новосибирск, 2001. – 148 с.

Acharya S.N. AC Oxley II cicer milkvetch // Can. J. Plant Sci, 2001. – No 81. – P. 749–751.

SUMMARY

The article provides information on laboratory quality assessment and field germination of seeds of three species of *Astragalus* promising as food crops in the desert. Scarification sandpaper significantly increased their vigor and germination. The highest rates of laboratory germination in *A. sulcatus* (78 % at 7 days), *A. onobrychis* (70 % on day 10), *A. cicer* (39 % on day 7). *A. cicer* has extended the period of seed germination. To pasture after 30 days from the date of sowing germination *A. onobrychis* – 36–49 %, while *A. cicer* – 1–20 %. After 60 days of germination was *A. cicer* (56–69 %) is higher than that of *A. onobrychis* (36–49 %). On grassland with late spring sowing seedlings isolated, poor germination (1–20 %).

УДК 581.522.5: 582.929.4: 571.52

А.А. Гусева

A.A. Guseva

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *SCUTELLARIA GRANDIFLORA* SIMS. (LAMIACEAE)

ONTOGENETIC STRUCTURE OF *SCUTELLARIA GRANDIFLORA* SIMS. (LAMIACEAE) COENOPOPULATIONS

В условиях Республик Алтай и Тыва изучена онтогенетическая структура трех ценопопуляций *Scutellaria grandiflora* Sims. В ценопопуляциях формируется три типа спектра: левосторонний, центрированный и бимодальный.

Scutellaria grandiflora Sims. (сем. Lamiaceae) – полукустарничек или многолетнее травянистое растение. Особи представлены первичным распластным кустом с приподнимающимися густоопушенными дициклическими побегами. Соцветие – головчатая кисть с цветками пурпурного, чаще фиолетового цвета. Эремы мелкобугорчатые, густо опушенные звездчатыми волосками, от этого имеют серый цвет (Юзепчук, 1954).

Произрастает в степных сообществах, на каменистых щебнистых склонах, осыпях, скалах и галечнике. Распространен в Республиках Алтай, Тыва и Монголии.

По общепринятым методикам (Уранов, 1967; Ценопопуляции..., 1976; Заугольнова, 1994) в природных условиях Республик Тыва и Алтай изучена онтогенетическая структура трёх ценопопуляций (ЦП) *S. grandiflora*.

ЦП 1 и 2 исследованы в западной части Республики Тыва в ущельях хребта Тылан-Кара по правому берегу реки Алаш. **ЦП 1** изучена на крутом каменистом склоне (30°) в разнотравном пырейно-холоднопыльном сообществе (*Gypsophila patrinii* Ser., *Aster alpinus* L., *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski, *Artemisia frigida* Willd.). Общее проективное покрытие (ОПП) – 25 %. **ЦП 2** располагалась на щебнисто-мелкоземном осыпном склоне в пыльном сообществе с присутствием *Caragana pygmaea* (L.) DC. s. str. и *Ephedra equisetina* Bunge (*Artemisia frigida* Willd., *Artemisia argyi* Levl. et Vaniot). ОПП травостоя 15 %. **ЦП 3** исследована в устье реки Чуя (Горный Алтай). На южном крутом осыпном берегу (30–35°), покрытом средней галькой, в разнотравно-мелкодерновинном степном сообществе с *Caragana pygmaea* (L.) DC. s. str. (*Potentilla bifurca* L., *Scutellaria grandiflora* Sims., *Artemisia frigida* Willd.) ОПП 15 %, подверженному выпасу.

Изученные ценопопуляции нормальные, ЦП 1 и 2 неполночленные (отсутствуют сенильные особи в ЦП 1, ювенильные и сенильные в ЦП 2), ЦП 3 полночленная. Самоподдержание в ЦП осуществляется только семенным путем.

В ЦП 1 формируется левосторонний тип спектра, максимум на молодых генеративных особях (27,9 %), что связано с хорошим семенным возобновлением, быстрым прохождением прегенеративного периода, накоплением особей в G1 состоянии за счет увеличения длительности жизни в этом состоянии. Отмирание особей в субсенильном состоянии приводит к выпадению сенильных растений. Экологическая плотность 4,8 особи на м². По классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) ЦП 1 является зреющей ($D = 0,33$, $w = 0,63$).

Для ЦП 2 характерен центрированный спектр с максимумом на средневозрастных генеративных особях (49,3 %). Такой спектр является временным вариантом левостороннего спектра и формируется из-за гибели молодых растений в результате засыпания на подвижном субстрате. Хорошо развитая корневая система и продолжительность жизни в G2 состоянии позволяет особям доминировать в популяции. Экологическая плотность 3,5 особи на м². По классификации «дельта-омега» ЦП 2 является зрелой ($D = 0,43$, $w = 0,81$).

В ЦП 3 формируется бимодальный спектр с максимумами на виргинильных (27,5 %) и на старых генеративных особях (18,8 %). Такой спектр отражает две волны развития популяции. Первая волна формирует пик на G3 особях, вторая – на V особях. Двувёршинность спектра является следствием нерегулярности семенного возобновления. По классификации «дельта-омега» ЦП 3 переходная ($D = 0,38$, $w = 0,58$). Экологическая плотность высокая – 19,7 особи на м².

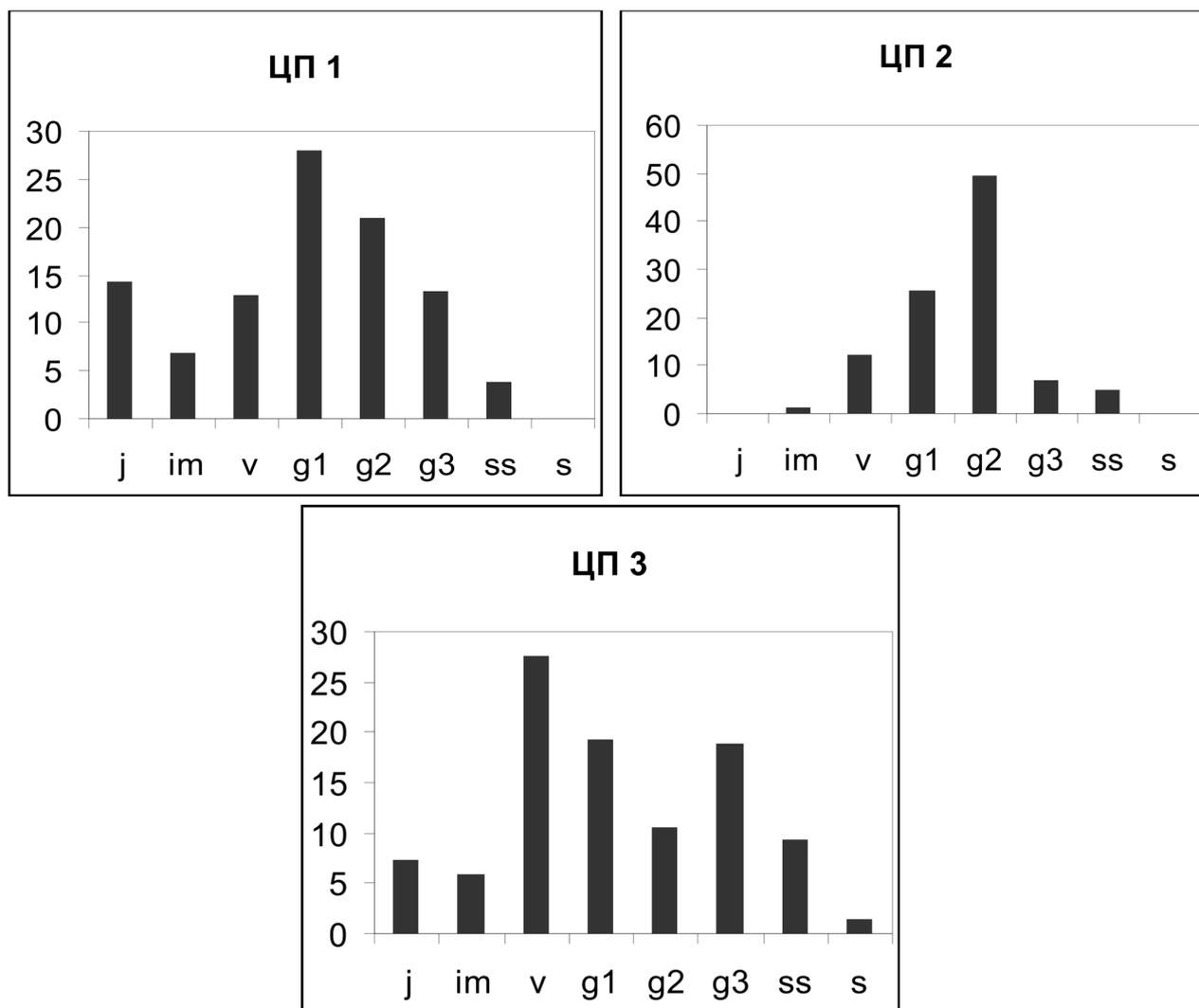


Рис 1. Онтогенетическая структура *Scutellaria grandiflora*.

Таким образом, изученные ценопопуляции нормальные, ЦП 1 и 2 неполночленные, ЦП 3 полночленная. В разных условиях формируются разные типы спектров. Левосторонний тип спектра в ЦП 1 определяется биологическими особенностями вида, в условиях осыпного склона в ЦП 2 как временный вариант левостороннего формируется центрированный спектр. В результате нерегулярного семенного возобновления в ЦП 3 спектр является бимодальным.

ЛИТЕРАТУРА

- Животовский Л.А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. – № 1. – С. 3–7.
- Заугольнова Л.Б.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. Наук. – СПб., 1994. – 70 с.
- Уранов А.А.** Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3–8.
- Ценопопуляции растений: (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 215 с.
- Юзепчук С.В.** Род Шлемник – *Scutellaria* L. // Флора СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 20. – С. 183–184.

SUMMARY

Ontogenetic structure of 3 coenopopulations of *Scutellaria grandiflora* Sims. has been studied in conditions of Republic of Altai and Tuva. In coenopopulations three types of spectrum are formed: left-handed, centered and bimodal.

УДК 581.81

О.И. Жапова, Т.П. Анцупова

O.I. Zharova, T.P. Antsupova

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ *ALLIUM SENESCENS* L., ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО НА ТЕРРИТОРИИ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

MORPHOLOGY AND ANATOMY OF *ALLIUM SENESCENS* L. GROWING IN THE SOUTH-EASTERN TRANSBAIKALIA

В статье представлены результаты исследования морфологии и анатомии *Allium senescens* L., собранного в четырех растительных сообществах на территории Юго-Восточного Забайкалья. Морфометрический анализ показал, что длина стебля достигает $40,3 \pm 7,5$ см, форма поперечного сечения округлая, в верхней части ребристая. Стебель покрыт одним слоем клеток эпидермиса с аномоцитным типом устьичного аппарата. Первичная кора представлена палисадной и губчатой хлоренхимой, а также неокрашенными клетками коровой паренхимы. Осевой цилиндр образован склеренхимой, где находятся мелкие проводящие пучки, а ближе к центру осевого цилиндра среди клеток основной паренхимы имеются крупные проводящие пучки. Проводящие пучки закрытого коллатерального типа, окружены клетками обкладки, характерной чертой является развитая флоэмная склеренхима. На одной особи формируется $6,3 \pm 0,5$ листьев, длина которых $18,8 \pm 3,2$ см, ширина $0,4 \pm 0,1$ см. У экземпляров, собранных в луково-разнотравной и разнотравной степях, форма поперечного сечения приближается к полуцилиндрической, в петрофитно-хамеродосовой и пятилистниково-володушковой – плоская. Под эпидермисом находятся клетки палисадной хлоренхимы, далее – клетки мезенхимы, среди которых располагаются мелкие проводящие пучки с утолщенными стенками, окруженные клетками обкладки. Крупные проводящие пучки формируются в срединной части листа, окружены клетками склеренхимы и имеют развитую флоэмную и ксилемную склеренхиму. В листьях с полуцилиндрической формой поперечного сечения крупные проводящие пучки смещаются к верхней поверхности листа. Луковицы яйцевидно-цилиндрической формы, диаметром $0,9 \pm 0,2$ см, имеют по два зачатка ассимилирующих листьев, часто различающихся по форме поперечного сечения. Цветки собраны в шаровидное соцветие, диаметром от 2 до 4 см, образованное $75,9 \pm 18,3$ цветками. Листочки околоцветника продолговато-эллиптической формы, светло-сиреневые, длиной 0,4–0,5 см. Андроцей из 6 расходящихся тычинок. В одном соцветии могут встречаться цветки с тремя типами андрогония: смешанный, только с ланцетовидной формой пыльника и только с продолговатой формой пыльника. Пыльца зерновидная, однобороздчатая, белого цвета. Гинецей состоит из трех плодолистиков, синкарпный, короче листочков околоцветника, завязь верхняя. В каждом плодолистике находятся по две семяпочки. По мере созревания семян происходит разрушение боковых стенок, в результате завязь приобретает черты апокарпного строения. Таким образом, вариации морфометрических параметров, изменение формы поперечного сечения листа, некоторые различия в анатомии листьев являются результатом влияния условий произрастания. В качестве диагностических признаков можно использовать особенности строения цветка, анатомическое строение стебля, строение проводящих пучков листа и стебля.

Во флоре Даурии встречается 29 видов и подвидов рода *Allium* L. Близкородственные виды часто гибридизируют, и особи, появившиеся в результате этого, имеют совмещенные признаки, что затрудняет их видовое определение (Галанин, Беликович, 2011). К таким полиморфным видам относится *Allium senescens* L., который исследован систематиками недостаточно (Черемушкина, 2004). По современным данным, *A. senescens* L. в Сибири разделен на 4 вида (Фризен, 1988). *Allium austrosibiricum* N. Frisen – растение высотой до 35 см, с узкими линейными листьями, которые намного короче цветоноса, и густым полушаровидным соцветием. Произрастает в каменистых степях Юго-Восточного Алтая и Тувы. *Allium burjaticum* N. Frisen, высотой до 20 см, с узкими слегка желобчатыми листьями, равными высоте цветоноса и шаровидным густым соцветием. Произрастает на степных каменистых склонах, в остепененных сосновых лесах, на песках в Средней и Восточной Сибири. *Allium dahuricum* N. Frisen имеет узкие листья, длина которых не достигает середины высоты цветоноса, и полушаровидное соцветие. Произрастает в разнотравных степях, на остепененных пойменных лугах, среди кустарников в Восточной Сибири. *A. senescens* s. str. отличается широкими, короткими, часто серповидно изогнутыми листьями, густым многоцветковым соцветием и крупными размерами. Произрастает по степным, каменистым и щебнистым склонам в Восточной Сибири. Кроме



Рис. 1. Степь луково - разнотравная



Рис. 2. *A. senescens*

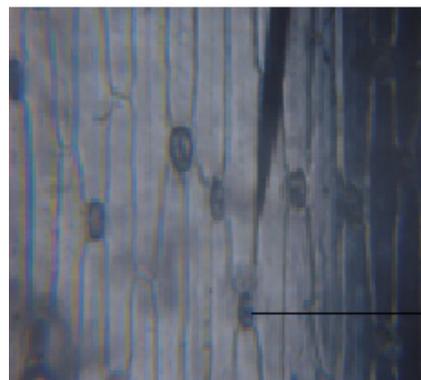


Рис. 3. Эпидермис *A. senescens*. 1- устьичный аппарат

этих видов, Н.В. Фризен (1987) описывает подвид *A. senescens* subsp. *glacum* (Schrader) N. Frisen – растение с плоскими линейными сизыми листьями короче цветоноса и шаровидным соцветием. Этот подвид произрастает на сухих лугах, в степях, на степных каменистых склонах в Западной и Восточной Сибири.

Целью данного исследования явилось изучение морфологии и анатомии *A. senescens*, произрастающего на территории Восточного Забайкалья.

Сбор растительного сырья проводился на территории Могойтуйского и Агинского районов Забайкальского края. На подготовительном этапе была проведена глазомерная оценка обилия вида (Мальцев, 1990). Для выяснения строения фитоценозов с участием исследованного вида выбирали показатели, определяющие количественное соотношение между отдельными компонентами (Блюменталь, 1990; Работнов, 1983). Для изучения ценопопуляции *A. senescens* применяли общепринятые методики (Ценопопуляции, 1988). При классификации луков использовали диагностические признаки, которые наиболее полно описаны в монографии Н.В. Фризена (1988). Описание генеративных органов проводили с применением атласа описательной морфологии высших растений (Федоров, Артюшенко, 1975). Для проведения морфометрического анализа отбирали по 30 экземпляров из отдельных растительных сообществ в фазу цветения. При этом учитывали следующие показатели: количество листьев, длина листа, ширина листа, высота цветоноса, количество цветков в соцветии, диаметр луковицы. Для описания луковиц использовали унифицированную терминологию, разработанную З.Н. Филимоновой (1966). Большое внимание при обработке растительного материала уделяли особенностям анатомического строения лука, поскольку анатомические исследования растений в различных условиях обитания дают возможность установить признаки приспособления к условиям среды. Для анатомического исследования растения были собраны в фазу цветения в естественных условиях произрастания. Микроскопические признаки надземных частей устанавливали на основании соб-

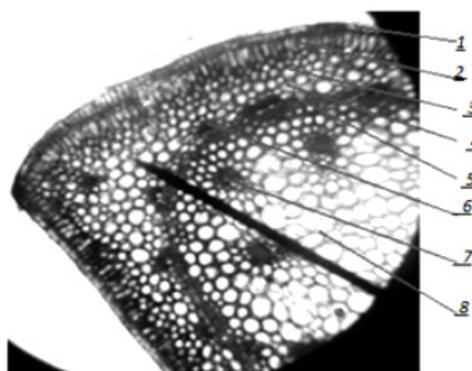


Рис.4 Поперечный разрез стебля *Allium senescens*. 1- эпидермис, 2- палисадная хлоренхима, 3- губчатая хлоренхима, 4- коровая паренхима, 5- склеренхима, 6 - мелкие проводящие пучки, 7- крупные проводящие пучки, 8- основная паренхима

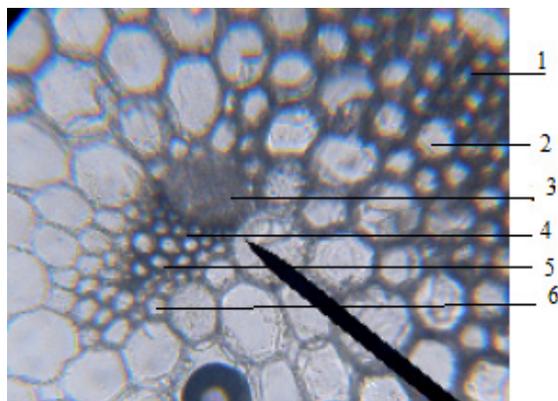


Рис. 5. Анатомическое строение *A. senescens*, 1 - склеренхима, 2- клетки паренхимы, 3- флоэмная склеренхима, 4- флоэма, 5- ксилема, 6- клетки обкладки.



Рис. 6. Листья *A. senescens*

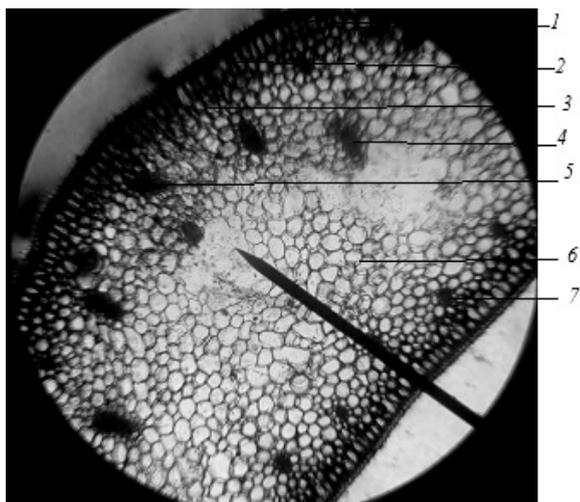


Рис. 7. Поперечный срез листа *A. senescens*, собранного в луково-разнотравной степи. 1- эпидермис, 2- палисадная хлоренхима, 3- губчатая хлоренхима, 4- крупный проводящий пучок, 5, 7- проводящие пучки с утолщенными стенками флоэмы и ксилемы

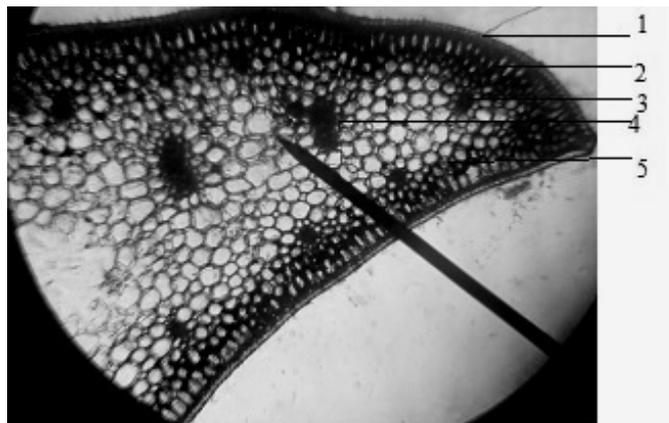


Рис. 8. Поперечный срез листа *A. senescens*, собранного в луково-разнотравной степи. 1- эпидермис, 2- палисадная хлоренхима, 3- проводящий пучок с утолщенными стенками флоэмы и ксилемы, 4- проводящие пучки, 5- клетки губчатой хлоренхимы

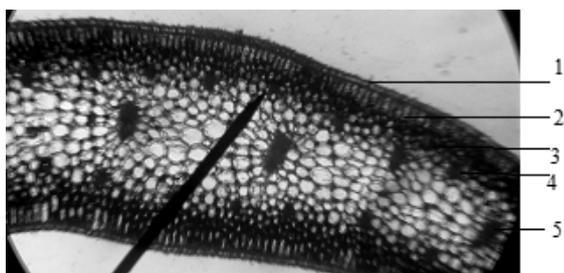


Рис. 9. Поперечный срез *A. senescens*, собранного в пятилистниково-володушковой степи. 1- эпидермис, 2- палисадная хлоренхима, 3- губчатая хлоренхима, 4- лигнизированный проводящий пучок, 5- крупный проводящий пучок.

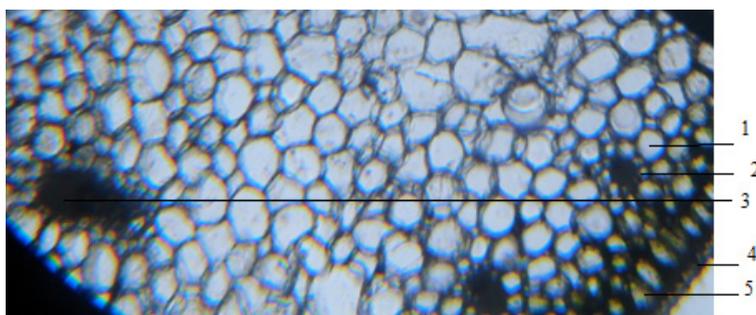


Рис. 10. Анатомия листа *A. senescens*. 1- клетки мезенхимы, 1- лигнизированный проводящий пучок, 3- крупный проводящий пучок, 4- эпидермис, 5- палисадная хлоренхима.

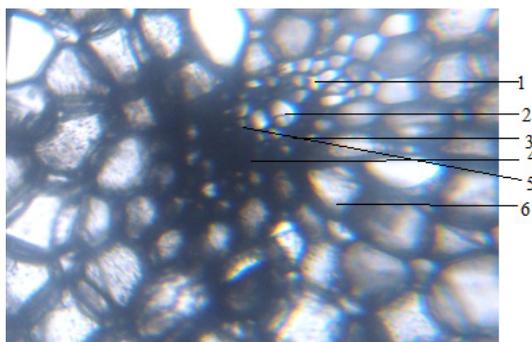


Рис. 11. Строение крупного проводящего пучка листа. 1- клетки обкладки, 2- ксилема, 3- ксилемная склеренхима, 4- флоэмная склеренхима, 5- ситовидные трубки, 6- клетки мезенхимы.



Рис. 12. Луковица *A. senescens*.

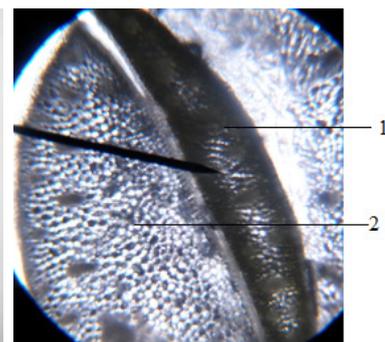


Рис. 13. Зачатки асимпилирующих листьев в луковице *A. senescens*. 1- зачаток листа с плоской формой поперечного сечения, 2- зачаток листа с полуцилиндрической формой поперечного сечения.

ственных исследований листа, стебля, луковицы и цветка растений, для чего были приготовлены срезы согласно методикам, изложенным в соответствующих общих статьях (Государственная ..., 1987).

По природному районированию территория исследования относится к Онон-Аргунскому округу Дарурско-Монгольской провинции, которая характеризуется преобладанием степной растительности. Сбор материала исследования проводили в четырех растительных сообществах: пятилистниково-володушковой степи, петрофитно-хамеродосовой степи, степи разнотравной, луково-разнотравной степи (рис. 1). Наибольший коэффициент обилия *A. senescens* отмечен в луково-разнотравной степи, где он равен 7, наиболее низ



Рис. 14. Соцветия *A. senescens*

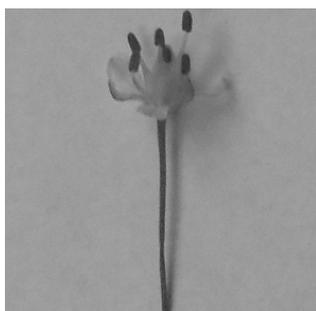


Рис. 15. Цветок *A. senescens*

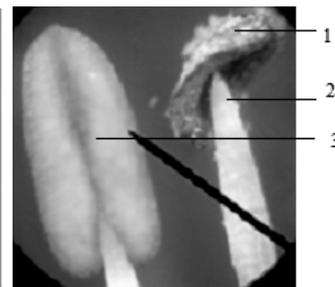


Рис. 16. Тычинки *A. senescens*. 1- пыльник ланцетовидной формы, 2- тычиночная нить, 3 - пыльник линейной формы.

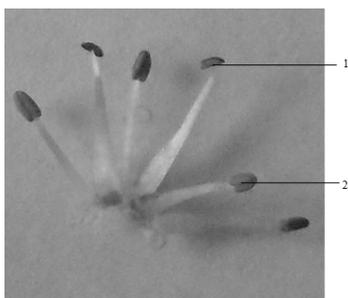


Рис. 17. Смешанный тип андроеца цветков. 1- пыльники ланцетовидной формы, 2- пыльники линейной формы

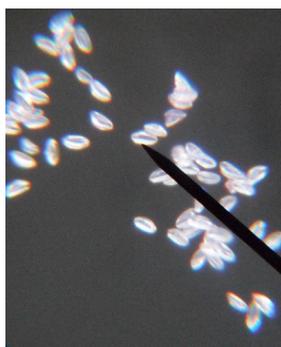


Рис. 18. Пыльца *A. senescens*

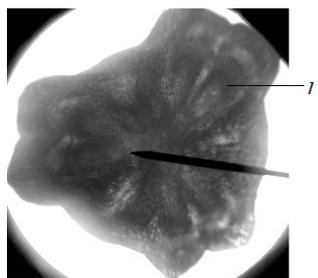


Рис. 19. Поперечный разрез завязи пестика. 1- семяпочка.

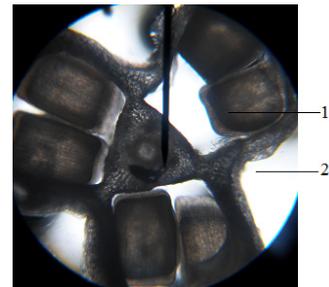


Рис. 20. Поперечный разрез завязи и пестика. 1- формирование семян, 2- разрушение боковых стенок.

кий – в пятилистниково-володушковой степи и петрофитно-хамеродосовой степи, где он равен 1 или 2. Возрастная структура вида указывает на то, что в данных сообществах возобновление происходит в основном вегетативно, поскольку нами наблюдались только особи, находящиеся в фазах полного развития цветоноса, цветения и плодоношения. Вероятно, существует и семенное возобновление, но обнаружить растения в виргинильной фазе онтогенеза нам не удалось.

Результаты морфометрического анализа стебля показали, что его длина в среднем достигает $40,3 \pm 7,5$ см (рис. 2). Снаружи стебель покрыт одним слоем клеток эпидермиса. Клетки эпидермиса вытянуты в продольном направлении, тип устьичного аппарата аномоцитный, замыкающие клетки устьиц окружены клетками, не отличающимися от остальных клеток эпидермиса (рис. 3). Форма поперечного среза стебля округлая, в верхней части стебель ребристый (рис. 4). Первичная кора представлена палисадной хлоренхимой, состоит из вытянутых, плотно прилегающих друг к другу клеток. Под палисадной хлоренхимой формируется один слой округлых клеток губчатой хлоренхимы, под которой находятся неокрашенные клетки коровой паренхимы. Осевого цилиндра образован клетками склеренхимы, расположенными по всей окружности стебля. Здесь находятся мелкие проводящие пучки закрытого коллатерального типа, флоэма которых располагается экзархно, ксилема эндархно. Ближе к центру осевого цилиндра, среди клеток основной паренхимы, имеются более крупные проводящие пучки, количество которых равно 7 или 9. Данные проводящие пучки окружены клетками обкладки (рис. 5). Характерной чертой строения проводящих пучков является наличие развитой флоэмной склеренхимы. Проводящие пучки распределяются по всей окружности стебля на равном расстоянии друг от друга. У экземпляров, собранных в луково-разнотравной степи, в центре осевого цилиндра клетки основной паренхимы разрушаются, образуя полости.

Результаты морфометрического анализа листа показали, что на одной особи формируется $6,3 \pm 1,5$ листьев, длина листа вдвое короче цветоноса и достигает $18,8 \pm 3,2$ см, ширина $0,4 \pm 0,1$ см. Листья винтообразно скрученные (рис. 6). Форма поперечного сечения листа зависит от условий произрастания. У экземпляров, собранных в луково-разнотравной и разнотравной степи, форма приближается к полуцилиндрической (рис. 7, 8). У экземпляров, собранных в пятилистниково-володушковой и петрофитно-хамеродосовой степи, форма поперечного сечения плоская (рис. 9). Снаружи лист покрыт однослойным эпидермисом. Строение эпидермиса листа и стебля идентично. У растений, собранных в пятилистниково-володушковой степи, под эпидермисом находится палисадная хлоренхима, образованная 2–3 слоями клеток. Далее следуют клетки мезенхимы, среди которых располагаются проводящие пучки. Мелкие проводящие пучки равномерно распределены на границе между хлоренхимой и паренхимой, окружены клетками обкладки, которые отличаются от остальных клеток мезенхимы более мелкими размерами и правильной округлой формой (рис. 10).

Стенки клеток проводящих пучков утолщены и, возможно, выполняют опорную функцию. Поскольку такие клетки не способны к растяжению, вероятно, они являются причиной винтообразной скрученности листовой пластинки. Крупные проводящие пучки находятся в срединной части листа, окружены клетками обкладки и склеренхимы, особенно развита флоэмная склеренхима (рис. 11). Анатомия листьев *A. senescens*, собранных в луково-разнотравной степи, имеет следующие особенности: полуцилиндрическую форму поперечного сечения, менее развитую палисадную хлоренхиму, крупные проводящие пучки смещаются от центральной части листа к его верхней поверхности.

Луковицы *A. senescens* имеют яйцевидно-цилиндрическую форму, слегка уплощенную в одном направлении, диаметр луковицы $0,9 \pm 0,2$ см (рис. 12). Покровные чешуи пленчатые, не расщепляющиеся, неравномерно окрашены в темно-бурый цвет. Питательные вещества откладываются в нескольких запасющих чешуях и во влагалищах ассимилирующих листьев. В центре луковицы находятся два зачатка ассимилирующих листьев. Анатомическое строение зачатков схоже со строением ассимилирующих листьев формой поперечного сечения, расположением и строением проводящих пучков. Притом, в некоторых луковицах зачатки отличались: один имел полуцилиндрическую форму поперечного сечения, другой плоскую (рис. 13) и, соответственно, менялось расположение крупных проводящих пучков.

Цветки собраны в шаровидное многоцветковое соцветие, диаметр которого колеблется от 2 до 4 см (рис. 14). Соцветие образовано $75,9 \pm 18,3$ цветками, наибольшее количество цветков в соцветиях собранных экземпляров достигало 104, наименьшее – 33. Количество цветков в соцветии зависит от условий произрастания: наибольшее количество цветков отмечено у экземпляров, собранных в луково-разнотравной и разнотравной степях. Цветоножки в 2 и более раз длиннее листочков околоцветника (рис. 15). Листочки околоцветника продолговато-эллиптической формы, окраска светло-сиреневая, с выраженной более темной жилкой, длина листочков 0,4–0,5 см. Андроцей состоит из 6 расходящихся тычинок, длина которых превышает длину листочков околоцветника. В одном цветке тычинки могут отличаться по строению пыльников, тычиночных нитей и срокам созревания пыльцы (рис. 16). У первого типа тычинок пыльник линейной формы, соединен с тычиночной нитью основанием, тычиночная нить может быть конусовидной или цилиндрической. У них пыльца созревает позже. У второго типа тычинок пыльник ланцетовидной формы, соединен с тычиночной нитью посередине, тычиночная нить также может быть конусовидной или цилиндрической формы. Созревание пыльцы здесь происходит несколько раньше. В одном соцветии могут встречаться цветки с тремя типами андроеца: смешанный, где имеются тычинки двух типов (рис. 17), только с ланцетовидной формой пыльника и только продолговатой формой пыльника. Пыльца зерновидная, однобороздчатая, окрашена в белый цвет (рис. 18).

Гинецей сложный, стоит из трех плодолистиков, синкарпный, короче листочков околоцветника. Завязь верхняя, сиреневой окраски. Столбик белого цвета, рыльцевая часть не выражена. На поперечном срезе завязи пестика видно, что в каждом плодолистике находятся по две семязпочки (рис. 19). По мере созревания семязпочек происходит разрушение боковых стенок, в результате завязь приобретает черты апокарпного строения (рис. 20). Из завязи пестика формируется трехгнездная коробочка, в которой находится до 6 семян. Семена черные, трехгранные, до 0,2 см в длину.

Таким образом, морфологические особенности изученных нами представителей *A. senescens* подтверждают, что в исследованных сообществах произрастает *Allium senescens* s. str. В ходе исследования мы пришли к выводу, что морфологические параметры изученных экземпляров, форма поперечного сечения листа, некоторые различия в анатомии листьев и количестве цветков в соцветии являются результатом влияния условий произрастания. Относительно постоянными признаками, которые можно использовать для диагностики данного вида, являются: особенности строения цветка, анатомическое строение стебля, строение проводящих пучков листьев и стебля, а также строение луковицы.

ЛИТЕРАТУРА

- Блюменталь И.Х.** Очерки по систематике фитоценозов. – Л.: изд-во Лен. ун-та, 1990. – 184 с.
- Галанин А.В., Беликович А.В.** Флора Даурии. Т. 3. Осоковые, Лилейные. – Владивосток: Мор. гос. ун-т. им. адм. Г.И. Невельского. – 2011. – 235 с.
- Государственная Фармакопея. Одиннадцатое издание. В-1. Общие методы анализа. – М.: Медицина, 1987. – 328 с.
- Мальцев И.И.** Методика оценки запасов сырья лекарственных растений в горных районах Средней Азии // Ресурсы. – М., 1990. – Т. 26. – С. 96–103.
- Работнов Т.А.** Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 174 с.

Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии цветковых растений. Цветок. – Л.: Наука, Ленинград. отд-ние, 1975 – 352 с.

Филимонова З.Н. К вопросу о морфологии луковицы видов *Allium* L. // Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент: ФАН, 1966. – Вып. 4. – С. 91–99.

Фризен Н.В. Новый вид рода *Allium* (Alliaceae) с Алтая // Ботан. журн., 1987б. – Т. 6. – С. 815–820.

Фризен Н.В. Луковые Сибири. Систематика, кариология, хорология. – Новосибирск: Наука, Сибирское отд-ние, 1988. – 185 с.

Ценопопуляции растений / Л.Б.Заугольнова, Л.А.Жукова, А.С.Комарова и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

Черемушкина В.А. Биология луковых Евразии. – Новосибирск: Наука, 2004. – 280 с.

SUMMARY

The article presents the results of study of the morphology and anatomy of the leaf blade, peduncles and bulbs of *Allium senescens* L. growing in the South-Eastern Transbaikalia. The influence of growth conditions on the anatomy of the leaf blade are shown and features that can be used to diagnose species are defined.

УДК 581.88

Л.Н. Ковригина, Г.Я. Степанюк, Н.А. Камынина

L.N. Kovrigina, G.Ya. Stepanuk, N.A. Kamynina

СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ ЯЧМЕНЯ ГРИВАСТОГО (*HORDEUM JUBATUM* L.)

THE STRUCTURE OF THE STEM BEARDED BARLEY (*HORDEUM JUBATUM* L.)

В статье анализируется распространение *Hordeum jubatum* L. на территории Кемеровской области. Описывается структура стебля и изменчивость его признаков в сравнении с *Hordeum vulgare* L.

Ведущим направлением в селекции ячменя является внутривидовая гибридизация. Однако, в связи со снижением генетического разнообразия и устойчивости культурных растений к неблагоприятным условиям среды в последние годы возрастает интерес к диким родичам, способным противостоять широкому спектру проблем. Развитие биотехнологии позволило использовать виды дикорастущих ячменей в отдаленной гибридизации и в результате скрещивания с некоторыми из них получить новые сорта (Чернов, 2004). Дикие родичи вместе с культурными растениями входят в состав генетических ресурсов растений, которые необходимо сохранять как национальное природное наследие.

На территории Кемеровской области произрастают три вида дикорастущего ячменя: *Hordeum jubatum* L. (ячмень гривастый), *H. brevisubulatum* (Trin.) Link (я. короткоостый), *H. roshevitzii* Bowden (я. Рожевица). Для них отмечена высокая соле-, засухо- и холодоустойчивость, первые два вида отличаются высоким содержанием клейковины. Все вышеперечисленные виды включены в Каталог мировой коллекции ВИР в качестве диких родичей культурных растений. *H. jubatum* отнесен к видам, непосредственно участвующим в скрещиваниях в качестве источников генов, *H. brevisubulatum* и *H. roshevitzii* включены в группу видов, входящих в один род с культурным ячменем (Дикие ..., 2005).

Естественный ареал *H. jubatum* охватывает северную часть Северной Америки и северо-восток Азии, как заносное растение вид известен из Европы, Западной Сибири, Средней Азии, Приморья (Виноградова и др., 2010). Ячмень гривастый отличается экологической пластичностью и высокой репродуктивной способностью, завозится в различные регионы в качестве декоративного растения, распространяется по железнодорожным путям, поэтому в последние десятилетия отмечено его активное расселение по всему северному полушарию. *H. jubatum* отмечен во всех регионах Сибирского Федерального округа, где отнесен к видам с высокими показателями инвазионного статуса и постоянства (Эбель и др., 2014).

Таким образом, я. гривастый представляет интерес как инвазионный для Кемеровской области вид и дикий родич культурного ячменя.

Задачами настоящего исследования было изучение распространения *Hordeum jubatum* L. в Кемеровской области и особенностей строения его стебля.

Анализ расселения я. гривастого в регионе проводился по гербарным сборам научного гербария Кемеровского государственного университета (КЕМ). Строение стебля изучали у образца, собранного на территории г. Кемерово в 2013 г. в фазе созревания зерновок.

У 24 растений определяли высоту стебля, длину колоса, высоту растений, число междоузлий, длину каждого междоузлия, число зерновок в колосе. Из средней части каждого междоузлия изготавливали поперечные срезы. С помощью микроскопа Биолам, цифровой камеры MyScore300M и программы ScorePhoto измеряли диаметр стебля и полости, площадь стебля, полости, стенки, склеренхимы, паренхимы, число проводящих пучков (в склеренхиме и паренхиме) и их площадь, толщину стенки стебля, кольца склеренхимы и паренхимы.

При статистической обработке данных использовали программы Microsoft Excel и STATISTICA 6.0.

В гербарии Кемеровского государственного университета хранится 42 гербарных образца *H. jubatum*. Первые сборы были сделаны в 1982, последние – в 2014 г. В Определителе растений Кемеровской области (2001) имеются сведения о произрастании я. гривастого в Инско-Томском таежно-лесостепном районе (окрестности городов Кемерово и Новокузнецк). Гербарные экземпляры свидетельствуют о распространении вида по всей равнинной территории области (Чулымский, Томский и Инско-Томский таежно-лесостепной район) и в Горной Шории (Горно-Шорский таежный район).

Большая часть гербарных сборов (88,1 %) была сделана в антропогенно-рудеральных местообитаниях: на обочинах дорог, железнодорожных насыпях, у жилья. Небольшая доля (4,8 %) – в антропогенно возделываемых (газон, окраина поля) и антропогенно нарушенных естественных (стравленные луга) местообитаниях (7,1 %). Судя по гербарным материалам, вид поселяется не только в местах с полностью нарушенным растительным покровом, а, по данным Куприянова А.Н. с соавт. (2014), относится к растениям, натурализовавшимся в растительных сообществах.

Эврибионтность я. гривастого может быть следствием не только высокой экологической пластичности вида, но и его сложной внутривидовой дифференциации, поэтому популяции из различных регионов представляют особый интерес для использования в селекционных программах и экологических исследованиях.

Строение побегов злаков коррелирует с продуктивностью, устойчивостью к механическим нагрузкам, болезням и вредителям. В связи с этим анатомическая структура органов культурных зерновых культур активно изучается, однако сведения по дикорастущим злакам в литературе практически отсутствуют.

Строение стебля *H. jubatum* сопоставлялось нами с результатами, полученными при изучении сортов ячменя двурядного и шестирядного, ранжирование проводилось в соответствии с Культурной флорой СССР (1990).

Я. гривастый можно отнести к карликовым формам, т. к. средняя высота растений образца составляет 27,2 см (табл. 1). Изменчивость данного показателя высокая (22,4 %).

Таблица 1

Выраженность и изменчивость (Cv, %) признаков *Hordeum jubatum* L.

Признак	М } m	Cv, %
Высота растения, см	27,2 } 1,24	22,4
Высота стебля, см	21,6 } 1,11	25,3
Длина колоса, см	6,3 } 0,22	17,8
Число зерновок, шт	40,0 } 2,19	26,9

Примечания: М – среднее арифметическое значение; m – стандартная ошибка; Cv — коэффициент вариации значений признака.

У изученных экземпляров формировались колосья разной длины: от очень коротких (4,4 см) до очень длинных (9,1 см), средняя длина колоса – 6,3 см. Число зерен в колосе варьирует от очень низких (19 шт.) до очень высоких (61 шт.) значений и характеризуется сильной изменчивостью. Длина колоса – признак со средним варьированием.

Стебель я. гривастого состоит из 4–5 метамеров. Проанализировано анатомическое строение первого и второго нижних междоузлий. Стебель я. гривастого – атактостела, состоящая из эпидермы, субэпидермального кольца склеренхимы, паренхимы, проводящих пучков в склеренхиме и паренхиме, расположенных в шахматном порядке, в центре находится медулярная полость. Состав и расположение тканей в стебле я. гривастого не отличается от сортов ячменя двурядного и шестирядного.

Диаметр первого междоузлия изменяется от 0,72 до 1,24 мм, средняя площадь равна 0,76 мм² (табл. 2). Диаметр полости первого междоузлия (0,33 мм) почти равен толщине стенки соломины (0,30 мм).

Средняя толщина механического кольца – 0,06 мм, площадь 0,11 мм². Число проводящих пучков внешнего круга варьирует от 5 шт. до 9 шт. Площадь проводящих пучков в склеренхиме варьирует от 0,009 мм² до 0,01 мм². Под склеренхимой находится паренхима площадью 0,48 мм². Число проводящих пучков в паренхиме варьирует от 9 шт. до 15 шт. Проводящие пучки более крупные, их площадь варьирует от 0,04 мм² до 0,08 мм². Общая площадь проводящих пучков в междоузлии – 0,07 мм².

Диаметр второго нижнего междоузлия варьирует в выборке от 0,89 мм до 1,28 мм, средняя площадь второго нижнего междоузлия равна 0,79 мм² (табл. 3). Число проводящих пучков в склеренхиме изменяется от 5 до 9 шт., суммарная площадь составляет 0,006 мм². Число проводящих пучков внутреннего круга изменяется от 8 до 17 шт. Общая площадь проводящих тканей в междоузлии – 0,07 мм². Диаметр внутренней полости (0,51 мм) почти в 2 раза больше толщины стенки (0,29 мм) соломины.

Таблица 2

Строение первого нижнего междоузлия *Hordeum jubatum* L.

Признак	M } мм ² m	Cv, %
Диаметр междоузлия, мм	0,98 } 0,048	24,2
Площадь междоузлия, мм ²	0,76 } 0,039	25,0
Диаметр полости, мм	0,33 } 0,026	39,0
Площадь полости, мм ²	0,08 } 0,011	66,9
Площадь стенки, мм ²	0,68 } 0,035	25,3
Толщина стенки, мм	0,30 } 0,021	34,3
Площадь склеренхимы, мм ²	0,11 } 0,034	27,0
Толщина склеренхимы, мм	0,06 } 0,003	26,5
Толщина паренхимы, мм	0,24 } 0,011	22,6
Площадь паренхимы, мм ²	0,48 } 0,029	29,6
Число проводящих пучков в склеренхиме, шт	6,20 } 0,324	25,6
Площадь проводящих пучков в склеренхиме, мм ²	0,006 } 0,0007	58,8
Число проводящих пучков в паренхиме, шт	12,8 } 0,335	12,8
Общая площадь проводящих пучков, мм ²	0,07 } 0,003	22,2
Площадь проводящих пучков в паренхиме, мм ²	0,06 } 0,003	22,2

Таблица 3

Строение второго нижнего междоузлия *Hordeum jubatum* L.

Признак	M } мм ² m	Cv, %
Диаметр междоузлия, мм	1,0 } 0,44	21,7
Площадь междоузлия, мм ²	0,79 } 0,003	20,6
Диаметр полости, мм	0,51 } 0,027	26,2
Площадь полости, мм ²	0,22 } 0,019	42,9
Площадь стенки, мм ²	0,57 } 0,028	24,3
Толщина стенки, мм	0,29 } 0,015	25,5
Площадь склеренхимы, мм ²	0,12 } 0,028	21,4
Толщина склеренхимы, мм	0,06 } 0,007	60,0
Толщина паренхимы, мм	0,19 } 0,009	23,7
Площадь паренхимы, мм ²	0,39 } 0,022	28,0
Число проводящих пучков в склеренхиме, шт	6,25 } 0,264	20,7
Площадь проводящих пучков в склеренхиме, мм ²	0,006 } 0,0009	77,2
Число проводящих пучков в паренхиме, шт	12,6 } 0,385	15,0
Общая площадь проводящих пучков, мм ²	0,07 } 0,003	26,8
Площадь проводящих пучков в паренхиме, мм ²	0,06 } 0,003	25,4

Нижние междоузлия я. гривастого близки по размеру поперечного сечения, развитию механической и проводящих тканей. Однако у второго междоузлия снижена выполненность из-за более интенсивного разрушения паренхимы и увеличения размеров медулярной полости.

При изучении метамерной изменчивости стебля сортов ячменя были получены аналогичные данные (Сурин, Ковригина, Степанюк, 2011).

Для я. гривастого характерна высокая (20,7–77,2 %) вариабельность признаков структуры стебля (за исключением числа проводящих пучков в паренхиме), что отличает его от сортов *Hordeum vulgare* L. У *Hordeum jubatum* в сравнении с *Hordeum vulgare* формируется стебель небольшого диаметра, мелкие проводящие пучки в небольшом числе, а по толщине стенки соломины, склеренхимы и паренхимы они практически не отличаются.

Таким образом, *Hordeum jubatum* L. – активно расселяющийся по территории Кемеровской области вид.

Состав, толщина выполненной части стебля, тканей, общий план и закономерности ярусной изменчивости анатомического строения стебля *Hordeum jubatum* не отличается от *H. vulgare*.

Для *Hordeum jubatum* характерно формирование карликовых стеблей небольшого диаметра и высокая индивидуальная изменчивость признаков анатомической структуры стебля.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. – М.: ГЕОС, 2010. – С. 378–382.

Дикие родичи культурных растений России. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 766 / Сост. Т.Н. Смекалова, И.Г. Чухина. – 2005. – 54 с.

Культурная флора СССР. Ячмень. т. II, ч. 2. / М.В. Лукьянова, А.Я. Трофимовская, Г.Н. Гудкова и др. – Л.: Агропромиздат, ЛО, 1990. – 421 с.

Куприянов А.Н., Куприянов О.А. Изучение флоры (на примере Кемеровской области). – Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2014. – 134 с.

Сурич Н.А., Заушишцена А.В., Ковригина Л.Н., Степанюк Г.Я. Ярусная изменчивость междоузлий стебля у ячменя в связи с устойчивостью к полеганию // Аграрная наука – сельскохозяйственному производству Сибири, Монголии, Казахстана и Болгарии: Сб. науч. ст. по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (25–28 июля 2011 г., Красноярск). – Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет, 2011. – С. 110–112.

Чернов В.Е. Гибридизация *Hordeum vulgare* L. с дикорастущими видами ячменя и культивирование *in vitro* видов и межвидовых гибридов : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.15 – СПб., 2004. – 239 с.

Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н. и др. Инвазионные и потенциально инвазионные виды Сибири. // Бюлл. ГБС, 2014. – № 1. – С. 54–60.

SUMMARY

The article analyzes the spread of *Hordeum jubatum* L. in Kemerovo region. The structure of the stem and the variability of its characteristics in comparison with *Hordeum vulgare* L.

УДК 581.444:582.711.713(571.14)

Т.И. Киселева

T.I. Kiseleva

РОСТ И РАЗВИТИЕ ГОДИЧНОГО ПОБЕГА *AMYGDALUS NANA* L.

GROWTH AND DEVELOPMENT OF *AMYGDALUS NANA* L. ANNUAL SHOOT

Представлены результаты сравнительного изучения динамики линейного роста осевого и боковых годичных побегов культурных и природных образцов *Amygdalus nana* L. Выявлен период вегетационного развития годичных побегов. Определены сроки окончания их линейного роста.

Amygdalus nana L. (миндаль низкий, степной, Ледебур) – декоративный красивоцветущий, невысокий (1–2 м) листопадный неколючий кустарник сем. Rosaceae. Используется в культуре с 1683 г. В настоящее время *A. nana* широко распространен в озеленении городов Европы, Средней Азии, Сибири, Северной Америки (Древесные растения..., 2005). По своим эколого-географическим особенностям это степной и ценный морозостойкий вид из рода *Amigdalus* L.

В Новосибирске *A. nana* культивируется с 1953 г. (Зубкус, 1962). В 2005–2013 гг. в городских посадках были обнаружены растения, заметно отличающиеся обилием цветения, окраской венчика разных оттенков розового цвета. Выявлены образцы с 5–6-ью (9) генеративными почками в узлах побегов второго–третьего года развития, с цветками, диаметр венчика которых составил 15–35 мм. Мелкие цветки собраны в пучки по 5–6 шт. в узле. Большинство исследованных растений имеет классическое число лепестков – пять. Обнаружены растения, на которых встречаются как пяти- так и шести-лепестковые цветки и экземпляры с семью-лепестковыми цветками. Перечисленные особенности обеспечивают обильность цветения и высокий декоративный эффект.

Для сохранения выявленных высокодекоративных образцов, необходимо их клонирование, в частности при помощи летнего черенкования. Известно, что черенки миндаля низкого плохо укореняются (Древесные растения..., 2005). Причины слабого укоренения пока не выявлены. Целью наших исследований стало изучение динамики линейного роста и развития годичного побега *A. nana* для определения периода его постэмбрионального развития и уточнения сроков черенкования.

Объектами для исследований послужили пять растений миндаля низкого, в том числе три экземпляра отобраны в городской среде, два перенесены из природы (Алтай и Центральный Казахстан). Один образец с обычными декоративными показателями (№ 1), два с высокими декоративными качествами (№ 2, № 3). Возраст исследуемых растений 10 лет. Образцы из природы (№ 4, № 5) изучались в 3-летнем возрасте. Все пять растений находились в одинаковых агротехнических условиях (рис. 1).

Измеряли длину вегетативных боковых и осевых растущих годичных побегов, расположенных на многолетних (3–4 года) и на порослевых 1-летних стволиках. Измерения проводили с интервалом 3–4 дня, линейкой с точностью 0,5 мм.

В городских насаждениях растения *A. nana* к 15–20 годам достигают в среднем высоты 1,6–1,8 м (Киселева, Чиндяева, 2013). Исследуемые культурные образцы семенного происхождения (№№ 1, 2, 3) к 10 годам достигли высоты 122, 141, 173 см соответственно. Образцы №№ 4 и 5 вегетативного происхождения в три года имеют высоту 50 и 43 см (рис. 2).

Долговечность стволиков *A. nana* в условиях интродукции считается невысокой (Лучник, 1988). Наши наблюдения за ростом и развитием отобранных образцов уточняют некоторые, выявленные ранее данные. У изучаемых растений *A. nana* первая главная ось, нарастая моноподиально, начинает ветвиться после прорастания из семян на 1–3-й год развития. На 3–4-й год осевое нарастание побега заканчивается. Весной осевой побег прошлого года полностью отмирает. Дальнейшее развитие побеговой системы происходит симподиально-вегетативно. Боковые вегетативные побеги, развившиеся на побеге формирования, продолжают нарастать моноподиально. На 5–7-й год нарастание побега формирования заканчивается заложением терминальных и боковых генеративных укороченных побегов. На 7-год основной цикл развития стебля заканчивается. Согласно данным З.И. Лучник (1988) стеблевые оси возобновления у вида отсутствуют, в силу чего по окончании цикла развития стебля главная ось и скелетные ветви в центре куста начинают усыхать. С возрастом нижняя часть стволиков куста оголяется.



Рис. 1. *Amygdalus nana* в возрасте 10 лет: а) – образец № 1; б) – № 2; в) – № 3.

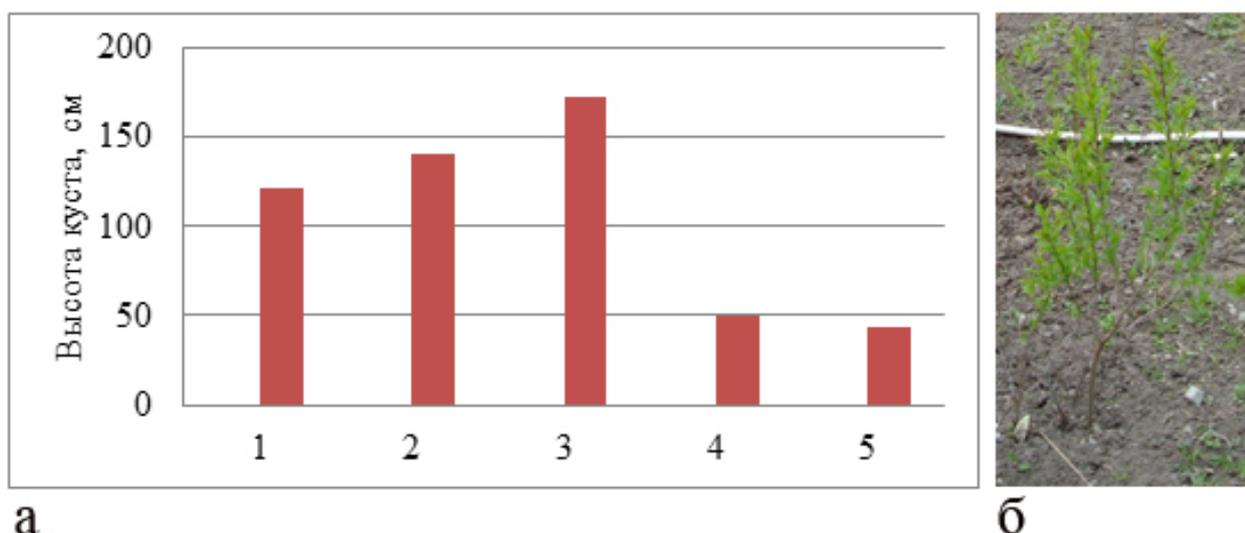


Рис. 2. Высота исследуемых образцов (№№ 1–5) *Amygdalus nana*: а) – графическое изображение высоты растений; б) – образец № 4 в возрасте 3 года.

Одновременно с ростом главного стебля на 2-ой год развития в его основании и на развивающемся корневище появляются побеги кущения и корневые отпрыски. К 10 годам кусты состоят из 22–32 стволов 1–7-летнего возраста. Наибольшее число побегов формирования (7–8) в кусте выросло в 3–4-летнем возрасте растения.

Начало развития вегетативного побега зависит от погодных условий. На интродукционном участке *A. nana* вегетирует с 27.04 ± 9 по 30.09 ± 18 (в течение 156 дней). Весной вегетативные и генеративные почки начинают раскрываться почти одновременно. В год наблюдений, при холодной и дождливой погоде (средняя температура воздуха составляла на конец апреля $+4^\circ\text{C}$, на начало мая $+13,5^\circ\text{C}$), начало роста вегетативных побегов пришлось на 8 мая.

Продолжительность периода роста годичных побегов как осевых так и боковых второго порядка на однолетних порослевых стволиках составляет от 39 до 49 дней. Окончание роста приходится на вторую–третью декаду июня. Побеги алтайского образца (№ 4) нарастают 39 дней до 16 июня, природный образец из Казахстана (№ 5) растет 49 дней до 26 июня. Побеги культурных образцов (№№ 1–3) развиваются в те-

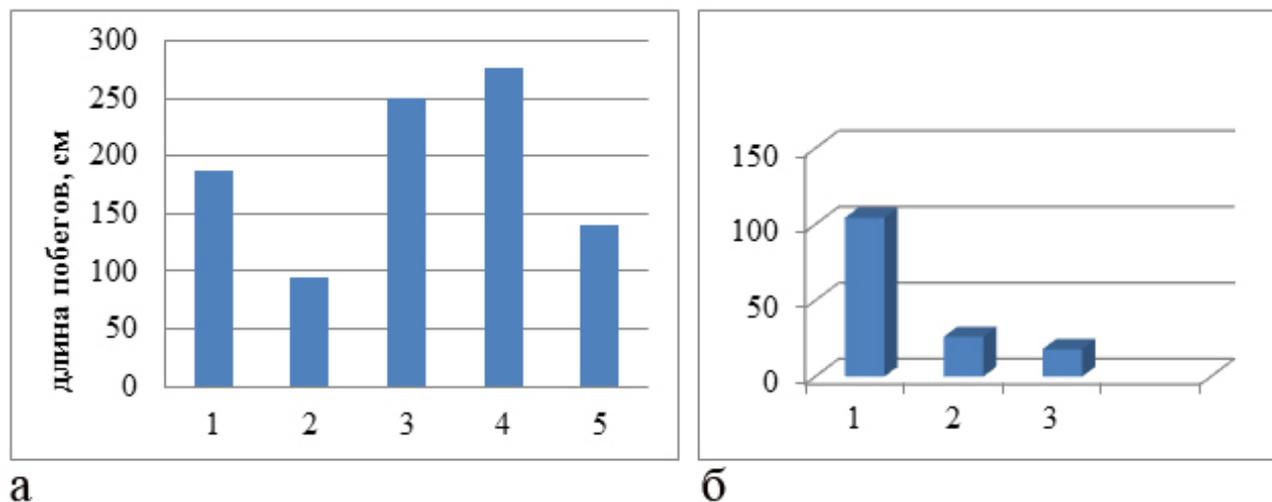


Рис. 3. Суммарная длина годовичного прироста вегетативных побегов модельных растений *Amygdalus nana*: а) второго порядка ветвления; б) четвертого-пятого порядка ветвления.

ние 42–46 дней. Интенсивность роста годовичных побегов в среднем равна 0,22 (0,09–0,32) см в день. Исследуемые растения обнаружили разную побегообразовательную способность (рис. 3а). Наибольший суммарный прирост побегов выявлен у 10-летнего культурного образца № 3 и 3-летнего природного образца № 4. Период роста осевых и боковых годовичных побегов 4–5 порядков ветвления короче, чем у побегов второго порядка ветвления и составляет 35–46 дней. Длина боковых побегов на момент окончания роста достигла 3–8 см, осевых 12–16 см, что заметно сказалось на величине суммарного прироста годовичных побегов (рис. 3б). Окончание роста побегов происходит неодновременно. Календарные сроки с 22 мая по 23 июня.

Линейный рост годовичных побегов растений 3х-летнего возраста заканчивается в разные сроки у всех образцов. Наиболее растянуты сроки у образца № 2 – прошло 29 дней от начала окончания роста первого побега и окончанием роста последнего. Дружно заканчивают рост побеги природных образцов – за 4–7 дней. У образцов № 1 и № 3 период окончания роста побегов составил 17 и 11 дней соответственно.

У всех растений исследуемые побеги на начало вегетационного периода имели разное число почек. На побегах второго порядка ветвления наблюдали до 10 почек со 100 % прорастанием. На побегах 4–5-го порядков ветвления было заложено 15–21 почка, при этом в базальной части этих побегов почки или не про-

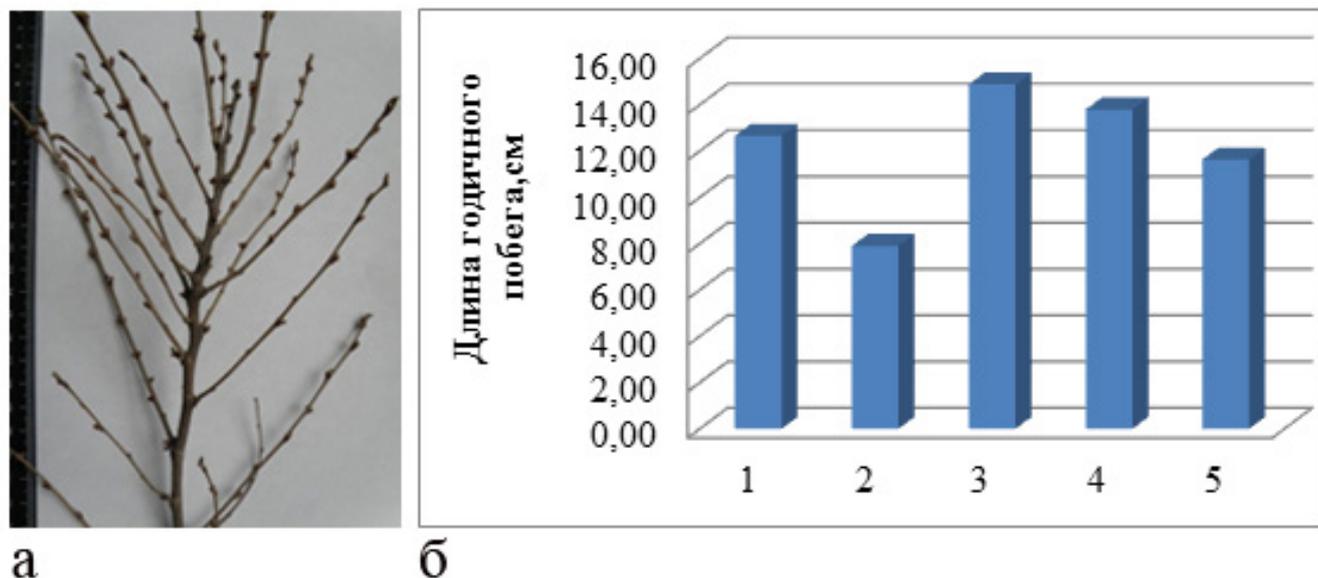


Рис. 4. Годичный прирост побегов *Amygdalus nana*: а) однолетние побеги в конце вегетационного сезона; б) длина годовичного прироста разных образцов (средние данные).

росли или рано закончили свой рост, а активно нарастали 80–95 % от всего количества почек. У образца № 2 проросло всего 47 % почек в верхней части побега. Максимальная длина годовичного прироста составила 18 см у молодых образцов из природы и до 25 см у культурных образцов (рис.4).

Таким образом, наблюдения показали, что наиболее интенсивно нарастают годовичные побеги растений *Amygdalus nana* в 3х-летнем возрасте. Период роста побегов примерно одинаков у всех изученных образцов и составляет 46–49 дней. Сроки завершения линейного роста побегов разнятся как между растениями, так и на побегах разного возраста внутри куста. Дружное окончание роста происходит у 3-летних образцов из природных мест обитания. Побеги растений, отобранных в городской среде, заканчивают рост в течение 11–17 дней при длине побега в среднем 15 см максимум 25 см. Календарные сроки окончания роста побегов приходится на третью декаду июня, что вполне благоприятно для летнего черенкования в условиях Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции / отв. ред. А.С. Демидов; Гл. ботан. сад им. Н.В. Цицина. – М.: Наука, 2005. –С. 334–337.

Зубкус Л.П., Скворцова А.В., Кормачева Т.Н. Озеленение Новосибирска. – Новосибирск: Изд-во Сибирского отделения АН СССР, 1962. – С. 191–192.

Киселева Т.И., Чиндяева Л.Н. Особенности цветения и плодоношения *Amygdalus nana* L. в лесостепном Приобье // Охрана и рациональное использование лесных ресурсов: Материалы VI Международного форума (10–17 июня 2013 года), Благовещенск – Хайхэ – Харбин. – Благовещенск: изд-во ДальГАУ, 2013. – С. 81–85.

Лучник З.И. Декоративная долговечность кустарников в культуре. – Новосибирск: Наука, 1988. – 102 с.

SUMMARY

The results of the comparative study of the dynamics of linear growth of axial and side annual shoots of cultivated and natural *Amygdalus nana* L. samples are presented. A growing season of annual shoots was determined. Time of their linear growth completion was established.

УДК 58.009(235.22)

И.И. Кокорева, И.Г. Отрадных, И.А. Съедина

I.I. Kokoreva, I.G. Otradnykh, I.A. S'edyna

**СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ РОДА *ALLIUM* L.
В ЗАИЛИЙСКОМ АЛАТАУ (СЕВЕРНЫЙ ТЯНЬ-ШАНЬ)**

**MODERN ALLOCATION *ALLIUM* L. SPECIES
IN TRANS ILI ALATAU (THE NORTHERN TIEN SHAN)**

В результате полевых обследований Заилийского Алатау и его отрогов (Северный Тянь-Шань) уточнены современное распределение и места обитания видов р. *Allium* L. Антропогенные факторы сокращают популяции луков в регионе.

Хребет Заилийский Алатау является самым северным хребтом горной системы Северный Тянь-Шань и тянется в широтном направлении от реки Шарын на востоке до реки Шу на западе. Собственно хребет Заилийский Алатау доходит до реки Чилик на востоке, где он разветвляется на отроги. Северный отрог переходит в два массива Сюгаты и Бугуты, средний отрог объединяет горы Сарытау и Торайгыр и плоскогорье Далашик. Горы Жеты-жол – один из северных отрогов основного хребта Заилийский Алатау. Шу-Илейские горы являются северо-западным продолжением хребта Заилийский Алатау и не образуют единого хребта. От долин рек Шу и Иле эти горы отделены песчаными пустынями, что отражается на составе флоры региона.

Всего во флоре Казахстана насчитывается 108 видов дикорастущих видов рода *Allium* L., из них 33 вида произрастает на территории Шу-Илейских гор (Флора Казахстана, 1958). Однако на сегодняшний день уточнена таксономия многих видов, что сократило их количество.

В последние годы вследствие усиливающегося антропогенного фактора растительный покров Заилийского Алатау претерпевает серьезные негативные изменения. Из антропогенных факторов наиболее значительный урон растительности наносит ненормированный выпас сельскохозяйственных животных на одних и тех же площадях. Второй фактор по величине наносимого вреда – интенсивная урбанизация предгорной равнины и нижнего пояса хребта. Как следствие урбанизации территории наблюдается возросшая аридизация региона. Третий фактор – ненормированная рекреационная нагрузка на экосистемы основного хребта Заилийского Алатау. Проведенные обследования территории всего хребта Заилийского Алатау показали значительное уменьшение обилия видов или уничтожение некоторых популяций видов растений. Особенно этот процесс усилился с созданием национального парка из-за строительства различных мест отдыха, закусочных, стоянок для туристов и т.п.

Многие виды луков употребляются в пищу, особенно в весенний период. Наиболее ценится *Allium galanthum*, дающий большую вегетативную массу, по вкусу не уступающую обычному *A. sepa*, и начинающий вегетацию на три недели раньше него. Местное население заготавливает этот лук на продажу в огромных количествах, что сказывается на состоянии популяций. Из пищевых луков следует отметить *A. longicuspis*, представляющий интерес для селекции. Этот вид распространен по горным районам юго-востока Казахстана. В нашем регионе вид отмечен в Шу-Илейских горах, встречается редко, образуя небольшие популяции вблизи речек и ручьев.

Местные виды луков представляют интерес как декоративные растения (*A. suworowii*, *A. amblyophyllum*, *A. barszczewskii*, *A. borszczowii*, *A. carolinianum*, *A. pallasii*, *A. schubertii*, *A. fetissoyii*, *A. coeruleum*, *A. af-latanense*, *A. iliensis*, *A. trachyscordum* и др.). Эти виды также неумеренно выкапываются в природных местах обитания для продажи или посадки.

Таким образом, площади, занятые популяциями луков, сокращаются, как и популяции других видов природной флоры, вследствие урбанизации региона. В таблице приводятся виды, зафиксированные на сегодняшний день в местах их естественного обитания в самом хребте Заилийский Алатау и его отрогах.

ЛИТЕРАТУРА

Род *Allium* L. // Флора Казахстана. – Алма-Ата, 1958. – Т.2. – С. 134–193.

Таблица 1

Распространение видов р. *Allium* L. в Заилийском Алатау

№№ пп	Название вида		Места обитания
	латинское	русское	
1	<i>A. amblyophyllum</i> Kar. et Kir.	Л. туполистый	Альпийский и субальпийский пояса, выше 3000 м н.у.м. Обычен.
2	<i>A. atrosanguineum</i> Schrenk	Л. черно-красный	Субальпийский пояс, спускается в еловые леса. Обилен на склонах с нарушенным покровом.
3	<i>A. carolinianum</i> DC (Син. <i>A. polyphyllum</i> Kar. et Kir.)	Л. многолистный	Альпийский и субальпийский пояса: каменистые склоны.
4	<i>A. karelinii</i> Pojark.	Л. Карелина	Субальпийский пояс: временные водотоки, каменистые осыпи.
5	<i>A. coeruleum</i> Pall.	Л. голубой	Горные леса: поляны, опушки. Обычен.
6	<i>A. fetissovii</i> Regel	Л. Фетисова	Подпояс темно-хвойного леса: поляны, опушки. Образует значительные популяции.
7	<i>A. hymenorrhizum</i> Ledeb.	Л. плевкорневищный	Подпояс темно-хвойного леса: травянистые ценозы на участках с хорошим увлажнением. Образует значительные популяции.
8	<i>A. schoenoprasoides</i> Regel	Л. скородовидный	Подпояс темно-хвойного леса, поляны, опушки.
9	<i>A. pallasii</i> Murr. (Син. <i>A. alberti</i> Regel)	Л. Палласа	Повсеместно от еловых лесов до полупустыни. Наиболее часто встречающийся вид.
10	<i>A. barszczewskii</i> Lipsky	Л. Барщевского	Нижний пояс гор, предгорная равнина. Крупная популяция в нижней части ущелья Каргаулды Заилийского Алатау.
11	<i>A. turkestanicum</i> Regel	Л. туркестанский	Предгорная равнина, обычен вдоль дорог, где образует очень крупные популяции.
12	<i>A. altissimum</i> Regel	Л. высочайший	Западная часть Шу-Илейских гор, пойма р. Колгуты.
13	<i>A. caesium</i> Schrenk (Син. <i>A. aemulans</i> N. Pavl., <i>A. renardii</i> Regel)	Л. голубовато-серый	Нижний пояс гор, предгорная равнина. Обычен.
14	<i>A. decipiens</i> Fisch. et Schult.	Л. обманывающий	Шу-Илейские горы, травянистые ценозы, единично.
15	<i>A. galanthum</i> Kar. et Kir.	Л. молочноцветный	Шу-Илейские горы, горы Сюгаты, Богуты. По выходам коренных пород, в трещинах скал, на склонах, покрытых крупным обломочным материалом.
16	<i>A. iliense</i> Regel	Л. илийский	Предгорная равнина, на суглинистых почвах. Образует большую популяцию на предгорной равнине около горного массива Анрахай (Шу-Илейские горы)
17	<i>A. karataviense</i> Regel	Л. каратавский	Единственное местообитание в ущелье хребта Жеты-жол.
18	<i>A. longicuspis</i> Regel	Л. длинноостроконечный	Шу-Илейские горы, в местах избыточного увлажнения – вдоль ручьев и речек, по понижениям и временным водотокам.

Окончание таблицы 1

№№ пп	Название вида		Места обитания
	латинское	русское	
19	<i>A. margaritae</i> B. Fedtsch.	Л. Маргариты	Шу-Илейские горы, щебнисто-глинистые выровненные участки.
20	<i>A. petraeum</i> Kar. et Kir.	Л. каменистый	По ущельям на выходах коренных пород (Шу-Илейские горы, горы Жеты-жол).
21	<i>A. setifolium</i> Schrenk	Л. щетинолистный	Каменистые и щебнистые склоны, скалы южных склонов.
22	<i>A. schubertii</i> Zucc.	Л. Шуберта	Супесчаные и песчаные почвы Шу-Илейских гор и бассейна р. Или.
23	<i>A. suworowii</i> Regel	Л. Суворова	Горы Дегерес-Курдайские (Шу-Илейские горы), остепненные склоны. Крупная популяция.
24	<i>A. talassicum</i> Regel	Л. таласский	Каменистые склоны Шу-Илейских гор, часто.
25	<i>A. trachyscordum</i> Vved.	Л. шероховатый	Межгорные степи и долины пустынно-степной зоны Шу-Илейских гор, изредка на щебнистых склонах.

SUMMARY

Modern allocation and habitats of *Allium* L. species were clarified as a result of field investigations in the Trans-Ili Alatau and its spurs (the Northern Tien Shan). Anthropogenic factors reduced *Allium* populations in the region.

582.665.11:581.15

Д.К. Костиков, Е.В. Банаев

D.K. Kostikov, E.V. Banaev

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *ATRAPHAXIS FRUTESCENS* (L.) C. KOCH В СИБИРИ

PHENOTYPIC VARIABILITY OF *ATRAPHAXIS FRUTESCENS* (L.) C. KOCH IN SIBERIA

Проведено исследование изменчивости признаков листьев и соцветий *Atraphaxis frutescens* (L.) C Koch. в четырёх ценопопуляциях на территории Сибири. Выявлены закономерности в изменчивости на внутри- и межпопуляционном уровнях. Установлены различия между ценопопуляциями по метрическим показателям, что, вероятно, объясняется эколого-климатическими особенностями местообитаний. Наибольшей вариабельностью количественных признаков отличаются растения из ценопопуляций Алтайского края и Республики Тыва.

Исследования фенотипической изменчивости позволяют выявить закономерности формирования различных признаков и свойств видов в зависимости от меняющейся климатической и экологической обстановки. Эти данные необходимы для решения теоретических и практических задач в области систематики, для анализа микроэволюционных процессов и механизмов адаптации видов, при интродукционных и селекционных работах (Банаев, 2009).

A. frutescens – курчавка кустарниковая, кустарник до 70 см высотой. Ветки тонкие, не колючие. Листья от узколанцетовидных до продолговато-обратнояйцевидных, острые. Цветочные кисти конечные. Плод – орешек тёмно-бурый, блестящий. Растет одиночно, иногда группами, в степных и полупустынных котловинах горных районов. Распространен в Европе, Средней Азии, Сибири, Монголии и Китае. На территории Азиатской России произрастает в Южной Сибири, где его ареал разорван на несколько небольших изолированных областей.

Анализ литературы показал, что таксономия рода *Atraphaxis* L. достаточно запутана в связи с полиморфизмом видов и возможностью естественной гибридизации. Всестороннего изучения требует внутривидовая систематика *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch (Павлов, 1936; Коропачинский, Встовская, 2002). Имеются сведения о различиях в уровне варьирования признаков в зависимости от условий обитания вида, в частности, на засоленных почвах у *A. frutescens* увеличивается изменчивость генеративных признаков, тогда как вегетативные признаки отличаются некоторой стабильностью (Елисафенко и др., 2011).

Цель работы – выявление закономерностей внутривидовой изменчивости и формового разнообразия *A. frutescens* в Сибири.

Материал для анализа изменчивости количественных и качественных признаков собран в 2013–2014 гг. из природных ценопопуляций в Новосибирской (окр. с. Антоново), Омской (г. Калачинск) областях, Алтайском крае (окр. с. Петровка) и Республике Тыва (Пий–Хемский р-н). Сборы проводились в июле–августе в фазе плодоношения растений.

Изучение форм внутривидовой изменчивости осуществлялось по методике С.А. Мамаева (1975). Анализ данных выполнен в ПСП Statistica 6.0 (StatSoft, Inc. 1984–2001) с учетом общепринятых методических указаний по биологической статистике (Зайцев, 1973). Цвет органов растений оценивали по шкале цветов А.С. Бондарцева (1954). Для исследования были использованы количественные признаки, характеризующие листовую пластинку и соцветие годичного генеративного побега первого порядка. Анализировали следующие признаки: длина листовой пластинки – А; ширина листовой пластинки – В; листовой коэффициент – В/А; расстояние от основания листовой пластинки до самой широкой её части – D; отношение расстояния от основания листа до широкой её части к длине листа – D/А; верхний угол листа – W; нижний угол листа – H; длина черешка – I; длина соцветия – S; ширина соцветия – F; длина орешка – L; ширина орешка – M; длина внутреннего лепестка околоцветника – K; ширина лепестка околоцветника – N.

Из качественных признаков оценивали цвет годичных вегетативных и генеративных побегов первого порядка, листовой пластинки с верхней стороны, лепестков околоцветника, орешка; форма верхушки листовой пластинки; заострённость ветвей; опушение годичных вегетативных и генеративных побегов первого порядка, листовой пластинки с верхней и нижней стороны, цветоножки, орешка и черешка.

Для оценки уровня изменчивости признаков использовали эмпирическую шкалу, предложенную С.А. Мамаевым (1975). Для анализа сходства объектов по всему комплексу признаков применяли дискриминантный анализ.

Результаты и их обсуждение

Исследование эндогенной изменчивости морфологических признаков *A. frutescens* показало, что наименьшей вариабельностью отличаются листья из средней части стеблей, а также орешки и цветки из средней части соцветия. На эндогенном уровне выявлена признакоспецифичность. Очень высокий уровень изменчивости обнаружен у одного признака – длина черешка листовой пластинки, самый низкий уровень изменчивости у длины орешка. Остальные признаки варьируют на среднем уровне (Костиков, 2014).

Дискриминантный анализ, проведённый по всем количественным морфологическим признакам, показал достаточно четкое разделение исследованных ценопопуляций (рис. 1). Отдельные облака формируют особи из Новосибирской и Омской областей, некоторое смешение наблюдается лишь у образцов из ценопопуляций Тывы и Алтайского края. Растения *A. frutescens* из южных Тывинской и Алтайской ценопопуляций близки по значениям признаков листовой пластинки и соцветия: длина листовой пластинки, расстояние от основания листа до самой широкой её части, длина черешка, длина и ширина соцветия, длина и ширина орешка, длина и ширина лепестка околоцветника (табл. 1).

Растения *A. frutescens* из Новосибирской ценопопуляции отличаются более крупными листовыми пластинками (14–23 мм длиной и 9–15 мм шириной), широкими соцветиями (19–30 мм), крупными внутренними лепестками околоцветника (5–9 мм длиной и 4–9 см шириной) и длинными орешками (4–5 мм). Вероятно, менее засушливые экологические условия Новосибирской области способствуют увеличению показателей всех основных количественных морфологических признаков. Минимальные значения некоторых признаков *A. frutescens* из Новосибирской области практически соответствуют максимальным у растений из

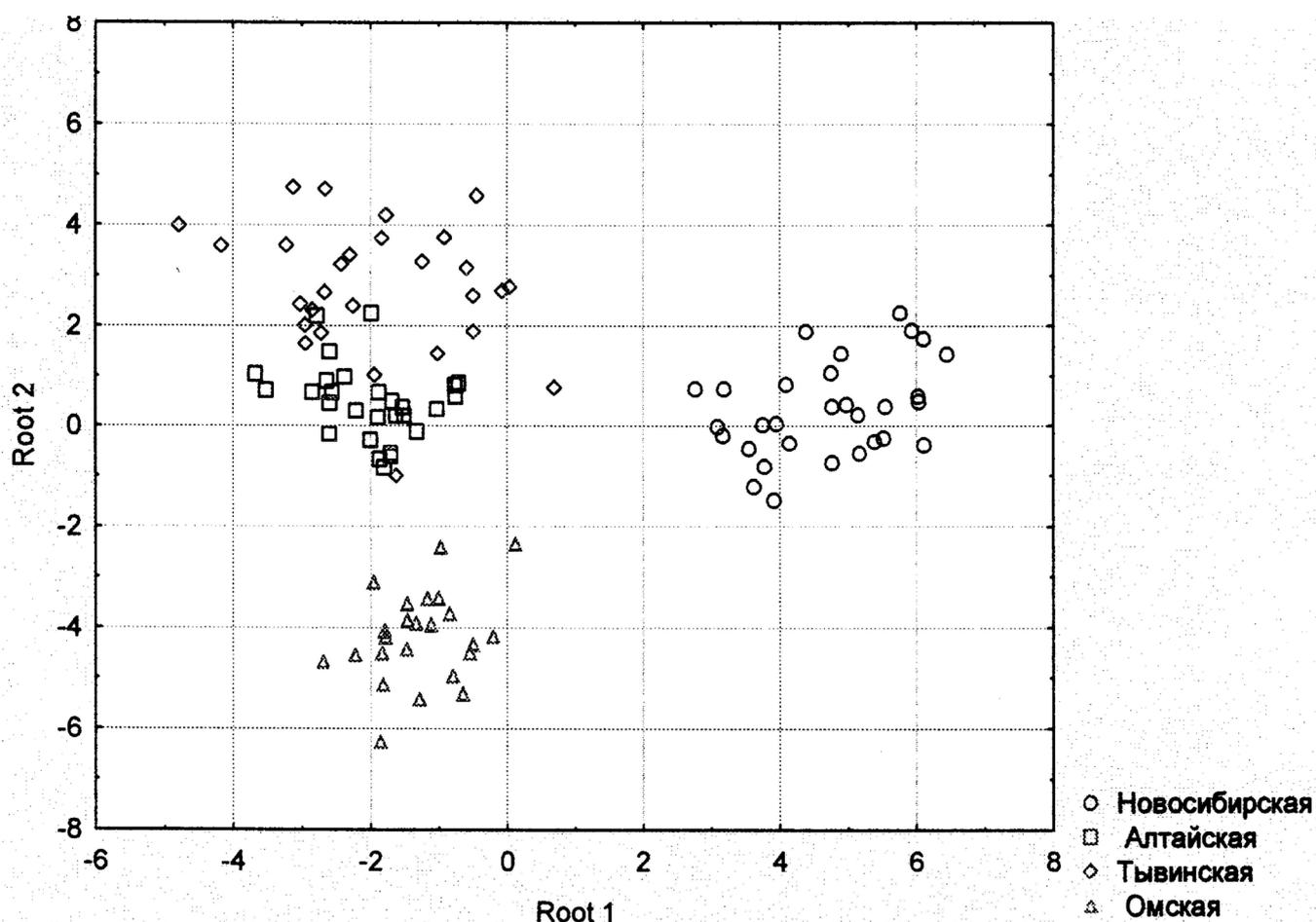


Рис. 1. Положение центров исследованных ценопопуляций в пространстве 1- и 2-й канонических осей.

Таблица 1

Индивидуальная изменчивость метрических признаков *A. frutescens*

Признак	Название ценопопуляции							
	Новосибирская		Алтайская		Тывинская		Омская	
	I	II	I	II	I	II	I	II
A	14,25–23,45	12,20	9,3–15,14	11,46	7,53–15,33	17,63	9,84–18,88	13,22
B	3,93–6,76	12,42	1,36–3,26	21,89	2,33–4,79	20,09	1,5–3,5	22,02
B/A	0,18–0,37	12,94	0,11–0,28	22,20	0,18–0,43	20,46	0,12–0,26	19,33
D	7,84–13,22	15,60	5,71–8,87	11,03	5,31–9,85	19,34	6,47–12,52	14,74
D/A	0,45–0,64	8,44	0,51–0,79	9,88	0,53–0,75	7,99	0,53–0,74	7,51
W	25,23–61,06	22,72	12,02– 36,15	30,24	21,83–55,31	22,97	7,66–26,62	26,08
H	11,25–30,51	22,95	4,39–15,13	27,32	5,3–29,32	26,95	1,66–14,96	28,85
I	0,33–1,96	40,09	0,12–0,88	6474	0,07–0,93	66,38	0,11–0,82	57,94
S	40–105	24,00	10–50	29,65	15–83	41,35	56–147	19,03
F	19–30	10,75	5–26	29,00	9–20	19,46	14–25	13,64
L	4,47–5,3	4,10	1,77–4,46	12,72	2,21–4,13	13,41	3,42–4,87	7,05
M	1,68–2,71	11,59	1,01–4,03	34,94	0,92–1,78	15,40	1,63–2,31	9,18
K	5,04–8,67	11,40	4,37–6,65	11,12	3,94–59	12,64	5,06–7,24	8,84
N	4,45–8,78	15,75	3,24–5,97	15,65	2,53–5,99	19,75	4,77–7,66	11,53

Примечание: I – min–max, II – V (min, мм – минимальное значение признака; max, мм – максимальное значение; V, % – коэффициент вариации).

популяций Алтайского края и Республики Тыва; по ряду показателей лимиты не пересекаются вовсе. Например, нижний предел значения признака длина листовая пластинка у *A. frutescens* из Новосибирской обл. – 14,3 мм, а в Алтайской ценопопуляции верхний предел значения признака равен 15,2 мм (табл. 1). То же самое можно сказать про такие признаки, как ширина листовая пластинка и длина орешка. Однако отмеченные различия касаются только количественных признаков, качественные параметры в указанных популяциях не варьируют (табл. 2).

Исключение составляют растения *A. frutescens* из Омской обл., которые отличаются как количественными, так и некоторыми качественными признаками. Они имеют более длинные узкие листовые пластинки (10–19 мм длиной и 2–4 мм шириной), небольшие значения верхнего и нижнего угла, самые длинные (56–147 мм), неширокие соцветия. Растения из Омской области характеризуются луково-зелёной окраской верхней стороны листовой пластинки и розово-фиолетовыми лепестками околоцветника.

В литературе имеются сведения, что *A. frutescens* в наиболее сухих местообитаниях образует узколиственную форму (*f. angustifolia*), чрезвычайно похожую по внешнему виду на *A. decipiens* (Коропачинский, Встовская, 2002). Нами растения с узкими листьями чаще обнаруживались в Омской и Алтайской ценопопуляциях. Возможно, в этом случае наблюдается клинальная изменчивость *A. frutescens* по ширине листовой пластинки, вектор которой направлен в юго-западном направлении. Однако для подтверждения этой гипотезы необходимы дополнительные данные.

Заключение

Изученные ценопопуляции *A. frutescens* характеризуются сложной гетерогенной структурой. При этом растения из Омской ценопопуляции отличаются от остальных как по качественным, так и по количественным признакам. В Новосибирской ценопопуляции обнаружено увеличение практически всех метрических признаков, что, вероятно, обусловлено условиями местообитания. Растения из более южных ценопопуляций Республики Тыва и Алтайского края обнаруживают наибольшее сходство. Выявленное некоторое снижение ширины листовой пластинки *A. frutescens* в юго-западных направлениях, возможно, обусловлено градиентами средовой компоненты.

Анализ изменчивости метрических признаков *A. frutescens* позволяет выделить среди них наиболее информативные для установления структуры вида и его ценопопуляций. К ним относятся длина и ширина

Таблица 2

Изменчивость качественных признаков

Признак	Название популяции			
	Новосибирская	Алтайская	Тувинская	Омская
цвет вегетативных и генеративных побегов	беловатый	беловатый	беловатый	беловатый
цвет листовой пластинки	зеленеющий	зеленеющий	зеленеющий	луково–зеленый
цвет лепестков околоцветника	бледно-розоватый	бледно-розоватый	бледно-розоватый	розовато-фиолетовый
цвет орешка	темно-каштановый	темно-каштановый	темно-каштановый	темно-каштановый
цвет рёбер орешка	бледно-коричневый	бледно-коричневый	бледно-коричневый	бледно-коричневый
верхушка листовой пластинки	острая	острая	острая	острая
края листовой пластинки	волнистые	волнистые	волнистые	волнистые
заостренность ветвей	отсутствует	отсутствует	отсутствует	отсутствует
опущение органов	отсутствует	отсутствует	отсутствует	отсутствует

листьев, верхний и нижний углы листовой пластинки, длина и ширина соцветия, длина и ширина орешка, длина и ширина лепестка околоцветника при плодах.

Обнаруженный полиморфизм *A. frutescens* необходимо учитывать в работах по таксономии, интродукции, селекции, при организации мероприятий по охране вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Банаев Е.В.** Фенотипическая изменчивость *Alnus fruticosa* Rupr. s. l. (*Betulaceae*) в Азиатской России // Растительный мир Азиатской России, 2009. – № 1(3). – С. 44–52.
- Бондарцев А.С.** Шкала цветов (пособие для биологов). – М.–Л.: АН СССР, 1954. – 27 с.
- Елисафенко Т.В., Жмудь Е.В., Кубан И.Н., Дорогина О.В.** Состояние ценопопуляции редкого для Новосибирской области вида *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch (*Polygonaceae* L.) // Биоэкология, 2011. – № 3. – С. 133–137.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.** Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск: Гео, 2002. – 707 с.
- Костиков Д.К.** Эндогенная изменчивость морфологических признаков *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы III (V) Всероссийской молодежной конференции с участием иностранных ученых (10–14 ноября 2014 г., г. Новосибирск). – Новосибирск: Академиздат, 2014. – С. 26–28.
- Мамаев С.А.** Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975. – Вып. 94. – С. 3–14.
- Павлов Н.В.** Род курчавка – *Atraphaxis* L. // В кн.: Флора СССР. – Л., 1936, – Т. 5, – С. 501–527.

SUMMARY

Variability of the leaves and the inflorescences of *Atraphaxis frutescens* (L.) C Koch. was studied in four populations in the area Siberia. The regularities in the variability on the intra- and interpopulation levels were revealed. Differences between populations on metric parameters were established. This is probably explained by ecological and climatic characteristics of habitats. Plants from Altai Krai and Tuva Republic has the highest variability of quantitative characteristics.

УДК 575.22.(235.22)

И.Г. Отрадных, И.А. Съедина, И.И. Кокорева

I.G. Otradnykh, I.A. S'edina, I.I. Kokoreva

**ПОПУЛЯЦИОННЫЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕДКОГО ВИДА
ADONIS TIANSCHANICA (ADOLF) LIPSCH. (*RANUNCULACEAE*)**

**POPULATIONAL AND MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF THE RARE SPECIES
ADONIS TIANSCHANICA (ADOLF) LIPSCH. (*RANUNCULACEAE*)**

В ущелье Кургобы хребта Кунгей Алатау найдена ранее неописанная популяция редкого вида *Adonis tianschanica* (Adolf) Lipsch. Обследованы 2 участка. Первый участок популяции расположен в разнотравно-злаково-полынной с кустарником ассоциации и насчитывает 15 генеративных особей *Adonis tianschanica*. Второй – в кустарниково-разнотравно-злаковой ассоциации. На нем произрастает 17 особей.

Род *Adonis* L. включает 20 видов, растущих в Европе и Азии. В Казахстане произрастает 8 видов, из них в Северном Тянь-Шане распространены два многолетних, обитающих в высокогорных поясах, и два однолетних вида (Флора Казахстана, 1961).

Классическими работами по изучению многих биологических особенностей горницетов, особенно по онтогенезу и морфогенезу побеговой системы, являются монография А.П. Пошкурлат «Горницеты СССР» (1952), и ряд ее работ для горницета весеннего (1976) и амурского (1984). Известны работы Н. Трулевич (1970, 1974) и И.И. Кокоревой (2011) по онтогенезу горницета золотистого.

Горницет (златоцвет) тяньшанский - *Adonis tianschanica* (Adolf) Lipsch. Редкий вид с сокращающейся численностью северо-центральнотяньшанского ареала (Павлов, 1948; Ботаническая география Казахстана и Средней Азии, 2003). Вид включен в Красную книгу Казахстана (1981) и Перечень редких видов (2006). Надземная часть растения содержит алкалоиды, кардеонолиды, сапонины, азотсодержащие соединения, флавоноиды, витамины. Используется как кардиотоническое средство (Грудзинская и др., 2014).

Горницет тяньшанский – корневищный травянистый многолетник. К моменту цветения достигает до 35 см высоты. Количество стеблей от 1–5. Стебли от основания ветвистые, покрытые множеством курчавых волосков. Листья чешуевидные дважды перисто-раздельные на ланцетовидные доли. В начале вегетации побеги и листья сильно курчаво-волосистые, к плодоношению – почти голые.

Цветки одиночные 3,5–5 см диаметром, расположены на концах побегов. Лепестки лимонно-желтые, слегка неровные (рис. 1А).

Корневая система представлена укороченным вертикальным корневищем до 6 см длиной с многочисленными прямыми шнуровидными корнями темно-коричневого цвета до 30 см длиной (рис. 1Б). Боковые корни 2-го порядка не многочисленны. В августе в период плодоношения у основания корневища формируются почки возобновления побегов будущего года. Количество почек зависит от размеров и возраста растения – от 1 до 5 (6) штук.

Плод – многоорешек. Семена 3–4 мм длиной и 2–3 мм шириной мелкоморщинистые, рассеянно-волосистые с маленьким, крючковидно вниз загнутым, носиком (рис. 1В). Масса 1000 семян составляет 4,405 г.

В ущелье Кургобы хребта Кунгей Алатау нами найдена и описана популяция этого редкого вида. Популяция растянута узкой полосой шириной не более 10 м и разрежена. Ее протяженность составляет около 2-х километров на степных склонах, пересекает склон с востока на запад. Описаны 2 участка популяции.

Первый участок расположен на высоте 1746 м н.у.м. на склоне юго-западной экспозиции с уклоном 35° в разнотравно-злаково-полынной с кустарником ассоциации и насчитывает 15 генеративных особей *Adonis tianschanica*. 13 мая растения находились в стадии массового цветения (рис. 2). Проективное покрытие составляет 100 %. Состав сообщества: *Spiraea hypericifolia* (ед.), *Lasiagrostis splendens*, *Carex turkestanica*, *Artemisia dracunculus*, *Artemisia vulgaris*, *Phlomooides oreophila*, *Thalictrum foetidum*, *Plantago lanceolata*, *Viola acutifolia*, *Viola suavis*, *Nepeta cataria*, *Geranium silvaticum*, *Euphorbia subcordata*, *Agropyron cristatum*, *Festuca valesiaca*, *Galium verum*, *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*.



Рис. 1. Морфологические органы горлицвета тьянь-шанского. А – цветок; Б – корневая система генеративной особи; В – семена.



Рис. 2. Горицвет тьяншанский в стадии цветения.

Второй участок популяции расположен на высоте 1690 м н.у.м. на склоне восточной экспозиции в составе кустарниково-разнотравно-злаковой ассоциации. Проективное покрытие 90 %, уклон 40°. Площадь участка составляет около 200 м², на котором произрастает 17 особей адониса тьяншанского. 22 июля растения находились в стадии окончания плодоношения (осыпания). Состав сообщества: *Lonicera altmanii*, *Spiraea hypericifolia*, *Agropyron cristatum*, *Dactylis glomerata*, *Festuca valesiaca*, *Lasiagrostis splendens*, *Thalictrum foetidum*, *Artemisia dracuncululus*, *Artemisia vulgaris*, *Artemisia* sp., *Nepeta cataria*, *Geranium silvaticum*, *Galium septentrionale*, *Galium verum*, *Phlomooides oreophila*, *Delphinium iliense*, *Seseli sibirica*, *Thymus marschallianus*, *Iris ruthenica*, *Iris sogdiana*, *Crepis* sp.

Hieracium kumbelicum В. Fedtsch. et Nevski. (Asteraceae), Ястребинка кумбельская. Редкий узкоэндемичный вид Заилийского и Кунгей Алатау.

Травянистый корневищный многолетник 30–60 см высотой. У основания стебля лиловатый. Корзинки многочисленные (9–24) скученные в густые зонтиковидные щитки. Венчики ярко-желтые или оранжево-желтые.

Популяция обнаружена в ущелье Малые Урюкты. Высота 2555 м н.у.м. Уклон 50°, проективное покрытие 100 %. Площадь популяции 23 м², общее количество генеративных особей – 20. Злаково-разнотравное сообщество включает: *Rhumex acetosa*, *Polygala hybrida*, *Polygonum nitens*, *Primula algida*, *Alchemilla sibirica*, *Phlomooides oreophila*, *Gallium turkestanicum*, *Companula glomerata*, *Poa pratensis*, *Festuca supine*, *Hieracium kumbelicum*, *Parnassia laxmanni*, *Codonopsis climatidae*, *Allium fetisowii*, *Geranium collinum*, *Papaver croceum*, *Trifolium repens*, *Cerastium davuricum*, *Seseli* sp., *Erigeron aurantiacus*, *Pedicularis dolichorrhiza*, *Lamium album*, *Aster alpinus*, *Ligularia narinensis*, *Trollius altaicus*, *Euphorbia tianschanica*, *Phleum pratense*, *Orobus luteus*.

ЛИТЕРАТУРА

Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области) / Под ред. Рачковской Е.И., Волковой Е.А., Храмова В.Н. – СПб., 2003. – 424 с.

Грудзинская Л.М., Гемеджиева Н.Г., Нелина Н.В., Каржаубекова Ж.Ж. Аннотированный список лекарственных растений Казахстана: Справочное издание. – Алматы, 2014. – Т. 20(1). – 200 с.

Иллюстрированный определитель растений Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1969–1972. –Т. 1–2.

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

Кокорева И.И. Адаптационные стратегии поликарпических видов растений Северного Тянь-Шаня. // Тр. Ин-та бот. и фитоинтр. – Алматы, 2011. – Т. 1(17). – 207 с.

Корчагин А.А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника, 1964. – Т. 3. – С. 39–60.

Красная Книга Казахской ССР. Часть 2. Растения. – Алма-Ата: Наука, 1981. – 260 с.

Павлов Н.В. Ботаническая география СССР. – Алма-Ата, 1948. – 258 с.

Пошкурлат А.П. Горлицы СССР. – М., Изд. АН СССР, 1952. – 486 с.

Пошкурлат А.П. Сезонный ритм прироста побегов у разновозрастных особей горлицы весеннего // Бюлл. МОИП. Отд. Биол., 1976. – Т. 81(1). – С. 117–124.

Пошкурлат А.П. Морфологические особенности и онтогенез *Adonis amurensis* Regel. // Растит. ресурсы, 1984. – Т. XX, Вып. 1. – С. 65–74.

Перечень редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений. – Астана, 2006.

Трулевич Н.В. Морфологические особенности *Adonis chrysocyathus* // Бюлл. ГБС АН СССР, 1970. – Вып. 75. – С. 57–81.

Трулевич Н.В. Возрастные особенности адониса золотистого // Бюлл. ГБС АН СССР, 1974. – Вып. 93. – С. 57–64. Флора Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. – Т. 4.

SUMMARY

At firstly population rare species *Adonis tianschanica* (Adolf) Lipsch. was discovered in gorge Kurgoby of the Kungey Alatau. Two plots of population in different vegetative communities were studied. Quantity of generative plants in every population was touched.

УДК 581.4+581.52

Н.Б. Прохоренко, А.М. Зайнуллина

N.B. Prokhorenko, A.M. Zainullina

СТРУКТУРНЫЕ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CENTAURIUM ERYTHRAEA* RAFN НА ТЕРРИТОРИИ ТАТАРСТАНА

THE STRUCTURAL, BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES OF *CENTAURIUM ERYTHRAEA* RAFN IN TATARSTAN

В пригороде Казани исследована популяция редкого для Республики Татарстан вида *Centaurium erythraea* Rafn (*Gentianaceae*). Был проведен морфоструктурный анализ растений, определены их репродуктивные особенности, а также дана оценка факторам среды индикационными методами с использованием шкал Д.Н. Цыганова. Популяция *Centaurium erythraea* имеет депрессивный тип виталитетной структуры, так как в ее составе преобладают растения низкой жизнестойкости. Причиной этого выступает слабая конкурентоспособность вида и отсутствие свободных от растительного покрова территорий в благоприятных условиях местообитания. Условия произрастания популяции *Centaurium erythraea* по большинству факторов среды сопоставимы со средними значениями потенциально возможного диапазона для вида в целом.

В настоящее время род *Centaurium* Hill (*Gentianaceae*) объединяет в своем составе около 20 видов однолетних или двулетних трав евроазиатского распространения, которые произрастают преимущественно на нарушенных местообитаниях (Mansion, 2004). Золототысячник обыкновенный (*Centaurium erythraea* Rafn) – тетраплоидный вид ($2n = 40$), обладающий способностью к гибридизации (Ubsdell, 1976; Mansion, Zeltner, 2004; Banjanac et al., 2014). Трава золототысячника используется в традиционной медицине ряда европейских стран, так как содержит в своем составе широкий спектр химических соединений, в том числе флавоноиды, фенольные кислоты и эфирные масла (Jerković et al., 2012).

Золототысячник обыкновенный – один из видов, занесенный в Красную Книгу Республики Татарстан (2006) как редкий и уязвимый (категория 3). В Татарстане золототысячник обыкновенный отмечен на территории двух районов: Зеленодольского (Раифский участок Волжско-Камского заповедника, ст. Обсерватория, п. Залесный) и Верхнеуслонского (п. Рудник). Изучение редких видов растений, обитающих в исключительных условиях или имеющих низкую численность популяций, представляет определенный интерес среди ботаников. Разносторонние исследования биологии и экологии таких видов позволяют определить возможные пути их сохранения в природных условиях или при искусственном разведении. Цель нашей работы – выявить морфолого-биологические особенности и экологию *Centaurium erythraea* на территории Республики Татарстан.

Исследование одной обнаруженной природной популяции *Centaurium erythraea* проводилось в течение 2-х вегетационных периодов 2013–2014 гг. в окрестностях поселка Залесный (г. Казань). В 2013 г. в пределах популяционного поля было заложено 8 метровых площадок, на которых подсчитана плотность популяции золототысячника обыкновенного. На каждой из них был определен видовой состав травяного покрова и их количественное участие. Кроме того, проведено полное геоботаническое описание лугового фитоценоза на площади 500 м² с *Centaurium erythraea* в составе. В полевых условиях у растений золототысячника измеряли высоту побега и длину междоузлий, подсчитывали количество вегетативных узлов и цветков в соцветии на одном побеге. Объем выборки в 2013 г. составил 63 растения, в 2014 г. – 24 растения. Все морфометрические данные обработаны статистически. По таким параметрам как высота побега и количество цветков в соцветии судили о степени жизнеспособности растений. Оценка виталитета каждой особи из выборки производилась, исходя из среднего значения и его доверительного интервала; тип виталитетной структуры популяции определяли по значению индекса Q ($Q = \frac{1}{2}(a + b)$, где a – доля растений I класса, b – доля растений II класса виталитета) (Злобин, 1989). Нами также была рассчитана реальная семенная продуктивность побега золототысячника обыкновенного и проведены опыты по определению лабораторной всхожести его семян. Семена проращивались во «Флоре» в чашках Петри на фильтровальной бумаге в течение 2-х недель.

Условия местообитания *Centaurium erythraea* анализировали индикационными методами с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова (Цыганов, 1983; Экологические шкалы, 2010) по 6 почвенным и

климатическим факторам: увлажнение (Hd), солевой режим (Tr), кислотность (Rc) и богатство азотом (Nt) почв, освещенность (Lc) и аридность-гумидность климата (Om). Значения факторов определяли методом средневзвешенной середины интервала с учетом экологических особенностей всех видов сообщества (Зубкова, Ханина и др., 2008).

Согласно исследованиям, плотность популяции золототысячника обыкновенного в окрестностях пос. Залесный колеблется от 1 до 27 шт/м² и в среднем насчитывает около 8 шт/м². Общая численность популяции в 2014 г. снизилась в 2,5 раза по сравнению с 2013 г. Морфометрический анализ показал, что высота растений *Centaureum erythraea* находится в пределах от 5,5 до 37 см (табл. 1). Побег состоит из 3–10 ме-тамеров. Длина первого междоузлия в основании побега и последнего перед соцветием составляет 0,2–3 см, их длина в средней части побега варьирует в зависимости от жизненного состояния растения от 0,5 до 7 см. Цветки у золототысячника собраны в соцветие рыхлая щитковидная метелка (Кузнецова, 1992), в которой, по нашим данным, может развиваться в среднем 15 цветков (от 1 до 76). Это наиболее варьируемый морфометрический показатель. Колебания значений параметров в пределах популяции указывают на высокие адаптивные возможности данного вида.

Таблица 1

Характеристика растений *Centaureum erythraea* в окрестностях пос. Залесный (Татарстан)

Морфометрические параметры	min	\bar{x}	max	δ	V	M_0	M_e
пос. Залесный							
Н, см	5,5	21,19±0,99	37	7,78	36,6	25	22
Н узлов с листьями, шт.	3	6,34±0,13	10	1,06	16,5	7	7
Н цв. в соцветии, шт.	1	15,11±1,82	76	14,36	94,9	11	11

Популяция *Centaureum erythraea* имеет депрессивный тип виталитетной структуры, поскольку в разные годы исследований и по разным морфологическим показателям значение Q было ниже, чем доля растений 3 класса виталитета (нижнего по жизненности) (табл. 2). Причиной низкой жизнеспособности растений выступает их слабая конкурентоспособность и отсутствие свободных от растительности территорий в благоприятных условиях местообитания.

Таблица 2

Особенности виталитетной структуры популяции *Centaureum erythraea* (Татарстан)

Морфометрические параметры	Классы виталитета, доля участия			Значение Q	Виталитетный тип популяции
	3 класс	2 класс	1 класс		
Высота растения, 2013	0,38	0,19	0,43	0,31	депрессивная
Кол-во цветков в соцветии 1 растения, 2013	0,52	0,21	0,27	0,24	депрессивная
Высота растения, 2014	0,38	0,38	0,25	0,32	депрессивная

По нашим данным, в одной коробочке золототысячника обыкновенного формируется в среднем около 200 семян. Исходя из количества цветков на растении, реальная семенная продуктивность золототысячника колеблется от 200 до 15200 и в среднем составляет 3000 семян на растении. Свежесобранные семена при проращивании в лабораторных условиях имели невысокую всхожесть 41–48 %. После 1 года и 3 месяцев хранения она увеличилась в 1,5 раза (табл. 3). По данным N. Mijajlović с соавт. (2005), обработка семян *Centaureum erythraea* фунгицидом «Нистатин» и гибберелиновой кислотой, а также воздействие на них красного света повышает их всхожесть до 90 %.

Условия местообитания *Centaureum erythraea* в составе суходольного злаково-разнотравного луга ограничены пределами субаридного/субгумидного режима климата с количеством осадков 0–400 мм/год (7,7 балла по шкале Om), полукрытых пространств (3,1 балла по шкале Lc), а также слабокислых с pH=5,5–6,5 (6,8 балла по шкале Rc), бедных азотом (5,3 балла по шкале Nt), но довольно минерализованных почв (7,2 балла по шкале Tr) с сухолесолуговым типом почвенного увлажнения (11,1 баллов по шкале Hd) (рис. 1).

Таблица 3

Лабораторная всхожесть семян *Centaurium erythraea*

Время проведения опыта	Всхожесть по вариантам опыта, %				Средняя всхожесть, %
	Вариант 1	Вариант 2	Вариант 3	Вариант 4	
Октябрь 2013г.	54	36	-	34	41
Ноябрь 2013г.	65	48	47	30	48
Январь 2015г.	48	80	76	-	68

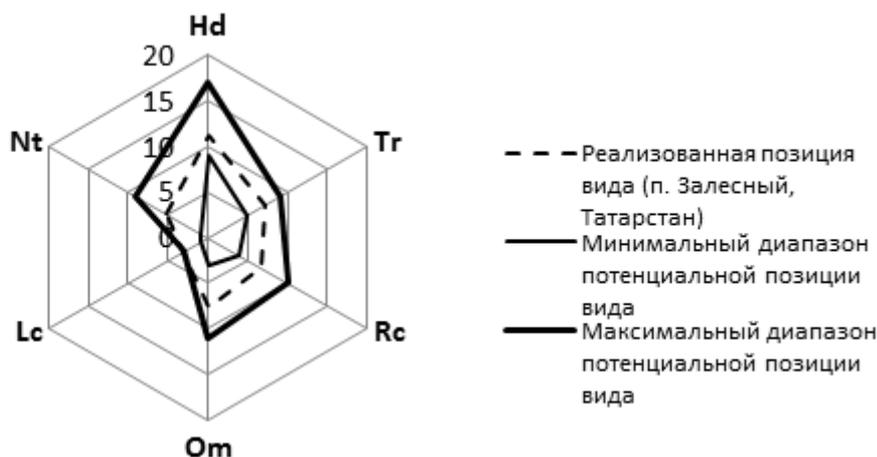


Рис. 1. Характеристика *Centaurium erythraea* по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова.

Экологические условия исследуемой популяции *Centaurium erythraea* по большинству факторов среды сопоставимы со средними значениями шкал для вида в целом, так как занимают центральное положение от потенциально возможных. Исключение составляют факторы освещенности-затенения и почвенного увлажнения. Реальные значения условий затенения популяции золототысячника обыкновенного совпадают с максимально допустимыми для данного вида, а условия почвенного увлажнения в окрестностях п. Залесный имеют значения, близкие к минимально сухим.

Таким образом, *Centaurium erythraea* на территории Татарстана характеризуется рядом морфоструктурных параметров, которые отличает значительная вариабельность в пределах популяции: побег состоит из 3–10 вегетативных метамеров и имеет высоту 6–37 см, в зависимости от жизненного состояния растения длина метамеров в средней части побега варьирует от 0,5 до 7 см. Реальная семенная продуктивность золототысячника составляет 200–15200 шт/побег. Лабораторная всхожесть семян после года хранения повышается по сравнению со свежесобранными в 1,5 раза и достигает 70 %. В исследуемой популяции *Centaurium erythraea* за время наблюдений отмечается преобладание растений низкой жизненности, а также уменьшение общей численности в 2,5 раза. По экологическим особенностям *Centaurium erythraea* – это растение сравнительно сухого климата, предпочитающее открытые и полуоткрытые пространства. Своим присутствием *Centaurium erythraea* индицирует довольно богатые, с малым содержанием азота, слабокислые, с суходолесолуговым типом увлажнения почвы.

ЛИТЕРАТУРА

- Злобин Ю.А.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: уч.-метод. пособие. – Казань: Казан. ун-т, 1989. – 145 с.
- Зубкова Е.В., Ханина Л.Г. и др.** Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoscaleWin: учеб. пособие. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. – 96 с.
- Красная книга республики Татарстан (животные, растения, грибы). Издание второе. – Казань: «Идел-Пресс», 2006. – 832 с.
- Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П.** Соцветия морфологическая классификация: учебное пособие. – СПб.: Хим.-фарм. инст., 1992. – 125 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 197 с.

Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л.А. Жукова, Ю.А. Дорогова, Н.В. Турмухаметова и др.; под общ. Ред проф. Л.А. Жуковой; Мар. Гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2010. – 368с.

Banjanac T., Šiler B., Skorić M., Ghalawenji N., Milutinović M., Božić D., Mišić D. Interspecific in vitro hybridization in genus *Centaurium* and identification of hybrids via flow cytometry, RAPD, and secondary metabolite profiles // *Turk. J. Bot.*, 2014. – Vol. 38. – P. 68–79.

Jerković I., Gašo-Sokač D., Pavlović H., Marijanović Z., Gugić M., Petrović I., Kovač S. Volatile Organic Compounds from *Centaurium erythraea* Rafn (Croatia) and the antimicrobial potential of its essential oil // *Molecules*, 2012. – Vol. 17. – P. 2058–2072.

Mansion G. A new classification of the polyphyletic genus *Centaurium* Hill (Chironiinae, Gentianaceae): description of the New World endemic *Zeltnera*, and reinstatement of *Gyrandra* Griseb. and *Schenkia* Griseb. // *Taxon*, 2004. – Vol. 53 (3). – P. 719–740.

Mansion G., Zeltner L. Phylogenetic relationships within the New World endemic *Zeltnera* (Gentianaceae-Chironiinae) inferred from molecular and karyological data // *Am. J. Bot.*, 2004. – Vol. 91 (12). – P. 2069–2086.

Mijajlovič N., Grubišič D., Giba Z., Konjević R. The effect of plant growth regulators on *Centaurium erythraea* Rafn seed germination // *Arch. Biol. Sci.*, Belgrade, 2005. – Vol. 57 (1). – P. 25–28.

Ubsdell R.A.E. Studies on variation and evolution in *Centaurium erythraea* Rafn and *C. littorale* (D. Turner) Gilmour in the British Isles // *Watllia*, 1976. – Vol 11. – P. 33–43.

SUMMARY

In the suburbs of Kazan the population of *Centaurium erythraea* Rafn (Gentianaceae) was studied. This is the rare species in the Republic of Tatarstan. The analysis of morphological structure of plants and the reproductive features was conducted. The ecological scales of the D.N. Tsyganov were used to characterize the environmental factors. The *C. erythraea* population is depressing, because of a lot of plants in its composition have a low vitality. The poor competitiveness and a lack of vegetation-free areas in favorable habitat conditions are the cause of this. The habitat conditions of the *C. erythraea* population on the majority of environmental factors are comparable with average values for the species as a whole.

УДК 581.633

А.А. Реут, Л.Н. Миронова

A.A. Reut, L.N. Mironova

ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИИ ПЛОДОВ И СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PAEONIA* L. В БАШКОРТОСТАНЕ

STUDY OF FRUITS AND SEEDS MORPHOLOGY OF SOME *PAEONIA* L. SPECIES INTRODUCED IN BASHKORTOSTAN

В статье представлены результаты исследования сравнительной морфологии плодов и семенной продуктивности четырех редких видов пиона при интродукции в Башкирское Предуралье. Показано, что окраска, текстура поверхности листовок и показатели семенной продуктивности существенно различаются, что может служить диагностическим признаком для распознавания видов.

Представители рода *Paeonía* L. – многолетние травы, реже кустарники (пионы древовидные). В настоящее время известно 45 видов травянистых пионов, распространенных в Азии и Европе, 2 вида – в Северной Америке. На Кавказе, Дальнем Востоке и в Сибири произрастает 15 видов. Одним из центров происхождения рода является Кавказ, где в естественных условиях произрастают 9 из 15 известных видов.

Плод пиона апокарпный листовковидный. Многолисточка представляет собой совокупность неросшихся между собой листовок, каждая из которых возникает из отдельного плодолистика. Отдельную листовку можно называть плодиком. Плодик многосемянный, вскрывающийся сутурально (по брюшному шву). Перикарп сухой. Число семян обычно до 10 или несколько больше, но всегда меньше числа закладывающихся семязачатков.

Целью данной работы являлось изучение внешнего строения плода (окраска, характер поверхности и опушения) и семенной продуктивности некоторых редких видов пиона, выращиваемых в условиях культуры, и выяснение возможности использования данных признаков для разграничения видов.

В качестве объектов исследований были использованы 4 вида пиона из коллекции Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН (далее БСИ УНЦ РАН): *Paeonía anomala* L. – произрастает в Восточной Европе, Китае, Монголии, Восточной и Западной Сибири, Алтае, Средней Азии (Реут, 2011). Распространен в негустых хвойных и смешанных лесах, на опушках и лесных полянах. Включен в Красную книгу Республики Башкортостан, отнесен к категории 1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения (2007).

P. hybrida Pall. – произрастает в Западной Сибири, Средней Азии, на Тянь-Шане. В 1991 году найден в Хайбуллинском районе Республики Башкортостан (Реут, 2011). Распространен в степных лугах, на открытых каменистых склонах холмов и сопок. Включен в Красную книгу РСФСР, статус 3 (R) – редкий вид (1988).

P. tenuifolia L. – произрастает на юге европейской части России, в Предкавказье, Средней Европе, на Балканском полуострове. Распространен на степных склонах, в кустарниках. Включен в Красную книгу СССР, статус – сокращающийся в численности вид (1984), и в Красную книгу РСФСР, статус 3 (R) – редкий вид.

P. wittmanniana Hartwiss ex Lindl. – эндемик Кавказа. Распространен в горных лесах, на лесных опушках, полянах, среди кустарников. Включен в Красную книгу СССР, статус – редкий вид и в Красную книгу РСФСР, статус 1 (E) – вид, находящийся под угрозой исчезновения.

В климатическом отношении район исследований (г. Уфа, Башкирское Предуралье) характеризуется большой амплитудой колебаний температуры в ее годовом ходе, быстрым переходом от суровой зимы к жаркому лету, поздними весенними и ранними осенними заморозками.

Среднегодовая температура воздуха равна +2,6 °С. Среднемесячная температура воздуха зимних месяцев колеблется в пределах от -12,0 °С до -16,6 °С, абсолютный минимум – -42,0 °С. Лето жаркое и сухое, среднемесячная температура воздуха колеблется от +17,1 °С до +19,4 °С, абсолютный максимум достигал +37,0 °С. Безморозный период продолжается в среднем 144 дня. Среднемесячное количество осадков в летние месяцы колеблется в пределах от 54 до 69 мм, среднегодовое количество осадков равно 580 мм (Реут, Миронова, 2012).

Семенную продуктивность определяли в фазе полной спелости семян. Сбор семян начинали, когда вскрывались плоды (листочки), а семена приобретали светло-коричневую или темно-синюю окраску.

Семенную продуктивность видов подсчитывали по общепринятым методическим разработкам: учитывали потенциальную, реальную семенную продуктивность, коэффициент продуктивности и процент плодообразования. За потенциальную продуктивность (ПСП) принимали среднее количество семян, образующихся на особь; за реальную (фактическую) семенную продуктивность (РСП) – среднее число зрелых, полноценных семян на одну особь. Коэффициент продуктивности ($K_{\text{пр}}$) вычисляли по отношению показателей РСП к ПСП, выраженное в процентах; процент плодообразования – по проценту цветков, завязавших плоды (Вайнагий, 1974).

Семенная продуктивность – важный показатель степени адаптации вида в конкретных условиях местообитания. Такие общие признаки вида, как численность и способность к воспроизведению, во многом определяются уровнем, устойчивостью и качественными показателями семенной продуктивности. Обуславливается она с одной стороны, наследственными особенностями вида, а с другой – внешними условиями выращивания растений как во время самого процесса формирования и созревания плодов, так и в предшествующий период (Реут, Миронова, 2011).

В результате проведенных интродукционных исследований выявлено, что в лесостепной зоне Башкирского Предуралья *P. tenuifolia* цветет во второй декаде мая (16.05 ± 2), при этом на пятилетнем кусте формируется до 25 цветков. Более 75 % цветков завязывают плоды – многолисточки. Семена созревают на 45 день после цветения (12.07 ± 2). Плодолистиков от 2 до 5 штук, длиной около 3,3 см и шириной 2,0 см. Они густоопушенные бурые. В каждом плоде закладывается 23 ± 2 семян, однако семян завязывается не более 12 ± 2 шт. Семена коричневые гладкие блестящие эллиптической формы, до 0,9 см в длину и 0,6 см в ширину. Масса 1000 семян – 84,3 г. Семенная продуктивность достаточно высокая – $450,3 \pm 6,5$ семян на одну особь, при потенциальной семенной продуктивности $750,3 \pm 8,5$ (табл.).

Через несколько дней после *P. tenuifolia* зацветает *P. hybrida* (22.05 ± 2). На одном растении насчитывается 4–5 цветков. Только 2–3 цветка завязывают плоды. Семена созревают на 47 день после цветения (15.07 ± 3). Плодолистиков до 3 штук, длиной примерно 1,5 см и шириной 0,9 см. Они опушенные буро-коричневые. В каждом плоде закладывается 9 ± 2 семян, из них завязывается не более 3 ± 1 семян. Семена коричневые гладкие блестящие эллиптической формы, около 0,7 см длиной и 0,6 см шириной. Масса 1000 семян составляет 92,7 г. Семенная продуктивность самая низкая из изученных видов – $12,1 \pm 0,4$ семян на одну особь, при потенциальной продуктивности – $45,1 \pm 1,4$ (табл.).

Через один–два дня после *P. hybrida* зацветает *P. anomala* (24.05 ± 2). На взрослом кусте *P. anomala* насчитывается 14–16 цветков, при этом процент плодообразования составляет 85 %. Семена созревают на 40 день после цветения (15.07 ± 3). Количество плодолистиков варьирует от 3 до 6 штук, длиной до 3,4 см и шириной 1,7 см. Они голые зелено-желтые. В каждом плоде закладывается 14 ± 2 семян, из которых завязывается 9 ± 2 семян. Семена черные гладкие блестящие шаровидной формы, до 0,9 см в диаметре. Масса 1000 семян составляет 122,2 г. Семенная продуктивность средняя – $100,4 \pm 3,2$ семян на одну особь, в то время как потенциальная – $200,2 \pm 6,1$ (табл.).

Одновременно с *P. anomala* зацветает *P. wittmanniana*, при этом на взрослом кусте формируется до 10 цветков. Более 55 % цветков формируют плоды. Семена созревают на 60 день после цветения (10.08 ± 3). Плодолистиков насчитывается от 1 до 3 штук, до 4,0 см длиной и 1,6 см шириной. Они голые красные. В каждом плоде закладывается 23 ± 2 семян, но семян формируется не более 2–4 шт. Семена синие морщинистые матовые шаровидной формы, до 1,2 см в диаметре. Масса 1000 семян самая большая – 230,0 г. Семенная продуктивность не высокая – $21,5 \pm 0,6$ семян на одну особь, при потенциальной продуктивности $180,2 \pm 5,4$ (табл.).

Таблица

Показатели семенной продуктивности видовых пионов

Виды	Показатели			
	Плодообразование, %	ПСП, шт.	РСП, шт.	$K_{\text{пр}}$, %
<i>P. anomala</i>	85,1	$200,2 \pm 6,1$	$100,4 \pm 3,2$	50,1
<i>P. hybrida</i>	67,2	$45,1 \pm 1,4$	$12,1 \pm 0,4$	26,8
<i>P. tenuifolia</i>	76,3	$750,3 \pm 8,5$	$450,3 \pm 6,5$	60,0
<i>P. wittmanniana</i>	57,0	$180,2 \pm 5,4$	$21,5 \pm 0,6$	11,9

Таким образом, исследования показали, что окраска и характер поверхности плодов у представителей рода *Paeonia* L., культивируемых в условиях Башкирского Предуралья, заметно варьируют, что может служить диагностическим признаком для распознавания видов. Выявлено, что высокими показателями семенной продуктивности в условиях культуры характеризуется *P. tenuifolia* ($K_{\text{ПР}} = 60\%$), средними – *P. anomala* ($K_{\text{ПР}} = 50\%$). Минимальные значения этого показателя отмечены у *P. hybrida* ($K_{\text{ПР}} = 27\%$) и *P. wittmanniana* ($K_{\text{ПР}} = 12\%$).

ЛИТЕРАТУРА

- Вайнагий И.В.** О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн., 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826–831.
- Красная книга Республики Башкортостан (объединенный том) / Под общ. ред. А.А. Фаухутдинова. – Уфа: Полипак, 2007. – С. 129.
- Красная книга РСФСР (растения) / Под общ. ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Росагропромиздат, 1988. – 590 с.
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Под общ. ред. А.М. Бородина. – М.: Лесн. пром-ть, 1984. – Т. 2. – 480 с.
- Реут А.А.** Семенная продуктивность дикорастущих пионов и способы ее повышения // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Естественные науки, 2011. – № 3 (98). Вып. 14/1. – С. 134–140.
- Реут А.А., Миронова Л.Н.** Влияние регуляторов роста растений на семенную продуктивность пионов, культивируемых в Башкирском Предуралье // Агрехимия, 2012. – № 2. – С. 53–58.
- Реут А.А., Миронова Л.Н.** Семенная продуктивность пионов при культивировании в Башкирском Предуралье и способы ее повышения // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология, 2011. – № 2. – С. 79–81.

SUMMARY

The article presents the results of a study of comparative morphology of fruit and seed production of four rare species of peony in Bashkir Urals. It is shown that the color, surface texture of fruit and seed production rates vary significantly, which may serve as a diagnostic character for recognition of species.

УДК 58.009

Н.Г. Романова

N.G. Romanova

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *FRAGARIA VESCA* L. В РАЗЛИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

THE *FRAGARIA VESCA* L. COENOPOPULATIONS STRUCTURE IN DIFFERENT HABITATS

В статье приводятся данные по характеру размещения в пространстве, численности и плотности вегетативных и генеративных розеток *F. vesca*, произрастающих в естественном и нарушенном местообитаниях.

Исследование структуры природных популяций вида позволяет изучить их «повседневную» жизнь в изменяющихся условиях среды конкретных экосистем. Изучение структуры популяций и их поведения во времени и пространстве в пределах ареала вида и в границах фитоценоза позволяет выявить биологические особенности и приспособительные возможности вида. Знание закономерностей популяционной жизни растений необходимо для разработки представлений теоретической ботаники и экологии, о процессах микроэволюции, функциональной организации фитоценозов, а также способов рационального использования и охраны ресурсных растений, выявления возможностей восстановления растительного покрова нарушенных местообитаний, изучения возможности интродукции видов (Дубровная, 2000; Ильина, 2010).

Цель данной работы – выявить особенности численности и пространственной структуры ценопопуляций *Fragaria vesca* L. в различных местообитаниях.

Объект исследования – *Fragaria vesca* L. – многолетнее короткокорневищное розеточное наземностолообразующее растение (Серебряков, 1952). Цветет с конца мая до июня. Плоды созревают в июне–июле. Размножается чаще вегетативно, реже – с помощью семян (Носов, 2001). Мезофит; факультативный гелиофит (Горышина, 1979); мезо- и эутроф, предпочитающий слабокислые почвы (Мазнев, 2004). Типичными местообитаниями, в т. ч. и в Кемеровской области, являются светлые изреженные леса, опушки, поляны и вырубки, а также лесные луга, заросли кустарников (Флора Сибири, 1988; Определитель растений..., 2001). Жизненная стратегия земляники лесной по Раменскому-Грайму – эксплерент (Онипченко, 2014).

Место проведения исследований – окрестности п. Привольный, в 5 км на север от городской черты Кемерово. Рельеф местности – равнинный, слабовсхолмленный, пересекается р. Чесноковкой (правый приток р. Томь). Почвенный покров формируется на суглинках лессовидных. Он представлен черноземами обыкновенными, выщелоченными и оподзоленными, темно-серыми и серыми лесными. Растительность лесостепная: березово-осиновые перелески сменяются разнотравно-дерновинными злаковыми степями (Куминова, 1949).

Гидротермические условия места проведения исследований характеризуют его как умеренно теплый, умеренно увлажненный. Средняя месячная температура января -17...-19°C. Абсолютный минимум температуры воздуха может достигать -50...-57°. Продолжительность безморозного периода 110–120 дней. Заморозки заканчиваются в среднем в третьей декаде мая и начинаются во второй декаде сентября (Агроклиматические ресурсы..., 1973).

Мощным антропогенным фактором в районе исследования выступают предприятия угольной промышленности, добывающие уголь открытым способом (разрез «Кедровский»).

Значения уровня радиационного фона (15–16 мкР/ч) в местах размещения учетных площадок несколько выше типичных для открытой местности (8–12 мкР/ч), но не превышают предельно-допустимых (25–30 мкР/ч) (Азы науки...).

Исследования проводили в первой декаде июня 2014 года. В качестве счетной единицы принимали розетки – вегетативные и генеративные. Численность, плотность и долю розеток определяли методом пробных площадок и выражали в виде среднего значения с указанием ошибки среднего (Злобин, 2013). Математическую обработку данных проводили в программе Statistica 6.0. Характер расположения розеток в пространстве определяли с помощью индекса Одума (Ценопопуляции растений..., 1988).

С помощью портативного навигатора Garmin Etrex 10 определяли площадь зарослей земляники лесной на отвале, а также строили геометрическую модель исследуемых склонов. Уровень радиационного фона измеряли портативным дозиметром РКСБ-104.

Были выбраны две ценопопуляции земляники лесной: контрольная (ЦП1) – на левом коренном берегу р. Чесноковка и опытная (ЦП2) – на склоне железнодорожного отвала горной породы «Южный», отсыпанного на правом берегу вдоль поймы реки. Расстояние между ними 700 м.

ЦП1 располагалась в березовом лесу. Средняя высота деревьев – 20 м, диаметр стволов – 45 см. Сомкнутость крон 0,5. Подлесок не выражен. В травяном ярусе на момент исследований доминировали злаки. Высота травостоя – 30 см. Розетки земляники образовывали более менее выраженные скопления у подножия стволов берез.

ЦП2 занимала склон южной экспозиции. Породы отвала: песчаник, алевролит, аргиллит, суглинки и глина. Участок, где проводились наблюдения за объектом исследования, состоит из трех ярусов, отсыпанных в разное время. Возраст (Корникова, 2008) и геометрические параметры склонов отвала приведены в таблице 1. Верхний ярус образован в 1987 г., а в 1992 г. на данном участке проведена биологическая рекультивация (Корникова, 2008). На нижнем и среднем ярусах следов рекультивации нами не обнаружено.

Таблица 1

Характеристика исследуемых склонов отвала горной породы «Южный»

Параметр	Ярус		
	нижний	средний	верхний
Возраст, лет	40	30	20
Высота, м	11	9	34
Длина, м	26	34	46
Площадь, м ²	1732	2264	3064
Угол наклона, град.	44	35	47

Склон представляет собой открытое пространство шириной 66 м, с запада и востока ограниченное древесными посадками, которые появились в результате самозарастания. Деревья растут одиночно, их высота и возраст разные. Высота травостоя 30–50 см, проективное покрытие – 50–70 %.

Фитоценоз представлен разнотравьем, ведущие семейства – Розоцветные, Сложноцветные и Бобовые. Растительность характеризуется наличием ксерофитных видов, характерных для луговых сообществ (Корникова, 2008).

В пределах первого яруса обнаружено 5 скоплений *F. vesca* площадью от 2,5 до 142,5 м² (19,2 % от площади яруса), на втором – 4 пятна земляники площадью от 9,55 до 558,01 м² (26,9 % от площади яруса). Суммарная площадь зарослей *F. vesca* составила 941,7 м² – 23,6 % от исследуемой площади склона. В целом на нижнем ярусе доля зарослей земляники меньше, чем на верхнем. В обоих случаях пятна земляники максимально представлены в восточной части склона.

В обеих ценопопуляциях значения индекса Одума были намного выше 1 ($I_{\text{Од}} = 7,9\text{--}48,4$), что свидетельствует о групповом размещении розеток, характерном для наземноползучих растений (Ценопопуляции растений..., 1988). Хотя в ЦП2 контагиозность распределения розеток выражена сильнее, чем в ЦП1 ($I_{\text{Од}} = 35,7\text{--}48,4$ и 7,87, соответственно). Такую закономерность С.А. Дубровная (2000) связывает с неоднородностью биотопа и локальной неоднородностью среды.

Данные по числу, плотности и доле счетных единиц земляники лесной приведены в таблице 2. Дисперсионный анализ не выявил достоверных отличий между значениями одноименных признаков в разных ценопопуляциях. При вычислении t-критерия Стьюдента ($p < 0,05$) обнаружены достоверные отличия между значениями числа, плотности и доли вегетативных и генеративных розеток в пределах ЦП1 и ЦП2.

В среднем на учетных площадках березового фитоценоза (ЦП1) насчитывали 32–56 розеток, их плотность составила 3–6 шт./м². Из них вегетативных розеток было 29–43 экземпляра (77–90 % от общего числа, плотность – 0,4–1,4 шт./м²), генеративных – 3,5–14 шт. (10–23 %, 3–4,5 шт./м²). В контроле соотношение генеративных и вегетативных розеток составило 1 : 5.

Аналогичная закономерность наблюдалась в трансформированном местообитании. При этом признаки ценопопуляции земляники характеризовались гораздо большими значениями: среднее число

Таблица 2

Признаки ценопопуляций *F. vesca* в трансформированном местообитании (ЦП2) и контроле (ЦП1)

Признак		ЦП1	ЦП2		
			нижний ярус	средний ярус	среднее значение
Число розеток, шт.	генеративных	8,7±5,24	220,7±75,21	131,8±55,27	176,2±46,24
	вегетативных	35,7±6,89	362,0±174,59	343,7±112,84	352,8±93,06
	общее	44,3±11,86	582,7±234,75	475,3±167,76	529,0±131,25
Плотность розеток, шт./м ²	генеративных	0,9±0,52	7,36±2,51	4,4±1,84	5,9±1,54
	вегетативных	3,6±0,69	12,1±5,82	11,5±3,76	11,8±3,1
	общая	4,4±1,19	19,4±7,84	33,9±13,45	26,7±7,68
Доля розеток, %	генеративных	16,6±6,36	39,4±8,83	26,0±2,38	32,7±5,06
	вегетативных	83,4±6,36	60,6±8,83	74,0±2,38	67,31±5,06

розеток – 398–660, плотность – 21–34 шт./м². Из них вегетативных розеток насчитывалось 250–446 (62–73 % от общего числа, плотность – 9–15 шт./м²), генеративных – 130–222 шт. (27–38 %, 4–7 шт./м²). В целом на склоне отвала вегетативных розеток формировалось вдвое больше, чем генеративных. По сравнению с контролем вегетативных розеток произрастало в 20, а генеративных – в 10 раз больше. Плотность насаждений была выше в 3–6 раз.

На отвале в нижней части заросли земляники лесной характеризовались большими значениями параметров по сравнению со средним ярусом. Исключение составили общая плотность и доля вегетативных розеток. Максимальные значения признаков структуры ЦП2 отмечали у подножия отвала и на верхней границе исследуемой территории. На этих площадках из-за особенностей рельефа аккумулируется влага.

Таким образом, в естественном фитоценозе *F. vesca* образовывала менее выраженные скопления по сравнению с зарослями на отвале, что объясняется высокой нагрузкой со стороны конкурентных видов в березовом лесу и локальной неоднородностью среды. В обеих ценопопуляциях генеративных розеток формировалось меньше, чем вегетативных, но в контроле эта разница выражена сильнее. В трансформированном местообитании в условиях достаточного освещения и количества влаги ценопопуляция земляники характеризовалась максимальными значениями признаков структуры.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Кемеровской области / Под ред. М.И. Черниковой. – Л.: Гидрометеоздат, 1973. – 142 с.
- Азы науки о радиоактивности / Лаборатория радиационного контроля ЛРК-1 (МИФИ): аттестат аккредитации Федерального агентства по техническому регулированию и метрологии № САРК RU.0001.441004 от 10.06.2010 г. – URL: http://www.radiation.ru/begin/begin.htm#1_12 (дата обращения: 25.04.2015).
- Горышина Т.К.** Экология растений: Учебное пособие. – М.: Высш. шк., 1979. – 368 с.
- Дубровная С.А.** Структура природных популяций земляники лесной (*Fragaria vesca* L.): Дисс. ... канд. биол. наук. – Йошкар-Ола, 2000. – 195 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.
- Ильина В.Н.** Исследования ценоценозов популяций растений (фитоценопопуляций) в Самарской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии, 2010. – Т. 19, № 3. – С. 99–121.
- Корниасова Н.А.** Формирование флоры угольного отвала в результате естественного зарастания (на примере разреза «Кедровский») // Проблемы обеспечения экологической безопасности в Кузбасском регионе: в 4 кн.; кн. IV/ ГУ КузГТУ. – Кемерово, 2008. – С. 146–150.
- Куминова А.В.** Растительность Кемеровской области: ботанико-географическое районирование. – Новосибирск: Изд-во Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1949. – 167 с.
- Мазнев Н.И.** Энциклопедия лекарственных растений. – М.: Мартин, 2004. – 187 с.
- Носов Н.А.** Лекарственные растения. – М.: ЭКСМО-Пресс, 2001. – 350 с.
- Онипченко В.Г.** Функциональная фитоценология: Синэкология растений. – М.: КРАСАНД, 2014. – 576 с.
- Определитель растений Кемеровской области / И.М. Красноборов, Э.Д. Крапивкина, М.Н. Ломоносова и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. – 477 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. наука, 1952. – 391 с.

Флора Сибири. Rosaceae. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 1988. – 200 с.

Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

SUMMARY

The article is an explanation of character placement in space, the number and density difference of *F. vesca* vegetative and generative rosettes growing in natural and disturbed habitats.

УДК 58.02(571.150)

М.Ю. Соломонова, Н.Ю. Сперанская, М.М. Силантьева, А.А. Митус

M.Yu. Solomonova, N.Yu. Speranskaya, M.M. Silantieva, A.A. Mitus

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ФИТОЛИТОВ В ФОРМЕ ТРАПЕЦИЕВИДНЫХ КОРОТКИХ ЧАСТИЦ У ЗЛАКОВ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

INCIDENCE OF PHYTOLITHS AT FORM OF TRAPEZIUM-SHAPE SHORT PARTICLES OF GRASSES OF DIFFERENT ECOLOGICAL GROUPS IN THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA

В статье приведены результаты исследования встречаемости фитолитов в форме трапециевидных коротких частиц у злаков юга Западной Сибири. Проанализирована распространение морфотипа у видов трех подсемейств злаков, относящихся к различным эколого-ценотическим группам по отношению к увлажнению и различным жизненным формам. Наиболее часто фитолиты исследуемой формы встречаются у видов подсемейства *Pooideae*, относящихся к плотнoderновинным эуксерофитам.

Введение

В процессе жизнедеятельности все растения способны усваивать кремний из окружающей среды. В растительных тканях кремний находится в виде водорастворимых соединений типа ортокремневой кислоты и ортокремневых эфиров (Колесников, 2001). При определенных условиях эти формы кремния в растениях образуют нерастворимые минеральные полимеры, которые осаждаются в тканях и клетках формируют фитолиты – частицы специфичной формы.

Специфичность фитолитов разных таксономических и экологических групп позволила сформироваться особому направлению палеоботаники – фитолитному анализу. Суть метода заключается в изучении фитолитов различных форм в пробах почвенного грунта и реконструкции на их основе состава растительных сообществ.

Фитолиты злаков обладают наибольшей специфичностью и значимостью для фитолитных исследований степных фитоценозов. Одной из типично степных форм считаются трапециевидные короткие частицы (рис. 1) (Гольева, 2001; Соломонова и др., 2013). Эти фитолиты имеют небольшие размеры и образуются в эпидермисе ряда злаков.

Под трапециевидными короткими частицами подразумеваем формы, имеющие боковую проекцию в виде трапеции. Для них характерно округлое или прямоугольное основание, длина которого превосходит высоту боковой трапеции. Согласно международной номенклатуре (Madella et al., 2005) к описанным выше формам мы можем отнести как непосредственно морфотипы «Trapeziform short cell», так и некоторые укороченные формы морфотипа «Rondel». Оба этих морфотипа относят к фитолитам одной эколого-специфичной группы (Bremond et al., 2008).

Для каждого географического региона мира имеются свои особенности в подходах интерпретации фитолитного анализа с учетом специфики местной флоры. Поэтому в задачи исследования входило изучение видовой, ценотической приуроченности фитолитов трапециевидной формы, и отношение растений, их производящих, к увлажнению.

Материалы и методы

Исследованы трапециевидные короткие частицы 34 видов злаков флоры юга Западной Сибири. Большая часть видов принадлежит к подсемейству *Pooideae*, четыре вида относятся к *Panicoideae* и один вид к *Arundinoideae*.

Фитолиты были выделены с помощью сухого озоления в муфельной печи при 400 °С, а затем обработаны соляной кислотой для удаления карбонатов. Отмытые от соляной кислоты и высушенные пробы изучались под световым микроскопом Olympus BX-51.

Доля трапециевидных коротких частиц была рассчитана от всего количества фитолитов. Рассчитан 95 % доверительный интервал: $p \pm 1,96 \times sp$, где p – выборочная доля, sp – ее стандартная ошибка:

$$s_p = \sqrt{\frac{p \times (1 - p)}{n}}$$

Где n – объем выборки (Гланц, 1998).

Эколого-ценотическая приуроченность злаков оценена с использованием экологических оптимумов увлажнения видов А.Ю. Королюка, соответствующих середине интервальной оценки экологических шкал Раменского (Королюк, 2006). Кроме того, учтены сведения по экологическим группам видов по отношению к увлажнению, а также их жизненные формы (Силантьева, Елесова, 2014).

Результаты и их обсуждение

Таксономическая значимость трапециевидных коротких частиц соответствует принятым международным представлениям об этой форме. В большом количестве подобный морфотип продуцируют представители подсемейства Pooideae (табл. 1). У представителей подсемейств Panicoideae и Arundinoideae этих форм мало, или они отсутствуют, что также соответствует исследованиям на других территориях земного шара (Piperno, 2006; Bremond et al., 2008).

Фитолиты в форме трапециевидных коротких частиц отсутствуют у следующих видов: *Panicum miliaceum*, *Phragmites australis* и *Phleum pratense*.

Panicum miliaceum является представителем подсемейства Panicoideae, для которого не характерно образование фитолитов в форме трапеций и конусов (Bremond et al., 2008, Сперанская и др., 2013). Основными морфотипами этого подсемейства являются двуплостные короткие частицы и крестообразные короткие частицы. У *Panicum miliaceum* преобладают крестообразные короткие частицы.

Phragmites australis относится к подсемейству Arundinoideae, для которого также не характерно образование трапециевидных коротких частиц. Диагностической формой подсемейства являются седловидные короткие частицы (Bremond et al., 2008; Lu, Liu, 2003).

Отсутствие изучаемой формы фитолитов у *Phleum pratense* объясняется экологической спецификой вида.

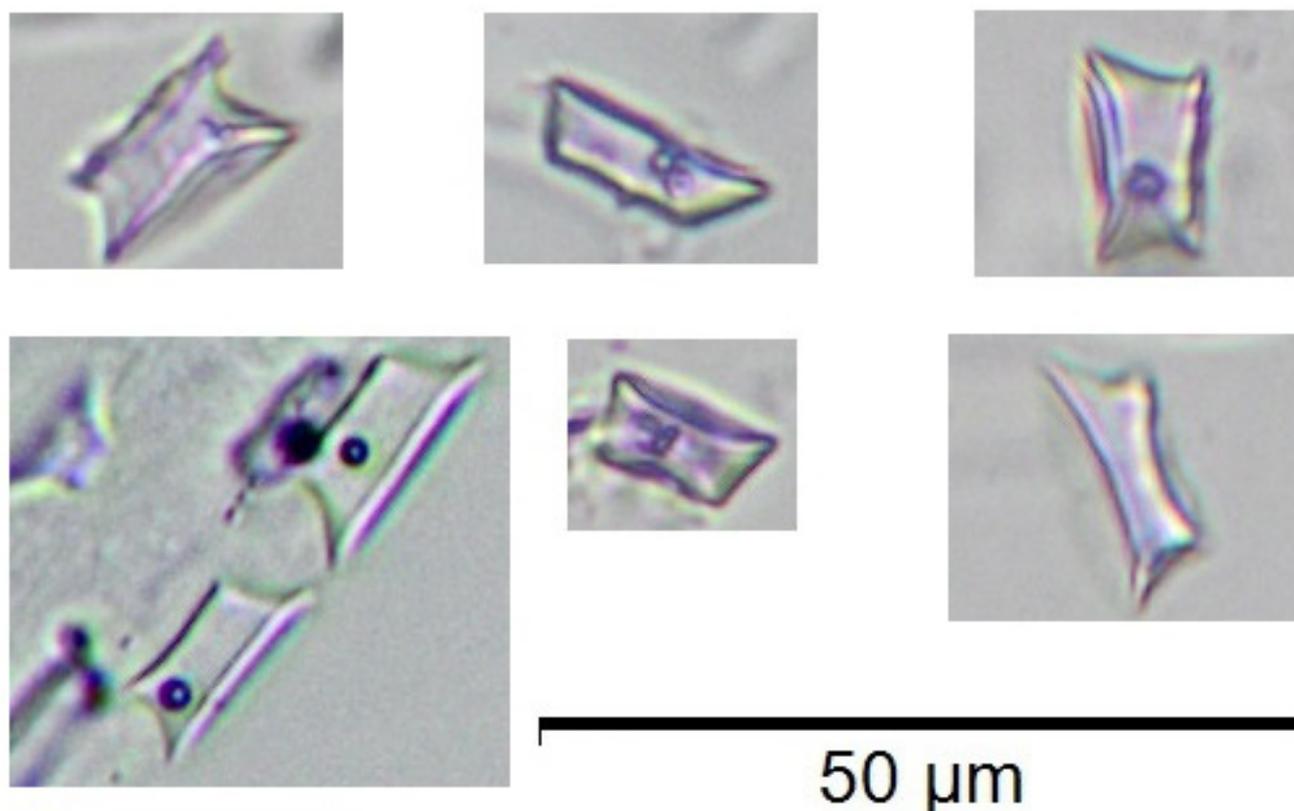


Рис. 1. Фотографии трапециевидных коротких частиц в световой микроскоп (20х).

Формирование трапецевидных коротких частиц у злаков различных экологических групп. Продуцирование фитолитов в форме трапецевидных коротких частиц злаками различных экологических групп отражено в таблице 1.

Эуксерофиты продуцируют трапецевидные короткие частицы в большом количестве, часто около 30 % и более от общего числа всех фитолитов. Среди изученных видов исключениями являются *Leymus dasystachis* и *Koeleria cristata*. У первого вида помимо трапецевидных формируются другие короткие частицы – усеченные конусовидные. Фитолиты подобной формы исследователями считаются степными и сре-

Таблица 1

Основные характеристики исследуемых объектов

Вид	Подсемейство	Экологическая группа ¹	Жизненная форма ²	Индекс увлажнения ³	Доля коротких трапецевидных частиц (%)
<i>Agropyron pectinatum</i>	Pooideae	ЭК	РхД	36,5	32
<i>Stipa lessingiana</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	39	34
<i>Stipa korshinskyi</i>	Pooideae	МК	ПлД	42	32
<i>Stipa capillata</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	43	36
<i>Koeleria cristata</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	43,5	3
<i>Stipa pennata</i>	Pooideae	МК	ПлД	46	29
<i>Leymus angustus</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	49,5	24
<i>Festuca rupicola</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	49,5	32
<i>Festuca pseudovina</i>	Pooideae	МК	ПлД	50	40
<i>Setaria viridis</i>	Panicoideae	ЭМ	О	50	3
<i>Poa krilovii</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	53,2	29
<i>Bromopsis inermis</i>	Pooideae	ЭМ	ДлК	54	10
<i>Leymus dasystachis</i>	Pooideae	ЭК	РхД	55,5	16
<i>Elytrigia repens</i>	Pooideae	ЭМ	ДлК	56	9
<i>Setaria pumila</i>	Panicoideae	КМ	О	56,9	2
<i>Calamagrostis epigeios</i>	Pooideae	МК	ДлК	57	11
<i>Elymus gmelinii</i>	Pooideae	МК	РхД	58	24
<i>Phleum pratense</i>	Pooideae	ЭМ	РхД	59	0
<i>Panicum miliaceum</i>	Panicoideae	ЭМ	О	59,3	0
<i>Elymus exelsus</i>	Pooideae	КМ	РхД	59,5	23
<i>Melica nutans</i>	Pooideae	ЭМ	ДлК	60	2
<i>Trisetum sibiricum</i>	Pooideae	ЭМ	ККК	60	3
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Pooideae	ЭМ	ДлК	61	6
<i>Echinochloa crusgalii</i>	Panicoideae	ЭМ	О	61,4	3
<i>Poa angustifolia</i>	Pooideae	МК	РхД	61,5	19
<i>Hordeum jubatum</i>	Pooideae	ЭК	О	61,7	11
<i>Agrostis vinealis</i>	Pooideae	КМ	РхД	63	11
<i>Festuca pratensis</i>	Pooideae	ЭМ	РхД	63	23
<i>Dactylis glomerata</i>	Pooideae	ЭМ	РхД	63,5	6
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	Pooideae	ГГ	ДлК	64,5	9
<i>Agrostis tenuis</i>	Pooideae	МГ	РхД	68,5	6
<i>Agrostis gigantea</i>	Pooideae	МГ	РхД	69,5	7
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	Pooideae	МГ	ЗВ, РхД	70	2
<i>Phragmites australis</i>	Arundinoideae	ГГ	ЗВ, ДлК	77,5	0

¹Сокращения соответствуют: ЭК – эуксерофиты, МК – мезоксерофиты, КМ – ксеромезофиты, ЭМ – эумезофиты, МГ – мезогигрофиты, ГГ – гигрофиты.

²Сокращения соответствуют: РхД – рыхлодерновинные, ПлД – плотнодерновинные, ДлК – длиннокорневищные, ККК – короткокорневищные, ЗВ – земноводные, О – однолетние

³ Индекс увлажнения по А.Ю. Королюку (2006)

⁴Доля коротких трапецевидных частиц от всего количества фитолитов.

ди злаков часто встречаются также у ковылей (Сперанская и др., 2014). У *Koeleria cristata* короткие частицы любой формы редки, а для рода *Koeleria* в целом характерны волнистые пластинки. Эти же формы указаны Н.К. Киселевой как индикаторы и для рода *Agropyron* (Динесман и др., 1989). Но у *Agropyron pectinatum* помимо волнистых пластинок формируются в большом количестве трапециевидные короткие частицы.

Большинство мезоксерофитов также в большом количестве формируют фитоциты в форме трапециевидных коротких частиц. Особенно много их у овсяницы ложноовечьей и ковылей. Мало у *Calamagrostis epigeios*. Последний вид произрастает на лугах, в разреженных лесах, среди кустарников, на песках и галечниках. Основными его морфотипами являются трапециевидные полилопастные частицы и трихомы, которые в предыдущих исследованиях были отмечены как морфотипы лесных и луговых злаков (Сперанская и др., 2013).

Среди изученных злаков к ксеромезофитам относятся три вида. Количество трапециевидных коротких частиц у них варьирует, но в целом значения ниже, чем у большинства эуксерофитов и мезоксерофитов.

У эумезофитов, мезогигрофитов и гигрофитов фитоциты в форме трапециевидных коротких частиц ожидаемо мало или они отсутствуют. Исключением, как и при анализе продуцирования этого морфотипа трапециевидными короткими частицами, является *Festuca pratensis*.

У видов различных по увлажнению местообитаний количество трапециевидных коротких частиц варьирует. Так, у видов с более низким значением индекса увлажнения количество фитоциты в форме трапециевидных коротких частиц выше (рис. 2). Однако, есть исключения. У *Koeleria cristata* – индекс увлаж-

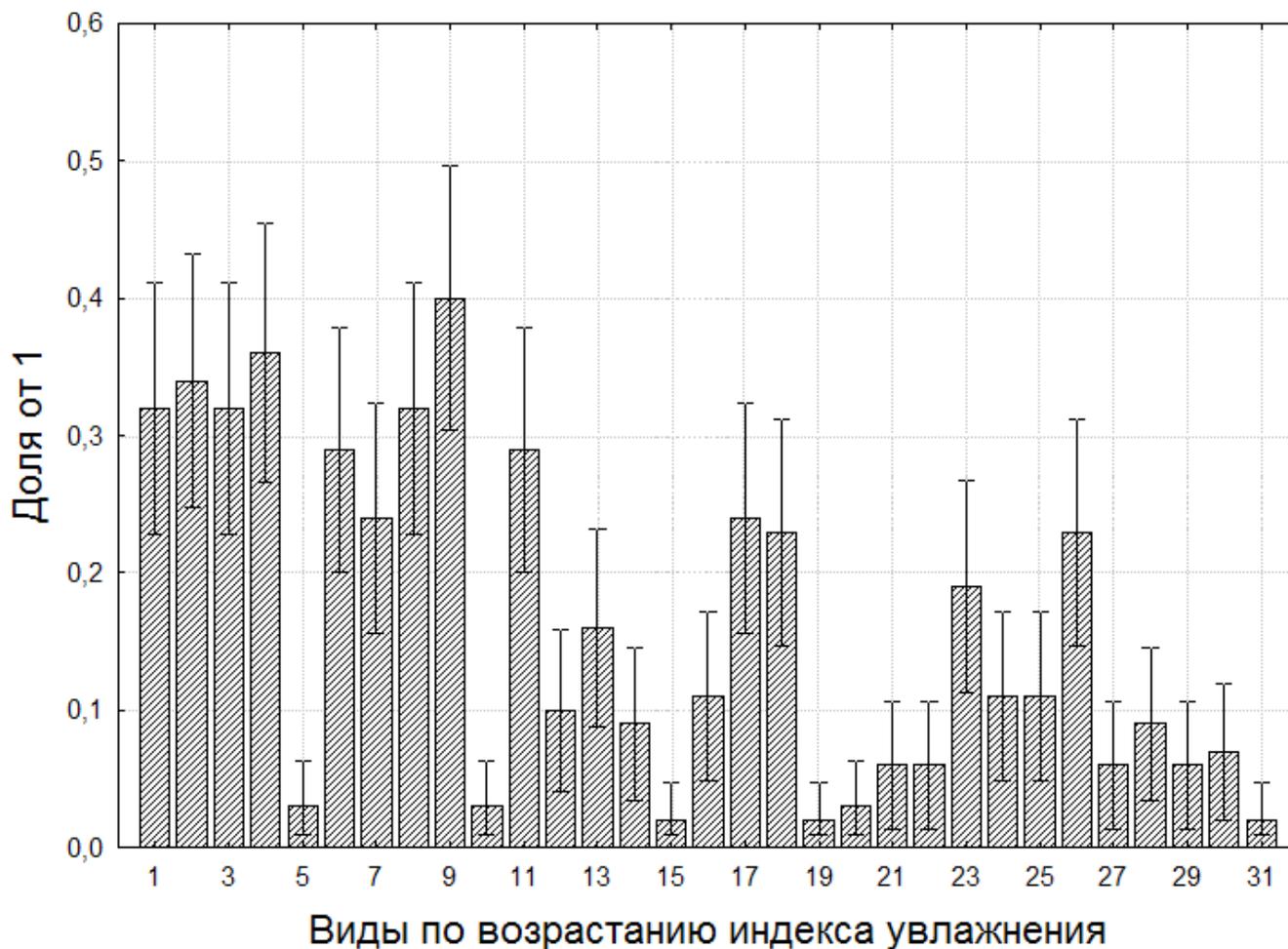


Рис. 2. Доля трапециевидных коротких частиц от всего объема фитоциты у различных видов злаков: 1 – *Agropyron pectinatum*, 2 – *Stipa lessingiana*, 3 – *Stipa korshinskyi*, 4 – *Stipa capillata*, 5 – *Koeleria cristata*, 6 – *Stipa pennata*, 7 – *Leymus angustus*, 8 – *Festuca rupicola*, 9 – *Festuca pseudovina*, 10 – *Setaria viridis*, 11 – *Poa krylovii*, 12 – *Bromopsis inermis*, 13 – *Leymus dasystachis*, 14 – *Elytrigia repens*, 15 – *Setaria pumila*, 16 – *Calamagrostis epigeios*, 17 – *Elymus gmelinii*, 18 – *Elymus exelsus*, 19 – *Melica nutans*, 20 – *Trisetum sibiricum*, 21 – *Brachipodium pennatum*, 22 – *Echinocloa crusgalii*, 23 – *Poa angustifolia*, 24 – *Hordeum jubatum*, 25 – *Agrostis vinealis*, 26 – *Festuca pratensis*, 27 – *Dactylis glomerata*, 28 – *Calamagrostis pseudophragmites*, 29 – *Agrostis tenuis*, 30 – *Agrostis gigantea*, 31 – *Alopecurus arundinaceus*.

нения которого близок к параметрам ковылей, трапециевидные короткие частицы отсутствуют. Возможно это связано с формированием у него особой формы фитоцитов, встречающейся изредка у некоторых родов злаков (*Agropyron*, *Koeleria*, *Poa*) – волнистых пластинок (Динесман и др., 1989). У большинства видов с индексом увлажнения выше 55 количество трапециевидных коротких частиц меньше. У представителей подсемейства *Pooideae*, виды которого характеризуются высоким индексом увлажнения, формируются трапециевидные полилопастные частицы. Эти особенности не отмечены у видов рода *Elymus*, а также у *Festuca pseudovina*. Возможно, для родов *Elymus* и *Festuca* продуцирование фитоцитов в форме трапециевидных коротких частиц является таксономическим признаком. Таким образом, увлажнение – не единственный фактор, от которого зависит образование фитоцитов определенного морфотипа.

Формирование трапециевидных коротких частиц у злаков различной жизненной формы (табл. 1).

У плотнодерновинных злаков, которые формируют основной состав степных сообществ, встречаются трапециевидные короткие частицы в большом количестве (от 30 до 40 %), исключая уже описанный выше *Koeleria cristata*.

Среди рыхлодерновинных злаков наблюдается разброс по количеству продуцируемых трапециевидных коротких частиц от 0 до 32 %.

Наименьшее количество трапециевидных коротких частиц встречается у длиннокорневищных злаков и однолетников (*Calamagrostis epigeios*, *Setaria viridis*). Очень мало фитоцитов этой формы и у короткокорневищного вида *Trisetum sibiricum*.

В целом, анализ встречаемости трапециевидных частиц у злаков имеет выраженную взаимосвязь с их жизненными формами.

Выводы:

1. Большинство представителей подсемейства злаков юга Западной Сибири *Pooideae* формируют фитоциты в форме трапециевидных коротких частиц, но в различном количестве.

2. Формирование трапециевидных коротких частиц зависит от отношения вида злака к увлажнению по шкале А.Ю. Королюка. Наибольшее количество фитоцитов в форме трапециевидных коротких частиц формируется у видов с коэффициентом увлажнения менее 54, а наименьшее – у видов с коэффициентом увлажнения более 60. Подобное соотношение характерно и для различных экологических групп растений по отношению к увлажнению. Наиболее характерны фитоциты этого морфотипа для эуксерофитов, у остальных встречаются реже.

3. Почти у всех изученных плотнодерновинных злаков фитоциты в форме трапециевидных коротких частиц являются доминирующей формой. У всех длиннокорневищных и однолетних злаков этот морфотип формируется в небольшом количестве или отсутствует. Рыхлодерновинные злаки объединяют виды как с большим, так и с малым количеством трапециевидных коротких частиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Гланц С.** Медико-биологическая статистика. Пер. с англ. – М.: Практика, 1998. – 459 с.
- Гольева А.А.** Фитоциты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. – Сыктывкар: Элиста, 2001. – 200 с.
- Динесман Л.Г., Киселева Н.К., Князев А.В.** История степных экосистем Монгольской Народной Республики. – М: Наука, 1989. – 215 с.
- Колесников М.П.** Формы кремния в растениях // Успехи биологической химии, 2001. – Т. 41. – С. 301–332.
- Королюк А.Ю.** Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана, 2006. – Выпуск 12. – С. 3–28.
- Силантьева М.М., Елесова Н.В.** Типологические особенности флор: учебное пособие. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2014. – 186 с.
- 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. – Т. 10 (26). – С. 10–16.
- Сперанская Н.Ю., Соломонова М.Ю., Силантьева М.М.** Разнообразие фитоцитов ковылей (*Stipa*) юга Западной Сибири // Известия АлтГУ. – № 3 (83), Т. 1. – С. 89 – 94.
- Сперанская Н.Ю., Соломонова М.Ю., Силантьева М.М.** Трихомы и лопастные фитоциты растений как возможные индикаторы мезофильных сообществ при реконструкции растительности // Приволжский научный вестник, 2013. – № 11 (27). – С. 40–46.

Bremond L., Alexandre A., Wooller M.J., Hély Ch., Williamson D., Schäfer P.A., Majule A., Guiot J. Phytolith indices as proxies of grass subfamilies on East African tropical mountains // *Global and Planetary Change*, 2008. – Vol. 61– P. 209–224.

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.

Madella M., Alexandre A., Ball T. International Code for Phytolith Nomenclature. ICPN Working Group // *Annals of Botany*, 2005. – Vol. 96. – P. 253–260.

Piperno D.R. Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists. – Rowman Altamira, 2006. – P. 238.

SUMMARY

The article describes the product of research the incidence of phytoliths at form of trapezium-shape short particles of grasses in the south of Western Siberia. The investigations are made on grasses of different subfamilies, ecological groups in relation to humifying and of different life-form. The most frequent this form is in subfamil Pooideae and species of firm-bunch real-xerophytes.

УДК 582.669.2+581.48

**М.А.Тайсумов, М.У.Умаров, М.А.-М.Астамирова,
А.С.Абдурзакова, С.А.Исраилова, Ф.С.Омархаджиева**

**M.A. Taisumov, M.U. Umarov, M.A.-M. Astamirova,
A.S. Abdurzakova, S.A. Israilov, F.S. Omarhadzhieva**

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ГЕНЕЗИСА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЕМЯН СЕМЕЙСТВА CARYOPHYLLACEAE JUSS.

SOME QUESTIONS ON THE GENESIS OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF SEEDS OF CARYOPHYLLACEAE JUSS. FAMILY

В статье приводятся сведения о морфологических признаках семян сем. Гвоздичных (Caryophyllaceae Juss.), а также о генетических связях между конкретными таксонами, в том числе в пределах семейств.

Эволюционно-морфологическое исследование отдельных таксонов является важным направлением в изучении биологического разнообразия. Семейство Caryophyllaceae Juss. – одно из крупнейших семейств, включает около 80 родов и 2000 видов, распространенных в Евразии, Африке и Америке (Девятов, Тайсумов, 1999; Тайсумов, 1997). Широкий ареал и многообразие условий обитания способствовали становлению у многих видов своеобразных вегетативных и репродуктивных структур. Однако до сих пор нет представления о морфологической эволюции семян гвоздичных в целом и специальные исследования по морфологии большинства представителей семейства не проводились.

В систематике растений морфологические признаки семян как внешнего, так и внутреннего строения, до настоящего времени почти не используются. До сих пор число видов растений, имеющих более или менее полное описание семян очень невелико. В большинстве своем оно приводится лишь для растений, в той или иной мере имеющих отношение к сельскому хозяйству: семена культурных растений хлебных злаков, лекарственных, эфиромасличных, сорных и других групп растений (Доброхотов, 1961; Ленков, 1928; Чижов, 1942) или декоративных (Пидотти, 1952). Однако основная масса растений не имеет каких-либо характеристик семян, или имеющиеся сведения настолько скудны, что по существующим описаниям невозможно представить себе внешний облик семян тех растений, о которых идет речь («Флора СССР», «Флора Кавказа» и мн. др.). В связи с этим и возникла необходимость исследования морфологии семян не только сорных, но и дикорастущих представителей семейства гвоздичных, встречающихся на территории Российского Кавказа. Эта группа растений представляет интерес не только в систематическом и прикладном отношении, но и с точки зрения палеоботаники, т. к. семена представителей Caryophyllaceae и других семейств, входящих в порядок Centrospermae, начинают появляться в отложениях, относящихся к миоцену, а в плиоцене и четвертичном периоде уже достигают почти современного разнообразия.

Цель исследований – выявление генетических связей между конкретными таксонами, в том числе в пределах семейств. Достижение ее особенно важно для крупных полиморфных семейств, в числе которых и семейство гвоздичных (Caryophyllaceae).

Исследуя взаимоотношения различных морфологических признаков семян семейства гвоздичных, нам удалось наметить вероятные морфогенетические связи между его различными родами. Для выяснения родового разнообразия морфологических признаков были изучены семена представителей всех родов этого семейства.

Морфологические признаки семян семейства, такие как скульптура, форма семян и зародыша и ряд других, весьма разнообразны. Для семян большинства представителей семейства характерным элементом скульптуры является бугорок, расположенный либо на звездчатом, либо на простом основании; лишь у немногих видов поверхность семян мелкоморщинистая или совершенно лишенная скульптуры.

Отсутствие скульптуры, по-видимому, следует рассматривать, как явление вторичное, так как для большинства семян представителей других семейств, входящих в порядок Centrospermae, характерны семена с бугорками различных типов. В связи с тем, что разнообразие типов скульптуры хорошо заметно уже при первом знакомстве с семенами различных представителей сем. Caryophyllaceae Juss., считаем целесообразным начать рассмотрение морфологических признаков с разнообразия скульптуры семян, характерного для данного семейства.

Наиболее примитивным типом скульптуры в пределах семейства, по-видимому, следует считать продолговатые бугорки типа *Stellaria graminea* L., расположенные на звездчатом основании и образовавшиеся, вероятно, при распаде концентрических валиков, характерных, например, для семян *Aizoon hispanicum* L. (сем. Aizoaceae Rudolphi) Этот тип скульптуры характерен и для семян других видов рода *Stellaria* L., а также для некоторых представителей родов *Cerastium* L. и *Myosoton* Moench. От этого типа эволюция, видимо, шла в двух направлениях:

1. Резкое уменьшение высоты продолговатых бугорков, ведущее сначала к образованию струйчатой скульптуры, встречающейся у *Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong. и некоторых других видов этого рода, а также у рода *Wilhelmsia*, *Merckia*. В дальнейшем происходит полное исчезновение скульптуры – роды *Stellaria*, *Queria*, *Minuartia*, *Honkenya*, *Thylacospermum*, *Spergularia*, *Paronychia*, *Herniaria*, *Pteranthus*, *Cucubalus* и *Acanthophyllum*.

2. Сокращение длины продолговатых бугорков семян и образование конических бугорков со звездчатым основанием – «тип *Cerastium holosteam* Fisch. ex Hornem», роды *Stellaria*, *Cerastium*, *Minuartia*, *Arenaria*, *Viscaria*, *Lychnis* L. и *Steris* = *Viccaria*. От семян со скульптурой подобного типа эволюция могла пойти в четырех направлениях (табл. 1).

Не подлежит сомнению, что огромную роль в формировании различных типов скульптуры играли условия обитания видов. При этом, однако, существенное значение имеют не только внешние воздействия на наземные части растений, но и питание растений в течение вегетационного периода. Как показали исследования Е.И. Salisbery (1958), соотношение семян с бесцветным окаймлением и лишенных его (у *Spergularia*

Таблица 1

Направления эволюции скульптуры семян

1	2	3	4
Расширение основания бугорков и некоторое уменьшение их числа – «тип <i>Cerastium schmalhauseni</i> Pacz», роды <i>Stellaria</i> , <i>Cerastium</i> и <i>Polycarpon</i> .	Между бугорками расширение основания бугорков, до почти полного их сливания между собой, причем лучи сильно редуцируются, но сохраняются. У семян «типа <i>Silene dichotoma</i> Ehrh.»), обладающих, с нашей точки зрения, мало подвинутой скульптурой, еще хорошо выражена коническая верхушка бугорка (<i>Lepyrodiclis</i> , <i>Bufonia</i> , <i>Minuartia</i> , <i>Spergula</i> , <i>Spergularia</i> = <i>Alsine</i> , <i>Agrostema</i> , <i>Lychnis</i> , <i>Silene</i> , <i>Coronaria</i> , <i>Melandrium</i> , <i>Petrocoma</i> и <i>Gypsophila</i> . В дальнейшем происходит еще большее уплощение бугорков с образованием скульптуры «типа <i>Silene bupleroides</i> L. = <i>S. longiflora</i> Ehrh.»), роды <i>Sagina</i> , <i>Minuartia</i> , <i>Arenaria</i> , <i>Moehringia</i> , <i>Silene</i> , <i>Coronaria</i> , <i>Melandrium</i> , <i>Gypsophila</i> , <i>Petrocharia</i> = <i>Tunica</i> , <i>Kohlrauschia</i> , <i>Dianthus</i> , <i>Saponaria</i> и <i>Velezia</i> .	Значительное удлинение бугорков, с образованием внутри каждого из них воздушной полости, а также скульптура «типа <i>Stellaria holostea</i> L.» встречаются у родов <i>Stellaria</i> , <i>Pseudostellaria</i> Pax., <i>Minuartia</i> и <i>Silene</i> . В дальнейшем происходит удлинение бугорков, расположенных на спинке семян, – «тип <i>Minuartia rhodocalyx</i> (Albov) Woronow», роды <i>Minuartia</i> , <i>Arenaria</i> и <i>Ixoca</i> = <i>Heliosperma</i> . Конечным этапом этой линии эволюции, по-видимому, можно считать образование на спинке семени кольца из слившихся между собой бугорков. Возникает «тип <i>Spergula morisonii</i> Boreau = <i>S. vernalis</i> », характерный как для других видов этого рода, так и для некоторых видов рода <i>Spergularia</i> . Образование скульптуры подобного типа, по-видимому, связано с необходимостью увеличения парусности семян, облегчающей их распространение. Следует отметить, что скульптура семян этой линии эволюции характерна либо для обитателей морских побережий, открытых участков тундры или склонов гор, либо для сорных растений (некоторые виды <i>Spergula</i>). При этом у семян сорных растений намечается тенденция к уменьшению парусности за счет сокращения ширины окаймления и увеличения общих размеров семян.	Увеличивается число бугорков, и исчезает звездчатое основание – «тип <i>Telephium orientale</i> ».

salina J. et C. Presl.) изменяется в течение вегетационного периода: семена с бесцветным окаймлением образуются в большем количестве в период, наиболее благоприятный для роста растений, к концу же вегетационного периода число таких семян уменьшается и, соответственно, возрастает количество семян без окрыления. E.J. Salisbury объясняет, подобное явление ухудшением питания растений в конце вегетационного периода.

Из приведенной схемы можно видеть, что скульптура семян сем. Caryophyllaceae весьма многообразна. Кроме выделенных, существует большое количество переходных форм. Обращает на себя внимание то, что, наряду с весьма полиморфными по этому признаку родами, как например, *Stellaria*, *Cerastium*, *Silene*, имеются роды *Dianthus*, *Acanthophyllum*, *Tunica* и другие с весьма с однообразной поверхностью семян.

Исследуя основные направления эволюции формы семян, по нашему мнению, наиболее примитивными в этом отношении, вероятно, следует считать сферические семена. Примером, по-видимому, вторично упрощенных семян такого типа являются семена родов *Spergula* и *Vaccaria*. От них эволюция могла пойти в трех направлениях (табл. 2).

Таблица 2

Направления эволюции формы семян

1	2	3
Уплотнение семян, приведшее к образованию ладьевидных и щитовидных семян – «тип <i>Dianthus deltoides</i> L.», встречающийся у родов <i>Tunica</i> , <i>Kohlrauschia</i> , <i>Dianthus</i> и <i>Velesia</i> .	Образование почковидных семян с выпуклой спинкой – «тип <i>Stellaria holostea</i> », роды <i>Stellaria</i> , <i>Pseudostellaria</i> , <i>Myosoton</i> , <i>Arenaria</i> , <i>Moehringia</i> , <i>Telephium</i> , <i>Silene</i> = <i>Viscaria</i> , <i>Ихоса</i> = <i>Heliosperma</i> , <i>Silene</i> , <i>Lychnis</i> , <i>Coronaria</i> , <i>Melandrium</i> , <i>Petrocoma</i> , <i>Cucubalus</i> и <i>Saponaria</i> . От семян такого типа возможно развитие в двух направлениях.	Постепенное образование асимметричных семян: семена с намечающейся асимметрией – «тип <i>Minuartia caucasica</i> » у <i>Buffonia</i> , <i>Minuartia</i> , <i>Arenaria</i> , <i>Merckia</i> , <i>Hemiaria</i> , <i>Agrostemma</i> , <i>Gypsophila</i> и <i>Acanthophyllum</i> ; дальнейшее увеличение асимметрии – «тип <i>Minuartia arctica</i> », встречающийся у родов <i>Lepyrodicilis</i> , <i>Arenaria</i> , <i>Minuartia</i> , <i>Thylacosperum</i> и <i>Gypsophila</i> ; асимметричные семена с клювовидным выростом (или) либо отстоящим – «тип <i>Spergularia campestris</i> », встречающийся у родов <i>Spergularia</i> , <i>Alsine</i> , <i>Polycarpon</i> , либо прижатым – «тип <i>Paronychia cephaloides</i> », встречающийся у родов <i>Paronychia</i> и <i>Queria</i> .

Постепенное образование глубокой щелевидной борозды: сначала на спинке семени образуется неглубокая борозда с округлыми краями – «тип *Stellaria media*», встречающийся у родов *Stellaria*, *Holosteum*, *Silene* и *Melandrium*; затем борозда углубляется и образуются семена «типа *Silene nana*», встречающегося у родов *Silene* и *Melandrium* (секция *Gastrolychnis*).

У родов *Stellaria*, *Cerastium*, *Honckenya* и *Pteranthus* наблюдается образование овальных и обратно-яйцевидных семян с переходами от форм, не имеющих выраженных граней, – «тип *Stellaria humifusa*», к формам с более или менее резко выраженными гранями – «тип *Cerastium holosteoides*», встречающийся у родов *Cerastium*, *Sagina* и *Honkenya*.

Из нашей схемы видно, что наряду с родами, имеющими полиморфные семена – *Stellaria*, *Silene*, *Melandrium*, имеется ряд родов (*Sagina*, *Tunica*, *Dianthus* и другие) с весьма однообразной формой семян.

Соотношение различных типов зародыша. Наиболее примитивным, с нашей точки зрения, следует считать кольцевой, периферический зародыш «типа *Stellaria holostea*», встречающийся у семян родов *Stellaria*, *Pseudostellaria*, *Myosoton*, *Cerastium*, *Sagina*, *Bufonia*, *Minuartia*, *Honkenya*, *Arenaria*, *Moehringia*, *Merckia*, *Thylacospermum* Fenz., *Telephium* L., *Paronychia* Hill., *Agrostemma*, *Vicaria*, *Heliosperma*, *Silene*, *Lychnis*, *Coronaria*, *Melandrium*, *Petrocoma*, *Cucubalus*, *Gypsophila* и *Acanthophyllum*. От этого типа зародыша эволюция, по-видимому, пошла в трех направлениях (табл. 3).

Таблица 3

Направления эволюции зародыша семян

1	2	3
Постепенное удлинение зародыша, приводящее сначала к образованию «типа <i>Lepyrodiclis holosteoides</i> », встречающегося у родов <i>Lepyrodiclis</i> , <i>Queria</i> , <i>Vaccaria</i> и <i>Saponaria</i> , а затем – к спирально-закрученному зародышу «типа <i>Spergula vulgaris</i> », характерного только для видов этого рода.	Постепенное одностороннее сокращение длины зародыша, в результате из кольцевого он превращается в подкововидный – «тип <i>Spergularia rubra</i> (L.) J. et C. Presl., <i>S. campestris</i> », (роды <i>Spergularia</i> , <i>Alsine</i> , <i>Polycarpon</i> , и <i>Herniaria</i>), а затем полностью распрямляется, (единственным представителем с таким типом зародыша является <i>Pteranthus dichotomus</i> Forssk.).	Распрямление зародыша, происходившее параллельно с его двусторонним сокращением и приведшее к расположению его почти в одной плоскости, – «тип <i>Dianthus deltoids</i> », встречающийся у родов <i>Tunica</i> , <i>Kohlrauschia</i> , <i>Dianthus</i> и <i>Velesia</i> .

Наиболее примитивным типом перисперма, по всей вероятности, следует считать матовый, бесцветный и стекловидный, характерный для семян родов *Stellaria*, *Cerastium*, *Myosoton*, *Holosteum*, *Sagina*, *Lepyrodiclis*, *Queria*, *Minuartia*, *Arenaria*, *Spergularia*, *Spergula*, *Alsine*, *Thylacospermum*, *Telephium*, *Polycarpon*, *Herniaria*, *Pteranthus*, *Heliosperma*, *Silene*, *Coronaria*, *Melandrium* и *Vaccaria*. От такого типа эволюция, по нашему мнению, могла пойти в двух направлениях (табл. 4).

Таблица 4

Направления эволюции типа перисперма семян

1	2
Увеличение плотности, в конечном итоге приводящее к образованию прозрачного, стекловидного перисперма (роды <i>Bufonia</i> , <i>Moeryngia</i> , <i>Petrocoma</i> , <i>Gypsophila</i> , <i>Tunica</i> , <i>Kohlrauschia</i> , <i>Dianthus</i> , <i>Saponaria</i> и <i>Velesia</i>).	Уменьшение плотности, приводящее сначала к еще относительно плотному белому перисперму (роды <i>Paronychia</i> , <i>Merckia</i> , <i>Agrostemma</i> , <i>Viscaria</i> , <i>Silene</i> , <i>Lychnis</i> , <i>Cucubalus</i> и <i>Acanthophyllum</i>), а в дальнейшем – к большому его разрыхлению с образованием мучнистого, белого перисперма, характерного для рода <i>Honkenya</i> .

Проанализируем теперь вероятные пути развития плодов в пределах сем. Гвоздичных.

Основными направлениями, по которым шла эволюция плодов в семействе Гвоздичных, являются: 1) переход от гемелизикарпных плодов к типичным лизикарпным; 2) переход от плодов, вскрывавшихся створками по швам срастания плодолистиков (и, следовательно, с числом створок, равным числу плодолистиков), к плодам, вскрывающимся по швам срастания плодолистиков и по их средним жилкам створками, число которых вдвое больше числа плодолистиков; 3) от плодов, вскрывающихся зубчиками по швам срастания плодолистиков, к плодам, вскрывающимся как по швам, так и по средним жилкам зубчиками в числе, вдвое большем числа плодолистиков; 4) образование невскрывающихся и неправильно вскрывающихся плодов из различных их групп, вскрывающихся створками или зубчиками; 5) переход от плодов с оболочкой к плодам с покрывалом в результате срастания чашечки.

С учетом этих вероятных направлений эволюции плодов нами составлена схема генетических связей. Наиболее примитивным типом плода в пределах сем. Сагуофиллацев является гемелизикарпная коробочка, развивавшаяся из пяти плодолистиков. Примером такого плода с покрывалом может служить род *Vaccaria*. Далее эволюция, по-видимому, пошла в двух направлениях (табл. 5).

От пятичленной коробочки мог произойти переход к коробочке из четырех плодолистиков, вскрывающейся створками. Примером плодов с оболочкой такого типа являются плоды *Sagina* и *Spergularia*, вскрывающиеся четырьмя створками.

Трехчленные плоды, вскрывающиеся тремя створками, характерны для родов *Lepyrodiclis*, *Queria*, *Honkenya*, *Merckia*, *Spergularia*, *Alsine*, *Telephium*, *Polycarpon* (плоды с оболочкой). Вскрывание плодов шестью створками наблюдается у родов *Stellaria* и *Pseudostellaria* (плоды с оболочкой); вскрывание тремя зубчиками встречается у рода *Minuartia* (плод с оболочкой); вскрывание шестью зубчиками характерно для родов *Holosteum*, *Arenaria*, *Moehringia*, *Thylacospermum* (плоды с оболочкой) и *Melandrium* (плод с покрывалом). Ягодообразный плод (невскрывающаяся коробочка) с покрывалом встречается у *Cucubalus*.

Из трехчленных плодов в процессе эволюции образовались плоды, состоящие из двух плодолистиков. Вскрывание двумя створками наблюдается у *Bufonia* и *Lepyrodiclis* (плоды с оболочкой). От вскрыва-

Направления эволюции типа плодов

1	2
Уменьшение числа плодолистиков, составляющих гемелизикарпную коробочку. Гемелизикарпная коробочка из трех плодолистиков характерна для родов <i>Heliosperma</i> и <i>Silene</i> , а из двух – для рода <i>Vaccaria</i> .	Образование из гемелизикарпной коробочки типично лизикарпной, состоящей из пяти плодолистиков. В пределах этого типа от коробочек <i>Sagina</i> и <i>Spergula</i> , вскрывающихся створками, эволюция, по-видимому, шла в направлении вскрывания плодов зубчиками, равными по числу плодолистикам <i>Agrostemma</i> и <i>Lychnis</i> , и <i>Coronaria</i> – плоды с покрывалом. Далее осуществлялся переход к коробочке с зубчиками в числе, вдвое большем, чем число плодолистиков (<i>Myosoton</i> и <i>Cerastium</i> – плоды с оболочкой, <i>Melandrium</i> – плод с покрывалом). Примером невскрывающихся плодов могут служить некоторые виды рода <i>Spergula</i> .

ния плодов створками произошел переход к вскрыванию зубчиками. Двумя зубчиками вскрываются плоды *Acanthophyllum* (плод с покрывалом); четырьмя зубчиками – *Gypsophila*, *Tunica*, *Kohlrauschia*, *Dianthus*, *Saponaria* и *Velesia* (плоды с покрывалом). Невскрывающиеся или неправильно вскрывающиеся плоды характерны для *Paronychia*, *Herniaria* и *Pteranthus* (плоды с оболочкой) и *Acanthophyllum* (плод с покрывалом). Приведенные выше схемы морфогенетических связей различных типов скульптуры семян, их формы, расположения зародыша, перисперма и различных типов плодов представляются, с нашей точки зрения, наиболее вероятными и, как нам кажется, отражают ход эволюции этих признаков в пределах семейства Caryophyllaceae. Эти схемы, как уже отмечалось, охватывают все роды, входящие в сем. Гвоздичных, встречающиеся в России и сопредельных государствах за исключением рода *Scleranthus*. Для видов этого рода характерен невскрывающийся плод с хорошо заметным поперечным валиком.

Можно предполагать, что до появления гипантиеподобного образования плод *Scleranthus* был многосемянным и вскрывался крышечкой. Существующее в настоящее время у этого плода опушение, покрывающее его верхнюю часть, вероятно, существовало и тогда, когда происходило вскрывание плодов. Семена *Scleranthus* бескульптурные, на спинке имеют две продольные широкие борозды. Эти признаки, редко отделяющие *Scleranthus* от других родов Гвоздичных, пока не позволяют указать вероятное местоположение этого рода в приводимой ниже схеме генетических связей в пределах семейства и, может быть, указывают на целесообразность выделения этого рода в особое семейство. Разумеется, решение этого вопроса невозможно без всестороннего изучения всей совокупности признаков рода *Scleranthus*.

Рассматривая схемы вероятных направлений морфогенеза поверхности семян, их формы, внутреннего строения, а также типов плодов в пределах сем. Caryophyllaceae, можно заметить, что общие направления эволюции родов во всех разобранных выше схемах в главных чертах совпадают. Такие в целом примитивные роды, как, например, *Stellaria*, *Myosoton*, *Cerastium*, попадают в нижние части приведенных выше схем. Роды *Moeryngia*, *Saponaria* и другие, являясь более продвинутыми, занимают промежуточное положение. В верхних частях схем находятся роды *Silene*, *Cucubalus*, *Dianthus* и др. В связи с этим становится возможным на основании разобранных выше схем составить сводную схему, чтобы наметить наиболее вероятные морфогенетические связи родов уже на основе всего комплекса разобранных выше признаков. Следует отметить, что существует, по всей вероятности, не менее шести направлений морфогенеза плодов и семян в пределах сем. Caryophyllaceae.

Наиболее обособленной, с нашей точки зрения, является линия, ведущая к единственному роду *Honckenya*. Этот род характеризуется крупными, лишенными скульптуры, семенами с мучнистым, рыхлым периспермом, окружающим зародыш, и этим резко отличается от всех остальных рассматриваемых родов. F. C. Martin (1946) отмечает, что наличие перисперма между зародышем и семенной кожурой сближает этот род с представителями семейства Caryophyllaceae. Виды этого рода, являясь обитателями морских побережий, в экологическом отношении также довольно сильно обособлены от других представителей сем. Гвоздичных.

Вторая линия морфогенетических связей объединяет роды *Myosoton*, *Cerastium*, *Thylacosperum*, *Pseudostellaria*, *Lepyrodiclis*, *Holosteum*, *Stellaria* и, возможно, *Herniaria*. Для этих родов характерно наличие на поверхности семян ширококонических бугорков с округлой или почти плоской верхушкой (изредка бугорки приостренные или семена бескульптурные). Плоды вскрываются створками, число которых равно или вдвое больше числа плодолистиков, либо зубчиками в числе, вдвое большем числа плодолистиков

(редко плоды невскрывающиеся). Здесь же следует отметить, что вопрос о положении рода *Herniaria* нельзя считать окончательно решенным.

Третья линия эволюции объединяет роды *Paronychia* и *Acanthopyllum*. Для них характерны односемянные, вскрывающиеся зубчиками (в числе, равном числу плодолистиков) или неправильно вскрывающиеся плоды и бескульптурные семена, несущие на спинке широкую, неглубокую борозду с волнистыми краями.

Четвертая линия морфогенетических связей включает роды *Spergula*, *Telephium*, *Sagina*, *Polycarpon*, *Spergularia*, *Alsine*, *Arenaria*, *Moehringia*, *Minuartia*, *Merckia*, *Queria*, *Bufonia* и *Pteranthus*. Для представителей этой группы характерен плод с оболочкой, вскрывающейся у большинства представителей створками в числе, равном числу плодолистиков. Только у представителей некоторых родов плоды вскрываются зубчиками, число которых равно числу плодолистиков (*Minuartia*), либо превышает его (*Arenaria*, *Moehringia*), и лишь у *Pteranthus* плод – неправильно вскрывающаяся коробочка. Семена имеют либо остроконечные, либо сглаженные бугорки, и лишь у некоторых представителей они бескульптурные.

Пятая линия развития объединяет роды *Viscaria*, *Agrostemma*, *Heliosperma*, *Silene*, *Lychnis*, *Petrocoma*, *Cucubalus*, *Coronaria* и *Melandrium*. Для них характерна гемилизикарпная или лизикарпная коробочка, вскрывающаяся зубчиками, число которых равно числу плодолистиков (роды *Viscaria*, *Agrostemma*, *Lychnis* и *Coronaria*) или вдвое больше числа плодолистиков (*Heliosperma*, *Silene*, *Petrocoma*, *Melandrium*). Только у рода *Cucubalus* плод – невскрывающаяся ягодообразная коробочка. У большинства представителей семена имеют остроконечные бугорки со звездчатым основанием.

Шестая линия морфогенетических связей включает роды *Vaccaria*, *Saponaria*, *Gypsophila*, *Dianthus*, *Tunica*, *Kohlrashia* и *Velezia*. Для этих родов характерен плод с покрывалом, состоящий из двух плодолистиков и вскрывающийся четырьмя зубчиками. Поверхность семян покрыта продолговатыми или округлыми, а у некоторых представителей уплощенными бугорками.

Расположение родов в рассмотренных схемах не дает основания объединять их в три группы, соответствующие подсемействам Alsinoideae, Paronychioideae и Silenoideae, признаваемым большинством авторов (Голенкин, 1936; Тахтаджян, 1966; Bentham, Hooker 1862; Engler, 1964; Hutchinson, 1964; Pax, Hoffmann, 1934). Роды, входящие в подсем. Alsinoideae, на основе общности морфогенеза семян и плодов распадаются на три группы, причем в две из них входят также представители подсем. Paronychioideae. Роды подсем. Silenoideae разделяются на три группы, в одну из которых входит род *Paronychia*.

Существующее в настоящее время разделение сем. Caryophyllaceae на подсемейства, главным образом на основе строения цветка, расходится с результатами наших исследований. Дальнейшее более детальное исследование генезиса семян и плодов, вероятно, облегчит выяснение главнейших направлений эволюции в пределах данного семейства. Вопрос же о подразделении сем. Гвоздичных на подчиненные систематические группы должен быть решен окончательно на основе изучения всего комплекса признаков его представителей.

Заключение

Изучение морфологии семян представителей семейства Caryophyllaceae показало, что им свойственна значительная изменчивость морфологических признаков, таких как величина, форма, окраска, скульптура и ряд других. Тем не менее, несмотря на довольно значительную, в некоторых случаях, изменчивость, удалось установить, что необходимой минимальной выборкой для характеристики отдельной популяции и вида в целом могут служить 5–10 семян.

Анализ изменчивости морфологических признаков семян позволило, наряду с внутривидовой, выявить и географическую изменчивость, при анализе которой удалось установить определенные закономерности изменения морфологических признаков, позволяющие говорить об их возможной связи с основными направлениями расселения того или иного вида.

Проведенное исследование позволило также, выяснить значение морфологических признаков семян для систематики.

Результаты анализа морфологических признаков семян могут быть использованы также при выяснении взаимоотношений, как отдельных родов, так и различных внутривидовых категорий.

ЛИТЕРАТУРА

Голенкин М.И. Филогения растений // Большая Советская энциклопедия. – М., 1936. – Т. 62. – С. 401.

Деятов А.Г., Тайсумов М.А. Разнообразие ультраструктуры поверхности плодов коробочек подсемейства *Silenoideae* сем. *Caryophyllaceae* // Тр. VI Междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М., 1999. – С. 73–75.

Доброхотов В.Н. Семена сорных растений. – М., 1961. – 464 с.

Леньков П.В. Семена полевых сорных растений европейской части СССР. – М.-Л., 1932. – 167 с.

Пидотти О.А. Атлас определитель семян и плодов однолетних декоративных растений. – М.-Л., 1952. – 99 с.

Тайсумов М.А. Эколого-географический анализ рода *Silene* s. l. Терского Кавказа и Дагестана: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Махачкала, 1997. – 27 с.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966. – 611 с.

Чижев С.Г. Семена овощных культур. – М., 1942. – С. 66–84.

Betham G., Hooker J.D. Genera plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis kewensibus servata definita. – London, 1862. – Vol. 1. – 409 p.

Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 Aufl. Berlin. (Herausgegeben von H. Melchior). – Berlin, 1964. – Bd. 2. – S. 621.

Hutchinson J. The families of flowering plants. Vol. I. Dicotyledons. – London: Oxford, 1964. – 147 p.

Martin F.C. The comparative internal morphology of seed // Amer. Midl. Nat., 1946. – Vol. 363 – P. 513–660.

Pax F., Hoffman K. *Caryophylleae* // A. Engler. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1934. – Bd 16c. – S. 275–364.

Salisbury E.J. *Spergularia salina* and *Spergularia marginata* and their heteromorphic seeds // Kew bull., 1958. – Vol. 1. – P. 45–51.

SUMMARY

The article gives the information about the morphological characteristics of seeds, as well as information on the genetic relationships between specific taxa, including in family *Caryophyllaceae* Juss.

УДК 58.009, 58.084, 58.002

С.В. Федорова

S.V. Fedorova

ASARUM EUROPAEUM L. (ARISTOLOCHIACEAE): ПОЛИЦЕНТРИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СТРОЕНИЯ ОРГАНИЗМА, МОРФОМЕТРИЯ, ПРОДУКТИВНОСТЬ

ASARUM EUROPAEUM L. (ARISTOLOCHIACEAE): POLYCENTRIC STRUCTURE MODEL OF THE ORGANISM, MORPH-METRIC, PRODUCTIVITY

В статье представлена выработанная автором полицентрическая модель строения организма, адаптированная к *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae). В основу модели положен четкий ключ к выделению 4 элементов: центр побегообразования, центр почвенного питания, центр генерации, центр ассимиляции. Принципы выделения элементов – функциональная и морфологическая дифференциация организма растения на органы. Показана перспектива использования модели в процессе проведения популяционного исследования различной направленности. Описан гипотетический жизненный цикл организма растения, представлены реальные морфометрические показатели и продуктивность полицентрического организма *A. europaeum* в сосново-разнотравном фитоценозе.

Процесс адаптации растений к среде обитания – актуальная экологическая проблема. Решать ее можно в рамках различных методологических подходов. Автором предложен оригинальный методологический подход к решению проблемы, основанный на полицентрической модели строения организма растения (Федорова, 2012, 2013а, 2014а, 2014б, 2015). В основу полицентрической модели строения организма растения положен четкий ключ к выделению 4 элементов: центр побегообразования, центр почвенного питания, центр генерации, центр ассимиляции. Принципы выделения элементов – функциональная и морфологическая дифференциация организма растения на органы.

Asarum europaeum L. (Aristolochiaceae) – вид из категории жизненных форм «травянистые корневищные поликарпические растения», имеет дизъюнктивный ареал, что обуславливает его внесение в региональные Красные книги (Красная..., 2006, 2012 и др.). В Республике Татарстан вид широко распространен, произрастает под пологом хвойных, лиственных и смешанных лесов и представляет собой подходящую модель для проведения различных экспериментов (Любарский, 1967; Любарский, Полуянова; 1984, Федорова, 2011, 2013б).

В 2013 г был проведен очередной эксперимент с *A. europaeum* в лесном фитоценозе. Административная привязка: Республика Татарстан, г. Казань, Кировский район, с. Беляевское. Климат: умеренно-континентальный с теплым умеренно влажным летом и морозной снежной зимой. Почва: серая лесная. Фитоценоз: сосново-разнотравный. Доминант *Pinus sylvestris* L. Сомкнутость крон 40 %. В травостое: преимущественно вегетативно-подвижные растения: *A. europaeum*, *Aegopodium podagraria* L., *Stellaria holostea* L., *Carex pilosa* Scop., *Equisetum sylvaticum* L., *Galium mollugo* L., *Anemone ranunculoides* L., *Geum urbanum* L., *Viola tricolor* L., *Corydalis solida* (L.) Clairg., *Ranunculus acris* L. Принцип отбора образцов: сплошной сбор ассимилирующих растений с сохранением всех вегетативных органов в зоне максимального проективного покрытия. Период сбора: фенологическая фаза «цветение». Дата сбора и гербаризации образцов: 18 мая 2013 г. Критерии оценки состояния образцов: морфометрические показатели, характеризующие развитие вегетативных органов и продуктивность организма. Принцип выбора показателей: целесообразность их использования для проведения популяционного анализа. Обработка данных: стандартный «Пакет анализа» в Microsoft Excel, пакет программ «Описательная статистика» с доверительным уровнем в 90 %. Символика обозначений: M – среднее арифметическое, m_M – стандартная ошибка, Δ – доверительный интервал, σ – среднее квадратическое отклонение, $C_v, \%$ – коэффициент вариации, $Lim x_i$ – границы варьирования; n – объем выборки, $\sum x_i$ – сумма вариант, Mo – мода.

Эксперимент лег в основу составления полицентрической модели строения организма *A. europaeum*. На рис. 1 представлены гербарные образцы растения с обозначением морфологических деталей. В табл. 1 представлены элементы полицентрической модели, их место в структуре организма *A. europaeum* и функциональная роль в системе организма. На рис. 2 представлены элементы полицентрической модели

Таблица 1

Структурные элементы полицентрической модели организма *Asarum europaeum* и их функциональная роль

Элемент	Место в структуре организма	Функциональная роль
Центр побегообразования	вегетативный узел, обеспечивающий формирование почек и выход ассимилирующих органов	Формирование и рост вегетативного побега, ассимиляция, перспектива вегетативного размножения
Центр генерации	генеративный узел, обеспечивающий формирование цветка и выход семян	Формирование и рост генеративного органа, перспектива генеративного размножения
Центр ассимиляции	листовая пластинка	Ассимиляция
Центр почвенного питания	вегетативный узел, с соседним более молодым междоузлием, обеспечивающий формирование и выход корней	Формирование и рост корня, всасывание и проведение минерального раствора, перспектива вегетативного размножения

A. europaeum. Анализ источников (Любарский, 1967; Смирнова, Зворыкина, 1974; Любарский, Полуянова, 1984; Смирнова, 1987; Закамская, Жукова, 2000; Дымова, Тетерюк, 2000; Серебрякова и др., 2007) и личные наблюдения показали, что в естественных местообитаниях на фоне благоприятных климатических условий в центральной России процессы формирования побегов, придаточных корней и цветков происходят только в начале вегетационного сезона (конец апреля, май). Позднее активность вегетативных почек снижается и они переходят в состояние покоя. В середине июня отмечается процесс элиминации семян. Опыление цветков и распространение семян осуществляется благодаря агентам – муравьям. Для растения характерна мирмекохория.

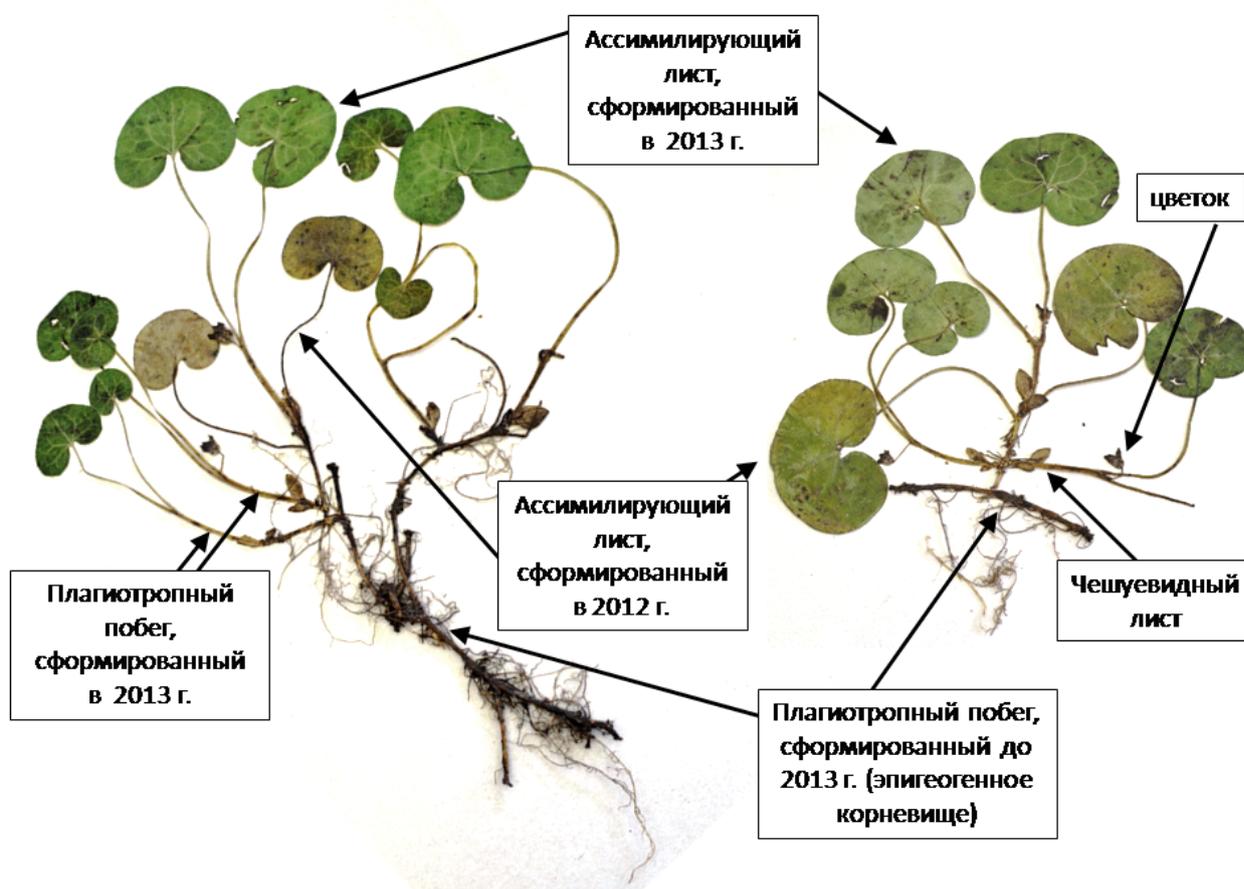


Рис.1. Морфологическое строение организма растения. Гербарные образцы *Asarum europaeum*. Дата сбора 18 мая 2013 г. Место сбора: сосново-разнотравный фитоценоз; пригородный лес (вблизи с. Беляевское) г. Казань, Республика Татарстан.

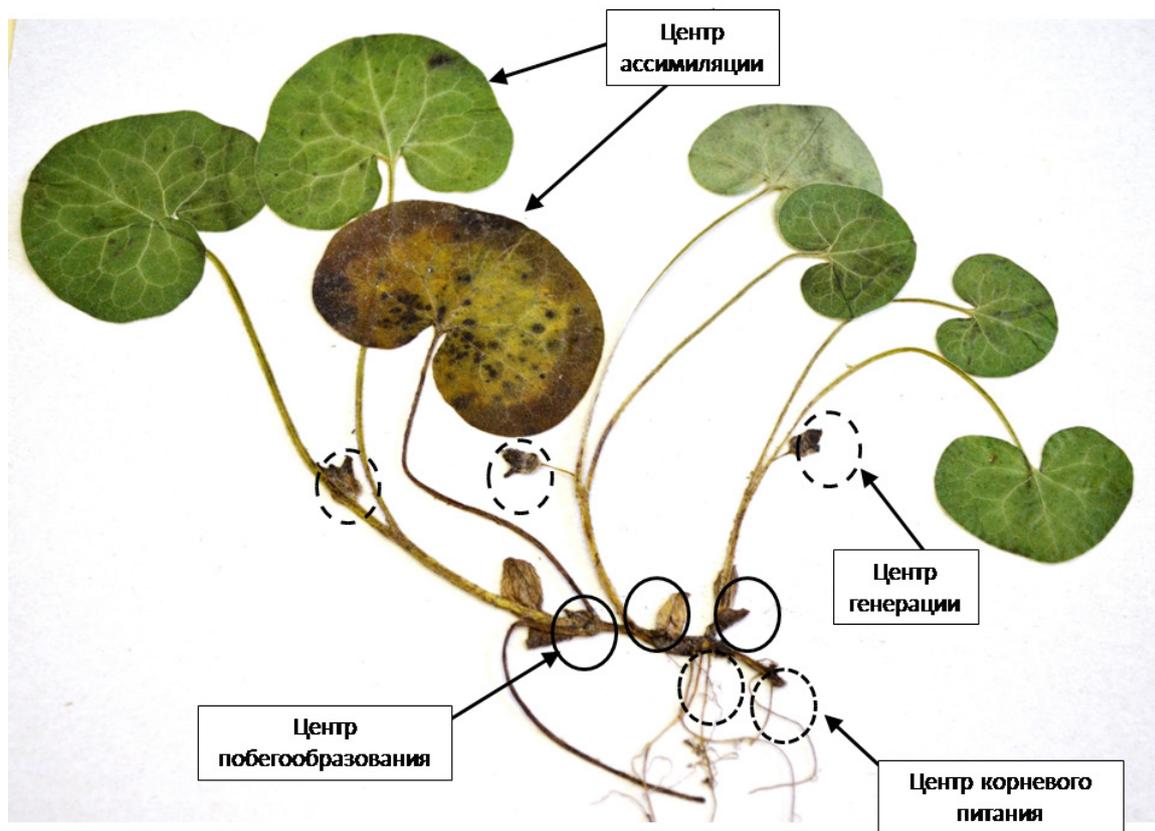


Рис. 2. Структурные элементы в полицентрической модели строения организма растения. Гербарный образец *Asarum europaeum*. Дата сбора 18 мая 2013 г. Место сбора: сосново-разнотравный фитоценоз; пригородный лес (вблизи с. Беляевское) г. Казань; Республика Татарстан.

Гипотетический жизненный цикл организма *A. europaeum* в концепции полицентрической модели строения организма описывается следующим образом.

Процесс прорастания семени стимулирует активную работу конуса нарастания корня, которая способствует формированию главного центра почвенного питания. На этапе проростка работа центра почвенного питания стимулирует работу конуса нарастания стебля, которая способствует формированию главного центра побегообразования.

Ювенильный этап в естественных местообитаниях в умеренном климате может начаться не ранее, чем на 2-й год активной вегетации, и продолжаться еще 1–2 вегетационных года (период покоя не учитывается). Центр побегообразования способен формировать стебель длиной 1–2 см, 1–2 шт. чешуевидных сидячих листьев и 1 шт. черешковых ассимилирующих листьев с почковидной пластинкой. Из-за медленного прироста и слаборазвитой механической ткани побег (гипокотиль, эпикотиль, стебель с чешуевидными листьями и почками возобновления) размещен в лесной подстилке, где опавшие остатки растений в разной степени разложения смешаны с частицами почвы. Из-за короткого черешка (не более 7 см) центр ассимиляции размещен в нижнем слое травяного яруса. Центр ассимиляции не имеет защитной кутикулы и не способен пережить период с отрицательными температурами воздуха (зимует ювенильное растение без листьев). Положительные температуры воздуха в сочетании с повышенной влажностью почвы (из-за таяния снега и частых весенних осадков) стимулируют работу придаточной почки на многолетнем участке побега, способствуя формированию дополнительного центра почвенного питания. Придаточный корень обладает способностью к сокращению (контрактильный) и способствует затягиванию многолетнего участка побега сначала в лесную подстилку, затем в почву. По мере погружения побега в почву, он в течение вегетационного периода испытывает ряд метаморфозов (проводящая система смещается внутрь, развивается проводяще-механическое кольцо, формируется корка) и начинает функционировать как корневище.

Имматурный этап в естественных местообитаниях в умеренном климате может начаться не ранее, чем на 3-й год активной вегетации, и продолжаться еще несколько вегетационных лет (период покоя не учи-

тывается). Работа нескольких центров почвенного питания и непрерывный ассимиляционный процесс способствуют формированию дополнительного центра корневого питания. Глубина залегания корней 5–10 см. Центр побегообразования способен формировать плагиотропный стебель длиной до 4 см, 2–3 шт. чешуевидных листьев, 1–3 шт. ассимилирующих длинночерешковых листьев. В пластинке ассимилирующего листа развивается защитная кутикула, и центр ассимиляции приобретает способность пережить отрицательные температуры воздуха под снежным покровом и использовать каждый подходящий момент для активной работы. Центр ассимиляции, переживший зимний период, способен сохранять свою активность до середины вегетационного периода. Затем он (если не был поврежден механическим путем или растение не пережило физиологический кризис) отмирает в результате естественного физиологического процесса.

Виргинильный этап в естественных местообитаниях в умеренном климате может начаться не ранее, чем на 5-й год активной вегетации, и продолжаться еще 5 и более вегетационных лет (период покоя не учитывается). Работа нескольких центров почвенного питания и непрерывный ассимиляционный процесс способствуют формированию дополнительных центров почвенного питания и центров побегообразования на разных участках системы плагиотропного побега. Глубина проникновения корней на богатой гумусом почве может достигать 50 см. Одна почка в центре побегообразования способна формировать плагиотропный стебель длиной до 7 см, 2–3 шт. чешуевидных листьев, 1–3 шт. ассимилирующих длинночерешковых листьев.

Генеративный этап в естественных местообитаниях в умеренном климате может начаться не ранее, чем на 6-й год активной вегетации, и продолжаться много вегетационных лет (период покоя не учитывается). Работа нескольких центров почвенного питания и непрерывный ассимиляционный процесс стимулируют работу центра побегообразования. Одна почка в центре побегообразования способна формировать плагиотропный стебель длиной до 7 см, 2–3 шт. чешуевидных листьев, 1–3 шт. ассимилирующих длинночерешковых листьев. Работа апикальной почки способствует формированию центра генерации (короткий цветочный побег с одиночным верхушечным поникающим цветком).

Непрерывный процесс нарастания системы плагиотропного побега благодаря работе центров побегообразования и формирование эпигеогенного корневища с дополнительными центрами почвенного питания способствуют бесконечно длительному процессу роста организма, и исключают его старение. Отмирание части плагиотропного побега, у которой почки были израсходованы либо на прирост организма, либо на его питание в период кризиса способствует продлению жизнедеятельности организма и его омоложению. Вегетативный узел, обособленный от системы плагиотропного побега и оставшийся в почве может сохранять свою потенциальную ростовую активность длительный период. Реализация его потенциала в благоприятной среде способствует возобновлению организма и формированию полицентрической структуры в более короткий период, по сравнению с аналогичным процессом, который происходит вследствие прорастания семени.

Гипотетически каждая почка в вегетативном узле способна сформировать сначала дополнительный центр побегообразования, затем центр генерации. Каждый вегетативный узел способен сформировать центр

Таблица 2

Показатели, характеризующие размеры и продуктивность полицентрического организма *Asarum europaeum* в сосново-разнотравном фитоценозе. Данные 18 мая 2013 г. ($n = 11$)

Параметр	Количество центров, шт.				Общая площадь центров ассимиляции, см ²
	почвенного питания	побега-образования	генерации	ассимиляции	
$M \pm \Delta$	$7,5 \pm 3,2$	$6,3 \pm 1,8$	$5,1 \pm 1,9$	$14,4 \pm 4,6$	293 ± 88
m_M	1,7	1,0	1,1	2,6	48
Me	6	5	4	11	216,06
Mo	4	3	2	10	-
$C_v, \%$	77	53	69	59	55
σ	5,8	3,4	3,5	8,5	161
Es	3,27	1,7	1,11	4,07	0,03
As	1,7	1,3	1,3	2,02	1,19
$Lim x_i$	2–22	3–14	2–13	7–36	165,63–612,14
$\sum x_i$	83	69	56	158	3220,88

Таблица 3

Показатели, характеризующие форму и размеры вегетативных органов в полицентрическом организме *Asarum europaicum* в сосново-разнотравном фитоценозе. Данные 18 мая 2013 г.

Параметр	Показатели ассимилирующего листа				Длина прироста плагиотропного побега, сформированного центром побегообразования в 2013 г, см
	длина черешка, см	длина пластинки, см	ширина пластинки, см	площадь поверхности пластинки, см ²	
n	166	163	163	169	67
M ± Δ	10,25 ± 0,28	4,29 ± 0,18	5,18 ± 0,22	19,06 ± 1,4	4,01 ± 0,21
m _M	0,17	0,11	0,13	0,87	0,12
Me	10,5	4,3	5	16,55	4
Mo	11	6	6,5	34,65	4,5
C _v , %	21	32	33	59	25
σ	2,18	1,39	1,71	11,28	1,01
Es	0,58	-0,80	-0,69	-0,75	3,48
As	-0,42	-0,08	0,01	0,47	1,05
Lim x _i	3,5–16	1,5–7,5	1,5–9,4	1,78–46,35	2–8
Σ x _i	1701,38	699,63	845,4	3220,88	268,8

Таблица 4

Показатели, характеризующие размеры полицентрического организма *Asarum europaicum* в сосново-разнотравном фитоценозе. Данные 18 мая 2013 г. (n = 11)

Параметр	Количество центров ассимиляции, сформированных в разные годы, шт.		Длина системы плагиотропного побега, сформированная в разные периоды, см	
	2012 г.	2013 г.	до 2013 г.	в 2013 г.
M ± Δ	3,18 ± 1,4	11,18 ± 3,6	17,15 ± 6,3	42,75 ± 11,8
m _M	0,7	1,9	3,5	6,5
Me	3	16	14	39,1
Mo	4	0	8	-
C _v , %	78	58	67	50
σ	2,48	6,55	11,48	21,5
Es	0,20	0,20	4,55	0,49
As	0,97	0,97	2,04	1,02
Lim x _i	0–8	5–28	8–47	21,1–87,9
Σ x _i	35	123	188,7	467,5

почвенного питания. Процесс естественного физиологического обособления центров почвенного питания от материнской системы плагиотропного побега способен происходить на любом этапе гипотетического жизненного цикла. В естественных условиях способности реализуются не полностью. Процесс реализации растянут во времени из-за воздействия эндогенных и экзогенных для организма факторов. Неполная реализация способностей различных структур организма в вегетационный год сохраняет способность организма к адаптации в меняющейся среде на протяжении ряда календарных лет.

В структуре организма, развивающегося в естественной среде, центры побегообразования и почвенного питания пространственно удалены друг от друга минимум на длину междоузлия. Центры ассимиляции и центры генерации формируются только на фоне благоприятного климатического фактора и не из каждой почки. Процесс вегетативного размножения организма реализуется чаще всего на виргинильном и генеративном этапах.

В табл. 2–4 представлены морфометрические показатели вегетативных органов и показатели продуктивности полицентрического организма *A. europaicum* в сосново-разнотравном фитоценозе. Совместное произрастание обследованных организмов на площади около 70 см² способствовало 90 % проективному покрытию вида и формированию 3 дочерних ювенильных организмов сформированных вследствие прорастания семени.

Таким образом, проведенный эксперимент позволил внести поправки в описание гипотетического жизненного цикла *A. europaeum*, получить новые факты о морфометрии организма и выявить его продуктивность в лесном фитоценозе. В связи с этим можно рекомендовать внесение поправок в справочные издания по ботанике (атласы, флоры, определители). Полицентрическая модель строения организма была успешно адаптирована к *A. europaeum* и ее использование представляется перспективным для проведения популяционного исследования различной направленности.

ЛИТЕРАТУРА

Дымова О.В., Тетерюк Л.В. Физиологическая и популяционная экология неморальных травянистых растений на севере. – Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. – 144 с.

Закамская Е.С., Жукова Л.Ф. Особенности морфоструктуры и морфологическая изменчивость копытня европейского // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2000. – С. 84–86.

Красная книга Кемеровской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / отв. ред. А.Н. Куприянов, 2-е издание. – Кемерово: Азия принт, 2012. – Т.1. – 208 с.

Красная книга Алтайского края: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений / науч. ред. Р.В. Камелин, А.И. Шмаков. – Барнаул: ИПП «Алтай», 2006. – Т.1. – 262 с.

Маслянинская централизованная библиотечная система / Редкие и исчезающие растения [Электронный ресурс] URL <http://www.mas-cbs.narod.ru/kraeved/prigoda/redkierast.htm>.

Краснокнижный вид *Asarum europaeum* L. [Электронный ресурс] URL: <http://oopt.aari.ru/rbdata/1860/bio/20397>.

Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. – Казань: Казан. ун-та, 1967. – 180 с.

Любарский Е.Л., Полуянова В.И. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. – Казань: Казан. ун-та, 1984. – 140 с.

Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений: учебник. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2007. – 543 с.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 207 с.

Смирнова О.В., Зворыкина К.В. Копытень европейский // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во Мос. ун-та, 1974. – Вып. 1. – С. 41–51.

Фёдорова С.В. Популяционные отклики *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) на смену эколого-ценотических факторов // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: сб. тр. II Междунар. интернет-конф. (8–11 ноября 2011 г. Казань). – Казань: Казан. ун-та, 2011. – С. 139–148.

Федорова С.В. Особенности формирования полицентрической системы *Ranunculus repens* L. (Ranunculaceae) в модельной популяции // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам XI Междунар. науч.-практ. конф. (28–31 августа 2012 г., Барнаул). – Барнаул: Жерносенко С.С., 2012. – С. 201–206.

Федорова С.В. Популяционные отклики *Fragaria vesca* L. (Rosaceae) на смену местообитания в условиях крайнего севера // Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: мат. Всерос. конф. (3–7 июня 2013 г., Сыктывкар) [Электронный ресурс]. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2013 а. – С. 140–143. URL: <http://ib.komisc.ru/add/conf/tundra/>

Федорова С. Популяционная организация травянистых растений в лесных фитоценозах: *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) и *Convallaria majalis* L. (Convallariaceae). – LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG Saarbrücken < Germany, 2013 б. – 116 с.

Федорова С.В. Полицентрическая система *Potentilla anserina* L. (Rosaceae) как элемент популяционной системы // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всерос. науч. конф. (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества). – Киров: Радуга-ИРЕСС, 2014а. – С. 169–174.

Фёдорова С.В. Популяционные отклики *Potentilla anserina* L. (Rosaceae) на смену эколого-ценотических условий // Современное состояние, тенденции развития, рациональное использование и сохранение биологического разнообразия растительного мира: мат. Междунар. науч. конф. (23–26 сентября 2014 г., Минск-Нарочь). – Минск: Экоперспектива, 2014б. – С. 267–271.

Фёдорова С.В. *Aster alpinus* L. (Asteraceae) на склонах разной экспозиции: популяционный аспект // Труды Тигирекского заповедника, 2015. – Вып. 7. – С. 191–198.

SUMMARY

The article polycentric model of the plant organism, developed by the author, adapted to *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae). Clear key to release the 4 elements: shoot-formation center, generation center, soil-food center, assimilation center. The principle of separation elements is organ functional and morphological differentiation of plant organism. The prospect of model using is shown for population analysis for different purposes. The plant organism hypothetical life cycle is described. Real morph metric parameters and productivity polycentric organism *A. europaeum* in pine-forb phytocenosis presented.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕТОДЫ В ИССЛЕДОВАНИИ РАСТЕНИЙ И ХЕМОСИСТЕМАТИКА

УДК: 581.169:582.542.1

А.В. Агафонов, Е.В. Кобозева, С.В. Асбаганов, Н.А. Шмаков
A.V. Agafonov, E.V. Kobozeva, S.V. Asbaganov, N.A. Shmakov

СОВРЕМЕННЫЕ ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ В ПОСТРОЕНИИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИ ОРИЕНТИРОВАННОЙ СИСТЕМЫ ТАКСОНОВ РОДА *ELYMUS* (POACEAE: TRITICEAE)

CURRENT ACHIEVEMENTS AND PERSPECTIVE VIEW FOR CONSTRUCTION OF A PHYLOGENETICALLY ORIENTED SYSTEM OF TAXA IN THE GENUS *ELYMUS* (POACEAE: TRITICEAE)

Род *Elymus* – самый крупный род трибы *Triticeae* (Poaceae) и содержит относительно короткоживущие, самоопыляющиеся и исключительно амфилоидные виды многолетних трав. Геномная конституция видов рода образована базисными гаплотипами (St, H, Y, P и W) в разных комбинациях, но объединяющим все виды является наличие гаплотипа St. В мировой литературе все большее распространение получает модель, в которой род *Elymus* подразделяют на совокупность самостоятельных родов с идентичной или близкой геномной конституцией: *Elymus* (StStHH-геном), *Roegneria* (StStYY-геном), *Campeiostrachys* (StStHHYY-геном), *Kengyia* (StStYYPP-геном), *Anthosachne* (StStYYWW-геном). В пределах Российской территории род подразделен на четыре секции: *Turczaninovia* (4 вида), *Goulardia* (42 вида), *Elymus* (6 видов) и *Clinelymopsis* (1 вид). Эта система сохраняет целостность рода, но состав двух секций построен без учета геномной конституции видов, которая составляет основу современной классификации трибы *Triticeae*. Становится очевидным, что предстоит глубокая ревизия рода, от общего видового состава до внутренней структуры внутривидовых таксонов. В работе показана необходимость идентификации геномной конституции при создании таксономической модели рода, а также с помощью молекулярных маркеров подтвержден видовой ранг камчатского эндемика *E. kameczadalarum*, имеющего гаплотипную формулу StH. Кроме того, для создания адекватной модели необходимо продолжить поиск живого материала видов, которые известны только по единичным гербарным образцам.

Род *Elymus* L. (Пырейник) – самый крупный род трибы *Triticeae* Dumort. семейства Poaceae Barnhart, объединяющий относительно короткоживущие, самоопыляющиеся и исключительно амфилоидные виды многолетних трав. По современным оценкам род *Elymus* насчитывает от 150 (Löve, 1984; Barkworth, 2007) до 200 (Цвелев, 1991) таксонов видового ранга, что в несколько раз больше, чем во втором по величине роде трибы *Hordeum* L. Виды рода *Elymus* широко распространены в мире, встречаясь в зонах от Арктики и умеренного пояса до субтропиков, но основным центром разнообразия является Центральная Азия, где произрастает не менее половины всех известных видов этого рода (Lu, 1994). Основной формой размножения является гамоспермия с преимущественным самоопылением (автогамия). Автогамия обеспечивается тремя основными факторами: большим количеством пыльцы, которая созревает одновременно с женскими гаметофитами, отсутствием генетических систем самонесовместимости и амфилоидной природой генома всех видов рода.

Геномная конституция видов рода образована базисными гаплотипами, привнесенными от предковых таксонов – St, H, Y, P и W в разных комбинациях, но объединяющим все виды является обязательное наличие гаплотипа St. Основы геномной системы классификации были заложены исключительно цитогенетическими методами (Dewey, 1984). За последние 20 лет были отработаны методы молекулярно-генетической идентификации геномной конституции видов, и в настоящее время формирование объема и состава родов в трибе *Triticeae* проходит с обязательным учетом их гаплотипного состава. Как следствие, все большее распространение в мировой литературе получает система, в которой род *Elymus* подразделяют на совокупность самостоятельных родов с идентичной или близкой геномной конституцией: *Elymus* L. (StStHH-геном), *Roegneria* C. Koch (StStYY-геном), *Campeiostrachys* Drobov (StStHHYY-геном), *Kengyia* C. Yen & J. L. Yang (StStYYPP-геном), *Anthosachne* Steud. (StStYYWW-геном) (<http://herbarium.usu.edu/Triticeae/genomes.htm>). Здесь необхо-

димо признать, что геномные исследования в РФ не проводились ни в цитогенетическом, ни в молекулярном аспектах. Поэтому данные о геномной конституции получены только для тех видов, ареалы которых выходят за территорию РФ.

В пределах Российской территории род *Elymus* подразделен на четыре секции: *Turczaninovia* (Nevski) Tzvelev (4 вида), *Goulardia* (Husn.) Tzvelev (42 вида), *Elymus* (6 видов), *Clinelymopsis* (Nevski) Tzvelev (1 вид). Эта система сохраняет целостность рода, но секционный состав построен без учета геномной конституции видов, которая составляет основу всех современных обработок трибы *Triticeae*. Это касается секций *Goulardia* и *Elymus*, в которых смешаны виды с разными цитогенетически установленными геномными формулами. Таким образом, в России приоритет отдается традиционным принципам, в основе которых лежат интуитивно-морфологический и частично эколого-географический критерии (Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010). В таблице приведены данные о видах рода на территории РФ с указанием их уровней изученности. В списке отсутствует *E. panormitanus* (Parl.) Tzvelev, указываемый для п-ва Крым, возвращенного в состав РФ. Из приведенной таблицы отчетливо следует, что наименее изученными остаются бореальные StH-геномные виды – эндемики РФ. Но по данным ресурса The Plant List (A working list of all plant species, <http://www.theplantlist.org>) среди признанных видов присутствуют не только многократно подтвержденные, но и весьма проблемные, такие как *E. ircuitensis* Peschkova, *E. magadanensis* Khokhr., *E. versicolor* Khokhr., *E. woroschilowii* Prob. и *E. zejensis* Prob. В то же время, хорошо изученные обособленные виды *E. kamczadalarum* (Nevski) Tzvelev, *E. komarovii* (Nevski) Tzvelev и *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev принимаются за синонимы других видов.

Таблица

Виды *Elymus*, предлагаемые к признанию на территории РФ и уровни их методической проработки.

Вид и нумерация согласно Н.Н. Цвелеву, Н.С. Пробатовой (2010)	Видовой материал и методы исследования					Примечание
	Галломная формула*	Изучение в культуре	Генетические маркеры	Достоверный гербарный материал	Одиночные гербарные образцы	
Секция <i>Turczaninovia</i>						
1. <i>E. dahuricus</i>	StHY (цит., мол.)	+	+	+		
2. <i>E. franchetii</i>		+	+	+		syn. <i>E. dahuricus</i> s.l. [1]
3. <i>E. woroschilowii</i>		+	+	+		syn. <i>E. dahuricus</i> s.l. [1]
4. <i>E. excelsus</i>		+	+	+		syn. <i>E. dahuricus</i> s.l. [1]
Секция <i>Goulardia</i>						
5. <i>E. fedtschenkoi</i>	StY (цит.)	+	+	+		
6. <i>E. nevskii</i>	StY (цит.)	+	+	+		(#) ошибочно
7. <i>E. gmelinii</i>	StY (цит.)	+	+	+		
8. <i>E. mutabilis</i>	StH (цит., мол.)	+	+	+		
9. <i>E. barbulatus</i>	–				+	(#) unresolved name
10. <i>E. transbaicalensis</i>	StH (морф.)	+	+	+		(#) ошибочно; [2,3]
11. <i>E. komarovii</i>	StH (морф.)	+		+		(#) ошибочно; [4]
12. <i>E. prokudinii</i>	–				+	Европейская часть РФ
13. <i>E. viridiglumis</i>	StH (морф.)	+			+	(#) ошибочно; syn. <i>E. mutabilis</i> [3]
14. <i>E. uralensis</i>	–				+	Неясный ранг
15. <i>E. karakabinicus</i>	–				+	Неясный ранг
16. <i>E. buschianus</i>	–				+	Европ. часть РФ
17. <i>E. troctolepis</i>	–				+	Европ. часть РФ

Окончание таблицы

18. <i>E. pendulinus</i>	StY (цит., мол.)	+	+	+		
19. <i>E. brachypodioides</i>		+	+	+		(#) syn. <i>E. pendulinus</i> ; [5]
20. <i>E. vernicosus</i>		+	+	+		(#) syn. <i>E. pendulinus</i> ; [5]
21. <i>E. ciliaris</i>	StY (цит., мол.)	+	+	+		
22. <i>E. amurensis</i>		+	+	+		(#) syn. <i>E. ciliaris</i> ; [6]
23. <i>E. kamoji</i>	StHY (цит.)				+	Редко-заносный
24. <i>E. tsukushiensis</i>	StHY (цит.)				+	Редко-заносный
25. <i>E. caninus</i>	StH (цит., мол.)	+	+	+		
26. <i>E. trachycaulus</i>	StH (цит., мол.)	+	+	+		
27. <i>E. novae-angliae</i>		+	+	+		(#) syn. <i>E. trachycaulus</i> ; [7]
28. <i>E. kamezadalarum</i>	StH (морф., мол.)	+		+		(#) ошибочно; [8, 9]
29. <i>E. charkeviczii</i>	StH (морф.)	+				(#) ошибочно; [8]
30. <i>E. lenensis</i>	StH (морф.)				+	Неясный ранг
31. <i>E. versicolor</i>	–	–				Ошибочно [10]
32. <i>E. scandicus</i>	–	–	–	–	+	(#) unresolved name
33. <i>E. kronokensis</i>	StH (морф.)				+	(#) ошибочно;
34. <i>E. probatovae</i>	StH (морф.)	–			+	(#) unresolved name
35. <i>E. vassiljevii</i>	StH (морф.)	–			+	(#) syn. <i>E. sajanensis</i>
36. <i>E. hyperarcticus</i>	–				+	Неясный ранг
37. <i>E. sajanensis</i>	StH (морф.)	+		+		
38. <i>E. macrourus</i>	StH (морф.)	+		+		
39. <i>E. turuchanensis</i>	StH (морф.)	+			+	(#) syn. <i>E. macrourus</i> ; [11]
40. <i>E. jacutensis</i>	StH (морф.)	+		+		Неясный ранг [11]
41. <i>E. ircuitensis</i>	StH (морф.)	+		+		Сборный вид [11]
42. <i>E. zejensis</i>	–				+	Существование не подтверждено
43. <i>E. magadanensis</i>	–				+	Ошибочно [9]
44. <i>E. fibrosus</i>	StH (цит.)	+	+	+		
45. <i>E. subfibrosus</i>	StH (морф.)	+		+		(#) ошибочно
46. <i>E. amgensis</i>	–				+	(#) unresolved name
Секция 3. <i>Clinelymopsis</i>						
47. <i>E. caucasicus</i>	StY (цит., мол.)	–	+	–		Европ. часть РФ
Секция 4. <i>Elymus</i>						
48. <i>E. confusus</i>	StH (цит.)	+		+		
49. <i>E. peschkovae</i>	–				+	(#) unresolved name
50. <i>E. khokhrjakovii</i>	–				+	(#) unresolved name
51. <i>E. sibiricus</i>	StH (цит., мол.)	+	+			
52. <i>E. schrenkianus</i>	StHY (цит.)			+		
53. <i>E. pamiricus</i>	–				+	(#) syn. <i>E. schrenkianus</i>

[1] Agafonov et al., 2001; [2] Агафонов и др., 2002; [3] Агафонов, 2004; [4] Герус, Агафонов, 2007; [5] Кобозева и др., 2012; [6] Кобозева и др., 2011; [7] Агафонов, Агафонова, 1992; [8] Агафонов, Герус, 2008; [9] Шмаков и др., 2014; [10] Лысенко, 2010; [11] Агафонов, 2008.

*Гапломная формула (геномная конституция) определена цитогенетическим (цит.), молекулярно-генетическим (мол.) или морфологическим методом (морф.). Цитогенетический метод является исторически приоритетным. Молекулярно-генетический применяется в последние годы и также оценивается, как достоверный (Baum et al., 2003). Морфологический метод применен нами, носит ориентировочный характер и не является окончательным. (#) Данные электронного ресурса The Plant List <http://www.theplantlist.org>.

Закономерно, что на заре классификации систематикам хотелось создать некий «каталог растений» в основу которого положено древо диагностических ключей по принципу «теза-антитеза». Этот принцип до настоящего времени используется в систематике разных семейств с большим или меньшим успехом. Для рода *Elymus* этот подход оказался гораздо менее успешным. Известно, что у представителей рода крайне ограничен набор признаков, позволяющих различать отдельные виды. Можно назвать пять-семь основных и не более десяти более мелких признаков, которые в разных сочетаниях применяются для разграничения видов: длина остей нижних цветковых чешуй (НЦЧ), разные типы трихом на НЦЧ и листовых пластинках (ЛП), форма колосковых чешуй (КЧ) и соотношение длин КЧ/НЦЧ, число колосков на уступе стержня колоса. Но главный парадокс заключается в том, что у большинства видов рода (т.е. среди совокупности близкородственных особей, которые образуют виды, отвечающие современным представлениям), обнаруживаются особи с разной длиной остей НЦЧ и разными типами трихом НЦЧ и ЛП. В действительности, это прямое следствие закона гомологических рядов, который был сформулирован Н.И. Вавиловым именно при анализе дикорастущих злаков. Этот закон ставит под сомнение успешность построения таксономической системы рода на основе ярких морфологических маркеров.

Другими словами, в современной системе рода не предусмотрена функция для поиска, учета и доказательства вариабельности, которая существует в популяциях самоопыляющихся видов с семенным размножением – моногенного или полигенного контроля диагностических признаков, множественного аллелизма, микроэволюционных процессов, связанных с такими случайными событиями, как спонтанный мутагенез и явления межвидовой интрогрессии. С учетом факторов внешней среды, которые не только обеспечивают устойчивость видов в разных частях ареала через естественный отбор, но и напрямую модифицируют многие количественные признаки, становится крайне затруднительным построение определителя видов на основе дихотомических ключей исключительно морфологических признаков. Тем не менее, других путей для создания определителей растений пока не отработано.

Если посмотреть на карты ареалов любого вида *Elymus* в пределах Евразии, то часто возникает закономерный вопрос: где кончается один вид и начинается другой? К примеру, может ли *E. kronokensis* (Kom.) Tzvelev, описанный из центра Камчатки, в том же неизменном виде появиться и существовать в Западной Сибири? С учетом эколого-географического критерия намного важнее понять, чем генетически отличается *E. macrourus* (Turcz.) Tzvelev из Магаданской области от одноименного с п-ва Таймыр? На наш взгляд, это более трудный, но правильный путь, чем признание *E. turuchanensis* (Reverd.) Czerep., как самостоятельного, только потому, что он имеет волосистые сверху ЛП в отличие от *E. macrourus* с голыми ЛП. Еще один пример. Известно, что в разных частях аралов общепризнанных видов *E. caninus* (L.) L. и *E. mutabilis* (Drobov) Tzvelev с определенной частотой обнаруживаются особи и микропопуляции с заметными отклонениями в морфологических характеристиках, в том числе по диагностическим признакам. Чтобы избежать ошибочного включения таких образцов в таксономическую модель, необходимо проводить доказательный поиск причин появления конкретных отклонений. Аналогичные вопросы, относящиеся к большинству видов рода, можно с большей или меньшей достоверностью решать только при комплексном методологическом подходе.

Ранее нами был высказан ряд критических замечаний и предложений в отношении принципов классификации в роде *Elymus* и его видового состава (Агафонов, 2009). Тем не менее, список вновь описанных сомнительных видов с того времени только увеличился. Для изучения видов *Elymus* наряду с традиционными нами применялся критерий скрещиваемости биотипов, который прояснил многие особенности репродуктивных барьеров внутри и между видами. Использование всех применяемых нами критериев в комплексе и идентификации генотипов с помощью полиморфных белковых и ISSR-маркеров позволило существенно расширить представления о пределах изменчивости многих видов. (Агафонов, 2011; Кобозева и др., 2015). В итоге ряд ранее описанных видов вполне обоснованно следует переводить в ранг подвидов или разновидностей.

Благодаря развитию цитогенетических и молекулярных технологий и репродуктивной биологии в настоящее время стала очевидной необходимость объединения современных достижений смежных направлений для формирования новых принципов для построения филогенетически ориентированной системы таксонов рода *Elymus*. Вместе с тем, использование данных, основанных на секвенировании выборочных генов (как моно-, так и поликопийных) далеко не всегда проясняет сложные микроэволюционные преобразования внутри видов или взаимоотношения между филогенетически близкими видами рода (Hu et al., 2013), а иногда приводит к противоречивым и даже к весьма сомнительным выводам (Yan et al., 2014). Даже

при использовании новейших методов секвенирования исследователи часто получают только уточнение макроэволюционных взаимоотношений между крупными эволюционными ветвями, связанных с эволюцией базисных геномов (Mason-Gamer, 2013; Mason-Gamer et al., 2010). То есть, метод секвенирования выборочных генов пока не в полной мере используется для решения вопросов филогении внутри близкородственных видовых групп. При этом, главной причиной противоречий чаще всего авторы называют «сетчатую эволюцию» в процессе видообразования, включающую периодическую гибридизацию и взаимную интрогрессию.

Как одну из первоочередных задач необходимо инициировать исследования геномной конституции и специфичности у видов рода с территории РФ. Результаты этих исследований будут существенно влиять на адекватность таксономической модели рода. Нами было проведено изучение геномной конституции эндемичного камчатского вида *E. kamczadalarum*. На основе адаптированного метода подготовки амплифицированных фрагментов ДНК путем клонирования в Т-вектор по методу Сэнгера были секвенированы последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1–5.8S–ITS2 ядерных генов рибосомной ДНК и участка с девятого по четырнадцатый экзоны последовательности гена *waxy* гранул-связанной синтазы крахмала I (GBSSI). Было выделено 6 копий фрагмента ITS1–ITS2 и 10 копий гена *waxy*.

Последовательности соответствующих фрагментов ДНК отдаленного вида *Secale cereale* и видов *Hordeum jubatum* (донор гаплота Н) и *Pseudoroegneria spicata* (донор гаплота St), аннотированные в базе данных NCBI Nucleotide (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>), использовались в качестве реперных. Для выравнивания анализируемых последовательностей ITS1–ITS2 использовали программу ClustAlW (<http://www.genome.jp/tools/clustalw>). После проведения выравнивания воспользовались онлайн-сервисом TestModel для установления наиболее достоверной модели нуклеотидных замен. Согласно результатам статистического теста Акаике для последовательностей ITS такой моделью оказалась General Time Reversible + Gamma, с параметром гамма-распределения $\alpha=0,59587$; для последовательностей гена *waxy* наиболее достоверной оказалась модель Хасегава-Кишино-Яно плюс Gamma с параметром гамма-распределения $\alpha = 0,35786$. С учётом выбранных моделей нуклеотидных замен построили филогенетические деревья анализируемых последовательностей в программе PhyML. При этом был использован bootstrap-тест с повторённостью 100. Полученное для последовательностей ITS дерево, визуализированное при помощи программы Archaeopteryx 0.970 (Han, Zmasek, 2009), представлено на рисунке 1.

Из приведенной дендрограммы следует, что выделенные копии последовательностей ITS1–ITS2 *E. kamczadalarum* с большой вероятностью принадлежат St гаплоту, что не является удивительным, поскольку все виды рода *Elymus* обладают этим гаплотом. Копий, соответствующих Н-гаплоту (верхняя ветвь дерева), идентифицировано не было.

Построенное по последовательностям гена *waxy* филогенетическое дерево представлено на рисунке 2. Среди копий гена *waxy*, поддавшихся адекватному выравниванию у *E. kamczadalarum* и уложившихся в дендрограмму, не было обнаружено маркеров гаплота St. Вместе с тем, с высокой вероятностью выявляются два маркера гаплота Н. Отсюда можно сделать вывод, что эндемичный вид *E. kamczadalarum* обладает геномной конституцией StStНН. К сожалению, в базе данных NCBI отсутствует информация о местах сбора образцов реперных видов. Тем не менее, попадание образцов *E. kamczadalarum* в кластер с североамериканскими видами *E. trachycaulus* (Link) Gould et Shinnars и *E. canadensis* L. можно расценивать неслучайным, поскольку флора Камчатки филогенетически связана с континентальной североамериканской. В целом, ген GBSSI, имеющий значительно меньшее число копий в геноме злаков, является более адекватным для установления геномной конституции у видов рода *Elymus*.

Становится очевидным, что необходима глубокая ревизия рода, от общего видового состава до внутренней структуры подродовых таксонов. В новой системе должны быть отражены не только традиционные подходы (морфологический и эколого-географический), но и данные цитогенетики и молекулярных технологий. При построении системы нельзя не учитывать филогенетический аспект, который в первую очередь проявляется в различиях геномной конституции. Эти данные накоплены на основе применения цитогенетических и молекулярных методов и находят свое подтверждение в большом потоке публикаций. В настоящее время можно построить таксономическую модель рода *Elymus* на основе одной из трех концепций.

1) Признать разделение рода *Elymus* на самостоятельные рода в соответствии с гапломным составом – род *Campeiostrachys* с StHY-геномными (Baum et al., 2011), род *Roegneria* с StY-геномными (Baum et al., 1991) и род *Elymus* с StH-геномными таксонами; 2) Принять точку зрения шведских ботаников В. Salomon и R. von Bothmer (<http://www.slu.se/en/departments/plant-breeding/about/agriculture/biodiversity/elymus/taxonomy>) о необходимости выделения двух подродов – *Elymus* (StH-геномные виды) и *Roegneria* (StY-ге-

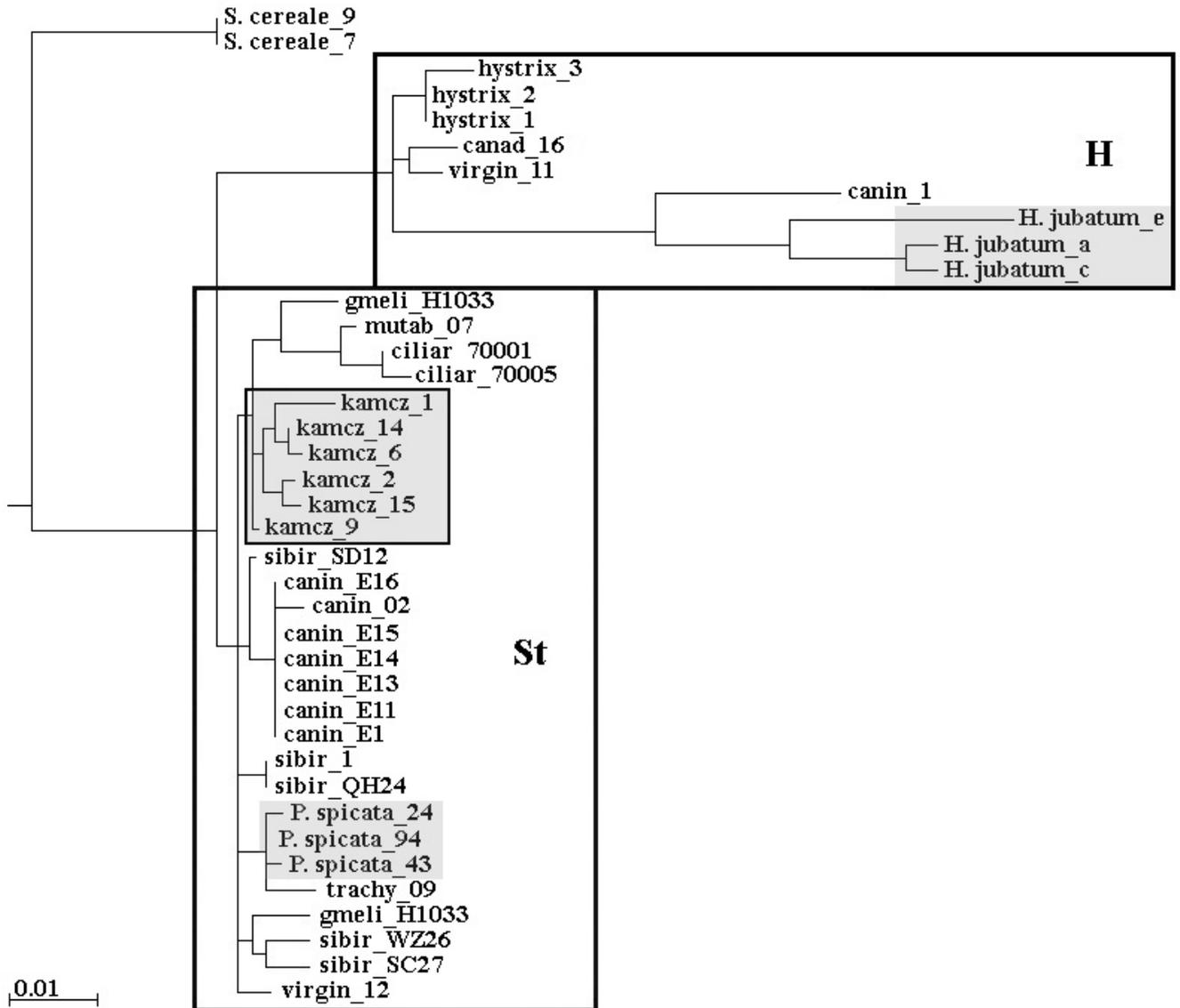


Рис 1. Филогенетическое дерево с включением *E. kamczadalarum*, установленное по последовательностям ITS1-5,8S-ITS2.

номные и StHY-геномные). Кроме геномного критерия, этот вариант учитывает морфологическое сходство между StY- и StHY-геномными видами и в первую очередь по признаку формы верхних цветковых чешуй (Salomon, Lu, 1992). В ряде случаев StHY-геномные виды трудно отличимы от некоторых StY-геномных, в то время как 11 видов предлагаемого StHY-геномного рода *Campeiostrachys* в значительной мере различаются между собой морфологически; 3) Разделить единый род *Elymus* на три подрода в соответствии с геномной конституцией, которая отражает основные этапы эволюционной дифференциации: *Elymus* subgenus *Elymus* (StStHH-геном), *Elymus* subgenus *Roegneria* (StStYY-геном, $2n = 4x = 28$) и *Elymus* subgenus *Campeiostrachys* (StStHHYY-геном). При этом сохраняется целостность рода, подкрепленная морфологическим критерием, и находит свое отражение геномная система классификации, а общим для всех представителей является St-геном, привнесенный дикими предками рода *Pseudoroegneria* (Nevski) Á. Löve. За пределами РФ отмечены гексаплоидные таксоны ($2n = 6x = 42$) с гаплотипными формулами StStH, StHH, StStY (<http://herbarium.usu.edu/Triticeae/genomes.htm>), которые также могут быть включены в состав подродов *Elymus* и *Roegneria*, соответственно.

Одной из главных задач при любой внутривидовой модели должна стать программа по определению геномной конституции тех эндемичных для России видов, для которых эти данные недостаточны или отсутствуют. Все необходимые методики уже отработаны. Состав секций тоже должен быть пересмотрен. Новые секции должны быть сформированы на основе комплексных данных о филогенетических отношениях, в том

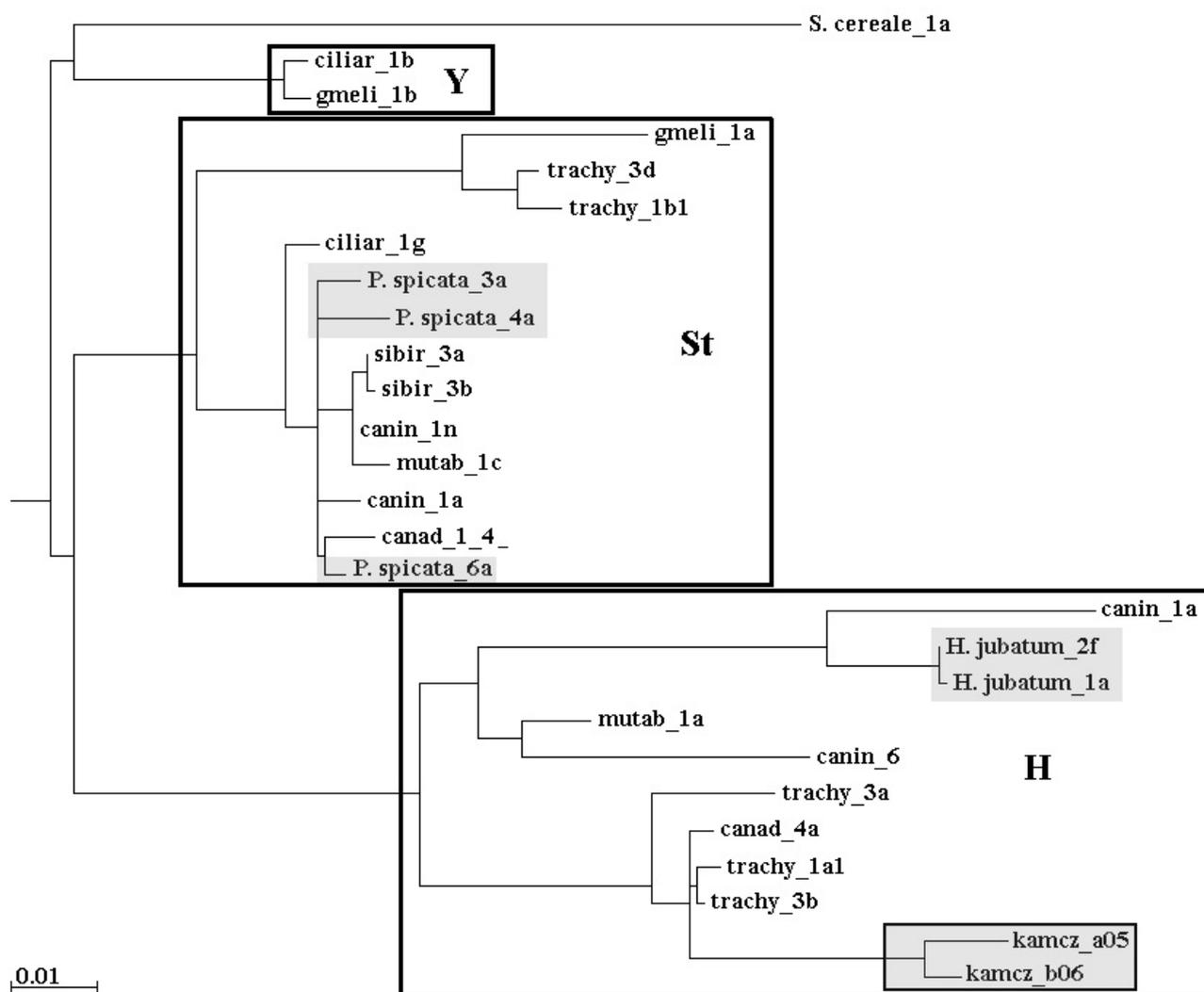


Рис. 2. Филогенетическое древо с включением *E. kamczadalarum*, установленное по последовательностям гена GBSSI *waхu*.

числе показателей скрещиваемости, т.е. на основе усовершенствованных моделей рекомбинационных и интрогрессивных генпулов РГП–ИГП (Agafonov, Salomon, 2002).

Одновременно необходимо продолжить поиск живого материала тех видов рода на территории России, которые известны только по отдельным гербарным образцам, т.е. существование которых подпадает под категории 0 или 1 статуса редких и исчезающих видов растений России и (или) охранных статусов Красной книги Международного союза охраны природы. Дальнейшие исследования таких видов должны проводиться в условиях культуры с использованием методов экспериментальной биосистематики и молекулярной генетики.

ЛИТЕРАТУРА

- 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.** Биосистематическое исследование комплекса *Elymus macrourus* – *E. jacutensis* и критического таксона *E. irtutensis* (Triticeae: Poaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2008. – № 2. – С. 20–32.
- Агафонов А.В.** Общая структура рекомбинационного генпула *Elymus caninus* (Triticeae: Poaceae) по данным скрещиваемости и оценки наследования некоторых морфологических признаков, используемых в таксономии // Растительный мир Азиатской России (Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН), 2011. – № 2 (8). – С. 61–70.

Агафонов А.В. Современное описание и признание новых видов растений: один из тупиковых путей в развитии отечественной систематики и его методологические истоки. Сообщение 1. Особенности некоторых «новых для науки» видов рода *Elymus* L. (Poaceae) на территории Азиатской России и Казахстана // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал, 2009. – Т. 4, вып. 1–2. – С. 7–16. <http://journal.csbg.ru>

Агафонов А.В., Агафонова О.В. Моногенное наследование некоторых морфологических признаков у пырейника шероховатостебельного (*Elymus trachycaulus*), имеющих диагностическое значение в систематике // Сиб. биол. журн., 1992. – Вып. 3. – С. 3–6.

Агафонов А.В., Илюшко М.В., Саломон Б., Диас О., фон Ботмер Р. Биосистематическое исследование *Elymus komarovii* (Poaceae) в сравнении с морфологически близкими таксонами *E. transbaicalensis* и *E. alakanus* s. l. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам I междунар. науч.-практ. конф. (26–28 ноября 2002 г., Барнаул). – Барнаул: АзБука, 2002. – С. 83–95.

Агафонов А.В., Герус Д.Е. Исследование полиморфного комплекса *Elymus charkeviczii* Prob. s.l. (*Triticeae*: Poaceae) полуострова Камчатка с позиций биосистематики и таксономической генетики // Растительный мир Азиатской России, 2008. – № 1. – С. 58–70.

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 журнал, 2007. – Т. 2, вып. 2. – С. 33–42. <http://journal.csbg.ru>

Кобозева Е.В., Герус Д.Е., Овчинникова С.В., Агафонов А.В. Таксономические взаимоотношения между StY-геномными видами *Elymus ciliaris* и *E. amurensis* (Poaceae) // Turczaninowia, 2011. – Т. 14. Вып. 3. – С. 35–44.

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. – № 2(10) – С. 87–93.

Кобозева Е.В., Олонова М.В., Асбаганов С.В., Агафонов А.В. Полиморфизм и специфичность StY-геномных видов *Elymus gmelinii* и *E. pendulinus* на территории Азиатской части России, выявляемые с помощью классических методов систематики и молекулярной генетики // Растительный мир Азиатской России, 2015. – № 2 (18) – С. 32–38.

Лысенко Д.С. О родах × *Elyleymus* и × *Elymotrigia* (Poaceae) в Магаданской области // Бот. журн., 2010. – Т. 95. № 12. – С. 1763–1764.

Цвелев Н.Н. О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн., 1991. – Т. 76. № 5. – С. 669–676.

Цвелев Н.Н. О роде *Elymus* L. (Poaceae) в России // Бот. журн., 2008. – Т. 93. № 10. – С. 1587–1596.

Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. Роды *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski и *Leymus* Hochst. (Poaceae: *Triticeae*) во флоре России // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 2010. – Вып. 57. – С. 5–102.

Шмаков Н.А., Афонников Д.А., Белавин П.А., Агафонов А.В. Эффективность использования генов *VMY2*, *WAXU* и внутренних транскрибируемых спейсеров генов рибосомных РНК в качестве маркеров для изучения генетического разнообразия видов рода *Elymus* // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2014. – Т. 18. № 4/2. – С. 1022–1031.

Agafonov A.V., Salomon B. Gene pools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia // *Triticeae* IV (Ed. Hernández P. et al.). Consejería de Agricultura y Pesca, Sevilla, Spain, 2002. – P. 37–41.

Agafonov A.V., Baum B.R., Bailey L.G., Agafonova O.V. Differentiation in the *Elymus dahuricus* complex (Poaceae): evidence from grain proteins, DNA, and crossability // *Hereditas*, 2001. – Vol. 135. – P. 277–289.

Barkworth M.E., Cambell J.J.N., Salomon B. *Elymus* L. In: Flora of North America (Eds. Barkworth M.E. et al.). New York & Oxford: Oxford University Press, 2007. – Vol. 24. – P. 288–343.

Baum B.R., Yen C., Yang J.L. *Roegneria*: its generic limits and justification for its recognition // *Can. J. Bot.*, 1991. – Vol. 69. – P. 282–294.

Baum B.R., Bailey G.L., Johnson D.A., Agafonov A.V. Molecular diversity of the 5S rDNA units in the *Elymus dahuricus* complex (Poaceae: *Triticeae*) supports the genomic constitution of St, Y, and H haplotypes // *Can. J. Bot.*, 2003. – Vol. 81. – P. 1091–1103.

Baum B.R., Yang J.-L., Yen C., Agafonov A.V. A taxonomic revision of the genus *Campeiostrachys* Drobov // *J. Syst. Evol.*, 2011. – Vol. 49. No. 2. – P. 146–159.

Dewey D.R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae* // Gene manipulation in plant improvement (Ed. Gustafson J. P.). N. Y., Plenum Publ. Corp., 1984. – P. 209–279.

Han M.V., Zmasek C.M. phyloXML: XML for evolutionary biology and comparative genomics // *BMC Bioinformatics*, 2009. – Vol. 10. – P. 356.

Hu Q., Yan C., Sun G. Phylogenetic analysis revealed reticulate evolution of allotetraploid *Elymus ciliaris* // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2013. – V. 69, No. 3. – P. 805–813.

Löve Á. Conspectus of the *Triticeae* // *Feddes Repert.*, 1984. – Vol. 95. – P. 425–521.

Lu B.-R. The genus *Elymus* in Asia. Taxonomy and biosystematics with special reference to genomic relationships // Proc. 2nd Int. *Triticeae* Symp. (Eds Wang R. R.-C., Jensen K.B. and Jaussi C.), Logan, Utah, USA, 1994. – P. 219–233.

Mason-Gamer R.J. Phylogeny of a Genomically Diverse Group of *Elymus* (Poaceae) Allopolyploids Reveals Multiple Levels of Reticulation, 2013. PLoS ONE8(11): e78449. doi: 10.1371/journal.pone.0078449.

Mason-Gamer R. J., Burns M. M., Naum M. Phylogenetic relationships and reticulation among Asian *Elymus* allotetraploids: analysis of three nuclear genes // *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010. – Vol. 54. – P. 10–22.

Salomon B., Lu B.-R. Genomic groups, morphology and sectional delimitation in Eurasian *Elymus* (Poaceae, Triticeae) // *Plant Systematics a. Evolution*. – 1992. – Vol. 180, No. 1. – P. 1–13.

Yan C., Hu Q., Sun G. Nuclear and chloroplast DNA phylogeny reveals complex evolutionary history of *Elymus pendulinus* // *Genome*, 2014. – Vol. 57, No. 2. – P. 97–109.

SUMMARY

The genus *Elymus* is the largest in the tribe *Triticeae* (Poaceae) and includes perennial allopolyploid species only. Genome constitution of species is formed by basic haplomes (St, H, Y, P and W) in different combinations. The St haplome was found in all species of *Elymus*. In the part of world data a model of the genus is recognized in which the genus *Elymus* subdivide into independent genera with identical or close genome constitution: *Elymus* (StStHH-genome), *Roegneria* (StStYY), *Campeiostrachys* (StStHHYY), *Kengyia* (StStYYPP), and *Anthosachne* (StStYYWW). Within the Russian territory the genus is subdivided into four sections: *Turczaninovia* (4 species), *Goulardia* (42 sp.), *Elymus* (6 sp.) and *Clinelymopsis* (1 sp.). This model saves integrity of the genus, but composition of two sections is drawn without taking into account genome constitution which makes a basis of modern classification in the tribe *Triticeae*. Becomes obvious, deep reform of the genus, from the general species composition to internal structure of intrageneric taxa, is coming. In this paper necessity of genome constitution identification in *Elymus* taxa is shown, and also the species rank of *E. kamczadalarum* having haplome formula StH is confirmed by means of molecular markers. It is needed to continue search living material of species which are known on singular herbaria specimens only for creation of appropriate taxonomic model in the genus.

УДК 575.222.73:582.734.3

С.В. Асбаганов, Е.В. Кобозева, А.В. Агафонов

S.V. Asbaganov, E.V. Kobozeva, A.V. Agafonov

**АНАЛИЗ НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ITS1-5.8S-ITS2 RDNA
SORBOCOTONEASTER POZDNJAKOVII POJARK. В СРАВНЕНИИ С ВИДАМИ ИЗ РОДОВ
COTONEASTER MEDIK. И *SORBUS* L.**

**THE ANALYSIS OF ITS1-5.8S-ITS2 RDNA NUCLEOTIDE SEQUENCES OF
SORBOCOTONEASTER POZDNJAKOVII POJARK. IN COMPARISON WITH SPECIES
FROM THE GENERA *COTONEASTER* MEDIK. AND *SORBUS* L.**

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 *Sorbus sibirica* × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* обнаружен рекомбинантный фрагмент последовательности между современными видами *Sorbus* и *Cotoneaster*. Полученные данные подтверждают происхождение × *Sorbocotoneaster* путем гибридизации между представителями этих родов.

Значительное число современных видов рябины (*Sorbus* L.) образовалось в результате отдаленной гибридизации, часто сопровождающейся полиплоидией. Благодаря апомиктическому размножению, распространенному в этом роде, гибридные и полиплоидные растения, сохраняя свой новый морфологический тип, занимают обширные территории. Некоторые из них формируют фертильную пыльцу и при возвратных скрещиваниях с исходными или родственными видами создают огромное разнообразие морфологических и генетических форм. По этой причине род *Sorbus* в таксономическом отношении является одним из самых запутанных и сложных в подсемействе Maloideae C. Weber.

На территории России обнаружен только один естественный межродовой гибрид с участием *Sorbus* – *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark. (Рябинокизильник Позднякова) – единственный представитель монотипного рода *Sorbocotoneaster* Pojark., предположительно возникшего в результате спонтанной гибридизации между видами *Sorbus* L. и *Cotoneaster* Medik. (Пояркова, 1953). Рябинокизильник является узколокальным эндемиком Южной Якутии и находится под угрозой исчезновения (Коропачинский, Встовская, 2012).

По нашим данным (Асбаганов и др., 2014), рябинокизильник проявляет высокую семенную и пыльцевую фертильность. При его гибридизации с рябиной сибирской (*S. sibirica*) наблюдается рекомбинация молекулярно-генетических (ISSR, запасные белки семядолей) и морфологических признаков, что свидетельствует о близком родстве их геномов. Однако полученных данных не достаточно для доказательства гибридогенной природы этого вида.

В настоящем исследовании проведен сравнительный анализ нуклеотидной последовательности региона ITS1-5.8S-ITS2 rDNA у представителей родов *Sorbocotoneaster*, *Cotoneaster* и *Sorbus* с целью уточнения их филогенетических связей.

Материалы и методы

В работу были отобраны 11 образцов видов и межвидовых гибридов родов ×*Sorbocotoneaster*, *Cotoneaster* и *Sorbus* из коллекции ЦСБС СО РАН. Дополнительно использовали последовательности из базы NCBI. Для выделения ДНК использовали стандартный набор NucleoSpin Plant II (Macherey-Nagel, Germany). Для амплификации ITS1-5.8S-ITS2 rDNA региона *Sorbus* использовали универсальные праймеры ITS4 – (5' TCCTCCGCTTATTGATATGC 3') и ITS5 – (5' GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG 3') (White et. al., 1990, Dłużewska et al., 2013). Предварительную оценку эффективности ПЦР проводили на амплификаторе C-1000 (Bio-Rad, USA) в объеме 25 µl. Для повышения выхода продукта подобрали условия при помощи градиентной ПЦР на амплификаторе Verity (Applied Biosystems, USA). В итоге, стандартная реакция содержала однократный «HF» буфер, смесь по 0.2 mM каждого dNTP, 4 mM свободного Mg²⁺ в виде раствора MgCl₂, по 0.6 µM ITS5_F и ITS4_R праймеров, 0.2-0.5 ng/µl геномной ДНК, 10 % глицерин и 10 u/ml Phusion Hot Start II ДНК полимеразы (ThermoScientific Bio. Lithuania). Использовали следующий оптимизированный температурный профиль: первичная денатурация при 98 °C – 1 мин.; 38 циклов: денатурация 98 °C – 15 сек., отжиг праймеров 59 °C – 15 сек., элонгация при 72 °C – 30 сек.; финальная элонгация – 5 мин. при 72 °C и

хранение при 4°C до дальнейшего использования. Аликвоту ПЦР, содержащую исследуемый фрагмент, анализировали электрофорезом в 1.5 % агарозном геле при напряжении 10-14 V/cm.

1 µl полученного амплификата использовали для клонирования в состав вектора pJET (ThermoScientific Bio, Lithuania). Полученные на карбенициллин-содержащем LB агаре колонии *E.coli* штамма Mach-1 (Invitrogen, Sweden) использовали для выращивания 4 ml ночной культуры в жидкой питательной среде LB в течение 16 часов при 37°C и 220 об./мин.

Для каждого образца отобрали 5-20 клонов. Плазмидную ДНК выделяли при помощи набора GeneJET Plasmid Miniprep Kit (ThermoScientific Bio, Lithuania). ДНК части клонов нарабатывали изотермальной амплификацией при помощи набора TempliPhi (GE Healthcare, Sweden). Клоны, содержащие вставку в составе pJET вектора, секвенировали по Сэнгеру.

Статистическая обработка выполнена с помощью программ UGENE и TREECON. Выравнивание последовательностей выполнено методом T-Coffee. Для расчета генетических дистанций использовали модель Кимуры (Kimura, 1980).

Результаты

В ходе работы были секвенированы и проанализированы последовательности транскрибируемых спейсеров ITS1, ITS2 и гена 5.8S рРНК у 11 образцов видов и межвидовых гибридов родов *Sorbus*, *Sorbocotoneaster*, *Cotoneaster*. Последовательности ITS1 изученных видов, начинаются с мотива «TCGAACCT», 5.8S начинаются последовательностью «CGGCAACG» и заканчивается «GTTGCCCC», ITS2 заканчивается мотивом «AACGCGAC». Характеристики длины, GC-состава, числа консервативных и переменных сайтов представлены в таблице 1. Как и ожидалось, нуклеотидная последовательность 5.8S оказалась консервативной. Длина этого гена у всех проанализированных клонов составила 165 пн, на всем протяжении было выявлено 14 переменных сайтов, только 4 из них были парсимониичны. ITS1 и ITS2 характеризуются схожей длиной и схожими GC составом, числом переменных и парсимони-информативных сайтов.

Длина ITS1 последовательностей за счет вариаций в позиции 74 составила 223-224 пн. В позиции 74 обнаружена вставка специфичная для рябин Азиатской России (*S. sibirica* Hedl., *S. kamtchatcensis* Kom., *Sorbus amurensis* Koehne, *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*). Наиболее информативные вариации последовательности ITS1 представлены в таблице 2. В целом, последовательности ITS1 и ITS2 проявляют высокую родоспецифичность в отношении *Cotoneaster* и *Sorbus* (транзиции в позициях 11, 33, 120, 132, 191, 206, 474, 527, 542 и трансверсии – 103, 132, 156, 446). При этом, включенные в анализ образцы цельнолистных рябин из подрода *Hahnia* Medik. (*S. torminalis* AF186533, *S. aria* FJ810045) занимают промежуточное положение между видами *Cotoneaster* и видами *Sorbus* из подрода *Eu-Sorbus* Kom. Рябины Азиатской России отличаются от европейских и восточноазиатских по частоте встречаемости отдельных мутаций, а также уникальными заменами в позициях 471 и 588, что отражает их географическую отдаленность, и может служить обоснованием таксономической дифференциации комплекса *S. aucuparia* s.l. на виды *S. aucuparia* s. str. и *S. sibirica*.

Для *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* были секвенированы 20 различных копий ITS1-5.8S-ITS2 rDNA, которые все оказались идентичны последовательностям *S. sibirica*. На основании этих данных можно предположить, что *Sorbocotoneaster* может иметь не гибридное происхождение, а является видом близкородственным рябине сибирской, который сохранился на территории незатронутой в ледниковый период. Это также подтверждается приуроченностью *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* к растительной формации, характерной для

Таблица 1

Характеристики ITS1-5.8S-ITS2 rDNA представителей родов *Sorbocotoneaster* Pojark., *Sorbus* L. и *Cotoneaster* Medik.

	ITS1	5.8S	ITS2	Общая
Выровненная длина пн.	224	165	215	604
Длина без пробелов пн.	223-224	165	204-213	592-602
GC состав, %	62-68	59	66-72	63-69
Число константных сайтов	160	151	148	459
Число переменных сайтов	64	14	67	145
Число парсимони-информативных сайтов	29 (12,9%)	4 (2,4%)	29 (13,5%)	62 (10,3%)

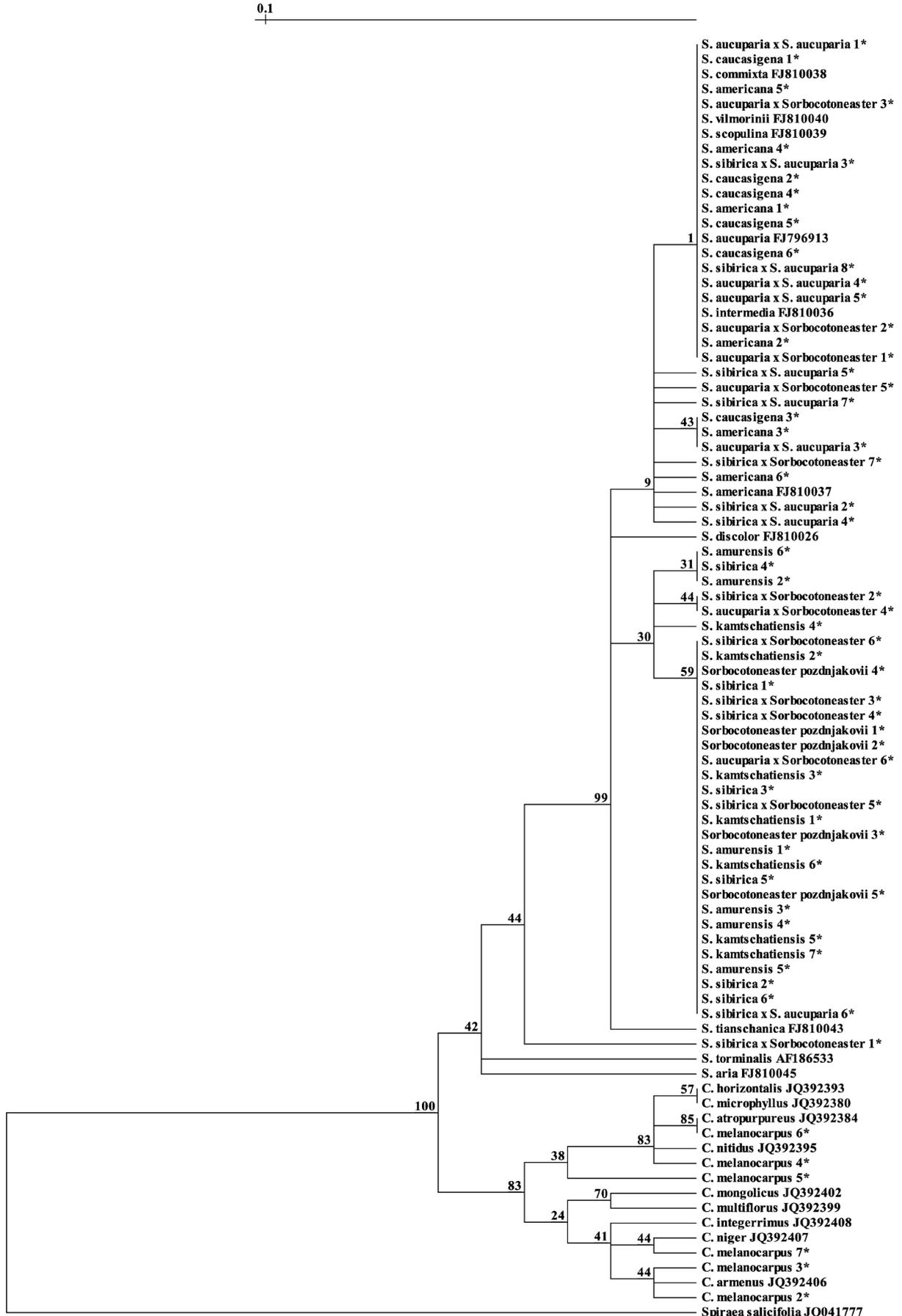


Рисунок. Дендрограмма, построенная методом UPGMA на основе данных ITS1-5.8S-ITS2 rDNA видов родов *Sorbocotoneaster* Pojark., *Sorbus* L. и *Cotoneaster* Medik.

Таблица 2

Вариабельные последовательности внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS1) видов родов *Sorbocotoneaster* Pojark., *Sorbus* L. и *Cotoneaster* Medik.

	11	33	44	50	53	62	67	68	74	75	85	103	115	120	124	126	127	132	153	156	170	172	176	185	187	191	206
.	A	A	C	T	G	C	T	C	A	C	C	C	A	A	G	G	C	T	G	A	C	G	C	C	C	T	A
<i>C. mongolicus</i> JQ392402	.	G	.	C	.	.	.	–	.	.	.	C	G	.	.	T	C	C	C	C	G
<i>C. integerrimus</i> JQ392408	.	G	.	.	A	T	.	–	.	.	.	C	G	.	.	T	C	T	C	T	A	T	T	.	C	T	
<i>C. niger</i> JQ392407	.	G	.	C	A	.	C	.	–	.	.	C	G	.	.	.	C	C	C	.	.	.	T	.	C	G	
<i>C. armenus</i> JQ392406	.	G	.	C	A	.	C	.	–	.	T	.	C	G	.	.	.	C	C	C	.	A	.	T	.	C	T
<i>C. horizontalis</i> JQ392393	G	G	–	.	.	.	C	G	.	.	T	C	C	C	.	.	.	T	.	C	G	
<i>C. microphyllus</i> JQ392380	G	G	–	.	.	.	C	G	.	.	T	C	C	C	.	.	.	T	.	C	G	
<i>C. multiflorus</i> JQ392399	.	G	–	.	.	.	C	G	.	.	T	C	C	C	.	.	.	T	.	C	G	
<i>C. nitidus</i> JQ392395	G	G	T	–	.	.	.	C	G	.	.	T	C	C	C	.	.	.	T	.	C	G	
<i>C. atropurpureus</i> JQ392384	G	G	–	.	.	.	C	G	.	.	.	C	C	C	.	.	.	T	.	C	G	
<i>C. melanocarpus</i> 2*	.	G	.	C	A	.	C	.	–	.	T	.	C	G	.	.	.	C	C	C	.	A	.	T	.	C	G
<i>C. melanocarpus</i> 3*	.	G	–	.	.	.	C	G	.	.	.	C	C	C	.	A	.	T	.	C	G	
<i>C. melanocarpus</i> 4*	.	G	.	.	.	T	.	–	.	.	.	C	G	.	.	T	C	T	C	.	A	.	T	.	C	G	
<i>C. melanocarpus</i> 5*	G	G	–	.	.	.	C	G	.	.	T	C	C	C	.	.	.	T	.	C	G	
<i>C. melanocarpus</i> 6*	G	G	–	.	.	.	C	G	.	.	.	C	C	C	.	.	.	T	.	C	G	
<i>C. melanocarpus</i> 7*	.	G	.	C	A	.	C	T	–	.	.	C	G	.	.	.	C	C	C	.	.	.	T	.	C	G	
<i>Sorbocotoneaster pozdnjakovii</i> 3*	T	.	–	.	T	.	.	T	A
<i>Sorbocotoneaster pozdnjakovii</i> 4*	T	.	–	.	T	.	.	T	A	T	.	.
<i>S. sibirica</i> × <i>Sorbocotoneaster</i> 1*	.	.	.	C	A	.	C	.	–	.	.	C	G	.	.	T	C	C	C	T	A	T	T	.	C	T	
<i>S. sibirica</i> × <i>Sorbocotoneaster</i> 2*	C
<i>S. sibirica</i> × <i>Sorbocotoneaster</i> 5*	T	.	–	.	T	.	.	T	A	T	.	.
<i>S. sibirica</i> × <i>Sorbocotoneaster</i> 6*	T	.	–	T	T	.	.	T	A	T	.	.
<i>S. sibirica</i> × <i>Sorbocotoneaster</i> 7*	T
<i>S. aucuparia</i> × <i>Sorbocotoneaster</i> 5*	–
<i>S. aucuparia</i> × <i>Sorbocotoneaster</i> 6*	T	.	–	.	T	.	.	T	A	T	.	.
<i>S. torminalis</i> AF186533	G	G	G	–	.	.	.	C	G	.	.	T	C	.	C
<i>S. aria</i> FJ810045	.	G	–	.	.	.	C	G	.	.	.	C	T	C	G
<i>S. caucasigena</i> 5*	–
<i>S. caucasigena</i> 6*	.	.	T	–
<i>S. tianschanica</i> FJ810043	–	C
<i>S. vilmorinii</i> FJ810040	–
<i>S. scopulina</i> FJ810039	–
<i>S. commixta</i> FJ810038	–
<i>S. americana</i> FJ810037	–	T
<i>S. intermedia</i> FJ810036	–
<i>S. discolor</i> FJ810026	–	G	G
<i>S. aucuparia</i> FJ796913	–
<i>S. americana</i> 1*	–
<i>S. americana</i> 4*	–	T
<i>S. americana</i> 6*	.	.	T	–
<i>S. kamtschatiensis</i> 4*	T	.	–
<i>S. kamtschatiensis</i> 5*	T	.	–	.	T	.	.	T	A	T	.
<i>S. amurensis</i> 1*	T	.	–	.	T	.	.	T	A	T	.
<i>S. amurensis</i> 6*	T	.	–
<i>S. sibirica</i> 4*	T	.	–
<i>S. sibirica</i> 6*	T	–	.	.	T	.	.	T	A	T	.
<i>S. aucuparia</i> × <i>S. aucuparia</i> 4*	.	.	T	–
<i>S. aucuparia</i> × <i>S. aucuparia</i> 5*	–
<i>S. sibirica</i> × <i>S. aucuparia</i> 2*	–	A

	11	33	44	50	53	62	67	68	74	75	85	103	115	120	124	126	127	132	153	156	170	172	176	185	187	191	206
.	A	A	C	T	G	C	T	C	A	C	C	C	A	A	G	G	C	T	G	A	C	G	C	C	C	T	A
<i>S. sibirica</i> × <i>S. aucuparia</i> 3*	–	T
<i>S. sibirica</i> × <i>S. aucuparia</i> 4*	T	.	–	.	T	.	.	T	A	T	.
<i>S. sibirica</i> × <i>S. aucuparia</i> 5*	.	.	T	–

*-звездочкой помечены секвенированные последовательности. Для последовательностей из генбанка указаны номера базы данных NCBI.

ризующей комплексом реликтовых видов плейстоценового возраста (Полякова, 1953). Однако, в данный анализ кроме видовых образцов были включены искусственные гибриды *F₁ Sorbus sibirica* × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* и *F₁ Sorbus aucuparia* × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*. Оказалось, что одна из секвенированных копий (*S. sibirica* × *Sorbocotoneaster* 1* - в таблице 2 и на дендрограмме) ITS1-5.8S-ITS2 rDNA гибрида *F₁ Sorbus sibirica* × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* имела уникальную нуклеотидную последовательность, являющуюся рекомбинантной между *Cotoneaster* и *Sorbus*. По данным В.Н. Гладковой (1967) хромосомный набор *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* может быть $2n = 68, 85$, что, в случае гибридогенной природы рябино-кизильника, характеризует его как аллополиплоид, высокую изогенность rDNA которого можно объяснить избирательной элиминацией копий rDNA одного из родительских видов. Генная конверсия rDNA у полиплоидов и гибридов была показано на капусте (Song et al. 1995), хлопке (Hanson et al. 1998), табаке (Lim et al., 2000), но причины и механизмы этого явления пока не известны.

Таким образом, анализ первичной структуры ITS1-5.8S-ITS2 rDNA явным образом свидетельствует о близком родстве *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* с видами рода *Sorbus* и косвенно – с *Cotoneaster*.

ЛИТЕРАТУРА

- Асбаганов С.В., Кобозева Е.В., Агафонов А.В.** Применение электрофореза запасных белков семян 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.
- Гладкова В.Н.** Цитологическое изучение спонтанного гибридогенного рода *Sorbocotoneaster* Pojark. // Бот. журн., 1967. – Т. 52, № 3. – С. 981–983.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.** Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск: Гео, 2012. – С. 376–377.
- Полякова А.И.** ×*Sorbocotoneaster* Pojark. – новый естественный межродовой гибрид // Ботанические материалы гербария Бот. института АН СССР, 1953. – Т.15. – С. 92–108.
- Dłużewska J., Ślesak I., Kruk J.** Molecular analysis of *Sorbus* sp. from the pienny mts. and its relation to other *Sorbus* species // Acta Biologica Cracoviensia s. Botanica, 2013. – Vol. 55. – P. 86–92.
- Hanson R.E., Zhao X-P., Nurul I-F., Paterson A.H., Zwick M.S., Crane C.F., McKnight T.D., Stelly D.M., Price H.J.** Evolution of interspersed repetitive elements in *Gossypium* (Malvaceae) // Am J Bot., 1998. – Vol. 85(10). – P. 1364–1368.
- Kimura M.** A simple method for estimating evolutionary rates of base substitution through comparative studies of nucleotides sequences // Journal of Molecular Evolution, 1980. – Vol.16. – P. 111–120.
- Lim K.Y., Kovarik A., Matýásek R., Bezděk M., Lichtenstein C.P., Leitch A.R.** Gene conversion of ribosomal DNA in *Nicotiana tabacum* is associated with undermethylated, decondensed and probably active gene units // Chromosoma, 2000. – Vol. 109(3). – P.161–172.
- Song K., Lu P.L., Tang K., Osbourn T.C.** Rapid genome change in synthetic polyploids of *Brassica* and its implications for polyploid evolution // Proc Natl Acad Sci USA, 1995. – Vol. 92. – P. 7719–7723.
- 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 M.A. Innis, Gelfand D.H., Sninsky J.J., White T.J. – New York: Academic Press, 1990. – P. 315–322.

SUMMARY

The analysis of ITS1-5.8S-ITS2 rDNA sequences confirmed close relationships of *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* with species of the genus *Sorbus* from Asian part of Russia. In the genome of an artificial hybrids *F₁ Sorbus sibirica* × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* the recombinant fragment between modern species *Sorbus* and *Cotoneaster* was found. The obtained data confirm an origin of *Sorbocotoneaster* by hybridization between taxa of these genera.

УДК 575.17:582.52

К.С. Добрякова

K.S. Dobryakova

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ITS1-ГЕН 5.8S РРНК-ITS2 И TRNL-TRNF ВИДОВ РОДА *ELYMUS* L. СЕКЦИИ *TURCZANINOVIA* (NEVSKI) TZVEL.

THE ITS 1-GENE 5.8S RRNA- ITS2 AND TRNL-TRNF SEQUENCES VARIABILITY OF *ELYMUS* L. SPECIES OF THE SECTION *TURCZANINOVIA* (NEVSKI) TZVEL.

Секвенирование и сравнительный анализ последовательностей ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 ядерного генома видов рода *Elymus* выявил близкое родство между последовательностями ITS таксонов *E. dahuricus*, *E. dahuricus* var. *cylindricus* и *E. dahuricus* var. *tangutorum*, а также было выявлено близкое родство между последовательностями trnL-trnF видов *E. dahuricus*, *E. franchetii* (*E. dahuricus* var. *cylindricus*), *E. excelsus* и *E. dahuricus* var. *tangutorum*.

Род *Elymus* является крупным родом трибы *Triticeae* семейства Злаки (Poaceae). Он включает в себя около 150 видов. Пырейники произрастают в основном в умеренной, а так же в арктической и субтропической климатических зонах. Они занимают различные экологические ниши, встречаются среди кустарников, в лесах, на склонах гор, в полупустынях и долинах (Цвелев, 1976, 2008). Все известные на территории России виды рода *Elymus*, согласно современной классификации Н.Н. Цвелева (2008), можно разделить на четыре секции: sect. 1. *Turczaninovia* (Nevski) Tzvel., sect. 2. *Goulardia* (Husn.) Tzvel., sect. 3. *Clinelymopsis* (Nevski) Tzvel. и sect. 4. *Elymus*. Секция *Turczaninovia* включает следующие виды: *E. dahuricus* Turcz. ex Griseb., *E. franchetii* Kitag. (синоним *E. dahuricus* var. *cylindricus*), *E. woroschilowii* Probat. (синоним *E. dahuricus* subsp. *pacificus* Probat.), *E. excelsus* Turcz. ex Griseb. (*E. dahuricus* subsp. *excelsus* (Turcz. ex Griseb.) Tzvel.). Вопрос о границах между видами, близкими к *E. dahuricus* остается дискуссионным. ITS последовательности ядерного генома и trnL-trnF последовательности генома хлоропластов являются популярными маркерами при молекулярно-филогенетических исследованиях растений. (обзоры: Alverez, Wendel, 2003; Матвеева и др., 2011). В работу были включены последовательности ITS двух видов *E. dahuricus* и видов *Elytrigia geniculata* и *Agropyron cristatum*, полученные нами, а также 10 последовательностей локуса ITS1-5.8S рДНК-ITS2, которые были депонированы из базы данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sites>). Мы секвенировали две trnL-trnF последовательности *E. excelsus*, а также trnL-trnF последовательности видов *E. dahuricus*, *E. franchetii* и *Agropyron cristatum*, 7 последовательностей trnL-trnF также были взяты из международной базы данных GenBank. Образцы растений были собраны в Алтайском крае в республике Алтай, Хакасии, на данный момент они хранятся в гербарии лаборатории Биосистематики и цитологии БИН РАН. Растительный материал для исследования был также взят из гербарных коллекций БИН РАН (LE). ДНК из листового материала была выделена с помощью СТАВ-метода (Doyle J.J., Doyle J.L., 1987). ПЦР была проведена на амплификаторе «Techne 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 согласно методу Сэнгера с соавторами на базе ЦКП БИН РАН. Последовательности были выравнены с помощью программы ClustalW входящих в пакет программ MEGA 6 с последующей визуальной проверкой. С помощью программы MEGA 6 были так же рассчитаны р-расстояния между последовательностями ITS1 – гена 5.8S рРНК – ITS2, а также между последовательностями trnL-trnF видов *Elymus*. Длина последовательностей ITS1-5.8S рРНК-ITS2 видов *Elymus* составила от 599 до 602 позиций, из них вариабельных позиций – 46. Длина ITS1 от мотива TCGT до TTAATC у изученных нами видов *Elymus* L. варьировала от 219 пар нуклеотидов до 221 пар нуклеотидов (в связи с наличием в

нуклеотидных последовательностях делеций). Длина ITS2 от мотива СААААСА до мотива ТТСГАСС варьировала от 216 до 217 п. н. Длина 5,8 S рДНК от мотива САСАСГАС до мотива СГТСАСГС у изученных нами видов *Elymus* L. составляла в среднем 164 п. н. (табл. 2). Длина проанализированных последовательностей *trnL-trnF* включает 1091 выровненную позицию, переменных – 79 (табл. 3). С помощью стандартной компьютерной программы Mega 6 были рассчитаны р-расстояния для всех исследованных последовательностей ITS1 – 5.8S рДНК – ITS2 и *trnL-trnF* видов *Elymus*. Р-расстояние – величина, отражающая процент нуклеотидов, по которым различаются последовательности при их попарном сравнении. При сравнении 12 ITS-последовательностей вида рода *Elymus* эта величина изменялась в пределах от 0 до 3 %. Р-расстояния между 10 последовательностями *trnL-trnF* видов рода *Elymus* изменялись от 0 до 1 %. Согласно полученным данным можно сделать о близком родстве последовательностей ITS видов *E. dahuricus*, *E. dahuricus* var. *cylindricus* и *E. dahuricus* var. *tangutorum*, а также последовательностей *trnL-trnF* видов *E. dahuricus*, *E. franchetii* (*E. dahuricus* var. *cylindricus*), *E. excelsus* и *E. dahuricus* var. *tangutorum*.

Таблица 1

Секвенированные и проанализированные последовательности ITS1-ген 5.8S рДНК-ITS2 и *trnL-trnF*

Номер в GenBank	Вид, номер ваучера в коллекции гербарных образцов лаборатории биосистематики и цитологии БИН РАН и отдела гербария БИН РАН (LE)	Информация о месте и дате сбора и определении образца
<i>trnL-trnF</i>	ITS1-5.8S рДНК-ITS2	
KJ744040	KJ540222 <i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb. Ха 09-157	Респ. Хакасия, Орджоникидзевский р-н, между с. Кобяково и с. Июс. Луг, долина реки Белый Июс. 54°46.6' с.ш., 89°45.2' в.д. 400 м над ур. м. 22.08.09. А.В. Родионов, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев.
	KJ540223 <i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb. Alt 11-39	Респ. Алтай, Онгудайский р-н. Луговина около р. Черной. Опушка леса. 50°58'7" с.ш., 88°43'6" в.д. 1425 м над ур. м., 13.08.2011. А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев.
KP325398	<i>E. excelsus</i> Griseb.	ЛЕ. Читинская область. Кыринский район. Заказник «Горная степь». 19 км к Ю от п. Кыра. Днище пади. Разнотравно (<i>Lathyrus</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i>) -осоково-пижмолистнопопынное сообщество. 49°23.8' с.ш., 111°58.8' в.д. № 265. Собр., опр.: Е.О. Головина.
KP325395	<i>E. excelsus</i> Griseb.	ЛЕ. Зап. Саяны. Устье р. Ус. 20.08.1932. Г.А. Балабаева. Опр.: Н.Н. Цвелев.
KP325396	<i>E. franchetii</i> Kitag.	ЛЕ. Окр. г. Никольск. 8.08.1931. И.К. Шишкин. Опр.: Н.Н. Цвелев.
KJ744042	KJ561241 <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv. Alt 11-377	Респ. Алтай. Кош-Агачский р-н. Прав. б. р. Юстыг. 2230 м над ур. м. 49°48.1' с.ш., 89°21.7' в.д. 20.08.2011. А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев.
	KJ561242 <i>Elytrigia geniculata</i> (Trin.) Nevski Ха 09-180 (<i>Agropyron geniculatum</i>)	Респ. Хакасия, Орджоникидзевский р-н. У г. Первый Сундук, дол. р. Белый Июс, каменистый склон. 410 м над ур. м. 54°40.6' с.ш., 89°42.4' в.д. 23.08.09. А.В. Родионов, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев.

Таблица 5

P-расстояния (в %) между исследованными последовательностями trnL-trnF видов *Elymus*

	[1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11]
[1] <i>Agropyron cristatum</i> KJ744042	-										
[2] <i>E. dahuricus</i> KJ744040	1										
[3] <i>E. dahuricus</i> KF905194	1	0									
[4] <i>E. excelsus</i> KP325395	1	0	0								
[5] <i>E. excelsus</i> KP32539	1	1	1	0							
[6] <i>E. franchetii</i> KP325396	1	1	1	0	0						
[7] <i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> KF905222	1	0	0	0	0	0					
[8] <i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> KF905188	1	0	0	0	0	0	0				
[9] <i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> KF905208	1	1	0	0	1	1	0	0			
[10] <i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KF905219	1	1	0	0	1	1	0	0	1		
[11] <i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KF905212	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

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 15-04-06438_мол_а, 14-04-01416 и программы «Динамика генофондов».

ЛИТЕРАТУРА

- Матвеева Т.В., Павлова О.А., Богомаз Д.И., Демкович А. Е., Лутова Л.А.* Молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетики растений // Экологическая генетика, 2011. – Т. 9(1). – С. 32–43.
- Цвелев Н.Н.* Злаки СССР. – Л., 1976. –788 с.
- Цвелев Н.Н.* О роде *Elymus* L. (Poaceae) в России // Бот. журн., 2008. – Т. 93, № 10. – С. 1587–1596.
- Alvarez E., Wendel J.F.* Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2003. – Vol. 29. – P. 417–434.
- 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.

SUMMARY

Sequencing and comparative analysis of the ITS1-5.8S rRNA gene-ITS2 fragments of the nuclear genome revealed the close relationship between the ITS sequences of the taxa *Elymus dahuricus*, *E. dahuricus* var. *cylindricus* and *E. dahuricus* var. *tangutorum*, and we also identified a close relationship between the trnL-trnF sequences of the species *E. dahuricus*, *E. franchetii* (*E. dahuricus* var. *cylindricus*), *E. excelsus* and *E. dahuricus* var. *tangutorum*.

УДК 575.17:582.736

О.С. Дымшакова, Д.А. Кривенко, Е.В. Жмудь

O.S. Dymshakova, D.A. Krivenko, E.V. Zhmud

АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РОДСТВА ПОЛУЛУННОПЛОДНЫХ АСТРАГАЛОВ (FABACEAE> ASTRAGALUS> CENANTRUM> SEMILUNARIA) МЕТОДОМ AFLP

ANALYSIS OF GENETIC RELATIONSHIP AMONG SEMILUNAR FRUIT ASTRAGALUS (FABACEAE> ASTRAGALUS> CENANTRUM> SEMILUNARIA) BY AFLP

Изучены образцы двух видов полулунноплодных астрагалов секции *Cenantrum* подсекции *Semilunari* из Южной Сибири с помощью молекулярно-генетического анализа (AFLP). Внутри вида *A. mongholicus* (= *A. propinquus*, = *A. membranaceus*) обнаружена тенденция к разделению популяций по местонахождению к западу и к востоку от Байкала. Между видами *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* генетической дифференциации не обнаружено.

Род *Astragalus* – самый крупный в семействе *Fabaceae* и является крупнейшим родом цветковых растений, насчитывает около 2900 видов, из которых в Старом Свете примерно 2400 видов и в Новом Свете около 500 видов (Zarre, Azani, 2013). В системе рода *Astragalus* выделяют от 9 (Bunge, 1869) до 2 (Podlech, 1988) подродов и примерно 200 секций (Zarre, Azani, 2013). Представители рода характеризуются значительным морфологическим и экологическим полиморфизмом, вследствие чего возникают трудности при определении таксономических границ для секций, подсекций и видов. Последние молекулярно-генетические исследования показали, что для рода характерна гомоплазия и выявлена высокая скорость эволюционного развития (Lavin et al., 2005; Zarre, Azani, 2013).

В настоящее исследование включены два вида полулунноплодных астрагалов: *A. mongholicus* Bunge и *A. sericeocanus* Gontsch. в понимании таксономических границ Д. Подлеха и Ш. Зарре (Podlech, Zarre, 2013).

A. mongholicus – лесостепной полиморфный вид, основная часть его ареала приурочена к степным межгорным котловинам Южной Сибири и прилегающих территорий Казахстана, Монголии и отчасти Китая, отмечен также на Дальнем Востоке и в Якутии (Podlech, Zarre, 2013). *A. sericeocanus* – псаммофит, эндем северо-восточной части побережья оз. Байкал (Малышев, Пешкова, 1884).

Цель исследования – оценить генетическое родство между популяциями *A. mongholicus* из разных точек ареала, а также выявить их филогенетические связи с эндемичным видом *A. sericeocanus* с помощью метода AFLP.

Материалом для настоящего исследования служили высушенные листья или проростки, по одному от каждого растения, полученные в лабораторных условиях из семян, собранных в природных местообитаниях (табл. 1).

Выделение ДНК для AFLP-анализа проведено с помощью СТАВ-метода (Devey et al., 1996). Анализ выполнен по протоколу, предложенному П. Вос с соавторами (Vos et al., 1995) с использованием трех праймерных комбинаций: [FAM] EcoRI-ACT/Mse-CGC, [JOE] EcoRI-ACG/Mse-CCT, [NED] EcoRI-AGC/Mse-CCGC. Всего исследовано 76 особей (табл. 2). Для анализа AFLP-данных были выбраны фрагменты длиной от 150 п.о. до 500 п.о., равномерно распределенные по профилю, – для исключения гомоплазии (Bonin et al., 2007). Анализ AFLP-фрагментов проводили с использованием секвенатора 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, USA). Данные обработаны с помощью программ GeneMapper Software Version 4.0 и GenAlix 6.501 (Peakall, Smouse, 2012).

На основании стабильности проявления AFLP-фрагмента и его дискретности было выбрано 82 изменчивых из 346 полученных фрагментов. Общее число бэндов на популяцию варьировало от 19 до 36, число уникальных бэндов – от 0 до 3, процент полиморфных фрагментов – от 8.54 % до 35.37 % (табл. 2).

На основе бинарной матрицы присутствия / отсутствия AFLP-фрагментов были вычислены генетические расстояния для выявления степени различия между исследуемыми популяциями. Для визуализации результата использовали анализ главных координат (PCoA, рис.). На рисунке видно, что в целом популяции *A. mongholicus* слабо дифференцированы друг от друга. Однако наблюдается тенденция к их разделению по первой оси, что совпадает с их местонахождением в Южной Сибири. Так, выявлена тенденция к обособле-

Таблица 1

Места сбора исследуемых полулунноплодных астрагалов на территории Южной Сибири

Популяция	Местонахождение	Ранее определение	ID ваучера IRK
<i>A. mongholicus</i>			
Джазатор	049°41'23" с. ш., 087°20'41" в. д., Республика Алтай, Кош-Агачский р-н	<i>A. propinquus</i> *	39812
Кокоря	049°54'58" с. ш., 088°59'39" в. д., Республика Алтай, Кош-Агачский р-н	<i>A. propinquus</i> *	39813
Чуйская Степь	049°55'53" с. ш., 089°08'08" в. д., Республика Алтай, Кош-Агачский р-н	<i>A. mongholicus</i> s. str.**	32832
Ялга	053°06'38" с. ш., 107°14'27" в. д., Иркутская область, Ольхонский р-н	<i>A. membranaceus</i> *	28970
Малая Кудара	050°11'06" с. ш., 107°42'26" в. д., Республика Бурятия, Кяхтинский р-н	<i>A. propinquus</i> *	39814
Горячинск	053°00'36" с. ш., 108°18'16" в. д., Республика Бурятия, Прибайкальский р-н	<i>A. propinquus</i> *	32252
Северобайкальск	055°34'54" с. ш., 109°13'12" в. д., Республика Бурятия, Северобайкальский р-н	<i>A. propinquus</i> *	23043
Ара-Иля	050°55'51" с. ш., 113°12'32" в. д., Забайкальский край, Дульдургинский р-н	<i>A. membranaceus</i> *	16605
Калиновка	051°51'41" с. ш., 116°41'49" в. д., Забайкальский край, Нерчинский р-н	<i>A. propinquus</i> * промежуточная форма к <i>A. membranaceus</i>	23909
<i>A. sericeocanus</i>			
Турка	052°54'29" с. ш., 108°09'07" в. д., Республика Бурятия, Прибайкальский р-н	–	23490
Ярки	055°45'48" с. ш., 109°42'04" в. д., Республика Бурятия, Прибайкальский р-н	–	39815

Примечание: * – по С.Н. Выдриной (1994), ** – по А.И. Пяку (2012).

нию «Предбайкальского» и «Забайкальского» кластеров. Но в кластере «Предбайкалье» обнаруживается популяции «Горячинск» и «Малая Кудара», расположенные Забайкалье, а в кластере «Забайкалье» выявлена популяция «Ялга» с острова Ольхон на Байкале. При этом популяции *A. sericeocanus* обособляются друг от друга, но не дифференцируются от *A. mongholicus*, тогда как по морфологическим признакам виды хорошо отличаются.

Таблица 2

Частота AFLP-бэндов исследуемых полулунноплодных астрагалов

Популяция	N	Процент полиморфных фрагментов	Число бэндов	Число уникальных бэндов
<i>A. mongholicus</i>				
Джазатор	6	23,17	23	0
Кокоря	7	17,07	23	0
Чуйская Степь	8	17,07	26	1
Ялга	6	30,49	35	3
Малая Кудара	3	28,05	28	2
Горячинск	8	8,54	19	1
Северобайкальск	7	17,07	23	1
Ара-Иля	8	30,49	36	3
Калиновка	8	35,37	36	2
<i>A. sericeocanus</i>				
Турка	7	30,49	35	0
Ярки	8	35,37	29	0

Примечание: N – число особей в выборке.

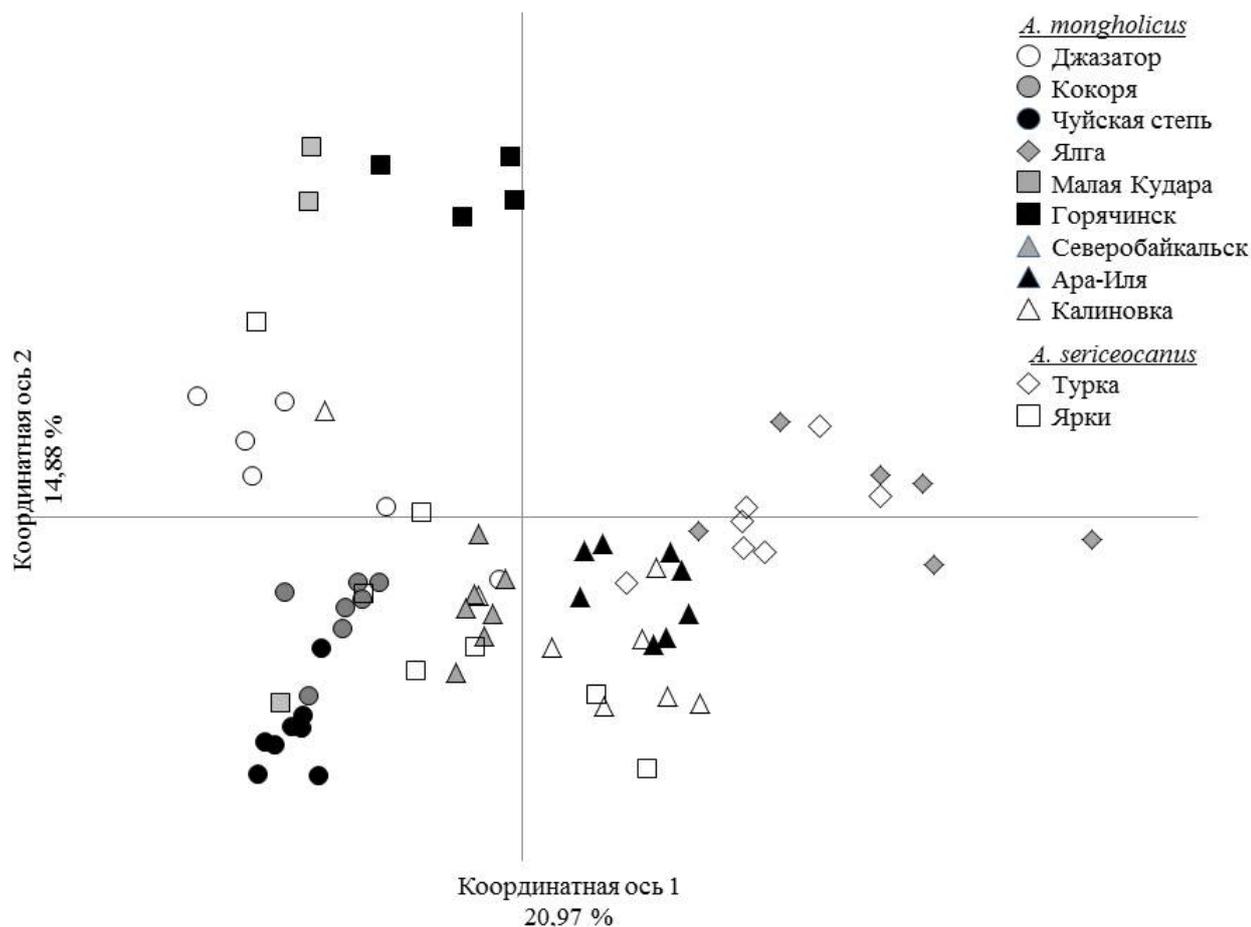


Рисунок. Популяции исследуемых полулуноплодных астрагалов в плоскости главных координат (РСоА-анализ).

В целом данные анализа AFLP-фрагментов не противоречат мнению Д. Подлеха и Ш. Зарре изложенному в последней монографической обработке астрагалов Старого Света (Podleh, Zarge, 2013). В ней к *A. mongholicus* сведены в синонимы *A. tetrapaneus* Bunge и *A. propinquus* Schischk., до недавнего времени рассматриваемыми исследователями в качестве самостоятельных видов (Выдрина, 1994; Пяк, 2012; Choi et al., 2013; Zheng et al., 2014; и др.). По полученным данным *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* не дифференцируются друг от друга. Хотя по ранее проведенному изучению аллозимной изменчивости, их следует считать близкородственными видами (Дымшакова, Кривенко, 2014).

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ №14-04-31023-мол_a; №14-47-04125-р_сибирь_a; №14-44-04105-р_сибирь_a; 15-04-05372-а

ЛИТЕРАТУРА

- Выдрина С.Н.** *Astragalus* L. – Астрагал // Флора Сибири. Fabaceae (Leguminosae). – Новосибирск: Наука, 1994. – Т. 9. – С. 20–74.
- Дымшакова О.С., Кривенко Д.А.** Генетическая структура и дифференциация популяций видов секции *Cenantium* рода *Astragalus* (Fabaceae) // Экология: популяция, вид, среда: Мат. конф. молодых ученых. – Екатеринбург: Готтицкий, 2014. – С. 49–58.
- Мальшев Л.И., Пешикова Г.А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Сибирская издательская фирма ВО Наука, 1984. – 265 с.
- Пяк А.И.** Сем. Бобовые – Fabaceae (Leguminisae) // Определитель растений Республики Алтай. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – С. 267–297.
- Bunge A.A.** Generis *Astragali* species gerontogae. Pars 2. Specierum enumeratio // Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.). – 1869. – Ser. 7. – Т. 15, No. 1. – 242 p.
- Bonin A., Enrich D., Manel S.** Statistical analysis of amplified fragment length polymorphism data: a toolbox for molecular ecologists and evolutionists // Molecular Ecology, 2007. – Vol. 16. – P. 3737–3758.
- Devey M.E., Bell J.C., Smith D.N. et al.** A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD and microsatellite markers // Theor. Appl. Genet., 1996. – Vol. 92. – P. 673–679.

Podlech D. Beitrage zur Kenntnis der Gattung *Astragalus* L. (*Leguminosae*) III. Einige neue Arten aus dem Iran, aus Afganistan und Turkestan // Mitt. Bot. Staatsamml., 1988. – Vol. 27. – P. 51–64.

Lavin M., Herendeen P.S., Wojciechowski M.F. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary // Syst. Biol., 2005. – Vol. 54, No. 4. – P. 575–594.

Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // Bioinformatics, 2012. – Vol. 28. – P. 2537–2539.

Podlech D., Zarre Sh. A taxonomic revision of the genus *Astragalus* L. (*Leguminosae*) in the Old World. – Vienna: Natural History Museum, 2013. – Vol. 1. – P. 1–822.

Vos P., Hogers R., Bleeker M. et al. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting // Nucleic Acid Research. 1995. – Vol. 23, No. 21. – P. 4407–4414.

Yip P.Y., Kwan H. Sh. Molecular identification of *Astragalus membranaceus* at the species and locality levels // J. Ethnopharmacology, 2006. – Vol. 106. – P. 222–229.

Zarre S., Azani N. Perspectives in taxonomy and phylogeny of the genus *Astragalus* (*Fabaceae*): a review // Progress in biological sciences, 2013. – Vol. 3, No. 1. – P. 1–5.

Zheng S., Liu D., Ren W. et al. Integrated analysis for identifying Radix Astragali and its adulterants based on DNA barcoding // Evidence-based complementary and alternative medicine, 2014. Article ID 843923. – 11 p.

SUMMARY

The samples of two species of semilunar fruit section *Cenantrum* of *Astragalus* genus from South Siberia on the base of molecular genetic analysis (AFLP) werestudied. Within the species *A. mongholicus* (= *A. propinquus*, = *A. membranaceus*) we detected a trend towards separation of populations at the location to the west and to the east of Baikal lake. Between species *A. mongholicus* and *A. sericeocanus* no genetic differentiation were found.

УДК 576.08:58.087+582.951.6(235.222)

П.А. Косачёв, М.С. Иванова, М.В. Скапцов

P.A. Kosachev, M.S. Ivanova, M.V. Skaptsov

СОДЕРЖАНИЕ ДНК И УРОВНИ ПЛОИДНОСТИ МЫТНИКОВ АЛТАЯ

THE DNA CONTENT AND PLOIDY LEVEL OF *PEDICULARIS* L. ALTAI

В работе методом проточной цитометрии исследовано 13 проб из 10 видов в отношении содержания ДНК и уровней ploидности. Виды рода *Pedicularis* на Алтае имеют значения $2C$ в пределах 4,29–13,20 пг. Наименьшее содержание ДНК обнаружено у *P. amoena* (4,29 пг). Наибольшее – *P. myriophylla* (13,20 пг). Большинство представителей имели набор хромосом $2n = 2x = 16$. В двух случаях установлено, что имеется и второй уровень ploидности. Так, *P. altaica* имеет $2n = 4x = 32$; а *P. myriophylla* имеет 2 цитотипа – $2n = 2x$ и $2n = 4x$.

Размер генома является одним из важных критериев в эволюции организмов и имеет видоспецифичный характер, что может помочь объяснить взаимоотношения между видами (Gregory, 2001). Как показали Bennett и Leitch (2012), размер генома до сих пор не выявлен у 97,5 % покрытосеменных видов растений. В эволюции растений размер генома может как увеличиваться, так и уменьшаться (Bennetzen, Kellogg, 1997). К увеличению размера генома приводит, как правило, полиploидия. В гомоплоидных растениях (т.е. видов с тем же числом хромосом), увеличение размера генома возможно за счет вставки транспозонов, эволюции и увеличения числа повторов саттелитов (изменение количества и пропорций минисаттелитов и микросаттелитов (Lim et al., 2006). Уменьшение размера генома связано с механизмами делеций (Bennetzen et al., 2005; Castro et al., 2012).

В крупном семействе Orobanchaceae Vent. (cons.) размер генома практически еще не изучен. Поэтому в настоящее время любая информация по размеру генома и уровням ploидности из этой группы растений будет иметь важное научное значение.

Материалы и методы

Для решения наших задач в таксономии мытников мы использовали измерение содержания ДНК в клетке и исследование уровней ploидности методом проточной цитометрии. В течение прошлого десятилетия этот метод стал очень мощной технологией, которая используется в широком диапазоне научных дисциплин от цитологии до генетики, а также в иммунологии, молекулярной биологии и экологии (особенно в изучении водных экосистем).

Методом проточной цитометрии можно получать самые разные данные: определять содержание в клетке ДНК и РНК, суммарное количество белков и количество специфических белков, узнаваемых моноклональными антителами, исследовать клеточный метаболизм (например, измерять внутриклеточный pH), изучать транспорт ионов кальция и кинетику ферментативных реакций (Ormerod, 1990).

Содержание ДНК исследуемых растений определяли с использованием метода проточной цитометрии с окраской изолированных ядер пропидий иодидом (PI). Молодые листья измельчали при помощи лезвия в 500 мкл охлажденного буфера Otto I с модификациями (0,1 М лимонной кислоты, 0,5 % Triton) и инкубировали 10 мин. при комнатной температуре (Otto, 1990). Образцы фильтровали через нейлоновую мембрану с размером пор 50 мкм и смешивали с раствором для окрашивания, состоящим из 1 мл Tris-MgCl₂ буфера (0,4 М Tris-основание, 4 mM MgCl₂·xH₂O) с PI (50 мкг/мл), РНаза (50 мкг/мл) и β-меркаптоэтанол (1 мкг/мл) (Pfosser et al., 1995; Doležel et al., 1998). Исследование каждого образца проводили в два этапа. На первом этапе подбирали параметры детекции флуоресценции и выявления положения пика стандарта на графике, и отмечали канал флуоресценции стандарта. На втором этапе раствор стандарта добавляли к исследуемому образцу и проводили уже полноценное исследование. Для дальнейшей интерпретации данных использовали пики с не менее чем 1000 детектируемых частиц.

Важным этапом в данном исследовании является выбор оптимального стандарта. В качестве стандарта использовали *Pisum sativum* ‘Adagumskiy’ ($2C = 8,0$) (Скапцов и др., 2014).

Данные флюоресценции изолированных ядер детектировали при помощи проточного цитометра Partec CyFlow PA (Partec, GmbH) с лазерным источником излучения с длиной волны 532 нм. Сигналы записывались в логарифмическом представлении данных флюоресценции (логарифмическая шкала). Измерения производили не менее трех раз с периодичностью одно измерение в сутки для каждого образца. Для дальнейшего анализа использовали данные, не превышающие среднего значения содержания ДНК образца более чем на 3 % (Kubesova et al., 2010).

Для трансформации данных из логарифмического в линейное представление использовали формулу: $f = 10 X/64$ (Marie, Brown, 1993). Содержание ДНК рассчитывали исходя из формулы $2C = f \cdot M$, где f – индекс (разница между средними значениями пика образца и стандарта в линейной шкале); X – разница между средними значениями пиков (каналов) стандарта и образца в логарифмической шкале; 64 – частное между количеством каналов шкалы прибора на количество декад на полной логарифмической шкале (256/4 для Partec CyFlow PA); M – среднее значение пика образца. Полученные результаты обрабатывали при помощи ПО Statistica 8.0 (StatSoft Inc.) и штатного ПО проточного цитометра CyView (Partec, GmbH).

Для изучения использовали пробы мытников, высушенные при помощи силика-геля. Все пробы были отобраны в 2014 г. в Республике Алтай, гербарный материал отдан на хранение в Гербарий Алтайского государственного университета (ALTU).

Всего исследовано 13 проб из 10 видов (табл. 1).

Таблица 1

Исследованные пробы мытников (*Pedicularis* L.)

Вид, число проб	Местонахождение	Коллекторы
<i>P. abrotanifolia</i> Bieb. ex Stev. 1 проба	Кош-Агачский р-н, Южно-Чуйский хр., верх. дол. р. Елангаш, петрофитная степь, 13.08.2014.	Косачев П.А., Иванова М.С.
<i>P. altaica</i> Steph. ex Bunge 2 пробы	Кош-Агачский р-н, лев. бер. р. Чуя в окр. с. Ортолык, 15.08.2014.	Косачев П.А., Иванова М.С.
<i>P. amoena</i> Adams ex Stev. 1 проба	Улаганский р-н, Курайский хр., выше ртутного завода, 11.08.2014.	Косачев П.А., Иванова М.С., Смирнов С.В.
<i>P. brachyostachys</i> Bunge 1 проба	Улаганский р-н, Айгулакский хр., окр. оз. Чойбекколь, 10.08.2014.	Косачев П.А., Иванова М.С.
<i>P. compacta</i> Steph. 1 проба	Шебалинский р-н, Семинский хр., окр. Семинского пер., 08.08.2014.	Косачев П.А., Иванова М.С., Смирнов С.В.
<i>P. lasiostachys</i> Bunge 1 проба	Улаганский р-н, Курайский хр., выше ртутного завода, 11.08.2014.	Косачев П.А., Иванова М.С., Смирнов С.В.
<i>P. myriophylla</i> Pall. 2 пробы	Кош-Агачский р-н, Южно-Чуйский хр., верх. дол. р. Елангаш, петрофитная степь, 13.08.2014.	Косачев П.А., Иванова М.С., Смирнов С.В.
	Кош-Агачский р-н, лев. бер. р. Чуя в окр. с. Ортолык, 15.08.2014.	
<i>P. resupinata</i> L. 1 проба	Онгудайский р-н, пер. Чике-Таман, заросли кустарников, 09.08.2014.	Косачев П.А.
<i>P. tristis</i> L. 1 проба	Улаганский р-н, Айгулакский хр., окр. оз. Чойбекколь, 10.08.2014.	Косачев П.А., Иванова М.С.
<i>P. uliginosa</i> Bunge 2 проба	Улаганский р-н, Айгулакский хр., окр. оз. Чойбекколь, 10.08.2014.	Косачев П.А., Иванова М.С.
	Кош-Агачский р-н, Южно-Чуйский хр., верх. дол. р. Елангаш, петрофитная степь, 13.08.2014	

Результаты исследования и обсуждение

В результате выполнения исследования в области изучения генома алтайских представителей рода *Pedicularis* были установлены следующие значения относительного содержания ДНК (табл. 2; рис. 1–4).

Таблица 2

Содержание ДНК и уровни плоидности мытников (стандарт *Pisum sativum* ‘Adagumskiy’)

Таксон	Содержание ДНК, pg	CV	Уровни плоидности
<i>P. abrotanifolia</i>	5,09	1,9	$2n = 2x$
<i>P. achilleifolia</i>	4,41	1,8	$2n = 2x$
<i>P. altaica</i>	11,53 10,52	1,5 1,2	$2n = 4x$
<i>P. amoena</i>	4,29	2,1	$2n = 2x$
<i>P. brachystachys</i>	4,64	1,8	$2n = 2x$
<i>P. compacta</i>	6,07	1,5	$2n = 2x$
<i>P. lasiostachys</i>	4,85	1,6	$2n = 2x$
<i>P. myriophylla</i>	13,20 4,64	2,2 1,9	$2n = 4x$ $2n = 2x$
<i>P. resupinata</i>	5,05 4,85	1,8	$2n = 2x$
<i>P. tristis</i>	4,79	2,0	$2n = 2x$
<i>P. uliginosa</i>	4,81 5,67	1,8	$2n = 2x$

Большинство видов рода *Pedicularis* Алтайской горной страны имеют значения $2C$ в пределах 4,29–13,20 пг. Наименьшее содержание ДНК обнаружено у *P. amoena* (4,29 пг), наибольшее – *P. myriophylla* (13,20 пг).

Проведен анализ 13 популяций 10 видов *Pedicularis*, собранных на территории Алтая.

Цитофлюорограммы G_1 пиков мытников представлены на рис. 1–4.

В результате была установлена прямая зависимость размера генома от количества хромосом. Данные исследования позволяют в последующем устанавливать количество хромосом у представителей рода *Pedicularis*, не прибегая к прямому подсчету, основываясь на выводах о прямой зависимости хромосомного состава от размера генома.

Большинство представители имеют набор хромосом $2n = 2x = 16$.

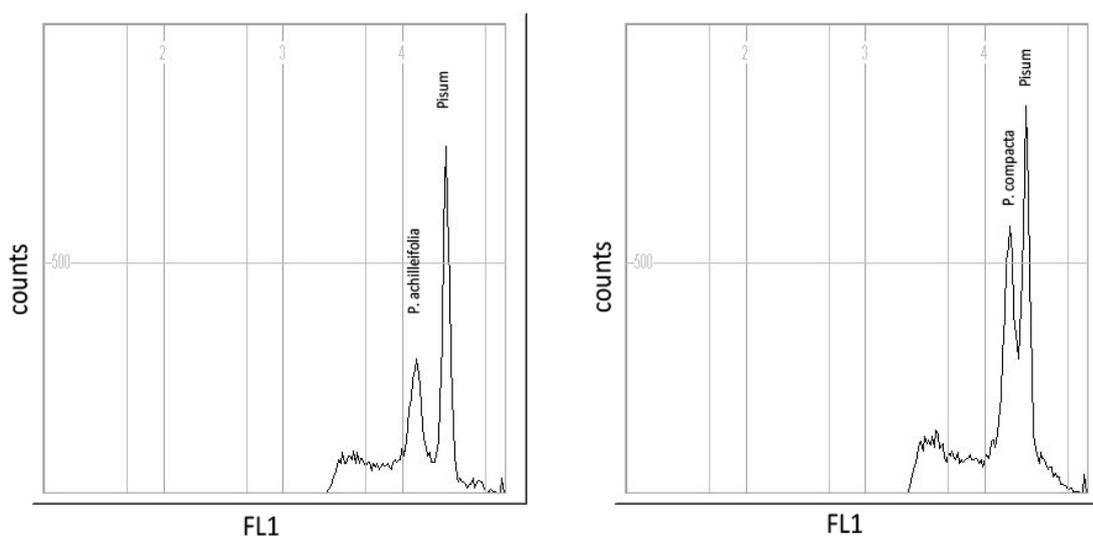


Рис. 1. Цитофлюорограммы G_1 пиков *Pedicularis altaica* и *P. brachystachys* со стандартом *Pisum sativum* ‘Adagumskiy’; $M1 = 205,17$; $M2 = 215,33$ и $M1 = 208,40$; $M2 = 223,52$ соответственно, где M – значение пика.

Здесь и далее (рис. 2–4): Counts – количество клеток, FL1 – интенсивность флюоресценции.

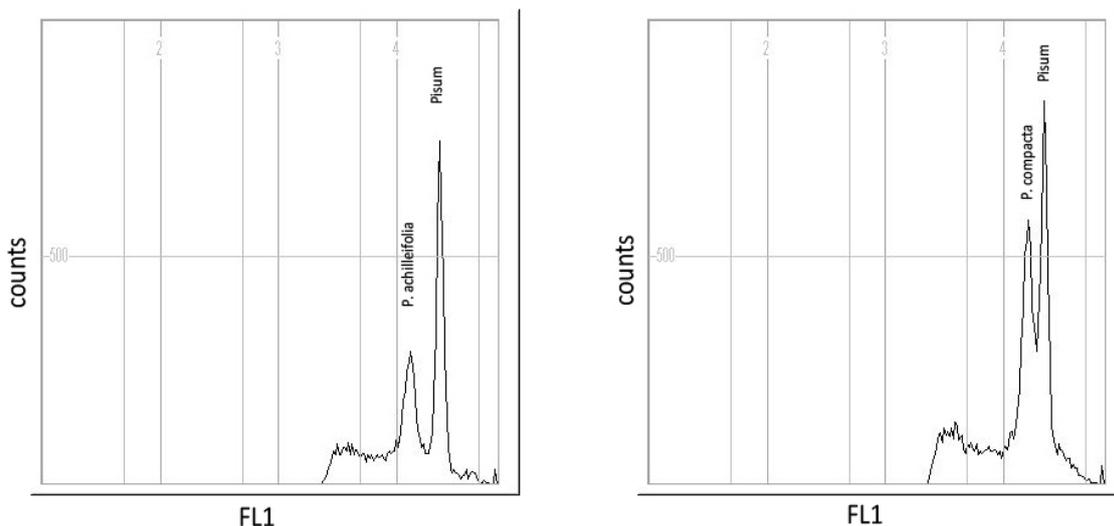


Рис. 2. Цитофлюорограммы G_1 пиков *Pedicularis achilleifolia* и *P. compacta* со стандартом *Pisum sativum* 'Adagumskiy'; $M1 = 208,06$; $M2 = 224,58$ и $M1 = 214,88$, $M2 = 222,51$ соответственно, где M – значение пика.

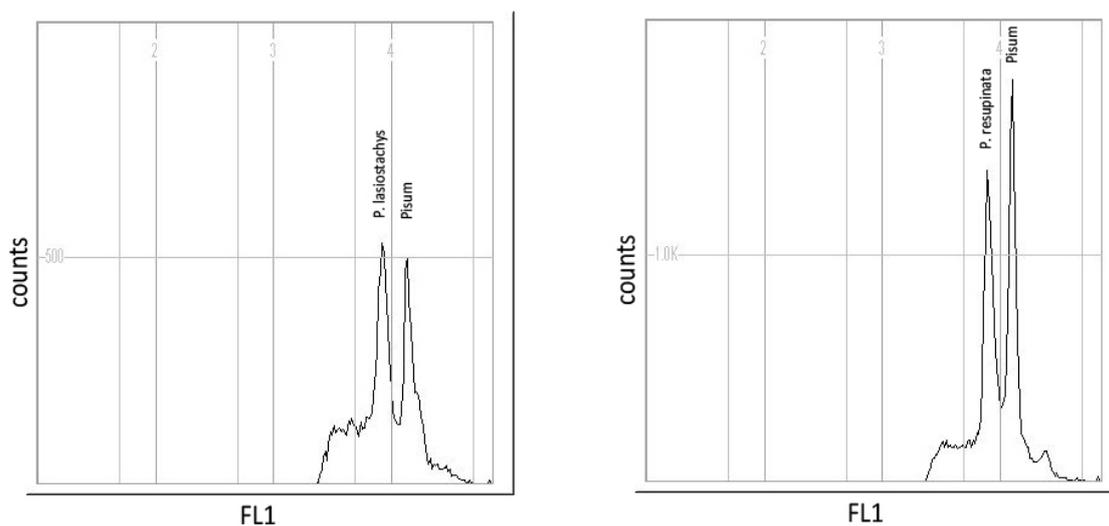


Рис. 3. Цитофлюорограммы G_1 пиков *Pedicularis lasiostachys* и *P. resupinata* со стандартом *Pisum sativum* 'Adagumskiy'; $M1 = 195,8$; $M2 = 209,69$ и $M1 = 194,4$; $M2 = 207,17$ соответственно, где M – значение пика.

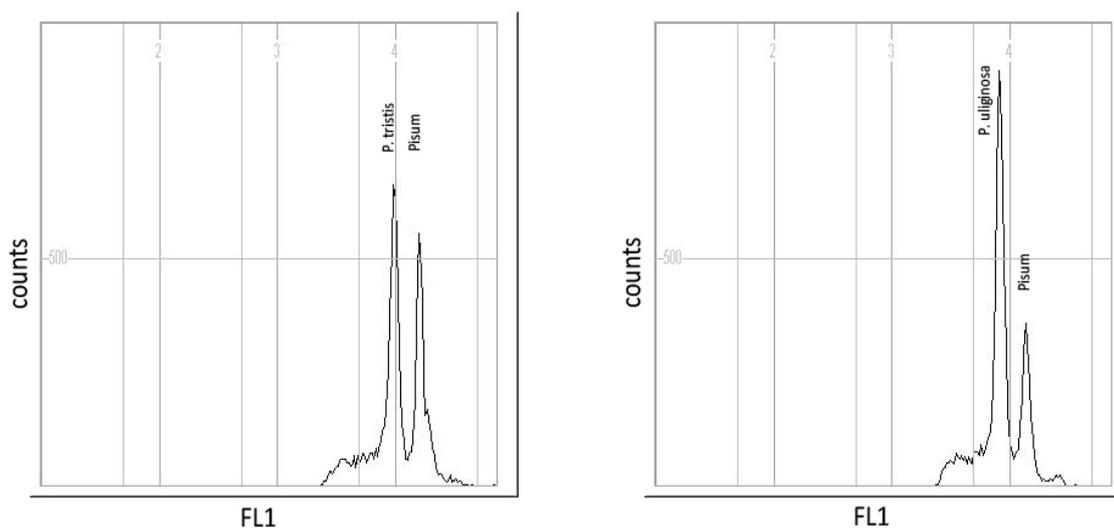


Рис. 4. Цитофлюорограммы G_1 пиков *Pedicularis tristis* и *P. uliginosa* со стандартом *Pisum sativum* 'Adagumskiy'; $M1 = 199,73$; $M2 = 214,03$ и $M1 = 195,03$; $M2 = 209,13$ соответственно, где M – значение пика.

В двух случаях установлено, что имеется и второй уровень пloidности. Так, *P. altaica* имеет $2n = 4x = 32$, а *P. myriophylla* имеет 2 цитотипа – $2n = 2x$ и $2n = 4x$. Причем, растения, произрастающие на большей высоте над уровнем мирового океана (примерно 2400 м н.у.м.), имеют $2n = 2x$.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 14-04-31536 мол_a.

ЛИТЕРАТУРА

Сканцов М.В., Смирнов С.В., Куцев М.Г. Содержание ядерной ДНК в некоторых сортах растений, используемых в качестве внешних стандартов в проточной цитометрии // *Turczaninowia*, 2014. – Vol. 17, iss. 3. – С. 72–78.

Bennett M.D., Leitch I.J. Plant DNA C-values database (release 6.0, Dec. 2012). [Электронный ресурс]: База данных содержит сведения о значении C_1 ДНК растений. – Kew, 2012. – Режим доступа: <http://data.kew.org/cvalues/> – Заглав. с экрана. – Яз. англ.

Bennetzen J.L., Kellogg E.A. Do plants have a one-way ticket to genomic obesity? // *Plant Cell*, 1997. – Vol. 9. – P. 1509–1514.

Bennetzen J.L., Ma J.X., Devos K. Mechanisms of recent genome size variation in flowering plants // *Annals of Botany*, 2005. – Vol. 95. – P. 127–132.

Castro M., Castro S., Loureiro J. Genome size variation and incidence of polyploidy in Scrophulariaceae sensu lato from the Iberian Peninsula // *AoB Plants*, 2012: pls037; doi:10.1093/aobpla/pls037

Gregory T.R. Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2001. – Vol. 76. – P. 65–101.

Dolezel J., Greilhuber J., Lucretti S., Meister A., Lysak M.A., Nardi L., Obermayer R. Plant genome size estimation by flow cytometry: Inter-laboratory comparison // *Annals Botany*, 1998. – 82 (Suppl. A). – P. 17–26.

Lim K.Y., Kovarik A., Matyasek R., Chase M.W., Knapp S., McCarthy E., Clarkson J.J., Leitch A.R. Comparative genomics and repetitive sequence divergence in the species of diploid *Nicotiana* section *Alatae* // *Plant Journal*, 2006. – Vol. 48. – P. 907–919.

Kubešová M., Moravcová L., Suda J., Jarošík V. & Pyšek P. Naturalized plants have smaller genomes than their non-invading relatives: a flow cytometric analysis of the Czech alien flora // *Preslia*, 2010. – Vol. 82. – P. 81–96.

Marie D., Brown S.C. A cytometric exercise in plant DNA histograms, with 2C values for 70 species // *Biol Cell.*, 1993. – 78(1–2). – P. 41–51.

Pfasser M., Amon A., Lelley T., Heberle-Bors E. Evaluation of sensitivity of flow cytometry in detecting aneuploidy in wheat using disomic and ditelosomic wheat-rye addition lines // *Cytometry*, 1995. – Vol. 21, No. 4. – P. 387–393. DOI: 10.1002/cyto.990210412.

Ormerod M.G. Analysis of DNA. General method // *Flow Cytometry. A Practical Approach* / M.G. Ormerod [ed.]. Oxford: University Press, 1990. – P. 69–87.

Otto F.J. DAPI staining of fixed cells for high-resolution flow cytometry of nuclear DNA. In: Darzynkiewickz Z., Crissman H.A., eds. // *Methods in cell biology*, 1990. – Vol. 33. – P. 105–110.

SUMMARY

In the work by flow cytometry investigated 24 samples from 10 species in relation to DNA content and ploidy. Species of the genus *Pedicularis* Altai mountain country have values 2C within 4,29–13,20 pg. The lowest DNA content was detected in *P. amoena* (4,29 pg) emissions. The highest – *P. myriophylla* (13,20 pg) emissions. Most of the representatives had a set of chromosomes $2n = 2x = 16$. In two cases it is established that there is a second level of ploidy. Thus, *P. altaica* has $2n = 4x = 32$; *P. myriophylla* has 2 cytotype – $2n = 2x$ and $2n = 4x$.

УДК 575.22:575.17:582.736

Т.Е. Крамина, И.Г. Мещерский, М.М. Белоконов, И.А. Шанцер

T.E. Kramina, I.G. Meschersky, M.M. Belokon, I.A. Schanzer

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ СЕКЦИИ *LOTUS* РОДА *LOTUS* (LEGUMINOSAE) В АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ И НА СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ ПО ДАННЫМ ЯДЕРНЫХ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ МАРКЕРОВ И ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ *TRNL-TRNF* ХП ДНК

GENETIC VARIABILITY OF SPECIES OF THE GENUS *LOTUS* SECTION *LOTUS* (LEGUMINOSAE) IN ASIAN PART OF RUSSIA AND ADJACENT TERRITORIES AS INFERRED FROM NUCLEAR MICROSATELLITE MARKERS AND PLASTID *TRNL-TRNF* DNA MARKERS

В популяциях видов комплекса *Lotus corniculatus* с территории Северной Евразии изучена генетическая изменчивость по составу аллелей в восьми микросателлитных локусах ядерной ДНК и по полиморфизму последовательностей участка *trnL-F* хлоропластной ДНК. Основное внимание уделено диплоидным видам: европейским *Lotus tenuis* и *L. stepposus*, евразийскому *L. frondosus* и азиатскому *L. krylovii*. Данные по генетическому разнообразию проанализированы и обсуждены в географическом и таксономическом контексте.

Род *Lotus* (лядвенец) – крупнейший род трибы *Loteae* семейства бобовые, объединяющий 120–130 видов, распространенных в Европе, Макаронезии, Африке, Азии, Австралии и на островах Тихого океана. Род включает ряд проблемных в таксономическом отношении групп. Разработка таксономии в роде *Lotus* осложнена наличием полиплоидии и гибридизации, приводящих к размыванию видовых границ между некоторыми видами. Молекулярно-филогенетические исследования рода *Lotus* и близких родов (Allan et al., 2003, 2004; Degtjareva et al., 2006, 2008), основанные на участке внутреннего транскрибируемого спейсера (*ITS-1-2*) рибосомальной ядерной ДНК (ядДНК), позволили разрешить лишь часть таксономических вопросов.

Секция *Lotus* – одна из наиболее проблематичных внутри рода. Секция объединяет около 30 видов однолетних и многолетних травянистых растений, распространенных на обширной территории в Старом Свете. Ряд видов секции, преимущественно из родства *Lotus corniculatus*, имеют вторичные ареалы на всех континентах, кроме Антарктиды. Таким образом, эта секция обладает наиболее широким географическим ареалом среди всего рода *Lotus*. Секция *Lotus* включает пять видовых групп: 1) наиболее крупную и сложную в таксономическом отношении группу *Lotus corniculatus*, 2) монотипную группу *Lotus conimbricensis*, 3) группу *Lotus angustissimus*, 4) группу *Lotus pedunculatus*, 5) группу *Lotus parviflorus*. Монофилию секции в таком составе подтверждает маркер 5'ETS (внешний транскрибируемый спейсер) яДНК, а маркер *ITS-1-2* выделяет две монофилетические группы (1+2+3+4 и 5), тогда как набор из двух пластидных маркеров (спейсер *psbA-trnH* и интрон *rps16*) разделяет секцию на две монофилетические клады (1+2 и 3+4+5) (Kramina et al., неопубликованные данные).

До настоящего времени наиболее полно в роде *Lotus* (и секции *Lotus*, в частности) был изучен маркер *ITS-1-2* яДНК. Он показал, что группа *Lotus corniculatus* выделяется как высоко поддерживаемая монофилетическая клада, однако внутри группы этот маркер не позволяет разрешить взаимоотношения между видами. Наблюдается лишь тенденция к географической и таксономической дифференциации. Очевидно, что для анализа генетической структуры видов этой группы необходимы более быстро эволюционирующие маркеры.

Цель настоящего исследования – оценить генетическую структуру комплекса *Lotus corniculatus* в Северной Евразии с использованием подходящих молекулярных маркеров для прояснения эволюционной истории этой группы и решения таксономических вопросов.

Нами были выбраны два типа молекулярных маркеров: микросателлиты ядерной ДНК и последовательности *trnL-F* хлоропластной ДНК (хпДНК). Ядерные микросателлиты – участки tandemных повторов

с мотивом 2-6 п.о. Это кодоминантные маркеры, характеризующиеся бипарентальным наследованием, высокой мутационной активностью и обычно таксонспецифичностью. Вторым маркером, *trnL-F* хпДНК (Taberlet et al., 1991), широко применяется в молекулярно-филогенетических, филогеографических и популяционно-генетических исследованиях по разным таксонам растений.

Материалы и методы

Материалом для микросателлитного исследования послужили выборки из 17 локальных популяций диплоидных видов группы *Lotus corniculatus*: *L. tenuis* (1 популяция из Херсонской обл. Украины), *L. frondosus* (5 популяций из юго-восточной части Украины, Ниж. Поволжья и Туркмении), *L. krylovii* (5 популяций из Казахстана, Алтайского края и Монголии), *L. stepposus* (6 популяций из юго-восточной части Украины и Ниж. Поволжья). Генотипировано по 16 или 8 образцов на популяцию (общий объем выборки $n = 192$). Для анализа отобраны 8 микросателлитных локусов, известных, как распределенные по хромосомам гаплоидного набора *Lotus japonicus*: TM0113 – хромосома 1, TM0035, TM0127 – хромосома 3, TM0030 – хромосома 4, TM0186 – хромосома 5, TM0014, TM0055, TM0139 – хромосома 6 (Kai et al., 2010).

Для филогеографического анализа группы *Lotus corniculatus* по участку *trnL-F* число локалитетов было увеличено до 58 (в каждом изучено от 1 до 4 образцов). В исследование также включены 9 представителей остальных групп секции *Lotus* (групп *Lotus angustissimus*, *L. pedunculatus*, *L. parviflorus* и *L. conimbricensis*) и в качестве внешней группы – *Lotus fulgurans*, представитель секции *Dorycnium*. Всего изучено 112 последовательностей, из которых 102 относятся к группе *Lotus corniculatus*.

Выделение ДНК проводили из высушенных листьев набором Nucleospin Plant (Macherey Nagel).

Подбор праймеров к микросателлитным локусам проводился по литературе (Kai et al., 2010). ПЦР проводили с использованием флуоресцентно-меченых праймеров, синтезированных в НПК Синтол. Фрагментный анализ ПЦР-продуктов выполняли на секвенаторе 3500 Genetic Analyzer в присутствии размерного стандарта GeneScan-500 LIZ (Applied Biosystems). Полученные спектрограммы обрабатывали в программе GeneMapper. Затем совокупность значений длин фрагментов вручную разделяли на дискретные классы – аллели, в соответствии с ожидаемым размером тандемного повтора. Обработку данных проводили в программах GenAlex 6.5 (Peakall & Smouse, 2006), Arlequin v.3.1 (Excoffier et al., 2005), STRUCTURE ver. 2.3.4 (Pritchard et al., 2000).

Для анализа хлоропластных последовательностей *trnL-F* у видов *Lotus* ПЦР с праймерами, синтезированными в ЗАО Евроген, проводили по отработанной методике (Valiejo-Roman et al., 2002). ПЦР-продукты очищали набором Cleanup Standard (ЗАО Евроген). Секвенирование проводили на секвенаторе ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems), используя ABI Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit v. 3.1. Секвенировали прямые и обратные последовательности. Последовательности выравнивали вручную в программе BioEdit (Hall, 1999). Индели были включены в анализ после кодирования методом простой кодировки (Simmons et al., 2001) в программе GapCoder (Young & Healy, 2003). Далее строили сеть гаплотипов в программе TCS v. 1.21 (Clement et al., 2000).

Результаты

Микросателлитный анализ

Микросателлитный анализ по 8 локусам показал, что все изученные популяции и все диплоидные виды (*L. tenuis*, *L. frondosus*, *L. krylovii*, *L. stepposus*) достоверно отличаются друг от друга по частотам аллелей. Согласно матрице генетических дистанций (Fst), наиболее удалены от других популяций и друг от друга популяции *L. krylovii* из Алтайского края и Монголии. Напротив, шесть популяций *L. stepposus* наиболее близки друг другу.

Основные параметры генетического разнообразия 17 изученных популяций диплоидных видов приведены в таблице. Представлены: объем выборки (N), доля (%P) полиморфных локусов из 8 изученных, среднее генное разнообразие (GD), среднее число аллелей на локус (Na), наблюдаемая (No) и ожидаемая (He) гетерозиготность. Показатели генетического разнообразия варьируют как между видами, так и между отдельными популяциями в пределах вида. Однако в целом можно отметить, что наиболее полиморфными оказались популяции европейских видов *L. tenuis* и *L. stepposus*. Для них характерны высокий процент полиморфных локусов (75–100 %) и высокое среднее генетическое разнообразие (обычно выше 0,6, кроме популяции VB). Также довольно высоки эти показатели для популяции *L. frondosus* из Туркмении (87,5 % и 0,53, соответственно). В остальных популяциях *L. frondosus* и во всех популяциях *L. krylovii* генетическое разно-

Таблица

Параметры генетического разнообразия изученных популяций диплоидных видов *Lotus*. Пояснения в тексте

	Вид	Популяция	Регион, страна	N	%P	GD	Na	Ho	He	Гаплотипы trnL-F
1	<i>L. tenuis</i>	GER	Херсон. обл. (Украина)	16	100 %	0,626	5,375	0,501	0,647	A
2	<i>L. frondosus</i>	BEL1	Донецкая обл. (Украина)	16	62,5 %	0,196	2,4	0,338	0,274	D
3	<i>L. frondosus</i>	SN	Волгоград. обл.	8	62,5 %	0,208	2,167	0,321	0,291	D-2
4	<i>L. frondosus</i>	SR	Волгоград. обл.	8	37,5 %	0,114	2,333	0,333	0,303	D
5	<i>L. frondosus</i>	DO	Волгоград. обл.	8	37,5 %	0,204	3,25	0,295	0,513	D, D-1
6	<i>L. frondosus</i>	PAR	Туркмения	16	87,5 %	0,53	3,75	0,392	0,546	E
7	<i>L. krylovii</i>	SEL	Алтайский край	16	62,5 %	0,235	3,4	0,275	0,377	E, E-1
8	<i>L. krylovii</i>	SH	Алтайский край	8	37,5 %	0,385	2,714	0,375	0,440	E
9	<i>L. krylovii</i>	KAR	Зап. Казахстан	16	50 %	0,246	4,5	0,391	0,492	E
10	<i>L. krylovii</i>	MUN	Монголия	8	0 %	0				E
11	<i>L. krylovii</i>	UBS	Монголия	8	25 %	0,11	2	0,500	0,383	E
12	<i>L. stepposus</i>	S	Волгоград. обл.	8	75 %	0,443	2,667	0,75	0,59	C-2
13	<i>L. stepposus</i>	KON	Донецкая обл. (Украина)	16	100 %	0,677	5	0,625	0,677	C-2, C-3
14	<i>L. stepposus</i>	MAR	Донецкая обл. (Украина)	8	100 %	0,639	3,875	0,656	0,639	C-3
15	<i>L. stepposus</i>	VB	Волгоград. обл.	8	87,5 %	0,441	2,571	0,607	0,504	B-3, B-4, B-5
16	<i>L. stepposus</i>	H	Донецкая обл. (Украина)	16	100 %	0,642	5,25	0,706	0,648	C-5
17	<i>L. stepposus</i>	SB	Донецкая обл. (Украина)	8	87,5 %	0,639	4	0,779	0,647	C-2, C-5

образии снижается и достигает минимума в двух популяциях лядвенца Крылова из Монголии, число полиморфных локусов в которых составляет 0–25 %, а среднее генное разнообразие – 0,00–0,11.

Анализ молекулярной изменчивости AMOVA четырех групп популяций (соответствующих видам) показал, что доля межпопуляционной изменчивости в пределах каждого вида (около 35 %) превышает долю межвидового варьирования (18 %). Наибольшую долю изменчивости составляет внутривидовая (более 44 %).

Трехмерная диаграмма разброса, отражающая распределение образцов по четырем видовым кластерам в соответствии с частотами аллелей, построена в программе GenAlex ver. 6.5 (рис. 1). Диаграмма показывает четкое разделение видов лишь с незначительным перекрытием облаков, соответствующих *L. frondosus* и *L. krylovii*.

Байесовский анализ в программе Structure ver. 2.3.4 показал возможность нескольких вариантов кластеризации в пределах общей совокупности индивидуальных генотипов, в зависимости от выбранной модели. Наиболее подходящей для наших данных оказалась модель генетического смешения с поправкой на локальную приуроченность образцов (admixture-locprior). При применении этой модели наиболее вероятно, что наш массив данных состоит из семи отдельных кластеров, при этом в большинстве вариантов счета виды *L. tenuis* и *L. stepposus* составляли два отдельных видовых кластера, а каждый из видов *L. frondosus* и *L. krylovii* распадался на две или три группы. Один из вариантов кластеризации представлен на рис. 2, где исследованные популяции обозначены порядковыми номерами, указанными в таблице.

Анализ последовательностей trnL-F

Длина выравнивания составила 841 позицию. Общее число варьирующих сайтов 132, без учета отличий от внешней группы – 91. Внешняя группа, вид *Lotus fulgurans* из секции *Dorycnium*, отличается от изучаемой группы двумя протяженными инделями (делецией в 21 п.о. и вставкой в 20 п.о.). Еще четыре длинных инделя (6, 14, 2–6 и 10 п.о.) отличают группу *Lotus corniculatus* от трех других групп секции *Lotus* (*Lotus angustissimus*, *Lotus pedunculatus* и *Lotus subbiflorus*). Между собой эти группы также хорошо различимы несколькими мононуклеотидными заменами. Четвертая монотипная группа, *Lotus conimbricensis*, более близка к группе *Lotus corniculatus* и отличается от нее лишь тремя длинными инделями из четырех (6, 2–6 и 10 п.о.).

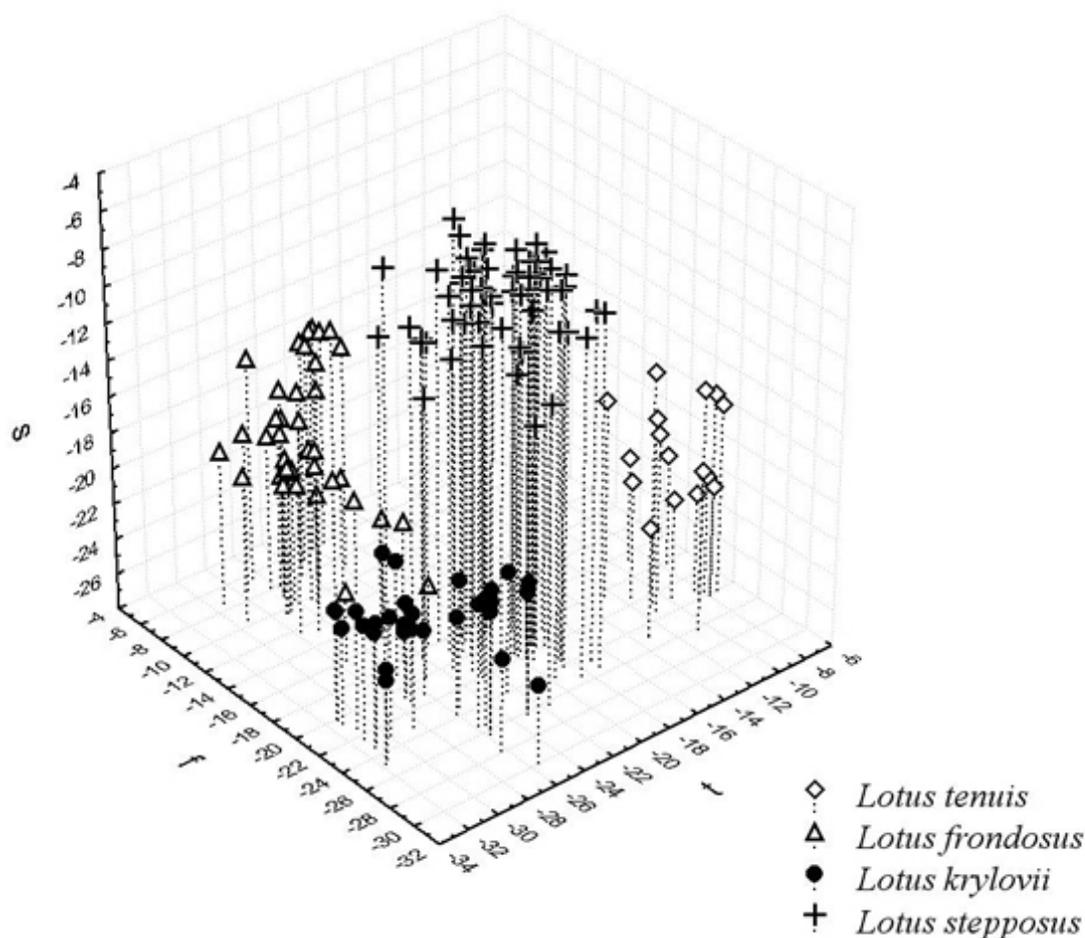


Рис. 1. Диаграмма разброса, отражающая распределение образцов по четырем видовым кластерам в соответствии с частотами аллелей восьми микросателлитных локусов, построенная в программе GenAlex ver. 6.5.

Исследование участка *trnL-trnF* в программе TCS v.1.21 показало, что изученные 112 последовательностей образуют одну сеть и относятся к 36 гаплотипам, обозначенным буквами с цифровыми индексами (рис. 3). Гаплотипы H, I, J, K и L относятся к видам внешней группы (*L. fulgurans* (L) и четырем группам секции *Lotus* (H-K)). Остальные гаплотипы относятся к группе *Lotus corniculatus*. В участке сети группы *Lotus corniculatus* выявлены три замкнутые петли, которые несколько затрудняют интерпретацию эволюционных преобразований в участке *trnL-F*.

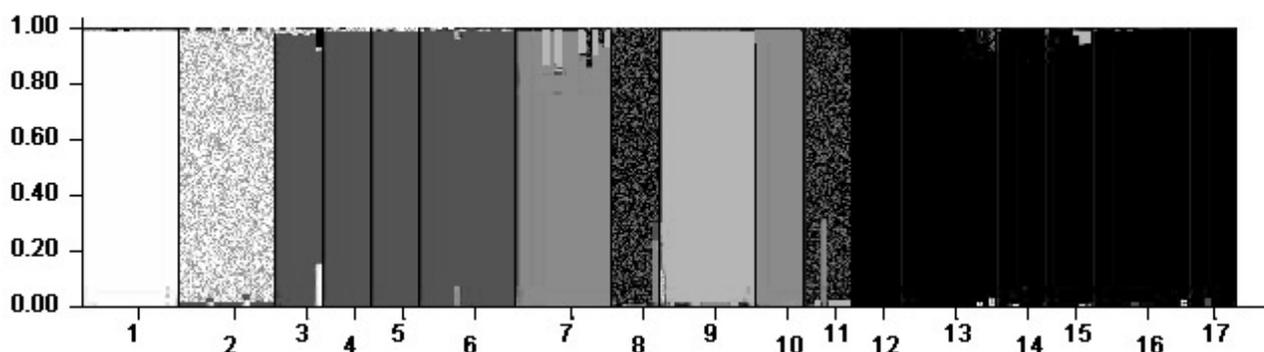


Рис. 2. Результаты Байесовского анализа данных по микросателлитам в программе Structure ver. 2.3.4, для числа кластеров $K=7$. Для каждого образца показана апостериорная вероятность отнесения к кластерам. Номера популяций (1 – 17), отмеченные на графике, взяты из первой колонки таблицы.

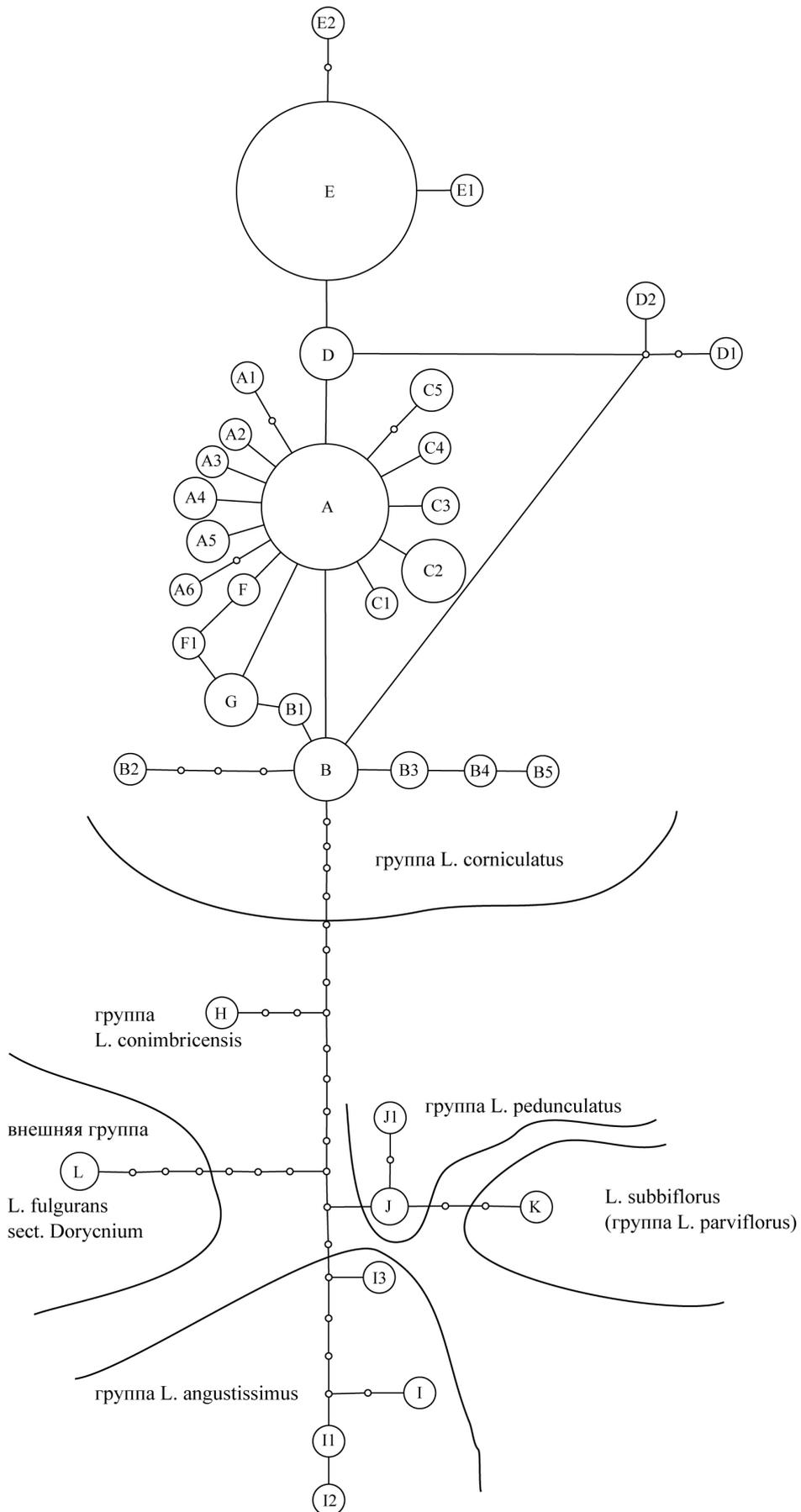


Рис. 3. Сеть гаплотипов, построенная на основе анализа 112 последовательностей trnL-trnF хпДНК в программе TCS v.1.21.

Центральное положение в сети занимает гаплотип А, отмеченный у многих европейских видов (диплоидов *L. tenuis* и *L. borbasii*, тетраплоидов *L. corniculatus* и *L. ucrainicus* и некоторых предположительно гибридных образцов). От него возникли многочисленные близкие гаплотипы, отличающиеся одной или двумя мутациями. Среди них гаплотипы, обозначенные буквой А, относятся к видам-тетраплоидам европейского распространения *L. corniculatus* и *L. ucrainicus* и одному европейскому виду-диплоиду *L. borbasii*, а обозначенные буквой С – к распространенному на ЮВ Украины и в Нижнем Поволжье диплоидному виду *L. stepposus*.

Гаплотип D характерен для тетраплоидного вида *L. ucrainicus* и диплоидного *Lotus frondosus*. Близкие к нему гаплотипы D1 и D2 также относятся к *L. frondosus*. Этот вид спорадически встречается на юго-востоке Украины, в Ниж. Поволжья и в Туркмении, но его ареал не идет далеко ни в Европу, ни в Азию. Возможно, *L. frondosus*, как и *L. ucrainicus*, представляет собой таксон гибридной природы, однако, с другой стороны, он может представлять и пример неполной сортировки линий. От гаплотипа D, по-видимому, образовался гаплотип E и его производные (E-1 и E-2), характерные для широко распространенного в Южной Сибири, республиках Средней Азии, Монголии и Китае диплоидного вида *L. krylovii*. Интересно то, что за исключением двух образцов из Казахстана и равнинного Алтая, все остальные 27 образцов этого вида, собранные широко по ареалу, имеют один и тот же гаплотип E.

Близким и, возможно, производным от А является гаплотип В, представленный у видов-тетраплоидов *L. corniculatus* и *L. ucrainicus*. Связанные с ним гаплотипы В-1 и В-2 также принадлежат *L. corniculatus*, но при этом гаплотипы В-3–В-5 отмечены у *Lotus stepposus*. Таким образом, мы видим генетическую неоднородность и политопность возникновения последнего из перечисленных видов.

Наконец, 5 изученных образцов японского диплоида *L. japonicus* характеризуются гаплотипом G, связанным с гаплотипами А, В-1 (*L. corniculatus*) и F-1 (известным для европейского диплоида *L. tenuis*), а не с E, E1, E2, свойственными центрально- и восточноазиатскому *Lotus krylovii*.

Обсуждение

Имеющиеся морфолого-географические и молекулярно-филогенетические данные свидетельствуют о том, что секция *Lotus*, по-видимому, имеет средиземноморские корни. Группа *Lotus corniculatus*, по крайней мере ее центрально- и восточноевропейские и азиатские представители, – одна из эволюционно молодых ветвей секции *Lotus*. Как показали результаты анализа микросателлитов и последовательностей *trnL-F* хпДНК, популяции европейских видов, таких как *L. tenuis* и *L. stepposus*, характеризуются достаточно высоким генетическим разнообразием. По мере распространения представителей комплекса *Lotus corniculatus* из Центральной Европы в северном и восточном направлении и смены одних диплоидных видов другими, генетическое разнообразие в популяциях представителей этого комплекса постепенно снижается. Восточных пределов естественного ареала группы в Евразии достигают лишь немногие генетические линии.

Быстро эволюционирующие микросателлитные маркеры показывают, что в Южной Сибири и Монголии популяции произрастающего там вида *L. krylovii* представляют собой генетически изолированные группы, достаточно однородные внутри себя. Однако морфологический анализ этого материала не позволяет, несмотря на изменчивость, выделить внутри *L. krylovii* отдельные более мелкие виды. Хлоропластный маркер *trnL-F*, по-видимому, более медленно эволюционирующий, показывает почти полную генетическую однородность изученных образцов *L. krylovii*, собранных с обширной географической территории, что может свидетельствовать о сравнительно недавнем ее заселении.

Lotus frondosus, распространенный на востоке Европы и в западной части Центральной Азии, в отличие от предыдущего вида, характеризуется разнообразием хлоропластных гаплотипов, что может свидетельствовать о его участии в гибридизационных процессах. Это подтверждается наличием у него общих гаплотипов с европейскими (*L. tenuis*, *L. stepposus* и др.) и азиатскими (*L. krylovii*) представителями группы. Другим объяснением может быть то, что популяции *L. frondosus* могут быть примером сохранения древнего полиморфизма и неполной сортировки линий.

В заключение следует отметить, что, как показывают наши данные, использование микросателлитных маркеров в большей степени пригодно для оценки разделения географических популяций внутри видов, чем для разделения видов данной группы между собой.

Анализ микросателлитов и последовательностей хлоропластной ДНК у европейских видов *Lotus* выполнен при поддержке грантов РФФИ № 14-04-01094-а и № 15-29-02486-офи-м. Изучение последовательностей ДНК у азиатских представителей рода *Lotus* поддержано грантом РНФ № 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

ЛИТЕРАТУРА

- Allan G.J., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A., Boerner E. & Zimmer E.A.** Molecular phylogenetic evidence for the geographic origin and classification of Canary Island *Lotus* (Fabaceae: Loteae) // *Molec. Phylog. Evol.*, 2004. – Vol. 32. – P. 123–138.
- Allan G.J., Zimmer E.A., Wagner W.L. & Sokoloff D.D.** 2003. Molecular phylogenetic analyses of tribe Loteae (Leguminosae): implications for classification and biogeography. // Klitgaard B.B. & Bruneau A. (eds.). *Advances in legume systematics* 10. – Kew: Royal Botanic Gardens, Kew, 2003. – P. 371–393.
- Clement M., Posada D. & Crandall K. A.** TCS: a computer program to estimate gene genealogies // *Molec. Ecol.*, 2000. – Vol. 9. – P. 1657–1659.
- Degtjareva G.V., Kramina T.E., Sokoloff D.D., Samigullin T.H., Valiejo-Roman C.M. & Antonov A.S.** Phylogeny of the genus *Lotus* (Leguminosae, Loteae): evidence from nrITS sequences and morphology // *Can. J. Bot.*, 2006. – Vol. 84. – P. 813–830.
- Degtjareva G.V., Kramina T.E., Sokoloff D.D., Samigullin T.H., Sandral G. & Valiejo-Roman C.M.** New data on nrITS phylogeny of *Lotus* (Leguminosae, Loteae) // *Wulfenia*, 2008. – Vol. 15. – P. 35–49.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S.** Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis // *Evolutionary Bioinformatics Online*, 2005. – Vol. 1. – P. 47–50.
- 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.
- Kai S., Tanaka H., Hashiguchi M., Iwata H. & Akashi R.** Analysis of genetic diversity and morphological traits of Japanese *Lotus japonicus* for establishment of a core collection // *Breeding Science*, 2010. – Vol. 60. – P. 436–446.
- Peakall R. and Smouse P.E.** GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molec. Ecol. Notes*, 2006. – Vol. 6. – P. 288–295.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.** Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*, 2000. – Vol. 155. – P. 945–959.
- Simmons M.P., Ochoterena H., Carr T.G.** Incorporation, Relative Homoplasy, and Effect of Gap Characters in Sequence-Based Phylogenetic Analyses // *Syst. Biol.*, 2001. – Vol. 50, No. 3. – P. 454–462.
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G. & Bouvet J.** Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA // *Plant Molec. Biol.*, 1991. – Vol. 17. – P. 1105–1109.
- Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I., Samigullin T. H. & Pimenov M. G.** Relationships among genera in Saniculoideae and selected Apioideae (Umbelliferae) inferred from nrITS sequences // *Taxon*, 2002. – Vol. 51, No.1. – P. 91–103.
- Young N.D. and Healy J.** GapCoder automates the use of indel characters in phylogenetic analysis // *BMC Bioinformatics*, 2003. – Vol 4, No. 6. – P. 1–6. DOI:10.1186/1471-2105-4-6 Source: PubMed.

SUMMARY

Genetic variability of nuclear microsatellite markers and plastid *trnL-trnF* DNA marker was studied in samples from local populations of the *Lotus corniculatus* species complex. Eight microsatellite loci were included in the analysis. Special emphasis was placed on diploid species, i. e. European species *Lotus tenuis* and *L. stepposus*, Eurasian species *L. frondosus* and Asian species *L. krylovii*. Genetic diversity was analysed and discussed in connection with geographical distribution of populations and taxonomy.

УДК 575.17:582

Н.А. Кутлунина, П.О. Мамаева, А.Ю. Беляев

N.A. Kutlunina, P.O. Mamaeva, A.Yu. Belyaev

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЮЛЬПАНА ПОНИКАЮЩЕГО (*TULIPA PATENS*) В УРАЛЬСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА ПО АЛЛОЗИМНЫМ МАРКЕРАМ

GENETIC VARIATION OF *TULIPA PATENS* BASED ON THE ALLOZYME MARKERS IN THE URAL PART OF THE AREA

С использованием метода аллозимного анализа было изучено семь природных популяций тюльпана поникающего. В шести ферментных системах выявлено 32 аллельных варианта изоэнзимов, контролируемых семью локусами. Число аллелей на локус варьирует от 2 до 7. Были вычислены частоты аллелей, 12 аллелей оказались редкими. Были также определены основные показатели полиморфизма. Доля полиморфных локусов (P) в разных популяциях находится в пределах от 71 до 86 %. Показатели наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности для совокупности всех популяций составили $H_0 = 0.21$ и $H_e = 0.41$. Среднее эффективное число аллелей (N_e) составило 1,907. Коэффициент инбридинга популяции относительно всего вида оказался довольно высоким ($F_{ST} = 0.273$), что указывает на значительную генетическую дифференциацию популяций *Tulipa patens*. Это иллюстрирует UPGMA дендрограмма, построенная на основе коэффициентов генетической дистанции Неи.

Тюльпан поникающий (*Tulipa patens* C. Agardh ex Schult. et Schult) относится к подроду *Eriostemon* Raamsd рода *Tulipa*, сем. Liliaceae. Этот вид распространен в степной зоне Сибири от Урала до Хакасии, в Северо-Восточном Казахстане, на Алтае, заходит в Северный Китай. Он относится к редким охраняемым растениям в ряде областей Российской Федерации и Казахстана. Сокращение численности происходит из-за хозяйственной деятельности человека, прежде всего, вследствие распашки степей и выпаса скота. На Южном Урале и в Зауралье *T. patens* находится на западном пределе своего ареала, произрастает в виде небольших изолированных популяций, контактирующих местами с другими близкородственными видами тюльпана (Князев и др., 2001; Куликов, 2005). В связи с этим изучение генетического разнообразия тюльпана поникающего в уральской части ареала является актуальным для познания механизмов и закономерностей микроэволюционного процесса в популяциях редких растений. В практическом плане такие исследования необходимы для разработки стратегии сохранения и восстановления генетического разнообразия вида.

Методом изоферментного анализа нами были изучены семь природных популяций тюльпана поникающего: две популяции из Оренбургской области (Халилово и Суундук), три популяции из Республики Башкортостан (Абзаноно, Аркаим Сибайский и Старый Сибай), одна популяция из Челябинской области (Кизильское). Для сравнения исследовали популяцию из основной части ареала близ города Караганда (Казахстан). Электрофорез белков-ферментов, содержащихся в экстрактах из живых тканей растений, проводили в 6.4%-ном полиакриламидном геле в трис-ЭДТА-боратной системе (ТЕВ) по стандартному протоколу (Семериков, Беляев, 1996). Включенные в анализ популяционные выборки растений содержали от 12 до 22 особей, всего исследовано 124 особи.

В исследовании использованы шесть ферментных систем с хорошо интерпретируемыми результатами: ADH – алкогольдегидрогеназа (К.Ф.1.1.1.1), FDH – формиаддегидрогеназа (К.Ф. 1.2.1.2.), GOT – глутаматоксалоцетаттрансаминаза (К.Ф.2.6.1.1.), IDH – изоцитратдегидрогеназа (К.Ф.1.1.1.42), PGI – фосфоглюкоизомераза (К.Ф.5.3.1.9), SkDH – шикиматдегидрогеназа (К.Ф.1.1.1.25). В аллозимном анализе для PGI использованы данные по двум локусам, для остальных систем – по одному локусу. Определены следующие основные показатели генетического полиморфизма: H_e – ожидаемая гетерозиготность, H_0 – наблюдаемая гетерозиготность, P – процент полиморфных локусов. Популяционную структуру и степень генетической подразделенности популяций исследовали с помощью F-статистик Райта (Wright, 1951). Количественную оценку степени генетических различий между популяциями проводили по методу, предложенному М. Неи (Nei, 1978). Для вычисления показателей использована программа PopGen32. Кластеризацию по методу UPGMA проводили в программе NTSYS.

По 6 ферментным системам у тюльпана поникающего было обнаружено 32 аллельных варианта изоэнзимов, находящихся под контролем 7 локусов. Все исследованные локусы оказались полиморфными, ко-

личество аллелей на локус варьировало от 2 до 7. Только два аллеля имеют локус *Idh*, тремя аллелями представлен локус *Fdh*, в остальных ферментных системах (в пяти локусах) выявлено от 4 до 7 аллелей на локус. Наибольшее число аллелей выявлено в локусе *Skdh*. Из выявленных у *T. patens* 32 аллелей 12 являются редкими (37,5 %), то есть встречаются с частотой менее 5 % для вида в целом. Процент полиморфных локусов (P) в разных популяциях *T. patens* варьировал от 71 до 86 %, для вида в целом этот показатель составил 100 %. По каждой популяции уровень наблюдаемой гетерозиготности оказался ниже уровня ожидаемой гетерозиготности. В среднем показатели наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности для всех популяций составили $H_0 = 0.21$ и $H_e = 0.41$, то есть обнаружился дефицит гетерозигот. Это подтвердили и значения коэффициентов инбридинга Райта: коэффициент инбридинга особи относительно выборки (F_{IS}) был равен 0,276, а коэффициент инбридинга особи относительно всего вида в целом (F_{IT}) составил 0,474. Коэффициент инбридинга популяции относительно всего вида (F_{ST}) в среднем составил 0,273, то есть 27 % приходится на межпопуляционную изменчивость.

Возможно, что причиной значительных различий между показателями наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности *T. patens* является краевое положение уральских популяций относительно основной части ареала данного вида. Эти популяции могли подвергнуться действию дрейфа генов или эффекта основателя. Очевидно, что популяции тюльпана поникающего обладают очень высоким для редкого вида уровнем изменчивости. Известно, что для редких видов $H_e = 0.096$, а для долгоживущих многолетних травянистых растений $H_e = 0.082$.

С использованием коэффициентов генетической дистанции Неи была проведена количественная оценка степени близости между исследованными популяциями *T. patens*. Популяция «Караганда» на дендрограмме заняла обособленное положение (см. рисунок). Это связано, вероятно, с очень значительной географической обособленностью данной популяции и тем, что она относится к основной части ареала вида. В целом все популяции образуют две группы: в первую входит всего одна популяция «Караганда», а во вторую

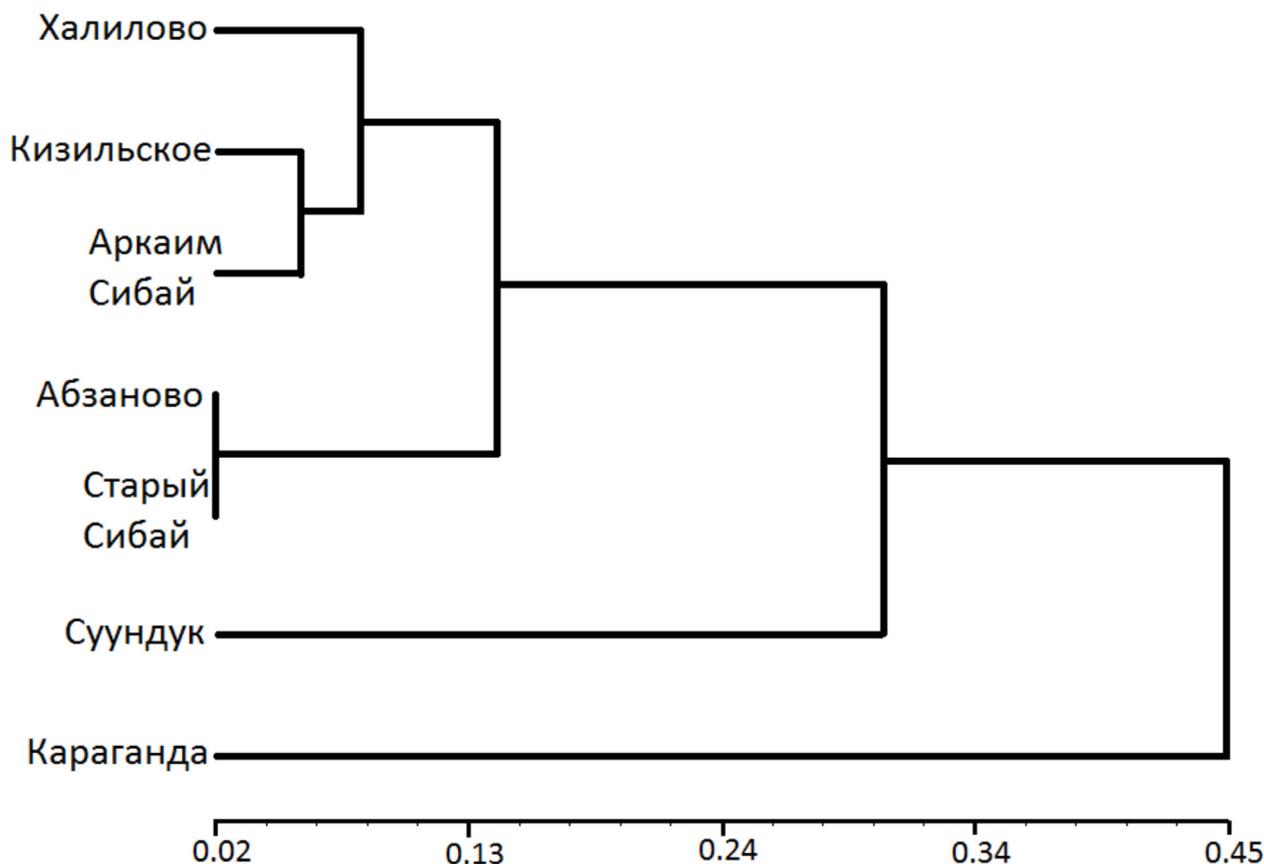


Рис. Дендрограмма, построенная методом UPGMA на основе генетической дистанции Неи, показывающая степень генетической дифференциации между популяциями *Tulipa patens*.

включена популяция «Суундук» и все остальные популяции. Наиболее генетически близкими являются популяции «Абзаново» и «Старый Сибай» ($D_n = 0.023$). Такой результат является довольно неожиданным из-за того, что эти популяции находятся по разные стороны горного хребта. Однако это можно объяснить тем, что данные популяции произрастают совместно с популяциями близкородственного вида *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil., что не исключает возможности межвидовой гибридизации. Об этом свидетельствует появление на электрофореграмме вида *T. patens* аллелей, характерных для *T. biebersteiniana*. Это явление сближает популяции «Абзаново» и «Старый Сибай», удаляя их от других популяций. О наличии генов *T. biebersteiniana* в геноме *T. patens* в уральских популяциях свидетельствуют данные AFLP-анализа, проведенного для комплекса близкородственных видов *Tulipa* (Кутлунина и др., 2013).

Генетически близкими между собой оказались популяции «Кизильское» и «Аркаим Сибай» ($D_n = 0.059$), к ним также очень близка популяция «Халилово». Эти три популяции объединились неслучайно, так как географически они достаточно близки.

На основе проведенного исследования можно заключить, что *T. patens* в уральской части ареала характеризуется высоким уровнем генетической изменчивости на фоне значительного отклонения от равновесия Харди-Вайнберга. В данной части ареала резко выражены различия между популяциями по составу и частотам аллелей аллозимных локусов. Это вероятно связано с особенностями современного расселения тюльпана понижающего в ареале, инсуляризацией популяций и процессами гибридизации (возможно и редкими) с близкородственными видами. Установленная гетерогенность популяций, наличие уникальных редких аллелей в каждой популяции и межпопуляционная генетическая дифференциация отражают своеобразие генетической структуры этого редкого вида.

Исследования поддержаны грантом РФФИ № 13-04-01458-а

ЛИТЕРАТУРА

Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) на Южном Урале // Бот. журн., 2001. – Т. 86, №3. – С. 109–119.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург – Миасс: «Геотур», 2005. – 537 с.

Кутлунина Н.А., Полежаева М.А., Пермякова М.В. Морфологический и генетический (AFLP) анализы видов тюльпанов родства *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) // Генетика, 2013. – Т. 49, № 4. – С. 461–471.

Семериков В.Л., Беляев А.Ю. Аллозимный полиморфизм в природных популяциях и культурных сортах клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) // Генетика, 1995. – Т. 31, № 6. – С. 815–819.

Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics, 1978. – Vol. 83 – P. 583–590.

SUMMARY

Using the method of allozyme analysis seven natural populations of *Tulipa patens* C. Agardh ex Schult. et Schult were studied. Six enzymatic systems and 32 allelic variants were found, which controlled 7 loci. The number of alleles per locus ranged from 2 to 7. Allele frequencies were calculated, 12 of them were rare. Also main indicators of polymorphism were calculated. The percentage of polymorphic loci (P) ranged from 71 to 86 %. Indicators of observed and expected heterozygosity were $H_o = 0.21$ and $H_e = 0.41$. Average effective number of alleles (N_e) was 1.907. Inbreeding coefficient of the population with respect to the entire species (F_{ST}) was 0.273. Using the coefficient of Nei with the genetic distance, the UPGMA dendrogram was constructed. It shows the degree of genetic differentiation between the populations of *T. patens*.

УДК 635.9:582.916.16+577.21

Е.М. Лях

E.M. Lyakh

ИЗМЕНЕНИЕ МЕТОДИКИ ЭКСТРАКЦИИ ГЕНОМНОЙ ДНК ДЛЯ СОРТОВ *SYRINGA VULGARIS* L.

CHANGES IN METHODS OF EXTRACTING GENOMIC DNA FOR *SYRINGA VULGARIS* L. CULTIVARS

Усовершенствована техника выделения геномной ДНК из образцов листьев длительного хранения с целью ПЦР анализа для идентификации сортов *Syringa vulgaris* (сирени обыкновенной) в результате совместных исследований ЦСБС СО РАН с Университетом Хельсинки (Helsinki University, Finland).

Введение

Сирень – одно из самых популярных садовых растений, многие виды и сорта хорошо растут и обильно цветут в умеренной зоне. Сорта *Syringa vulgaris* (сирени обыкновенной) являются наиболее ценными декоративными кустарниками в озеленении городов Сибири.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН сотрудничает со многими зарубежными ботаническими садами по разным аспектам изучения растений. В 2012 году ЦСБС СО РАН с Факультетом Сельскохозяйственных Наук университета Хельсинки (Department of Agricultural Sciences, University of Helsinki) и Исследовательским Институтом сельскохозяйственной продукции Финляндии (MTT Agrifood Research Finland) начали совместный проект «Генетические ресурсы Сирени обыкновенной» (*'Syringa vulgaris* genetic resources'). Проект был поддержан Академией наук Финляндии, руководителем проекта была доктор Леена Линден (Dr. Leena Linden, Helsinki University). Цель проекта состояла в проведении молекулярно-генетического анализа для идентификации сортов и генотипов *Syringa vulgaris* на базе исторических садов и парков города Хельсинки и в совершенствовании технологии клонального размножения сортов и генотипов сирени обыкновенной для сохранения и дальнейшего культивирования (Lyakh et al., 2013).

Очень важной проблемой является правильное определение сортовой принадлежности растений. Традиционно сорта сирени характеризуются на основе морфологических характеристик. Но часто в коллекциях существует путаница сортов и морфологическая оценка не достаточно надежна, особенно если касаются таких субъективных характеристик как аромат и оттенок цвета кистей. В последние десятилетия развитие молекулярных методов позволило использовать молекулярные маркеры для идентификации растений (Хлесткина, 2011; Матвеева и др., 2011). Определение экспериментальным путем ДНК маркеров с помощью ПЦР-реакции является важным инструментом для проверки идентичности культурных сортов растений и способно эффективно дополнить классические методы идентификации.

Материалы и методы

Для генетической идентификации сортов сирени обыкновенной использовался метод ISSR-маркирования (Gupta et al., 1994).

Первым этапом для проведения ПЦР является выделение ДНК из растительного материала. Для выделения ДНК мы использовали молодые листья. Образцы листьев были собраны в июне 2012 года в исторических садах и парках города Хельсинки. Также в своих исследованиях мы использовали образцы сортов сирени, собранные в 2006 и 2009 годах и хранящиеся в Факультете Сельскохозяйственных Наук университета Хельсинки.

Для идентификации сортов мы запросили и получили 13 справочных образцов из международных коллекций Ботанического сада Нанси, Франция (Conservatoire et Jardins Botaniques de Nancy, France). Справочный материал для проверки сортов также включал 3 образца (2009) из Ботанического сада Монреаля, Канада (Jardins Botaniques de Montréal, Canada), 3 образца (2009, 2012) из Арборетума Арнольда Гарвардского университета, США (Arnold Arboretum, Harvard University, USA). Экспериментальный материал состоял из 60 образцов листьев. Мы благодарим наших коллег за присланные материалы.

Сразу после сбора свежие листья 2012 года в полиэтиленовых пакетах хранились при -20 °С до изоляции ДНК. Справочные образцы, присланные из других стран, также были заморожены при -20 °С в день прибытия. Все образцы 2006 и 2009 годов хранились в тех же условиях в Университете Хельсинки. Для извлечения геномной ДНК замороженные листья растирались с жидким азотом и хранились при -80 °С.

ДНК извлекали из ткани листа, используя СТАВ метод Doyle, J.J., Doyle, J.L. (1990). Концентрация ДНК определялась с помощью программы Nanodrop.

Обсуждение результатов

Было проведено 32 изоляции ДНК из образцов 2012 года. Концентрация матрицы в экстрактах из свежих образцов была достаточной (52–410 мкг/мл) для дальнейшего ПЦР анализа. Однако концентрация ДНК, выделенной из старых образцов 2006 и 2009 годов, была не достаточна для дальнейшего анализа (12,1–30,9 мкг/мл). Для получения нужной концентрации путем серии экспериментов метод был нами адаптирован. Протокол был изменен следующим образом:

0. Добавить меркаптоэтанол (mercaptoethanol) в СТАВ буфер в концентрации 2 % вместо 0,2 %, то есть увеличить в 10 раз.

4. Хранить осадок (precipitat) после осаждения 2/3 объемом холодного изопропанола (isopropanol) один или два часа при температуре -20° С, а не при комнатной температуре.

5. Центрифугировать осадок после добавления изопропанола на максимальной скорости при температуре +4°С 30 минут вместо 10 мин.

6. Промывать ДНК-осадок (pellet) в 0,5 мл 70 % этанола, а не в 1 мл.

В результате были выделены 60 образцов ДНК для ПЦР анализа. Усовершенствована техника извлечения ДНК из листьев долгого хранения. Работа по идентификации сортов сирени продолжается и в Университете Хельсинки, и в ЦСБС СО РАН. Планируется расширение исследований для других сортов сирени обыкновенной.

ЛИТЕРАТУРА

Матвеева Т.В., Павлова О.А., Богомаз Д.И., Демкович А.Е., Лутова Л.А. Молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетики растений // Генетика популяций, 2011. – Т. IX, № 1.– С. 32–43.

Хлесткина Е.К. Молекулярные методы анализа структурно-функциональной организации генов и геномов высших растений // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2011. – Т. 15, № 4. – С. 757–767.

Doyle, J.J. and Doyle, J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue // Focus, 1990. – Vol. 12. – P. 13–15.

Gupta M., Chyi Y.S., Romero-Severson J., Owen J.L. Amplification of DNA markers from evolutionarily diverse genomes using single primers of simple sequence repeats // Theoret. Appl. Genet., 1994. – Vol. 89. – P. 998–1006.

Lyakh E., Nukari A., Linden L., Laamanen J., Uosukainen M. «*Syringa vulgaris* Genetic Resources Pilot Project in Finland», Lilacs, Quarterly Journal of the International Lilac Society, Winter 2013. – Vol. 42, No. 1. – P. 21–23.

Lyakh E.M. DNA Fingerprinting: Common Lilac cultivars from Historic Park and Botanical Garden Collections. Public Garden., 2014. – Vol. 28, No. 4. – P. 24–26.

SUMMARY

Technology of extraction of DNA from long storage leaves for PCR analysis for identification of *Syringa vulgaris* (common lilac) cultivars was improved as a result of collaboration researches in Central siberian botanical Garden SB RAS with Helsinki University (Helsinki University, Finland).

УДК 575.174.015.3:582.734.2

Т.А. Полякова, А.В. Шатохина, М.В. Ширманов, Г.Н. Бондаренко

T.A. Polyakova, A.V. Shatokhina, M.V. Shirmanov, G.N. Bondarenko

ОЦЕНКА ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ У СИБИРСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕКЦИИ *CHAMAEDRYON* SER. РОДА *SPIRAEA* L. (ROSACEAE JUSS.) НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА НУКЛЕОТИДНОГО ПОЛИМОРФИЗМА ITS-РЕГИОНА

TAXONOMY RELATIONSHIPS EVALUATION OF THE SIBERIAN REPRESENTATIVES OF *SPIRAEA* L. (SECTION *CHAMAEDRYON* SER., ROSACEAE JUSS.) BASED ON THE ITS SEQUENCES POLYMORPHISM

Анализ нуклеотидного полиморфизма ITS региона 9 видов рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) выявил таксоно- и видоспецифические генетические различия (инсерции/делеции, однонуклеотидные замены).

Виды рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) высоко декоративны, имеют множество форм и сортов, медоносы, являются источниками биологически активных веществ. Спиреи произрастают в умеренных зонах Северного полушария, род насчитывает более 100 таксонов в мировой флоре и около 25 таксонов на территории России. Наблюдаемая внутривидовая изменчивость морфологических признаков в роде *Spiraea* (Полякова, 2004), способность близкородственных таксонов к образованию спонтанных гибридов в местах симпатрии из-за отсутствия барьеров для скрещивания обуславливают возникающие неоднозначности и частые ошибки в идентификации таксонов *Spiraea* (Полякова, Шатохина, 2015). Секция *Chamaedryon* Ser. включает в себя наибольшее число видов рода, в том числе неясного таксономического статуса, и гибридов. В Сибири встречаются гибриды *S. aquilegifolia* × *S. media*, реже *S. aquilegifolia* × *S. alpina* (Поляркова, 1939), в Красноярском крае отмечены гибриды *S. hypericifolia* × *S. media* (Положий, 1988). Изредка встречаются особи с промежуточными признаками *S. sericea* × *S. media* (Поляркова, 1939).

Изучение генетической изменчивости и филогении рода *Spiraea* с привлечением ITS в качестве молекулярного маркера активно ведется в течение последнего десятилетия (Zhang et al., 2006; Potter et al., 2007; Huh et al., 2008; Huh, 2012). Но в исследования включены исключительно китайские, североамериканские и корейские виды и, преимущественно, обсуждаются вопросы их филогении. Попытка корейских ученых решить таксономические вопросы в роде *Spiraea* с помощью ITS привела к однозначным результатам (Huh et al., 2008), однако последующее исследование этих же видов показало отсутствие согласованности многих таксонов с морфологией и географическим распространением (Huh, 2012).

Ядерные последовательности ITS зарекомендовали себя как наиболее востребованные маркеры для видоидентификации и филогенетики растений (Baldwin et al., 1995; Рыжова и др., 2007) благодаря ряду преимуществ, среди которых высокая вариабельность, консервативная протяженность, высокая копияность, двуродительское наследование (Матвеева и др., 2011). Высокая копияность позволяет легко амплифицировать фрагмент ITS из гербарного материала при низком качестве ДНК. А двуродительское наследование обеспечивает идентификацию недавно возникших гибридов (Alvarez et al., 2003).

Целью настоящего исследования является изучение нуклеотидного полиморфизма ITS региона у видов *Spiraea* и оценка его таксономической значимости.

Для анализа были отобраны 17 образцов, составляющих 9 видов *Spiraea*. Кроме того, в исследование включены образцы из Восточно-Казахстанской области и Дальнего Востока, а также виды из секции *Spiraria* Ser. для лучшего понимания таксономических различий на молекулярном уровне.

Точки сбора образцов. *Spiraea chamaedryfolia*: Республика Алтай, Турочакский р-н; окр. г. Новосибирска; *S. flexuosa*: Республика Бурятия, окр. г. Улан-Удэ; *S. trilobata*: Республика Алтай, Турочакский р-н; Республика Алтай, Чемальский р-н; *S. sericea*: Забайкальский край, Могочинский р-н; Ингодинский р-н; Якутия, Олекминский р-н; Хангаласский р-н; *S. salicifolia*: Якутия, Олекминский р-н; Приморский край, Анучинский р-н; *S. hypericifolia*: Восточно-Казахстанская область, Курчумский р-н; *S. elegans*: Амурская область, окр. г. Ерофей Павлович; *S. media*: Амурская область, Благовещенский р-н; *S. humilis*: Хабаровский край, Комсомольский р-н.

Геномная ДНК выделена с использованием модифицированного СТАВ протокола. Для ПЦР использовали наборы GenePak® PCR Core (ООО «Лаборатория Изоген»). Для амплификации фрагмента ITS оперона использовали праймеры ITS6 и ITS9, разработанные для восточноазиатских видов трибы *Spiraeae* (Potter et al., 2007) и успешно протестированные нами (Polyakova, 2014). Цикл амплификации включал: денатурацию при 94° С в течение 1 минуты, отжиг праймеров при 58° С в течение 50 секунд и элонгацию при 72° С в течение 1 минуты с числом циклов – 30. Полученные пцр-фрагменты были очищены набором реагентов для быстрой элюции ДНК из агарозных гелей Diatom DNA Elution (ООО «Лаборатория Изоген»). Секвенирование ITS фрагментов проводили в ЗАО «Евроген» в обоих направлениях. Сиквенсы были попарно выравнены в программе BioEdit, множественное выравнивание выполнено в программе ClustalW2 с последующей визуальной проверкой спорных позиций на хроматограммах. Эволюционные дистанции анализируемых видов *Spiraea* получены методом максимального правдоподобия с использованием модели Тамура-Нея (Tamura, Nei, 1993). Консенсусное дерево построено с бутстреп-поддержкой в 1000 реплик (Felsenstein, 1985). Ветви, которые воспроизводились в менее чем 50 % начальной загрузке реплик, были свернуты. Процент реплик деревьев показан рядом с ветвями (Felsenstein, 1985). Все позиции, содержащие пробелы и недостающие данные, были устранены. Эволюционные исследования выполнены в программе MEGA 6 (Tamura et al., 2013). Всего в анализе была охвачена 31 нуклеотидная последовательность. Также были привлечены нуклеотидные последовательности близкородственных североамериканских и азиатских видов из международной базы генетических данных (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucore>). В качестве внешней группы взяты образцы *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim. и *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun из подсемейства Spiraeoideae Agardh.

В качестве маркера для оценки таксономических отношений выбран регион ITS, включающий межгенные спейсеры ITS1 и ITS2 и ген 5.8S ядерной рибосомальной ДНК. В результате амплификации для каждого образца были получены фрагменты длиной около 750 п.н., включавшие полноразмерный регион ITS 1-5.8s-ITS 2. После выравнивания длина анализируемого фрагмента ITS насчитывала в целом 663 позиции, из них 577 позиций были консервативными, 79 – переменными, но не информативными, и 66 позиций явились филогенетически-информативными. При этом длины этого фрагмента от вида к виду варьируют от 639 до 648 п.н. (табл. 1). Последовательности изученных образцов разного происхождения, принадлежащих к одному виду, оказались полностью идентичны.

Таблица 1

Протяженность ITS-фрагментов у различных видов *Spiraea*, п.н.

Вид	ITS 1	5.8 s	ITS 2	Общая длина
<i>S. salicifolia</i>	252	167	222	641
<i>S. humilis</i>	252	167	222	641
<i>S. media</i>	253	167	218	639
<i>S. sericea</i>	254	167	218	639
<i>S. chamaedryfolia</i>	254	167	218	639
<i>S. hypericifolia</i>	254	167	227	648
<i>S. trilobata</i>	253	167	225	645
<i>S. flexuosa</i>	254	167	218	639
<i>S. elegans</i>	254	167	218	639

Спейсеры ITS 1 и ITS 2 по протяженности, а также по числу константных, переменных и филогенетически информативных сайтов отличаются незначительно, но у ITS 1 все показатели выше. Для области гена 5.8s характерна ожидаемая консервативность, его длина составила 167 п.н. у всех исследуемых образцов, обнаружено всего 3 переменных сайта. Уровень GC-состава высокий, более 60 % (табл. 2).

Сравнительное изучение фрагментов у изученных видов показало наличие как инделей, так и генных точечных мутаций – трансверсий и транзиций. Инсерции/делеции наблюдались как в области ITS 1, так и ITS 2 (рис. 1, 2). Вставка в три нуклеотида –GCT- в позиции 108–110 обнаружена у видов секции *Spiraria* и полностью отсутствует в секции *Chamaedryon*. Инсерция -TT- в позиции 251–252 наблюдается только у

Таблица 2

Характеристики ITS 1-5.8s-ITS 2 – района рДНК у изученных видов рода *Spiraea*

	ITS 1	5.8s	ITS 2
Выровненная длина, п.н.	252-254	167	218-227
GC состав, %	64,7	56,6	70,3
Число константных сайтов	216	164	197
Число переменных сайтов	43	3	33
Число парсимони-информативных сайтов	35	2	29

близких видов родства *S. chamaedryfolia* s.l., относящихся к секции *Chamaedryon* (ряд 1 – *Chamaedryfoliae* A. Pojark. и ряд 2 – *Elegantes* A. Pojark.) (рис. 1).

Для ITS 2 также характерны 2 инсерции/делеции. В позиции 435–442 обнаружены две видоспецифические инсерции: для всех образцов *S. trilobata* – -CCCCGCG- и для *S. hypericifolia* – -ACCCCGCG-. В позиции 638–642 вставка -TTATG- наблюдается только у видов *S. salicifolia* и *S. humilis*, принадлежащих к секции *Spiraria* (рис. 2). Однонуклеотидные делеции также таксонспецифичны (см. позиции 454 и 477, рис. 2).

Предварительный анализ нуклеотидного полиморфизма ITS региона позволил выявить видоспецифические (аутапоморфные) нуклеотидные замены, или точечные мутации. Так, виды *S. media* и *S. sericea* отличаются 5-ю заменами-трансверсиями. *S. chamaedryfolia* и *S. elegans* имеют по 7 замен – трансверсий и транзиций. *S. flexuosa* отличается от *S. elegans* на 6 позиций, а от трудноотличимого вида – *S. chamaedryfolia* – всего на одну. *S. sericea* можно отличить от *S. media* по 5 заменам, а виды *S. salicifolia* и *S. humilis* дискриминируются по 6 трансверсиям.

По полученным последовательностям ITS был проведен филогенетический анализ, куда в конечном наборе данных были включены 530 позиций. Предварительные данные показали, что в целом молекулярные и морфологические данные согласуются между собой. Виды распределились на филогенетическом дереве (рис. 3) согласно делению на секции, циклы и ряды, описанные Поярковой (1939). Близкородственные таксоны ожидаемо оказались в сестринских субкладах. Так, виды секции *Chamaedryon* Ser. – *S. chamaedryfolia* L., *S. elegans* Pojark., *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess. – попали в одну кладу.

	110	120

	250	260
<i>sal</i> YAK	CGGGACTGCT TGCTGCGCGC	C GACTTCATT --ACTATGTC
<i>sal</i> PRIM	CGGGACTGCT TGCTGCGCGC	C GACTTCATT --ACTATGTC
<i>hum</i> KHAB	CGGGACTGCT CGCTGCGCGC	C GACTTCATT --ACTATGTC
<i>ser</i> YAK1	CGGGACT--- TGCTGCGCGC	C GAATTCATT --ACTATGTC
<i>med</i> AMUR	CGGGACT--- CGCTGCGCGC	C GAATTCATT --ACTATGTC
<i>ser</i> ZAB 1	CGGGACT--- TGCTGCGCGC	C GAATTCATT --ACTATGTC
<i>ser</i> YAK 2	CGGGACT--- CGCTGCGCGC	C GAATTCATT --ACTATGTC
<i>ser</i> ZAB 2	CGGGACT--- TGCTGCGCGC	C GAATTCATT --ACTATGTC
<i>cham</i> ALT 1	CGGGACT--- AGCTGCGCGC	C CAATTCATT T TACTATGTC
<i>cham</i> ALT 2	CGGGACT--- AGCTGCGCGC	C CAATTCATT T TACTATGTC
<i>cham</i> NOV	CGGGACT--- AGCTGCGCGC	C CAATTCATT T TACTATGTC
<i>hyp</i> KAZ	CGGGACT--- CGCTGCGCGC	C GAATTCATT --ACTATGTC
<i>tril</i> ALT 1	CGGGACT--- CGCTGCGCGC	C GAATTCATT --ACTATGTC
<i>tril</i> ALT 2	CGGGACT--- CGCTGCGCGC	C GAATTCATT --ACTATGTC
<i>tril</i> ALT 3	CGGGACT--- CGCTGCGCGC	C GAATTCATT --ACTATGTC
<i>eleg</i> AMUR	CGGGACT--- AGCTGCGCGC	C CAATTCATT T TACTATGTC
<i>flex</i> BUR	CGGGACT--- AGCTGCGCGC	C CAATTCATT T TACTATGTC

Рис. 1. Фрагменты последовательностей спейсера ITS 1 после множественного выравнивания у различных видов *Spiraea*.

		430	440	450	460	470	480
<i>sal</i> YAK	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCTC	CCT-CCTTCC	GAGAGCGGCC	GCGGGG-GGA	
<i>sal</i> PRIM	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCTC	CCT-CCTTCC	GAGAGCGGCC	GCGGGG-GGA	
<i>hum</i> KHAB	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCTC	CCT-CCTTCC	GAGAGCGGCC	GCGGGG-GGA	
<i>ser</i> YAK1	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCAC	CCT-CTCTTT	GGGAGTGA	GCGGGGCGGG	
<i>med</i> AMUR	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCAC	CCT-CTCTTT	GGGAGTGA	GCGGGGCGGG	
<i>ser</i> ZAB 1	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCAC	CCT-CTCTTT	GGGAGTGA	GCGGGGCGGG	
<i>ser</i> YAK 2	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCAC	CCT-CTCTTT	GGGAGTGA	GCGGGGCGGG	
<i>ser</i> ZAB 2	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCAC	CCT-CTCTTT	GGGAGTGA	GCGGGGCGGG	
<i>cham</i> ALT 1	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCAT	CCCTCTCCTC	GAGAGCGATC	GCGGGG-GGA	
<i>cham</i> ALT 2	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCAT	CCCTCTCCTC	GAGAGCGATC	GCGGGG-GGA	
<i>cham</i> NOV	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCAT	CCCTCTCCTC	GAGAGCGATC	GCGGGG-GGA	
<i>hyp</i> KAZ	ACACGCCGTT	GCCCACCCCG	CGCCCCGCAC	CCAACCTCTT	GGGAGCGGCC	GCGGGGCGGG	
<i>tril</i> ALT 1	ACACGCCGTT	GCCC-CCCCG	CGCCCCGCTC	CCT-CTTGTT	GGGAGCGAAC	GCGGGGCGGG	
<i>tril</i> ALT 2	ACACGCCGTT	GCCC-CCCCG	CGCCCCGCTC	CCT-CTTGTT	GGGAGCGAAC	GCGGGGCGGG	
<i>tril</i> ALT 3	ACACGCCGTT	GCCC-CCCCG	CGCCCCGCTC	CCT-CTTGTT	GGGAGCGAAC	GCGGGGCGGG	
<i>eleg</i> AMUR	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCAT	CCCTCTCCTC	GAGAGCGACC	GCGGGG-GGA	
<i>flex</i> BUR	ACACGCCGTT	GCCC-----	--CCCCGCAT	CCCTCTCCTC	GAGAGCGATC	GCGGGG-GGA	
				
		640	650				
<i>sal</i> YAK	CGCGCCCTTA	TGGGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>sal</i> PRIM	CGCGCCCTTA	TGGGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>hum</i> KHAB	CGTGCCCTTA	TGGGCGAGGA	GCTTTC AAC				
<i>ser</i> YAK1	TGCACCT---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>med</i> AMUR	TGCACCT---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>ser</i> ZAB 1	TGCACCT---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>ser</i> YAK 2	TGCACCT---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>ser</i> ZAB 2	TGCACCT---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>cham</i> ALT 1	CGCACAT---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>cham</i> ALT 2	CGCACAT---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>cham</i> NOV	CGCACAT---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>hyp</i> KAZ	CGCACCC---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>tril</i> ALT 1	CGCACAC---	--AGTGCGGA	GCCTTCAAC				
<i>tril</i> ALT 2	CGCACAC---	--AGTGCGGA	GCCTTCAAC				
<i>tril</i> ALT 3	CGCACAC---	--AGTGCGGA	GCCTTCAAC				
<i>eleg</i> AMUR	CGCACAT---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				
<i>flex</i> BUR	CGCACAT---	--AGTGCGGA	GCTTTC AAC				

Рис. 2. Фрагменты последовательностей спейсера ITS 2 после множественного выравнивания у различных видов *Spiraea*.

Таким образом, в ITS регионе у видов *Spiraea* обнаружены видоспецифические однонуклеотидные замены, 4 инсерции/делеции длиной в 2–8 нуклеотидов, а также однонуклеотидные делеции, имеющие таксономическое значение на уровне секций, циклов и рядов. Число полиморфных сайтов, равное 5–6, подтверждает видовую принадлежность. Выявленная степень генетических различий в ITS регионе у разных видов демонстрирует пригодность ITS-маркера для описания внутривидового полиморфизма и видоидентификации *Spiraea*. В дальнейшей работе необходимо расширить выборку с целью выявления гибридных особей и уточнения таксономического статуса отдельных образцов.

Авторы благодарны за помощь в сборе материала своим коллегам Д.В. Политову, зав. лабораторией популяционной генетики ИОГен РАН, Е.А. Мудрик, с.н.с. лаборатории популяционной генетики ИОГен РАН, Е.В. Банаеву, зам. директора по науке ЦСБС СО РАН.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты №№15-04-03093 и 15-44-05103), а также Программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем», Подпрограмма «Генофонды живой природы и их сохранение».

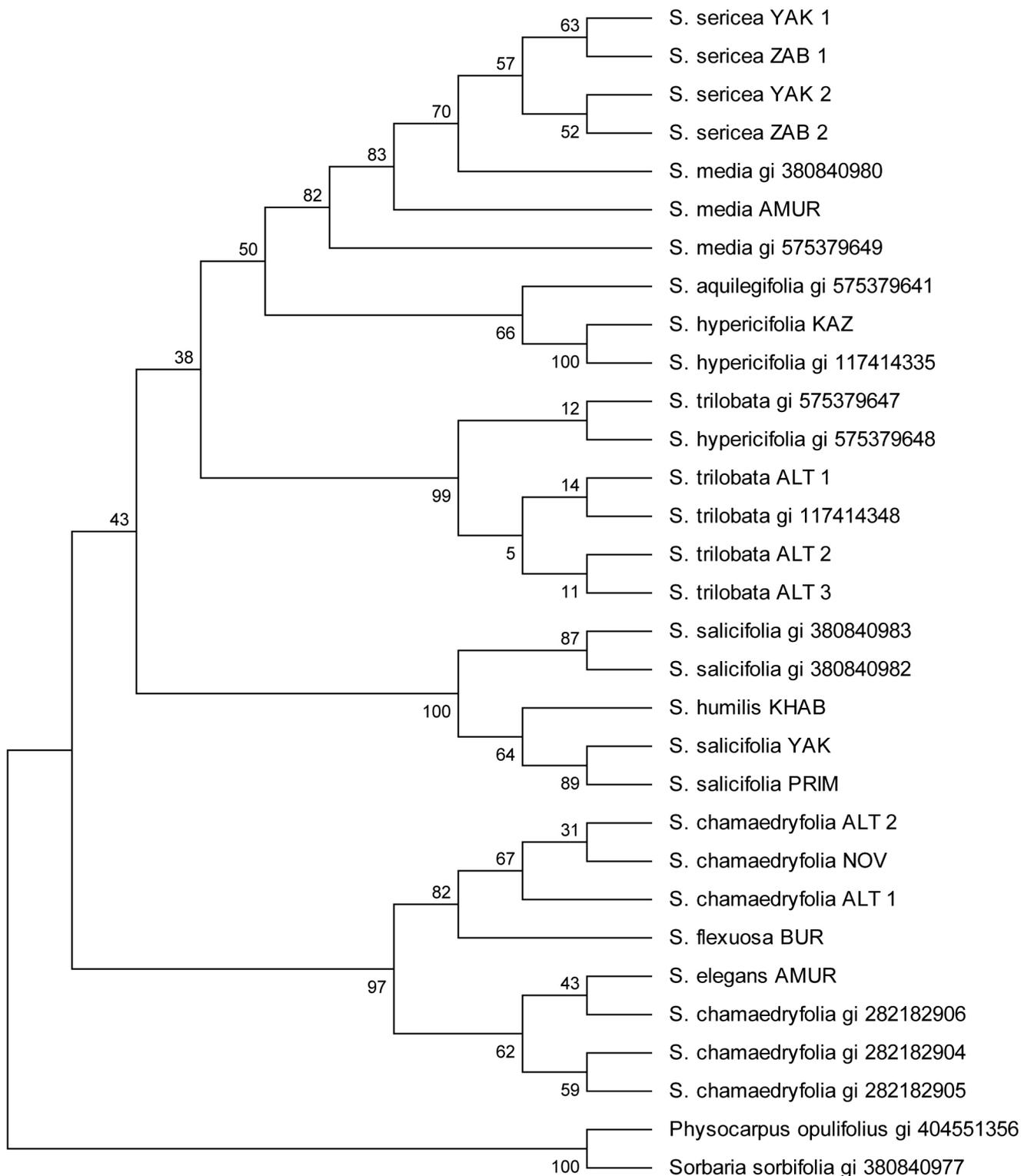


Рис. 3. Филогенетическое дерево видов рода *Spiraea*, построенное на основе анализа нуклеотидных последовательностей региона ITS с помощью метода максимального правдоподобия (Maximum Likelihood).

ЛИТЕРАТУРА

- Матвеева Т.В., Павлова О.А., Богомаз Д.И., Демкович А.Е., Лутова Л.А.** Молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетики растений // Экологическая генетика, 2011. – Т. IX, №1. – С. 32–43.
- Положий А.В.** *Spiraea* L. – Таволга / Флора Сибири. Т. 8: Rosaceae. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 10–20.
- Полякова Т.А.** Внутривидовая изменчивость дальневосточных и сибирских видов рода *Spiraea* L. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2004.

Полякова Т.А., Шатохина А.В. Филогенетические взаимоотношения российских видов рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) по морфологическим и молекулярным данным // 50 лет без К.И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений: Материалы международной конференции (2–6 февраля 2015 г., Москва) / Ред. Тимонин А.К. – М.: МАКС Пресс, 2015. – С. 263–265.

Поляркова А.И. Подсемейство Spiraeoideae Agardh // Флора СССР. Т. 9 / Под. ред. В.Л. Комарова. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – С. 279–318.

Рыжова Н.Н., Бурляева М.О., Кочиева Е.А., Вишнякова М.А. Использование ITS-последовательностей для оценки таксономических отношений у представителей трибы *Viciae* (Adans.) Bronn сем. Fabaceae Lindl. // Экологическая генетика, 2007. – Т. V, №3. – С. 5–14.

Alvarez I.A. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference / Alvarez I.A., Wendel J.F. // Molec. Phyl. Evol., 2003. – Vol. 29, No. 3. – P. 417–434.

Baldwin, B.G., Sanderson, M.J., Porter, J.M., Wojciechowski, M.F., Campbell, C.S., Donoghue, M.J. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: A valuable source of evidence on angiosperm phylogeny // Ann. Missouri Bot. Gard., 1995. – Vol. 82. – P. 247–277.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. Evolution, 1985. – Vol. 39. – P. 783–791.

Huh M.K., Huh H.W., Lee S.Y. A Taxonomic Study of the Genus *Spiraea* in Korea Using Sequences of ITS // Journal of Life Science, 2008. – Vol. 18, No. 5. – P. 694–700.

Huh M.K. Analysis of the Phylogenetic Relationships in the Genus *Spiraea* based on the Nuclear Ribosomal DNA ITS Region // Journal of Life Science, 2012. – Vol. 22, No. 3. – P. 285–292.

Polyakova T.A. Nuclear ribosomal DNA ITS region variability in the genus *Spiraea* from Asian Russia // Molecular Phylogenetics: Contributions to the 4th Moscow International Conference «Molecular Phylogenetics» (Moscow, Russia, September 23–26, 2014). – Moscow: TORUS PRESS, 2014. – P. 58.

Potter D., Still S.M., Grebenc T., Ballian D., Božič G., Franjic J., Kraigher H. Phylogenetic relationships in tribe *Spiraeae* (Rosaceae) inferred from nucleotide sequence data // Pl. Syst. Evol., 2007. – Vol. 266. – P. 105–118.

Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // Molecular Biology and Evolution, 1993. – Vol. 10. – P. 512–526.

Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., and Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. // Molecular Biology and Evolution, 2013. – Vol. 30. – P. 2725–2729.

Zhang Zh., Fan L., Yang J., Hao X., Gu Zh. Alkaloid polymorphism and ITS sequence variation in the *Spiraea japonica* complex (Rosaceae) in China: traces of the biological effects of the Himalaya-Tibet Plateau uplift // American Journal of Botany, 2006. – Vol. 93, No. 5. – P. 762–769.

SUMMARY

Analysis of nucleotide polymorphism in ITS region of 9 *Spiraea* species (Rosaceae) has revealed taxon- and species-specific genetic differences (insertions / deletions, single nucleotide substitutions).

УДК 575.17:582.52

А.В. Родионов, Н.Н. Носов, А.Р. Коцинян, В.В. Коцеруба, Е.О. Пунина, А.А. Гнутиков, Л.А. Терентьева
A.V. Rodionov, N.N. Nosov, A.R. Kotsinyan, V.V. Kotseruba, E.O. Punina, A.A. Gnutikov, L.A. Terent'eva

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ РОАСЕАЕ INTERSPECIES HYBRIDIZATION IN GRASS EVOLUTION

Исследуя филогению злаков, мы секвенировали и проанализировали степень сходства между последовательностями ITS1-5.8S рДНК-ITS2 (ядерный геном) и некоторых генов и спейсеров генома хлоропластов (trnL-trnF, trnK-rps16) Poaceae, Triticeae, Meliceae, Phleaeae. Сравнение ядерных и пластидных маркеров позволило выявить несколько гибридогенных видов и родов злаков. В частности, мы показали, что основная часть полиплоидных мятликов является межвидовыми гибридами. Нами и другими исследователями показано, что мятлики, ранее рассматриваемые как представители подрода *Arctopoa* (сейчас род *Arctopoa*) и подрода *Andinae* (сейчас род *Nicoraepoa*) являются межродовыми гибридами. Пластидные геномы *Nicoraepoa* и *Arctopoa* родственны *Poa* секции *Sylvestres* (геном хлоропластов типа Y) и Северо-Евразийским злакам из родов *Arctophila* и *Arctagrostis* (тот же геном). Мы полагаем, что их общий предок мог жить в северных широтах. Ядерный геном *Arctopoa* и *Nicoraepoa* также близок к геномам *Arctophila* и *Arctagrostis*, но не родственен ядерному геному *Poa* секции *Sylvestres*. Здесь мы видим интересное явление – тесные родственные отношения между видами Арктики и Южной Америки и Субантарктики. Исследование различных ядерных и хлоропластных последовательностей позволяет обнаружить криптические виды, в том числе и среди Poaceae. Этому посвящена специальная статья В.С. Шнеер, В.В. Коцеруба (2014). Обнаружение множественных актов межвидовой и межродовой гибридной гибридизации имеет важное методологическое значение, так как недавно предложено создать новую систему Poaceae на основе молекулярно-филогенетических данных (Simon, 2007). Мы считаем, что сложная система скрещиваний, характерная для эволюции злаков, делает такой подход трудноосуществимым. Мы предполагаем, что, отталкиваясь от данных о широком распространении межвидовой гибридной гибридизации у Злаков, чисто теоретически, новую систему злаков можно было бы строить в духе Генной Концепции Рода, предложенной Лёве (Löve, 1984), где каждый род – уникальное сочетание геномов, несмотря на то, что предпринятые до сих пор попытки применить эту концепцию к реальным результатам молекулярно-филогенетического анализа пока разочаровывают исследователей.

Результаты молекулярно-генетических исследований и, прежде всего, выводы, которые можно сделать на основании сравнительного анализа полностью секвенированных геномов, представляющих основные филогенетические ветви цветковых растений, показывают, что процессы межвидовой гибридной гибридизации и полиплоидизации играли и играют ключевую роль в процессах таксонообразования. Так, следы по крайней мере двух удвоений числа хромосом обнаруживаются в геноме современных голосеменных, причем первый зафиксированный акт дубликации их генома имел место не позднее чем 350 млн. лет назад – до разделения предков современных сосудистых растений на филогенетические ветви голосеменных и покрытосеменных, а второй произошел уже у предка собственно голосеменных, но до разделения филогенетических ветвей елей и сосен (около 100 млн. лет назад) (Pavy et al., 2012). Расчет времени, когда происходили акты полиплоидизации генома у предков современных растений показывают, что не менее половины из них приходится на периоды экологических кризисов, на периоды смены геологических эпох (Fawsett et al., 2009).

Эти выводы хорошо согласуются с наблюдениями флористов и кариологов, говорящих о том, что аллополиплоиды, в сравнении с родственными диплоидами, часто имеют более широкие ареалы, они чаще диплоидов встречаются в экстремальных условиях (Цвелёв, 1992). По мнению Н.С. Пробатовой, диплоидный уровень организации генома у злаков оптимален при экологически напряжённых, но стабильных условиях существования. При естественной или искусственной нестабильности среды обитания получают преимущество полиплоиды, обычно обладающие более высокой экологической пластичностью (Пробатова, 2007). Вероятно, благодаря этой своей особенности, аллополиплоиды имели больше шансов освоить новые экологические ниши в периоды экологических кризисов, именно потомки аллополиплоидов смогли выжить в изменившихся экологических условиях на границах эпох (Fawsett et al., 2009).

В истории представителей всех филогенетических ветвей современных злаков имели место несколько актов полиплоидизации и вторичной диплоидизации. Основные закономерности в эволюции геномов и кариотипов злаков в настоящий момент представляются следующим образом: общий предок всех злаков был вторичным диплоидом и его гаплоидный геном состоял из 10 хромосом ($n = 5$) (Murat et al., 2010; Salse, 2012). Затем, еще на стадии общего предка всех злаков, произошла полиплоидизация генома протозлака и появился кариотип с $n = 10$, после чего, за счет транслокаций между 2-мя парами хромосом, возникли две новые группы сцепления и хромосом в геноме стало 12. Далее, 50–60 млн. лет назад, злаки разделились на две ветви – клладу ВЕР (куда входят фестукоидные, бамбузоидные и оризоидные трибы) и клладу РАССАД (паникоидные, арундиноидные, хлоридоидные трибы). В клладе РАССАД число хромосом в геноме сначала уменьшилось до 10 – такой геном сохранился у сорго, а в линии кукурузы около 5 млн. лет назад произошла полиплоидизация (давшая $n = 20$), после чего, имела место вторичная диплоидизация и число хромосом, в результате транслокаций, снизилось до $n = 10$ (Murat et al., 2010). В клладе ВЕР геном с 12 хромосомами сохранился у риса, у большинства злаков этой кллады $x = 7$, но может быть в ту или иную сторону отклоняться от 7, так у *Brachypodium distachyon* 5 пар хромосом в гаплоидном геноме, а у *Zingieria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* две пары хромосом (Hilu, 2004).

Нами обнаружены две характерные мутации в консервативном участке гена 5.8S рРНК, по которым отличаются виды кллады РАССАД от предков злаков (сестринская группа – *Joinvillea*) и злаков кллады ВЕР (Родионов и др., 2011) (рис. 1, 2). То, что замен две и произошли они в консервативных позициях, можно интерпретировать как указание на то, что общий предок всех родов и триб кллады РАССАД после разделения его филогенетической ветви от ветви предков кллады ВЕР существовал очень долго.

Сравнительная геномика показала, что редукция основного числа хромосом в геноме у злаков (диспloidия) шла путем транслокаций целых хромосом в центромерные районы других хромосом (Luo et al., 2009; Murat et al., 2010) – явления интересного, нового, неожиданного, ранее не описанного при исследовании эволюции кариотипов животных и растений (см., напр.: Graphodatsky et al., 2011; Schubert, Lysak, 2011). Предполагается также, что уменьшение основного числа хромосом в геноме злаков могло идти также путем

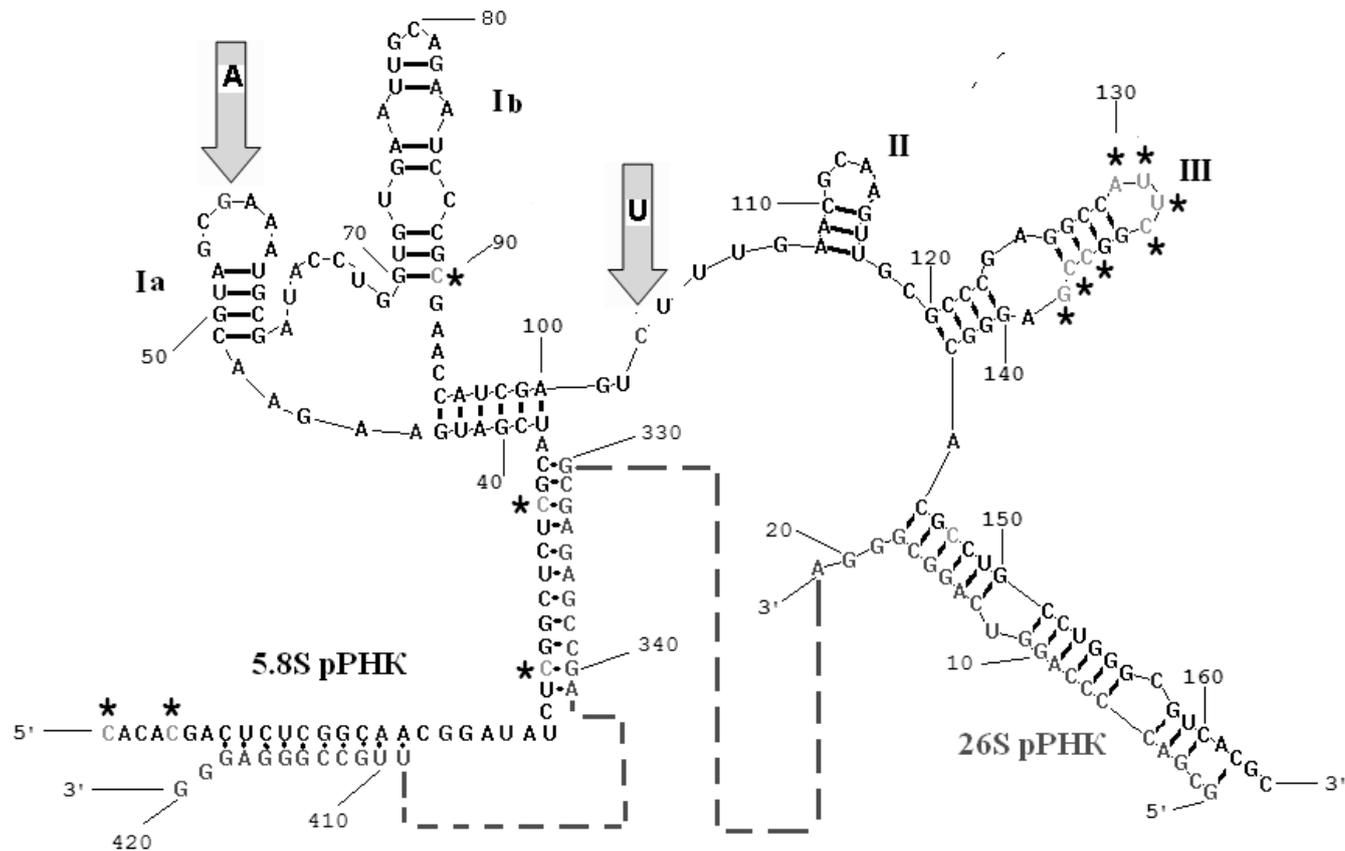


Рис. 1. Молекула 5.8S рРНК видов рода *Avena* и её взаимодействие с 26S рРНК. Римскими цифрами I (Ia+Ib), II и III обозначены шпильки. Стрелками отмечены позиции, в которых у злаков филогенетической ветки РАССАД произошла замена G на A и C на U (Тюпа, Родионов, 2008).

робертсоновских слияний акроцентриков (Idziak et al., 2011; Salse, 2012), а также за счет таких реципрокных транслокаций акроцентриков, после которых одна из слившихся хромосом такая маленькая ($< 1\%$ от размера генома), что теряется при делениях даже имея функционирующую центромеру (Schubert, Lysak, 2011). Но то, что последние два варианта дисплоидии действительно имели место в филогении злаков, еще надо доказать.

Хромосомные наборы злаков с пятью или с двумя парами хромосом, как у колподиума или цингерии Биберштейна, совсем не похожи на эуполиплоиды, а, между тем, кариотип (геном) каждого из этих видов прошел в своей истории несколько этапов аллополиплоидизации. Такие кариотипы, прошедшие стадию аллополиплоиды, но полиплоидная природа которых не выявляется при кариологическом исследовании, называют палеополиплоидами. Палеополиплоиды, как правило, уже утратили большую часть дублированных (триплицированных и т. д.) при полиплоидизации генов. Так показано, что геном бананов *Musa accuminata* ($2n = 22$) 75–100 млн. лет назад прошел через три раунда аллополиплоидизации и состоит сейчас из 36542 протеин-кодирующих генов. Теоретически, каждый из генов должен быть представлен 4 копиями разного происхождения. Но в геноме бананов только 10 % генов представлено 4 копиями, а большинство (65,4 %) генов представлены в геноме лишь одной копией (D'Hont et al., 2012). Не теряются гены, продукты которых работают в составе мультипротеиновых комплексов, и регуляторные гены, то есть гены, для которых существенным является баланс дозы продуктов транскрипции и трансляции.

Вышеупомянутые виды с двуххромосомными геномами *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* традиционно относили к трибе *Aveneae* и к трибе *Poeae* соответственно (Цвелёв, 1976). Предполагалось (Пробатова и др., 2000), что перед нами результат двух независимых линий кардинальной редукции числа групп, имевших место в трибах Овсовых и Мятликовых. Гипотеза Н.С. Пробатовой выглядела вполне правдоподобной, поскольку в роде Цингерия известны виды *Z. trichopoda*, *Z. pisidica* и *Z. kochii* с $2n$ равным 8 и 12, что рассматривалось как отражение градуальной редукции числа $x = 4$ у *Z. trichopoda* и *Z. pisidica*, $x = 6$ у *Z. kochii* (Hilu, 2004). С другой стороны, при широком понимании рода *Colpodium*, к нему раньше относили 15 видов с $x = 2, 5, 6, 7, 9$ (Цвелёв, 1964) и можно было думать, что это род с уникально нестабильным кариотипом, переживающий эпоху хромосомных революций.

Используя сочетание методов молекулярной филогении и молекулярной цитогенетики, мы исследовали происхождение уникальных двуххромосомных геномов этих злаков, а также изучили, происходила ли редукция числа хромосом в геноме злаков с основным числом хромосом 2, 5 и 6 независимо в разных ветвях, или это характерно только для злаков одной или нескольких филогенетических ветвей (Ким и др., 2007, 2009; Родионов и др., 2007, 2008, 2013). Было показано, что *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* ($n = 2$), традиционно, как уже сказано, относимые систематиками к двум разным, хотя и близким трибам, в действительности близкие родственники, представители особой ветви *Poeae* (рис. 2). Другие представители рода *Colpodium* в широком его понимании не родственны *C. versicolor*, но все они, кроме *Catabrosella araratica* (Lypsky) Tzvelev, родственны друг другу и видам родов *Catabrosa*, *Sclerachloa*, *Puccinellia* и *Phippsia* (Родионов и др., 2008).

У *C. araratica* в кариотипе 42 хромосомы, то есть $x = 7$ (Погосян и др., 1972). Если это определение числа хромосом у *C. araratica* верно, то редукция хромосом от 7 к 2 у предка *Zingeria* и *Colpodium* произошла относительно недавно, уже после дивергенции предка *Zingeria* и *Colpodium* и линии *C. araratica*. Конечно, можно представить, что у *C. araratica* $x = 2$ и в кариотипе 21 двуххромосомный геном, но предположение это кажется нам маловероятным.

Впрочем, этот закавказско-малоазиатский вид всегда стоял особняком в роде *Catabrosella*, он был выделен в отдельную секцию *Nevskia* (Tzvelev) Tzvelev (Цвелёв, 1976), ранее рассматривавшуюся как отдельный подрод (Цвелёв, 1964). Интересно, что в аналитическом обзоре рода *Colpodium*, выполненном Е.Б. Алексеевым (1980), *C. araraticum* сближался с видами рода *Poa* по строению нижних цветковых чешуй и достаточно развитым сочленениям оси колоска. Эта интересная идея, по-видимому, не подтверждается молекулярно-филогенетическими данными (Носов и др., 2015). Мы полагаем, что вид *C. araratica* заслуживает выделения в отдельный род *Nevskia* (Ким и др., 2008; Родионов и др., 2008).

Редукция числа хромосом в геноме до 5 у *Catabrosella* произошла независимо от редукции числа хромосом у *Colpodium* (Ким и др., 2009; Родионов и др., 2007). Найденные нами с помощью FISH интерстициальные сайты теломерной последовательности (TTTAGGG) $_n$ на одной паре хромосом у *Catabrosella variegata* (Ким и др., 2009), возможно, представляют собой след инсерции одной хромосомы анцестрального генома в другую или границу тандемного слияния двух хромосом предкового 7-хромосомного кариотипа.



Рис. 2. Филогенетическое древо Poaceae, построенное методом NJ на основании сравнения последовательностей района ITS1-5.8S рДНК-ITS2, отражающее возможные связи родов злаков, представленных на территории бывшего СССР (см. Цвелёв, 1976). Для наглядности, в большинстве случаев, каждый род представлен одним видом. На схеме представители всех родов, ITS-последовательности которых секвенированы нами или есть в базе данных Genebank. Цифра перед названием вида соответствует номеру рода в сводке Н.Н. Цвелёва (1976). Трёхбуквенное обозначение после названия вида – первые три буквы названия трибы. Цифра после этого трёхбуквенного обозначения – номер подтрибы, к которой относится род по сводке Н.Н. Цвелёва (1976). Цифры под ветвями древа – бутстрэп-индекс. Этап филогенеза, когда в гене 5.8S рДНК у злаков клады PACCAD появились две замены нуклеотидов, отмечены стрелкой.

Результаты GISH-гибридизации показали, что гипотеза Хилу (Hilu, 2004) о том, что у разных видов рода *Zingeria* разные хромосомные числа – неверна. Вид *Z. pisidica* ($2n = 8$) оказался амфидиплоидом, межродовым гибридом, один из геномов которого происходит от *Z. biebersteiniana*, а второй, судя по морфологии хромосом и положению генов 35S и 5S рРНК, возможно, отдаленно родственен *Colpodium versicolor* (Kotseruba et al., 2003). Межродовым гибридом оказался и вид *Z. kochii* ($2n = 12$) – GISH показала, что его кариотип включает в себя геномы *Z. biebersteiniana*, геном *C. versicolor* и третий геном неясного происхождения, причем этот «неидентифицированный» геном *Z. kochii* определенно не родственен «неидентифицированному» геному, присутствующему у *Z. pisidica* (Kotseruba et al., 2010). Интересно и важно, что в интерфазном ядре у аллотетраплоида *Z. pisidica* родительские геномы пространственно разобщены и находятся в разных районах интерфазного ядра. У аллогексаплоида *Z. kochii* явление менее выражено, но также наблюдается (Kotseruba et al., 2003, 2010). Раздельное расположение субгеномов должно способствовать концертной эволюции транспозонов в пределах субгеномов – это может объяснить феномен GISH-гибридизации даже у «старых» аллополиплоидов (Родионов и др., 2013).

У двуххромосомного злака *Z. biebersteiniana* с помощью воздействия холодом (наши данные) и 7-аминокридином (данные О.В. Муравенко, Т.Е. Саматадзе и А.В. Зеленина) можно выявить сегментацию хромосом, внешне похожую на G-исчерченность хромосом млекопитающих (Cremonini et al., 2003). G-подобный рисунок контрастен, но изменчив – однозначно разложить две пары хромосом попарно трудно. При этом после Q-окрашивания плечи хромосом флуоресцируют равномерно. Мы полагаем, что G-подобная исчерченность хромосом цингерии может быть индикатором особенностей их скэффолда, следствием недавнего происхождения этих хромосом в результате хромосомных слияний. «Светлые» сегменты при этом могут соответствовать как бывшим центромерным районам, так и границам слившихся хромосом (Родионов и др., 2013). «Ломкость» хромосом в районах, где, предположительно, произошли хромосомные слияния, недавно наблюдали Грабовска-Якхимьяк и соавторы, изучавшие кариотип *Phleum echinatum* (Grabowska-Joachimiak et al., 2014).

Одним из эффективных способов выявить гибридное происхождение вида или рода является сравнительное исследование сходства последовательностей ядерного и хлоропластного геномов. Для этой цели мы секвенировали и исследовали изменчивость района ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 генома ядра, а также несколько генов и межгенных районов генома хлоропластов (*ndhF*, *matK*- *tRNA-Lys*, *trnK-rps16*, *trnC-petN*) у злаков из триб *Poeae*, *Triticeae*, *Meliceae*, *Phleae* (рис. 3 и 4). Этот подход позволил выявить серию видов и некоторые роды злаков, возникших в результате отдаленной гибридизации. В частности, было показано, что большинство полиплоидных мятликов произошли от межсекционных гибридизаций. Это прояснило происхождение около 50 видов евразийских *Poa* (Носов и др., 2015). В частности, мятлики, ранее объединяемые в подроды *Arctopoa* и *Andinae* (первые сейчас выделены в род *Arctopoa* Probatova, вторые – в род *Nicoraepoa* Soreng et Gillespie) по происхождению, – межродовые гибриды. По цитоплазматическим геномам *Nicoraepoa* родственны мятликам секции *Sylvestres* (хлоропластный геном типа Y), причем их пластидный геном оказался родственным пластидному геному евразийских родов *Arctophila* и *Arctagrostis* (Носов и др., 2015; Родионов и др., 2010; Gillespie et al., 2009). Отсюда, по-видимому, следует, что предок южноамериканского рода *Nicoraepoa* существовал где-то в северной Пацифике. Ядерный геном *Nicoraepoa* и *Arctopoa* также близок геномам *Arctophila* и *Arctagrostis*, но он определенно далек от Y-генома ядер мятликов секции *Sylvestres*. Таким образом, перед нами яркий пример сетчатой эволюции. Здесь мы видим интересный феномен – близкое родство арктических и южноамериканских и/или субантарктических видов. Ранее нами было показано родство северо-пацифических мятликов и мятликов субантарктических островов (Родионов и др., 2010). Достаточно ясных объяснений механизмов потока генов из Северной Пацифики в Южное полушарие пока нет.

Анализ ядерных и хлоропластных последовательностей подтверждает предположение о гибридном происхождении *P. annua* ($2n = 28$) (секция *Ochlopoa*) (Tutin, 1957), причем по материнской линии родства этот вид ближе к *P. infirma*, а по рДНК ядра к *P. supina* (Носов и др., 2015).

В последнее время в границах агрегата *P. annua* agg. было выделено несколько более мелких видов по особенностям жизненной формы и опушения нижних цветковых чешуй (Тихомиров, 2013), но наш анализ ITS-последовательностей не показал их отличий от *P. annua*.

Недавно по особенностям анатомии листа предложено выделить виды секции *Ochlopoa* в отдельный род *Ochlopoa* (Parolly, Scholz, 2004; Тихомиров, 2013). Действительно, на всех молекулярно-филогенетических деревьях виды *Ochlopoa* формируют длинную ветвь в составе клады «базальных мятликов» (рис. 3, 4).

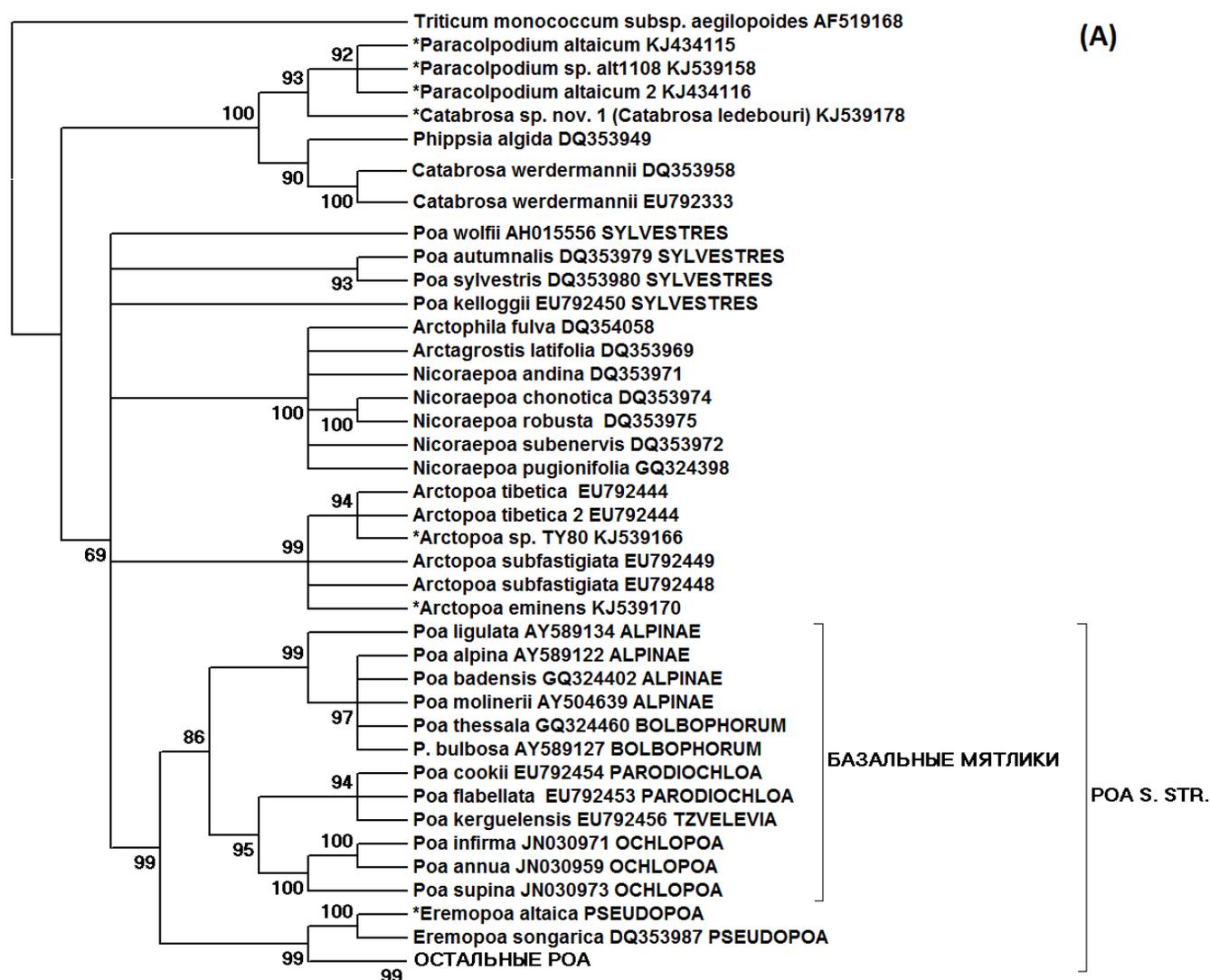


Рис. 3А. Филогенетическое древо злаков из круга родства *Poa*, построенное по результатам анализа участка *trnT-trnL* методом Байеса. Общая схема подтрибы *Poinae*. Здесь и далее секвенированные нами образцы отмечены знаком * (по: Носов и др., 2015).

И ядерный, и хлоропластный геномы типичных представителей *Ochlopoa* (*P. supina*, *P. infirma*, *P. annua*) заметно отличаются от геномов других мятликов. Скорее всего, эта ветвь мятликов прошла длительную эволюцию, она отделилась от основного ствола *Poa* достаточно давно, и виды этой секции сохранили ряд примитивных признаков (Цвелёв, 1972). Тем не менее, выделение отдельного рода *Ochlopoa* кажется нам неоправданным, на основании совокупности морфологических черт и молекулярно-генетических различий мятлики секции *Ochlopoa*, скорее всего, следует отнести к самостоятельному подроду *Ochlopoa* (Asch. et Graebn.) Nyl.

Совершенно иное происхождение, чем у *P. annua*, оказалось у тетраплоидных видов, ранее также относимых к секции *Ochlopoa* – у дальневосточных мятликов *P. acroleuca* и *P. hisauchii*. По морфологии и числу хромосом эти виды близки *P. annua*, но отличаются от последнего шероховатыми веточками метелки и несут пучок спутанных волосков на каллусе нижних цветковых чешуй (Tateoka, Koba, 1988). В последнее время восточноазиатские мятлики этой группы родства были выделены в отдельную секцию *Acroleucae* (Цвелёв, Пробатова, 2010). По-видимому, эта группа очень специализированных одно- и малолетних мятликов гибридогенна. Анализ ITS *P. acroleuca* однозначно свидетельствует о происхождении этого вида от североазиатских мятликов с ядерными геномами, названными нами Нрасифс. Второй вид из группы родства *P. acroleuca* – *P. hisauchii* ($2n = 28$), также традиционно относимый к секции *Ochlopoa* (Пробатова, 2006; Tateoka, Koba, 1988), имеет совсем иное происхождение, чем *P. annua* – его рДНК (ITS) показывает на родство со *Stenopoa* (тип ядерного генома S). То же самое мы видим у северокайских видов секции *Acroleucae* – *P. sikkimensis* и *P. burmanica* (ранее *P. annua* subsp. *burmanica*). Первый из них родствен-

нен группе геномов Hрасific, второй, как и *P. hisauchii*, – группе с S-генами. А вот хлоропластный геном у обоих этих видов такой же, как у видов секции *Homalopoa* – *P. chaixii* и *P. hybrida* (H-геном пластид). Происхождение по материнской линии от мятликов секции *Homalopoa* отражается на морфологии представителей *Acroleucae* – вероятно от *Homalopoa* они получили замкнутые на достаточном протяжении влагалища листьев, что считается примитивным признаком (Носов и др., 2015).

И по хлоропластному, и по ядерным генам монофилетичную кладу образует большая и непростая в таксономическом отношении группа секций *Stenopoa* + *Tichopoa* + *Oreinos* + *Secundae* (рис. 3, 4). Хлоропластный геном S-типа видов этих секций отдаленно родственен пластидным геномам *P. trivialis* (секция *Pandemos* – V-геном), а также хлоропластным геномам *P. veresczaginii*, сибирского вида из секции *Nivicolae* и геномам хлоропластов мятликов секции *Abbreviatae*. Почти вся эта кладка – полиплоидная, а, значит, гибридогенная.

Китайский горный вид *P. langtangensis*, считающийся родственным азиатским секции *Poa* (Guanghua et al., 2006), является, скорее всего, межсекционным гибридом. Хлоропластный геном у него S-типа, как у мятликов sect. *Stenopoa*. А по ITS-последовательности ядерный геном этого вида хотя и группируется с видами S-генома, но почти во всех позициях, маркирующих секционную принадлежность, у него проявляется внутригеномный полиморфизм последовательностей, указывающий на наличие в ядре кроме S-генома еще и H-генома, близкого к геному *P. pratensis* s. str. (но не *P. alpigena*) (Носов и др., 2015).

Сестринской кладкой к *Stenopoa*, *Acroleucae* и *Secundae* является кладка *Malacanthae*+*Poastena* (PP = 0,98): у последних ядерный геном типа Hрасific. Виды секции *Malacanthae* (Roshev.) Olonova произрастают в арктических широтах или на побережье Тихого океана, а виды секции *Poastena* Probatova, по мнению Н.С. Пробатовой (2006), происходят от гибридизации видов секции *Stenopoa* и секции *Poa*. Наше исследование показало (Носов и др., 2015), что по хлоропластным последовательностям представители секции *Poastena* не отличаются заметно от видов типовой секции *Poa* (рис. 3), следов же генома *Stenopoa* в *P. kamczatensis* мы не видим.

Дальнейшее исследование ITS-последовательностей у некоторых других видов *Malacanthae* – вивипарной разновидности *Poa arctica* и невивипарного *P. sublanata* (предполагаемого гибрида *P. arctica* × *P. pratensis*) показало их близость к видам секции *Poa* – группе родства *P. alpigena*. Здесь, вполне возможно, происходила интрогрессивная гибридизация с участием *P. alpigena*. Вивипарный *P. lindebergii*, западными исследователями не отделяемый от *P. arctica*, неожиданно оказался родственным *P. abbreviata*. Этот вид, скорее всего, происходит от множественной гибридизации с участием генома *P. abbreviata* из секции *Abbreviatae* Nannf. ex Tzvelev. Таким образом, подтверждается высказанное ранее предположение о гибридности многих вивипарных видов (Müntzing, 1940).

Виды секции *Poa* разделяются на две хорошо поддержанные кладки: одна включает *P. pratensis* s. str., лесные дериваты *P. sergievskajae* и *P. urjanchaica*, *P. angustifolia*, а вторая – *P. alpigena* и высокогорный *P. tianschanica*. Сравнение ITS показывает, что виду *P. alpigena* по отцовской линии родственны два вида секции *Malacanthae* – *P. arctica* subsp. *vivipara* и *P. sublanata* (побережье Баренцева моря) (геном Halpigena), хотя другие виды секции *Malacanthae* несут в ядре ITS генома Hрасific. Обращаем внимание на то, что так называемый *P. arctica* var. *vivipara* по геномному составу своего ядра принципиально отличается от невивипарных образцов *P. arctica* – он близко родственен *P. alpigena* – очевидно, это аргумент в пользу придания образцам *P. arctica* var. *vivipara* статуса вида (Носов и др., 2015).

Виды секций *Homalopoa*, полиплоид *P. veresczaginii*, вивипарный *P. lindebergii*, считающийся родственным *P. arctica*, имеют ITS-последовательности типа H, близкие к предковым для всех мятликов, и по тому на ITS-деревьях они занимают неопределенное положение.

В секции *Alpinae* особый геномный состав ядра и особый пластидный геном имеет описанный из Карпат *P. media* – он определенно не родственен *P. alpinae* и *P. badensis*.

Секция *Bolbophorum* выглядит гетерогенной по происхождению и требует дальнейшего углубленного анализа: *P. bulbosa* и балканский *P. thessala* по материнской и по отцовской линии родственны видам секции *Alpinae*, но кавказско-переднеазиатский диплоид *P. densa* несет архаичные пластидные геномы, родственные хлоропластным геномам *Homalopoa* и по материнской линии родства этот вид близок *P. sibirica* из секции *Macropoa*. Форма его нижних цветковых чешуй, а также то, что они покрыты только шипиками без волосков действительно указывает на возможное родство с секцией *Macropoa* (Н. С. Пробатова, личное сообщение). *P. densa* мог приобрести утолщение в основании стебля (признак видов секции *Bolbophorum*) независимо от других *Poa*. Второе возможное предположение – это гомоплоидный межсекционный гибрид или древний палеоплоид гибридного происхождения (Носов и др., 2015).

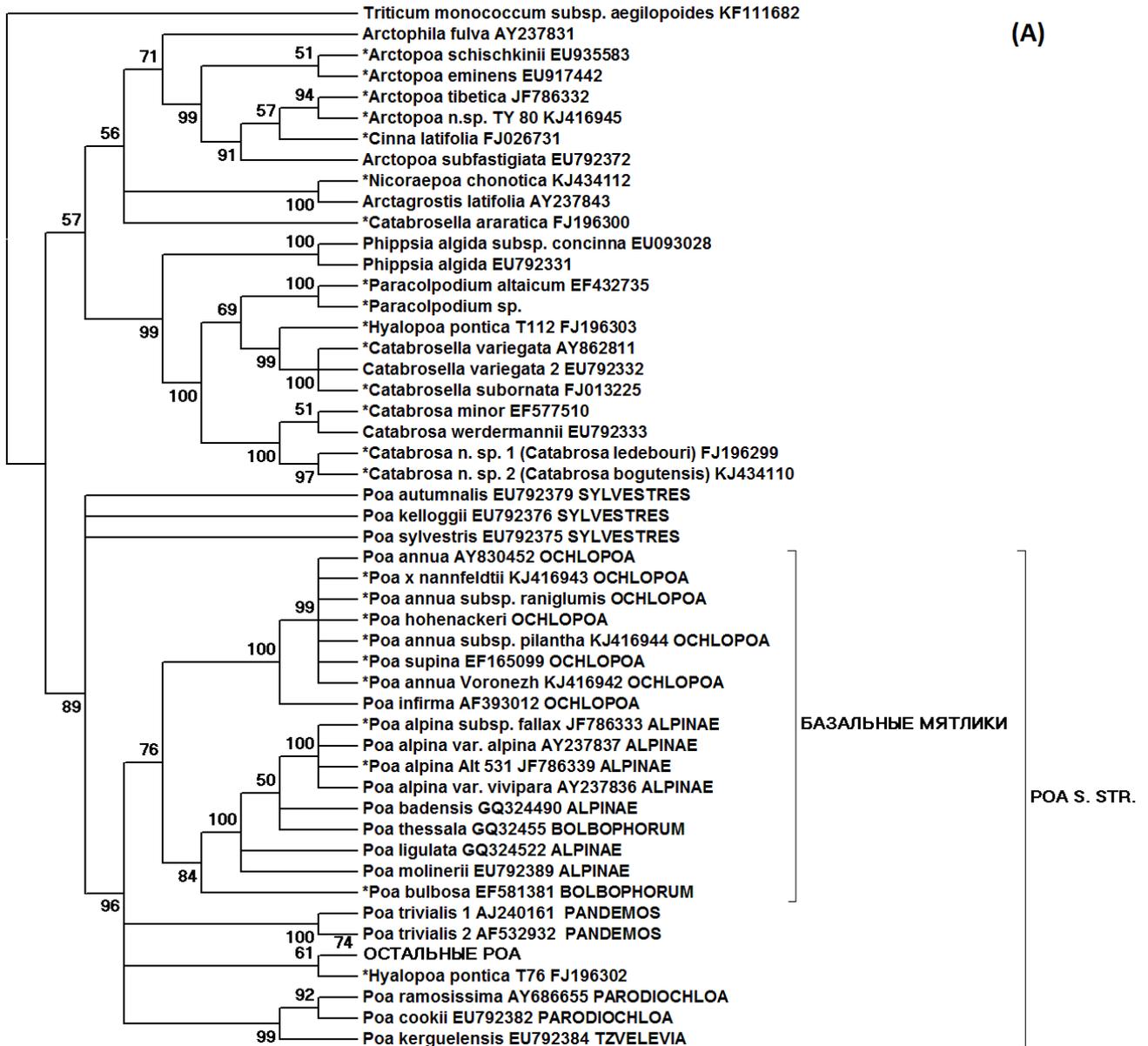


Рис. 4А. Филогенетическое древо злаков из круга родства *Poa*, построенное по результатам анализа участка ITS1-5.8S рПНК-ITS2 методом Байеса. Общая схема подтрибы *Poinae* (по: Носов и др., 2015).

Секции *Alpinae* и *Bolbophorum* ранее считались родственными секции *Poa* (Цвелёв, 1976; Nannfeldt, 1935, 1941), их даже относили к подсекциям типовой секции (Цвелёв, 1972, 1976). Молекулярно-филогенетические данные (Носов и др., 2015) не подтверждают эту идею, показывая удаленность секций *Alpinae* и *Bolbophorum* от типовой секции. Вместе с тем, несомненно, сходство геномного состава *P. alpina* и *P. badensis* (секция *Alpinae*) и геномной композиции и двух видов секции *Bolbophorum* – типового *P. bulbosa* и *P. thessala*. Однако, другие виды секции *Bolbophorum* попадают в кладу базальных мятликов – переднеазиатский *P. sinaica*, морфологически очень близкий к *P. bulbosa*, по хлоропластным генам близок к *P. dolosa* из секции *Oreinos*, нескольким видам из секции *Secundae* и диплоидному виду *P. media*, традиционно относимому к секции *Alpinae* (Цвелёв, 1976), но авторами «Flora Europea» помещаемому в секцию *Bolbophorum* (Tutin et al., 1980). Скорее всего, здесь мы видим результат межсекционной гибридизации.

Требуется дальнейшего исследования полиплоидный арктический вид *P. hartzii* – по последовательностям ITS он родственен видам секции *Stenopoa*, а сведения о его пластидном геноме противоречивы: в базах данных под именем *P. hartzii* представлены хлоропластные ДНК геномов из групп родства *Stenopoa* и *Secundae*. Н.Н. Цвелёв (1976) предполагал, что *P. hartzii* – древний гибрид между *Stenopoa* и диплоидным видом секции *Abbreviatae*, однако следов геномов *Abbreviatae* у этого вида мы пока не видим.

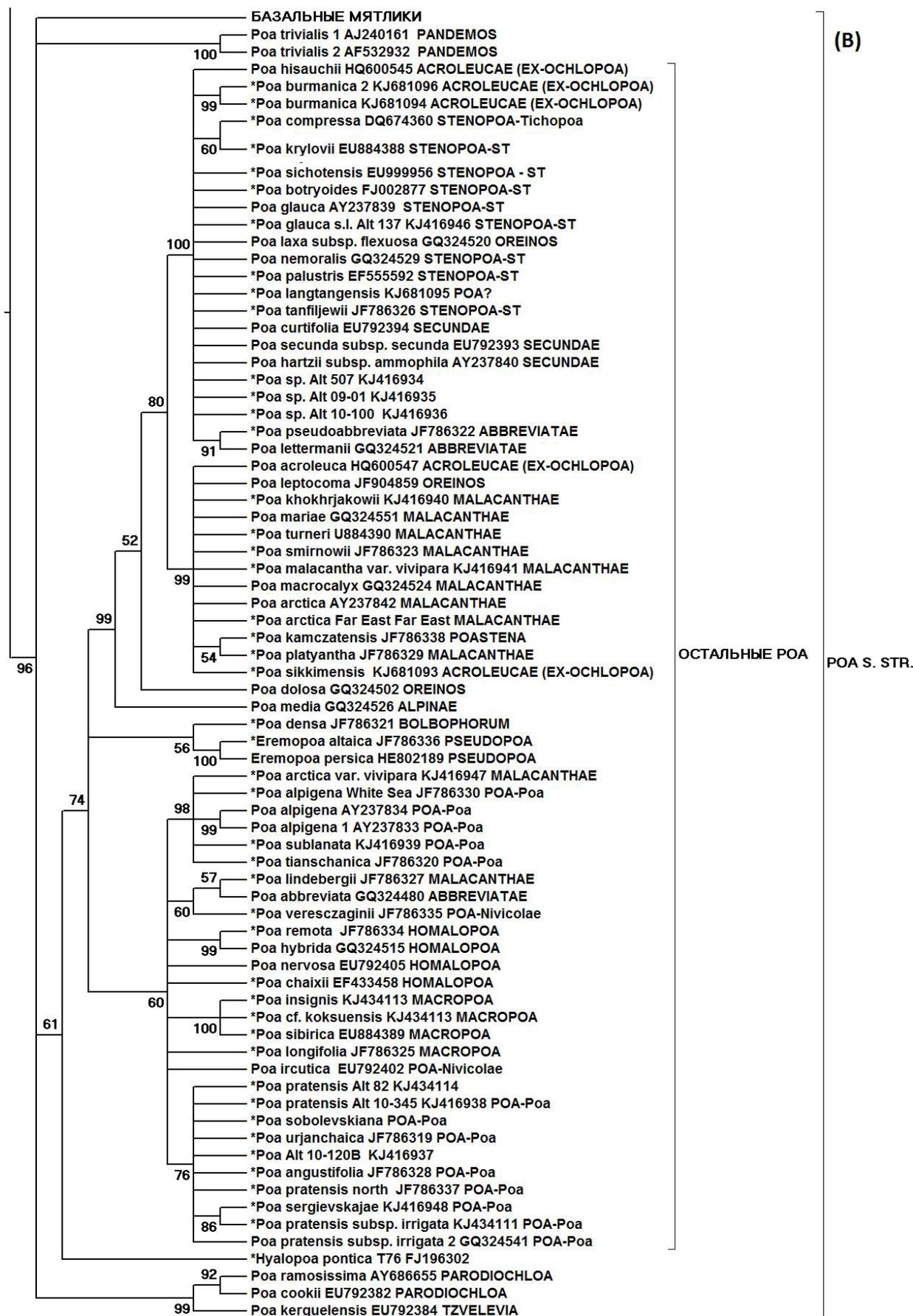


Рис. 4В. Филогенетическое древо рода *Poa* s. str. по результатам анализа участка ITS1-ген 5.8S рPHK-ITS2 методом Байеса (по: Носов и др., 2015).

В секции *Oreinos* вероятно гибридное происхождение имеет вид *P. leptocoma* – пластидный геном у него типа S, что характерно для *Oreinos*, но последовательности ITS показывают на его родство с большой группой видов из Северной Пацифики (секция *Malacanthae*) и новозеландских тетраплоидов. Н.Н. Цвелёв (1976) к подвиду *P. leptocoma* относил северопацифический вид *P. paucispicula*. Однако по хлоропластным последовательностям *P. paucispicula* отличается от *P. leptocoma* – он типичный представитель *Homalopoa*, в то время как по ITS, как сообщил Р. Соренг (Soreng, 2007), эти два вида похожи.

Два исследованных нами вида небольшой секции *Nivicolae* – алтайский *P. veresczaginii* и восточно-сибирский *P. ircutica* имеют разные пластидные геномы: у *P. veresczaginii* геном S, а у *P. ircutica* геном хлоропластов, родственный таковому у *Poa pratensis*. При этом геном ядра (строго говоря, ITS генов 35S рРНК) у этих двух видов Н-типа. Морфологически *P. veresczaginii* очень отличается и от секций *Homalopoa* и *Macropoa*, и от секции *Stenopoa* по гладким веточкам метелки и перепончатым нижним цветковым чешуям.

И, наконец, о происхождении нескольких неясных с точки зрения систематики видов и новых для науки гибридов, найденных на Алтае. Нами показано (Носов и др., 2015), что *P. khokhrjakowii*, вид с Дальнего Востока неясного систематического положения, отличающийся очень узкими листьями, судя по ITS, принадлежит к секции *Malacanthae* (рис. 3, 4). Образец Alt 10-100, мятлик, напоминающий ксерофитные виды sect. *Stenopoa*, но имеющий короткие вегетативные побеги, по результатам анализа ITS попадает в единую кладу со *Stenopoa*, в группу с G (гуанином) в положении 70, как у *P. glauca* и *P. botryoides*. Мятлик Alt 10-120b, несколько напоминающий *Poa pratensis* и *P. veresczaginii* (sect. *Nivicolae*), имеет последовательности ITS, как у *P. pratensis* и его лесных дериватов, но не как у *P. alpigena* и *P. tianshanica*. Напротив, по trnL-trnF образец Alt 10-100 идентичен *P. pratensis*, а хлоропластные сиквенсы Alt 10-120b близки к *Stenopoa* и родственными секциям. Интересен экземпляр Alt 09-01, мятлик, по светло-зеленому цвету стеблей и слабому опушению цветковых чешуй похожий на *P. trivialis*, но по крупным размерам и уплощенности стебля схожий с видами секции *Homalopoa*. Представители этих секций в природе не гибридизируют. Анализ показал, что и ITS-последовательности этого образца и последовательности trnL-trnF такие же, как у секции *Stenopoa* и близких секций (Носов и др., 2015).

Некоторые ранее выделявшиеся мелкие роды при молекулярно-филогенетическом исследовании попадают на ветви древа среди видов рода *Poa sensu stricto*. Так вместе с *Poa sensu stricto* по хлоропластным генам и ITS группируются виды рода *Eremopoa* – Р. Соренг предлагает рассматривать их как *Poa* секции *Pseudopoa* (Soreng et al., 2010). Длинную ветвь по ITS (PP = 0,79) между базальными мятликами и другими видами *Poa s. str.* формирует *Hyalopoa pontica* (образец из верховьев реки Кышкаджер, Карачаево-Черкессия). Однако ITS-последовательности *H. pontica* из ущелья Назылыкол (Карачаево-Черкессия), морфологически не отличимого от образца из ущелья Кышкаджер, напротив, занимают «естественное» для них положение на филогенетическом древе, в одной клade с ITS *Catabrosella* и *Paracolpodium* (все 3 рода ранее объединялись в род *Colpodium*). Единственное морфологическое различие между этими двумя экземплярами – у первого образца метелка строго пирамидальная, а у второго – с немного понижающимися веточками (Родионов и др., 2008; Ким и др., 2009). Разное положение на древе двух образцов одного вида можно объяснить недавним и, возможно, неоднократно воспроизводимым гибридогенным происхождением вида *H. pontica*. Скорее всего, это свидетельство межродовой гибридизации с преимущественным сохранением разных родительских геномов у растений из разных местообитаний, подобно преимущественному сохранению разных родительских геномов у гибридов из разных популяций вида *Tragopogon mirus* (Kovarik et al., 2005). Предположение о том, что виды *Hyalopoa* действительно могли образоваться политопно как результат гибридизации разных видов *Poa* недавно уже высказывалось (Габриэлян, Цвелёв, 2006), к тому же мы допускаем, что в нашем случае могла иметь место интрогрессивная гибридизация между мятликами и *Hyalopoa*. Возможно межродовой гибридизацией и разнонаправленной дивергенцией геномов новообразовавшегося аллополиплоида можно объяснить и большую разницу в ITS-последовательностях между дальневосточными популяциями *Milium effusum* и популяциями западно-сибирскими, европейскими и северо-американскими (Шнеер, Коцеруба, 2014).

Виды рода *Catabrosa* имеют хлоропластный геном, близкий по своим характеристикам к геному *Paracolpodium* и *Catabrosella*. Следуя за Соренгом и соавт. (Soreng et al., 2010), мы назвали его Y-геномом (Носов и др., 2015), поскольку он родственен Y-геному хлоропластов мятликов секции *Sylvestres*. По хлоропластным генам *Catabrosa* является сестринским родом к прочим родам и видам подтрибы *Puccinellinae* (Gillespie et al., 2008, 2010). Морфологическое отличие видов этой подтрибы от подтрибы *Poinae* довольно

слабое; основной признак – перепончатый край нижних цветковых чешуй и очень слабое развитие их килля. Следует отметить, что, судя по последовательностям района *trnT-trnF*, виды этой подтрибы дивергировали раньше прочих от остальных *Poeae*. Остальные виды, относимые систематиками к подтрибе *Puccinellinae*, кроме *Catabrosa*, большей частью принадлежат к бывшему роду *Colpodium sensu lato* (Цвелёв, 1964) о котором шла речь выше. Напомним, что к этому роду ранее относили злаки трибы *Poeae*, родственные *Poa*, но не имеющие шипиковидных трихом на всех частях растения. Позднее этот род был разделен на отдельные роды *Hyalopoa* (Tzvelev) Tzvelev, *Catabrosella* (Tzvelev) Tzvelev, *Paracolpodium* (Tzvelev) Tzvelev и *Colpodium sensu stricto* по признакам жизненной формы, ареала, экологии, морфологии цветковых чешуй и хромосомному числу (Цвелёв, 1976).

Отметим, что *Catabrosella* при сравнительном анализе нуклеотидных последовательностей не показывает близкого родства с видами секции *Ochlopoa* рода *Poa*, хотя ранее их считали очень близкими таксонами или даже предлагали объединить в отдельный род (Алексеев, 1980; Пробатова, 1970; Цвелёв, 1964).

Объединение в одном ядре и в одной клетке нескольких разных геномов ведет к состоянию, названному «геномный шок», которое характеризуется повышенной частотой мутирования, постепенной потерей части или всех хромосом одного из родителей, следствием чего является невероятное морфологическое и генетическое разнообразие потомков у гибридов. Важно, что в разных линиях гибридов накапливаются разные изменения генома. Накапливаются они не совсем случайно – некоторые районы генома более подвержены изменениям, чем другие (Gaeta et al., 2007). Число хромосом у гибридов в последующих поколениях может в той или иной степени меняться, но проявляется отчетливая тенденция к сохранению баланса генов: утрата одной хромосомы или пары хромосом, происходящих от одного родителя, как правило, компенсируется добавлением соответствующего количества гомеологичных хромосом из другого родительского генома (Xiong et al., 2011).

Одним из механизмов, ведущих к быстрым и разнообразным морфологическим изменениям у межвидовых и межродовых гибридов на ранних этапах их существования, пока геном гибрида еще находится в состоянии геномного стресса, может быть мутагенез, связанный с активностью транспозонов. При этом количество транспозонов в геноме сальтационно растет, как следствие, размер генома у гибридных видов может увеличиться (Ungerer et al., 2006). На частоту и спектр возникающих при этом в геноме аллополиплоидов генных мутаций влияют варианты комбинаций разных геномов ядра и геномов цитоплазматических органелл, митохондрий и хлоропластов (Jenczewski et al., 2013).

Исследования последнего времени показали, что центральную роль в процессах, ведущих к экспансии транспозонов у первых поколений гибридов, в изменениях транскрипции и трансляции геномов и в развитии гибридной стерильности играют эпигенетические изменения, модулируемые тремя классами малых ядерных РНК (miRNA, ta-siRNA и siRNA) (Ha et al., 2009, 2010; Ng et al., 2012). Многие из них консервативны, но некоторые быстро эволюционируют. Кроме различий по набору генов малых РНК, различия между видами и конфликт геномов у гибридов могут быть связаны с модификацией разрезания предшественников miRNA, проходящем при участии DICER-подобных протеинов (Ng et al., 2012).

Констатация множественных актов межвидовой и межродовой гибридизации у злаков имеет важный методологический аспект, поскольку недавно было предложено создать новую систему злаков, которая бы отражала их происхождение, выявленное на основе данных молекулярной филогении (Simon, 2007). Постоянно обновляемая версия такой системы и такая база данных GrassWorld уже созданы (Simon B.K., Clayton W.D., Harman K.T., Vorontsova M.S., Brake I., Healy D. and Alfonso Y., 2011. GrassWorld // <http://grassworld.myspecies.info>). Энтузиасты этого направления полагают, что уже сейчас около 20 % видов злаков должны быть переименованы в соответствие с их «реальным» происхождением (Vorontsova, Simon, 2012). Мы же считаем, что сложная система межродовых и межвидовых скрещиваний, типичная для эволюции и таксоногенеза злаков, делают эту красивую идею неосуществимой. Теоретически, реальная картина таксоногенеза злаков, делают эту красивую идею неосуществимой. Теоретически, реальная картина таксоногенеза лучше согласуется с геномной концепцией рода, предложенной Лёве (Löve, 1984; Цвелёв, 1991, 1992) (род – это уникальная комбинация геномов), однако попытки применить геномные формулы Лёве к реальным таксономиям (Камелин, 2004) и к результатам молекулярно-генетических и молекулярно-филогенетических работ на отдельных родах (например, см.: Горюнова, 2005) скорее разочаровывают исследователей. Кажется, дело в том, что геномную формулу нельзя определить на основании только кариологических исследований, как это делал Лёве. Слишком разнообразны пути реорганизации геномов в ходе «геномного шока» («творческая роль геномного шока») после отдаленной гибридизации.

Характерной особенностью межвидовых гибридов у злаков, как уже сказано, является то, что часто хромосомы, пришедшие от одного из родителей, плохо расходятся и теряются в ходе клеточных делений. Это один из механизмов вторичной диплоидизации генома аллополиплоида, связанный с быстрой эволюцией центромерного гистона CENH3 и центромерной ДНК. Сравнительный анализ генов и последовательностей аминокислот гистона CENH3 у нескольких видов *Arabidopsis* и нескольких видов *Drosophila* показал, что CENH3 одного вида, взаимодействуя с центромерной ДНК другого вида, не способен сформировать идеально работающую центромеру, что, в свою очередь, снижает вероятность передачи хромосомы с центромерой-«бастардом» потомству (Lermontova, Schubert, 2013; Talbert et al., 2002). Нами исследованы особенности эволюции генов, кодирующих CENH3 у видов трибы Меликовые и у видов круга родства *Lolium*. Показано, что среди мутаций в экзонах 1 и 4 гена гистона H3, накопившихся в геномах в ходе дивергенции видов и родов *Meliceae*, повышена частота несинонимичных замен нуклеотидов, что свидетельствует в пользу позитивной селекции, направленной на быстрое изменение аминокислотной последовательности N-конца гистона CENH3. В геномах видов секции *Melica* рода *Melica* обнаружено наличие двух гомологичных копий генов центромерного гистона *cenh3a* и *cenh3b*, где у *cenh3b* делетированы 54 нуклеотида в 5'-части 4-ого экзона. То, что гены, удвоившиеся после возникновения аллополиплоидного генома, часто имеют асимметричную скорость эволюции, когда одна копия остается похожей на «предковый» ген, а вторая быстро эволюционирует, и в долговременной перспективе может иметь очень большое значение, так как быстро эволюционирующая копия способна приобретать новые функции (Levy et al., 2013).

Постепенная утрата части генов и части хромосом одного из субгеномов неополплоида стабилизирует геном гибрида. Стадия максимально высокого разнообразия преодолена и теперь кариотип аллополиплоида выглядит как кариотип типичного полиплоида, у которого можно идентифицировать гомологичные и гомеологичные хромосомы. Мы предлагаем называть такие кариотипы эуполплоидами (Родионов и др., 2010). Стабилизация эта относительна – некоторые хромосомы эуполплоида могут быть вовлечены в хромосомные перестройки (транслокации и инверсии). Постепенно за счет транслокаций, инверсий и транспозиций, при частичной замене гомеологов гомологами, кариотип перестраивается, постепенно идет редукция числа хромосом. Постепенная диплоидизация генома эуполплоида превращает его в кариотип, не отличающийся на цитологическом уровне разрешения от диплоидного, с некоторым, характерным для рода базисным основным числом хромосом x . Это стадия палеополплоида. Достижение уровня эуполплоида и/или уровня палеополплоида виды вновь вступают в гибридизацию, и вышеописанный цикл повторяется.

В 1940 г. В.Л. Комаров (1940) писал: «Большое искушение – предположить, что процесс возникновения новых видов, приспособленных к новым условиям, идет по пути известной гегелевской триады – от исходного единообразия через максимально высокое разнообразие к конечному единообразию». Представляется, что открытия последнего времени много дали для понимания молекулярных механизмов таксонообразования по описанной В.Л. Комаровым схеме, реализуемой в последовательной череде событий межвидовой гибридизации.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Е.Б. Род *Colpodium* Trin. s. str. // Новости сист. высш. раст., 1980. – Т. 17. – С. 4–10.
- Габриэлян Э.Ц., Цвелёв Н.Н. *Hyalopoa hraciziana* (Роасеае) – новый вид из Армении // Бот. журн., 2006. – Т. 91, № 7. – С. 1087–1091.
- Горюнова С.В. Молекулярно-генетический анализ полиморфизма рода *Aegilops* L.: Автореф. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 2005. – 20 с.
- Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. – Барнаул: АзБука, 2004. – 226 с.
- Ким Е.С., Райко М.П., Доброрадова М.А. и др. Полифилетическое происхождение злаков с редуцированным основным числом из группы *Zingeria-Colpodium* // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. – М., 2007. – С. 66–67.
- Ким Е.С., Носов Н.Н., Доброрадова М.А., Пунина Е.О., Тюпа Н.Б., Родионов А.В. Близость *Catabrosella araratica* ($2n = 6x = 42$) к злакам с двуххромосомными геномами *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* ($2n = 2x = 4x$) – род *Nevskia* действительно существует? // Хромосомы и эволюция: Симпозиум памяти Григория Андреевича Левитского (1878–1942). – СПб., 2008. – С. 58–59.

Ким Е.С., Большева Н.Л., Саматадзе Т.Е. и др. Уникальный геном двуххромосомных злаков *Zingeria* и *Colpodium*, его происхождение и эволюция // Генетика, 2009. – Т. 45. – С. 1506–1515.

Комаров В.Л. Учение о виде у растений. Страница из истории биологии. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – 112 с.

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.

Погосян А.И., Наринян С.Г., Восканян В.Е. К карио-географическому изучению флоры массива Арагац // Биол. журн. Армении, 1972. – Т. 25, № 9. – С. 15–22.

Пробатова Н.С. Мятлики Советского Дальнего Востока: Автореф. дисс... канд. биол. наук. – М.: ЦСБС, 1970. – 27 с.

Пробатова Н.С. Мятликовые – *Poaceae* Varnhart (1) // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока (1985-1996)» / Ред. Кожевников А.Е., Пробатова Н.С. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – Т. 1–8. – С. 327–391.

Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. – Владивосток, 2007. – Вып. 55. – С. 9–103.

Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Громик С.Л. Кариосистематика рода *Milium* L. и близких родов злаков (*Poaceae*) // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – Вып. 46. – С. 105–145.

Родионов А.В., Ким Е.С., Пунина Е.О. и др. Эволюция хромосомных чисел в трибах *Aveneae* и *Poeae* по данным сравнительного исследования внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов 45S рРНК // Бот. журн., 2007. – Т. 92, № 1. – С. 57–71.

Родионов А.В., Ким Е.С., Носов Н.Н. и др. Молекулярно-филогенетическое исследование видов рода *Colpodium sensu lato* (*Poeae*, *Poaceae*) // Экологическая генетика, 2008. – Т. 6, № 4. – С. 34–46.

Родионов А.В., Носов Н.Н., Ким Е.С. и др. Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между Северной Пацификой и суб-антарктическими островами // Генетика, 2010. – Т. 46, № 12. – С. 1598–1608.

Родионов А.В., Носов Н.Н., Ким Е.С., Тюпа Н.Б., Райко М.П., Крапивская Е.Е., Мачс Э.М. Сравнительное исследование высокоизменчивых последовательностей ядерного и хлоропластного геномов растений: изменения нуклеотидных последовательностей III шпильки молекулы 5.8S рРНК в ходе дивергенции таксонов у Мятликовых // Генофонды и генетическое разнообразие. – М. 2011. – С. 136–138.

Родионов А.В., Коцержуба 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.

Тихомиров В.Н. Род *Ochlopoa* (Arsch. et Graebn.) N. Scholz (*Poaceae*) в Беларуси // Новости сист. высш. раст., 2013. – Т. 44. – С. 13–19.

Тюпа Н.Б., Родионов А.В. Эволюционно-консервативный ген 5.8S рРНК в геноме *Avena* и других злаков // Фундаментальные и прикладные проблемы в ботанике XXI века. Ч. 3. Петрозаводск, 2008. – С. 77–79.

Цвелёв Н.Н. О роде *Colpodium* Trin. // Новости сист. высш. раст., 1964. – Т. 20. – С. 5–19.

Цвелёв Н.Н. К систематике мятликов (*Poa* L.) Европейской части СССР // Новости сист. высш. раст., 1972. – Т. 9. – С. 47–54.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. – Л., 1976. – 788 с.

Цвелёв Н.Н. О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн., 1991. – Т. 76, № 5. – С. 669–676.

Цвелёв Н.Н. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб., 1992. – С. 193–201.

Цвелёв Н.Н., Пробатова Н.С. Новые таксоны злаков (*Poaceae*) России // Бот. журн., 2010. – Т. 95, № 6. – С. 857–869.

Шнеер В.С., Коцержуба В.В. Криптические виды растений и их выявление по генетической дифференциации популяций // Экологическая генетика, 2014. – Т. 12, № 3. – С. 12–31.

Cremonini R., Ruffini Castiglione M., Grif V.G., Kotseruba V.V., Punina E.O., Rodionov A.V., Muravenko O.V., Popov K.V., Samatadze T.E., Zelenin A.V. Chromosome banding and DNA methylation patterns, chromatin organization and nuclear DNA content in *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirnov // Biologia Plantarum, 2003. – Vol. 46. – P. 543–550.

D'Hont A., Denoeud F., Aury J.-M. et al. The banana (*Musa acuminata*) genome and the evolution of monocotyledonous plants // Nature, 2012. – Vol. 488. – P. 213–217.

Fawcett J.A., Maere S., Van de Peer Y. Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous-Tertiary extinction event // Proc. Natl. Acad. Sci., 2009. – Vol. 106. – P. 5737–5742.

Gaeta R.T., Pires J.C., Iniguez-Luy F. et al. Genomic changes in resintezed *Brassica napus* and their effects on gene expression and phenotype // Plant Cell, 2007. – Vol. 19. – P. 1–15.

Gillespie L.J., Soreng R.J., Bull R.D. et al. Phylogenetic relationships in subtribe *Poinae* (*Poaceae*, *Poeae*) based on nuclear ITS and plastid trnT-trnL-trnF sequences // Botany, 2008. – Vol. 86. – P. 938 – 967.

- Gillespie L.J., Soreng R.J., Paradis M., Bull R.D.** Phylogeny and reticulation in subtribe *Poinae* and related subtribes (Poaceae) based on nrITS, ETS, and trnTLF data // Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons / Eds. O. Seberg, G. Petersen, A.S. Barfod, J.I. Davis. – Aarhus, Denmark: Aarhus University Press, 2010. – P. 619–643.
- Grabowska-Joachimiak A., Kula A., Kliefoth D.G., Joachimiak A.J.** Karyotype structure and chromosome fragility in the grass *Phleum echinatum* Host // Protoplasma, 2014. – DOI 10.1007/s00709-014-0681-5
- Graphodatsky A.S., Trifonov V.A., Stanyon R.** The genome diversity and karyotype evolution of mammals // Mol. Cytogenet., 2011. – Vol. 4. – P. 22. DOI: 10.1186/1755-8166-4-22.
- Guanghua Z., Liang L., Soreng R.J., Olova M.V.** *Poa* L. // Flora of China, 2006. – Vol. 22. – P. 257–309.
- Ha M., Lu J., Tian L., Ramachandran V. et al.** Small RNAs serve as a genetic buffer against genomic shock in Arabidopsis interspecific hybrids and allopolyploids // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2009. – Vol. 106. – P. 17835–17840.
- He G., Zhu X., Elling A.A. et al.** Global epigenetic and transcriptional trends among two rice subspecies and their reciprocal hybrids // Plant Cell, 2010. – Vol. 22. – P. 17–33.
- Hilu K.W.** Phylogenetics and chromosomal evolution in the *Poaceae* (grasses) // Australian J. of Botany, 2004. – Vol. 52. – P. 13–22.
- Idziak D., Betekhtin A., Wolny E. et al.** Painting the chromosomes of *Brachypodium* – current status and future prospects // Chromosoma, 2011. – Vol. 120. – P. 469–479.
- Jenczewski E., Chevre A.M., Alix K.** Chromosomal and gene expression in *Brassica* allopolyploids // Polyploids and hybrid genomics / Ed. by Z.J. Chen, J.A. Bichler. Ames: Wiley – Blackwell, 2013. – P. 171–186.
- Josefsson C., Dilkes B., Comai L.** Parent-dependent loss of gene silencing during interspecies hybridization // Curr. Biol., 2006. – Vol. 16. – P. 1322–1328.
- Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A.** Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid grass *Zingeria trichopoda* ($2n = 8$) // Génome, 2003. – Vol. 46. – P. 156–163.
- Kotseruba V., Pistrick K., Blattner F.R. et al.** The evolution of the hexaploid grass *Zingeria kochii* (Mez) Tzvel. ($2n = 12$) was accompanied by complex hybridization and uniparental loss of ribosomal DNA // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2010. – Vol. 56. – P. 146–155.
- Kovarik A., Pires J. C., Leitch A.R., Lim K.Y., Sherwood A.M., Matyasek R., Rocca J., Soltis D.E., Soltis P.S.** Rapid concerted evolution of nuclear ribosomal DNA in two *Tragopogon* allopolyploids of recent and recurrent origin // Genetics, 2005 – Vol. 169, № 2. – P. 931–944.
- Lermontova I., Schubert I.** CENH3 for establishing and maintaining centromeres // Plant Centromere Biology / Ed. J. Jiang, J.A. Bichler. Oxford: Wiley-Blackwell, 2013. – P. 67–82.
- Levy A.A., Tiroschi I., Reikhav S. et al.** Yeast hybrids and polyploids as models in evolutionary studies // Polyploids and hybrid genomics / Ed. Z.J. Chen, J.A. Bichler. Ames: Wiley-Blackwell, 2013. – P. 3–14.
- Löve Á.** Conspectus of the *Triticeae* // Feddes Repertorium, 1984. – Vol. 95. – P. 425–521.
- Luo M.C., Deal K.R., Akhunov E.D. et al.** Genome comparison reveal a dominant mechanism of chromosome number reduction in grasses and accelerated genome evolution in *Triticeae*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2009. – Vol. 106. – P. 15780–15785.
- Müntzing A.** Further studies on apomixis and sexuality in *Poa* // Hereditas, 1940. – Vol. 26. – P. 115–190.
- Murat F., Xu J.-H., Tannier E., Abrouk M., Guilhot N., Pont C., Messing J., Salse J.** Ancestral grass karyotype reconstruction unravels new mechanisms of genome shuffling as a source of plant evolution // Genome Research, 2010. – Vol. 20. – P. 1545–1557.
- Nannfeldt J.A.** Taxonomical and plant-geographical studies in the *Poa laxa* group. A contribution to the history of the North European mountain floras // Symbolae botanicae Upsalienses, 1935. – Vol. 1, № 5. – P. 1–113.
- Nannfeldt J.A.** On the polymorphy of *Poa arctica* R. Br. // Symbolae botanicae Upsalienses, 1941. – Vol. 4, № 4. – P. 1–85.
- Ng D. W.-K., Lu J., Chen Z.J.** Big roles for small RNAs in polyploidy, hybrid vigor, and hybrid incompatibility // Curr. Opinion in Plant Biol., 2012. – Vol. 15. – P. 154–161.
- Parolly G., Scholz H.** *Oreopoa* gen. novum, two other new grasses and further remarkable records from Turkey // Willdenowia, 2004. – Vol. 34. – P. 145–158.
- Pavy N., Pelgas B., Laroche J. et al.** A spruce gene map infers ancient plant genome reshuffling and subsequent slow evolution in the gymnosperm lineage leading to extant conifers // BMC Biology, 2012. – Vol. 10. – P. 84.
- Salse J.** In silico archeogenomics unveils modern plant genome organisation, regulation and evolution // Current Opinion in Plant Biology, 2012. – Vol. 15. – P. 122–130.
- Schubert I., Lysak M.A.** Interpretation of karyotype evolution should consider chromosome structural constraints // Trends in Genetics, 2011. – Vol. 27. – P. 207–2011.
- Simon B.K.** GrassWorld: Interactive key and information system of World Grasses // Kew Bull., 2007. – Vol. 62. – P. 475–484.
- Soreng R.J.** *Poa* L. // Flora of North America, North of Mexico / Eds. Barkworth M. E., Capels K. M., Long S. L., Piep M. B. N. Y., UK: Oxford Univ. Press, 2007. – P. 486–601.

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. Aarhus, Denmark: Aarhus Univ. Press, 2010. – P. 619–643.

Talbert P.B., Bryson T.D., Henikoff S. Adaptive evolution of centromere proteins in plants and animals // J. of Biol., 2004. – Vol. 3. – P. 18.

Tateoka T., Koba H. Taxonomic studies of the genus *Poa* of Japan. I. Boundaries between *Poa acroleuca*, *P. hisauchi* and *P. nipponica*: a reexamination aided by chromosome observation // Bot. Mag. Tokyo, 1988. – Vol. 101. – P. 311–331.

Tutin T.G. A contribution to the experimental taxonomy of *Poa annua* L. // Watsonia, 1957. – Vol. 4. – P. 1–10.

Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A. et al. (eds.). Flora Europaea. Vol. 5. Alismataceae to Orchidaceae (*Monocotyledones*). Cambridge: The University Press, 1980. – P. 165.

Ungerer M.C., Strakosh S.C., Zhen Y. Genome expansion in three hybrid sunflower species is associated with retrotransposon proliferation // Curr. Biol., 2006. – Vol. 16. – P. R872–R873.

Vorontsova M.S., Simon B.K. Updating classifications to reflect monophyly: 10 to 20 percent of species names change in Poaceae // Taxon, 2012. – Vol. 61. – P. 735–746.

Xiong Z., Gaeta R.T., Pires J.C. Homoeologous shuffling and chromosome compensation maintain genome balance in resynthesized allopolyploid *Brassica napus* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 2011. – Vol. 108. – P. 7908–7913.

SUMMARY

For evaluation of the relationships between Poaceae species we sequenced and studied variability of the ITS1-5.8S rDNA-ITS2 region (nuclear genome) and some genes and spacers of chloroplast genome (*trnL-trnF*, *trnK-rps16*) of grasses from the tribes *Poeae*, *Triticeae*, *Meliceae*, *Phleaeae*. Comparing nuclear and plastid markers we determined some putative parental taxa of the hybrid species and genera. For example, we showed that the main part of the polyploid bluegrasses originated from intersectional crossings. Bluegrasses previously considered as subgenus *Arctopoa* (now – genus *Arctopoa*) and *Andinae* (now – genus *Nicoraepoa*) are intergeneric hybrids. Plastid genomes of *Nicoraepoa* and *Arctopoa* are relatives of *Poa* sect. *Sylvestres* (chloroplast genome Y), and North Eurasian genera *Arctophila* and *Arctagrostis* share the same genome. Thus we suppose that their common ancestor could live in northern latitudes. Nuclear genome of *Arctopoa* and *Nicoraepoa* is also close to that of *Arctophila* and *Arctagrostis* but distant from nuclear Y-genome of the *Poa* sect. *Sylvestres*. Here we see an interesting phenomenon – close relationship between Arctic and South American, as well as Subantarctic species. Earlier we showed this between North Pacific and Subantarctic bluegrasses (*Poa* s. str.). Research of nuclear and chloroplast sequences' variety allows us to detect cryptic species. In special issue (Shneyer, Kotseruba, 2014) we evaluated this phenomenon in grasses. Detection of the multiple interspecific and intergeneric events is of large methodological importance because it was proposed a novel system of the grasses based on molecular phylogenetic data (Simon, 2007). We think that a complicated system of intercrossing typical to the grass evolution makes this system unrealizable. Theoretically, taxa formation better agrees with the Genomic Concept of Genus suggested by Löve (each genus is an unique combination of genomes – Löve, 1984) in spite of the fact that attempts to apply this concept to real results of molecular phylogenetic analysis often disappoint the researchers.

УДК 576.08+58.08

М.В. Скапцов, Д.Л. Белкин, А.А. Кечайкин, М.Г. Куцев, А.И. Шмаков

M.V. Skaptsov, D.L. Belkin, A.A. Kechaikin, M.G. Kutsev, A.I. Shmakov

ПОЛИМОРФИЗМ ГОРНЫХ И ГОРНО-РАВНИННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ФЛОРЫ АГС И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ СОХРАНЕНИЯ В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

POLYMORPHISM OF MOUNTAIN AND MOUNTAIN PLAIN POPULATIONS OF SOME SPECIES OF FLORA AMC AND PERSPECTIVES THEIR CONSERVATION *IN VITRO*

В результате работы исследовано генетическое разнообразие модельных видов основных семейств, произрастающих на территории АГС. Установлено значительное различие генетического разнообразия между популяциями, особенно в горных регионах. Для данных видов была произведена оценка цитотипических различий между популяциями. Данные фрагментарного анализа позволили выявить значительный полиморфизм популяций в таких родах, как *Potentilla*, *Rumex*, *Taraxacum* и в меньшей степени в родах *Veronica*, *Chenopodium*, *Woodsia* и *Polypodium*. Кроме того, представители родов *Inula* (*I. britannica*) и *Rumex* (*R. acetosa*) были введены в культуру клеток и тканей *in vitro*, для которых мы произвели предварительную оценку соматональной изменчивости на основе данных вариаций относительного содержания ДНК.

Введение

Сохранение биоразнообразия остается одной из главных проблем в современном мире. И одним из путей решения этой проблемы являются методы выявления биоразнообразия для сохранения не только отдельных таксономических единиц, но генетического разнообразия в целом. Кроме классических анатомо-морфологических методов в современной таксономии существуют методы анализа молекулярно-генетических, цитотипических, кариологических и многих других признаков для оценки различий между организмами, как внутри вида, так и в нетаксономических единицах рангом ниже вида. Кроме того оригинально применяемые методы молекулярно-генетического анализа вместе с биотехнологическими подходами позволяют создавать искусственные модели генетических изменений в культуре *in vitro*. Данные модели визуализируют некоторые природные явления, например, в условиях высокогорья различие генетического разнообразия в популяциях является значительным (зоны видообразования) (Hendry, Day, 2005; Parisod, Christin, 2007; Wendy, Sork, 2001), а также помогают сделать предположения о возможной скорости эволюции и подверженности генетическим изменениям под действием мутагенных факторов. Похожие данные были получены многими исследователями популяций высокогорных и равнинных территорий (Joost et al., 2007; Manel et al., 2003; Wondimu et al., 2014). Таким образом, высокое присутствие мутагенных факторов влияющих на скорость эволюции вызывает увеличение уровня полиморфизма генов между популяциями одного вида, что соответственно влияет на генетические дистанции между ними. В будущем это может привести к появлению новых таксономических единиц.

Материалы и методика

В качестве основы молекулярно-генетического анализа использовали фрагментарный анализ ДНК RAF (Randomly Amplified DNA Fingerprints). RAF – один из наиболее эффективных методов для исследования эволюции генетического разнообразия и межпопуляционных взаимоотношений животных и растений (Waldron et al., 2002). Для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР) использовали экстрагированную ДНК из высушенных гербарных образцов исследуемых видов растений.

ДНК изолировали, используя СТАБ-метод (Doyle, Doyle, 1987). Для работы использовали олигонуклеотиды серии RAF. Для ПЦР реакции использовали 25 мкл реакционной смеси, содержащую 5 нг ДНК, 2,5 мкл 10x ПЦР буфера, 25 mM MgCl₂, 1 мкл 5mM смеси dNTPs, 1 мкл каждого 10mM праймера и 1 ед. Taq-полимеразы. ПЦР проводили используя RAF протокол: 94,0°C – 5 мин. [94,0°C – 30 сек., 57,0°C – 1 мин., 56,0°C – 1 мин., 55,0°C – 1 мин., 54,0°C – 1 мин., 53,0°C – 1 мин.]x35, 72,0°C – 10 мин., 4,0°C в конце процесса. Фрагменты ДНК разделяли при помощи автоматической электрофорезной станции Bio-Rad Experion.

При анализе были сформированы матрицы на основе присутствия (1) или отсутствия (0) фрагментов равной длины (Куцев, 2009). Среднее количество фрагментов составляло 60. Этот набор данных был использован для расчета генетических оценки разнообразия, полиморфизма, индекса Шеннона между популяциями, используя ПО GeneALEx 6.5.

Для исследования размера геномных изменений использовали гербарный материал и живые молодые листья растений. Содержание ДНК в ядрах измеряли при помощи метода проточной цитометрии. Детекция изменений в размере генома растений, произрастающих на разных территориях, одних и тех же или близких видов позволяет судить о ходе эволюционных процессов, их типе или прогнозировать последующие шаги эволюции. Данный метод активно используется зарубежными учеными и отсутствует в практике российских ученых. Нами были разработаны методы выделения ДНК и постановки эксперимента сложных для проведения анализа образцов. Кроме того, разработка внешних стандартов позволила самостоятельно исследовать геном растений от 0,5 до 150 пг. Основным методом для анализа содержания ДНК являлась проточная цитометрия с окраской изолированных ядер пропидий иодидом (PI). Использование метода окраски с 4',6-диамидино-2-фенилиндолом (DAPI) было не целесообразно, т.к. краситель в основном окрашивает АТ обогащенные участки ДНК, тогда как процентное содержание АТ в ДНК различных групп растений и животных значительно отличается, вследствие чего возможно появление неточности расчетов. Молодые листья или высушенный гербарный материал измельчали при помощи лезвия в 500 мкл охлажденного буфера Otto I с модификациями (0,1 М лимонной кислоты, 0,5% Triton) и инкубировали 10 мин. при комнатной температуре. Образцы фильтровали через нейлоновую мембрану с размером пор 50 мкм и смешивали с раствором для окрашивания, состоящим из 1 мл Tris-MgCl₂ буфера (0,4 М Tris-основание, 4 мМ MgCl₂·x6H₂O) с PI (50 мкг/мл), РНазы (50 мкг/мл) и β-меркаптоэтанол (1 мкл/мл). Исследование каждого образца проводили в два этапа. На первом этапе подбирали параметры детекции флуоресценции и выявления положения пика стандарта на графике, и отмечали канал флуоресценции стандарта. На втором этапе раствор стандарта добавляли к исследуемому образцу и проводили уже полноценное исследование. Для дальнейшей интерпретации данных использовали пики с не менее чем 1000 детектируемых частиц (Скапцов и др., 2014).

В качестве внешнего стандарта использовали изолированные ядра *Pisum sativum* L. сорта Адагумский и *Petroselinum crispum* (Mill.) Nym. ex A. W. Hill сорта Листовой с известным содержанием ДНК 2С = 8,0 пг и 4,69 пг соответственно.

Данные флуоресценции изолированных ядер детектировали при помощи проточного цитометра Partec CyFlow PA (Partec, GmbH) с лазерным источником излучения с длиной волны 532 нм. Сигналы записывались в логарифмическом представлении данных флуоресценции (логарифмическая шкала). Измерения производили не менее трех раз с периодичностью одно измерение в сутки для каждого образца. Для дальнейших расчетов использовали данные, не превышающие среднего значения содержания ДНК образца более чем на 3%.

Для трансформации данных из логарифмического в линейное представление использовали формулу: $f = 10^{X/64}$ (Marie, Brown, 1993). Содержание ДНК рассчитывали исходя из формулы $2C = f \cdot M$, где f – индекс (разница между средними значениями пика образца и стандарта в линейной шкале); X – разница между средними значениями пиков (каналов) стандарта и образца в логарифмической шкале; 64 – частное между количеством каналов шкалы прибора на количество декад на полной логарифмической шкале (256/4 для Partec CyFlow PA); M – среднее значение пика образца. Полученные результаты обрабатывали при помощи ПО Statistica 8.0 (StatSoft Inc.) и штатного ПО проточного цитометра CyView (Partec, GmbH).

Материал для исследования соматоклональной изменчивости получали путем культивирования листовых эксплантов на основе среды Мурасиге-Скуга (МС) с добавлением 3 % сахарозы, 0,3 % фитагеля и регуляторов роста растений в концентрации α-нафтилуксусной кислоты (2 мг/л) и бензиладенина-6 (1 мг/л). Культуры помещали в условия постоянного фотопериода 8 часов день, 16 часов ночь и постоянной температуры 25 °С.

Пролиферирующие каллусы культивировали в течение 3 месяцев и перемещали на среду для регенерации (МС с 0,5 мг/л бензиладенина-6 и 0,2 мг/л гибберелловой кислоты). Культивирование производили до появления побегов. Побеги (3–4 см) срезали и переносили на среду для ризогенеза (1/2МС, 0,2 мг/л α-нафтилуксусной кислоты) и культивировали до появления ризогенеза. Полученные регенеранты переносили в песчанно-торфяную смесь и использовали для дальнейшего анализа (Бутенко, 1999; Скапцов и др., 2014).

Результаты и обсуждение

Наибольшее количество признаков (бэндов, до 20–25) на электрофореграмме наблюдалось при использовании олигонуклеотидов RAF K-02a 5'-GTCTCCGCAC-3' и RAF K-02b 5'-GTCTCCGCAG-3'. Согласно данным фрагментарного анализа RAF были выявлены значительные отличия в полиморфизме популяций таких видов как *Potentilla shmakovii* Kechaikin, *P. chamaeleo* Sojak, *Taraxacum glabrum* DC., *Veronica linariifolia* Pall. ex Link, *Rumex acetosa* L., *Inula britannica* L., т. к. возрастание индекса Шеннона указывает на возрастание неопределенности и неоднородности структуры популяций (табл. 1). Значительная разница в генетическом разнообразии популяций в различных местообитаниях позволяет предположить возможность развития новых таксономических единиц рангом ниже вида. Зачастую важным моментом с точки зрения эволюции различных групп растений является изменение размера генома. Кроме того, такой показатель, как изменчивость цитотипов, может характеризовать генетические процессы, так же как фрагментарный анализ ДНК. Для подтверждения данной теории для цитофлюориметрического анализа использовали следующие виды: *Potentilla chamaeleo*, *Veronica linariifolia*, *Woodsia asiatica*, *Rumex acetosa*. В результате анализа были установлены значительные различия в размере генома всех используемых видов в различных популяциях. Так, размер генома (2C) *Potentilla chamaeleo* варьировал между популяциями в диапазоне 9 %, что значительно выше уровня коэффициента вариации стандартного эксперимента цитофлюориметрии, составляющего 3 %. Средний размер генома *Veronica linariifolia* варьировал в зависимости от популяции на 13 %, *Woodsia asiatica* отличался различиями в структуре цитотипов на 8 %, тогда как размер генома *Rumex acetosa* не отличался значительными различиями цитотипов в популяциях. Исходя из представленных данных, наибольшим количеством цитотипов представлен *Potentilla chamaeleo*. Наиболее высокий полиморфизм локусов представлен у популяций, произрастающих в высотных местообитаниях, для которых характерно высокое присутствие мутагенных факторов. Для оценки влияния соматоклональной изменчивости на геном растений нами были введены в культуру *in vitro* два вида в качестве модельных объектов: *Rumex acetosa* и *Inula britannica*. Культивирование осуществляли в течение 3-х месяцев в стадии каллусной культуры. Полученные регенеранты анализировали с помощью метода проточной цитометрии, также исследовали хромосомный состав регенерантов. Для регенерантов *Inula britannica*, как и *Rumex acetosa* не были характерны анатомо-морфологические изменения. Изменений в хромосомном составе *Inula britannica* также не наблюдалось, $2n = 16$ (рис. 3). Данные цитофлюориметрии соответствовали размеру генома экспланта с незначительными вариациями при определенном размере генома $2C = 3,54$ пг. Напротив, для *Rumex acetosa* уровень генетических изменений был значительно выше. Геномные изменения в каллусных культурах носили случайный характер и в большинстве случаев варьировали от 4,23 пг до 17,09 пг. Размер геномных изменений особей, регенерировавших из каллусов 3-х месяцев культивирования, являлся незначительным и уменьшился на 14 % ($2C = 7,18$ пг). Так как количество хромосом осталось без изменений, можно сделать предположение о преобладании таких мутаций, как делеции. Регенеранты, дифференцировавшиеся после 6 месяцев культивирования, только лишь накапливали подобные утраты. Зачастую присутствовали анеуплоидии, как в меньшую, так и в большую сторону. В связи с различным поведением генома клеток в культуре *in vitro* данных модельных объектов, можно предполагать о различном проявлении соматоклональной изменчивости и в других группах растений. Кроме того, культура клеток осуществлялась в течение короткого периода времени, в связи с этим существует вероятность и различной степени накопления мутаций, как генных, так и хромосомных.

Таблица 1

Анализ генетического разнообразия на основе вычислений частоты полиморфных локусов и индекса видового разнообразия Шеннона

Вид	Место произрастания популяции	Уровень полиморфизма локусов популяций, %	Индекс Шеннона	Среднее отклонение
<i>Potentilla shmakovii</i> Kechaikin	Монголия, хр. Каралахту, пер. Обатын Доба	33,33	0,202	0,056
	Монголия хр. Байтаг-Богда, г. Алтан-Обо	48,15	0,291	0,059

Окончание таблицы 1

Вид	Место произрастания популяции	Уровень полиморфизма локусов популяций, %	Индекс Шеннона	Среднее отклонение
<i>Potentilla chamaeleo</i> Sojak	Монголия, хр. Каралахту, пер. Обатын Доба	52,78	0,319	0,051
	Монголия хр. Байтаг-Богда, г. Алтан-Обо	33,33	0,202	0,048
	Монголия хр. Дзун-Джаргалант, дол. р. Ар-Шаатын-Гол	44,44	0,269	0,051
<i>Potentilla pamarica</i> Th. Wolf	Монголия, хр. Каралахту, пер. Обатын Доба	26,92	0,158	0,055
	Монголия хр. Байтаг-Богда, г. Алтан-Обо	30,77	0,198	0,061
<i>Taraxacum glabrum</i> DC	Россия, Респ. Алтай, плато Уюк	16,67	0,101	0,068
	Россия, Алтайский край, верховья р. 1ая Шумишка	8,33	0,057	0,057
<i>Taraxacum bessarabicum</i> (Hornem.) Hand.-Mazz.	Россия, Алтайский край, Аллейский р-он, степь	7,69	0,047	0,047
	Россия, Респ. Алтай, долина р. Чуя, г. Ржанная	46,15	0,279	0,087
<i>Veronica linariifolia</i> Pall. ex Link	Россия, Алтайский край, Смоленский р-он, среднее течение р. Песчаная	20,00	0,117	0,049
	Россия, Иркутская обл., побережье оз. Байкал, м. Киркирей	37,05	0,215	0,061
<i>Rumex acetosa</i> L.	Россия, Алтайский край, Смоленский р-он, низовья р. Песчаная	75,70	0,344	0,024
	Россия, г. Барнаул, долина р. Обь	47,70	0,215	0,031
<i>Inula britannica</i> L.	Россия, Респ. Алтай, с. Акташ, долина р. Чуя	66,67	0,399	0,073
	Россия, Респ. Алтай, пос. Манжерок, долина р. Катунь	55,56	0,314	0,07
<i>Woodsia alpina</i> (Bolton) Gray	Россия, г. Курган, урочище Иванов камень	11,11	0,067	0,067
	Китай, г. Сонг Шу Гоу, деградирующий ли- ственничный лес	22,22	0,134	0,089
<i>Woodsia asiatica</i> Schmakov et Kiselev	Китай, г. Сонг Шу Гоу, деградирующий ли- ственничный лес	55,56	0,336	0,106
	Россия, Чарышский р-он, сев. макросклон г. Каменная	22,22	0,134	0,089
<i>Woodsia calcarea</i> (Fomin) Schmakov	Россия, респ. Алтай, верховья р. Аккол	55,56	0,336	0,106
	Россия, Змеиногорский р-он, зап. берег оз. Ко- льванское	44,44	0,269	0,106
<i>Allium nutans</i> L.	Россия, Алтайский край, Змеиногорский р-он, западный склон Тигерекского хребта	35,77	0,207	0,048
	Россия, Респ. Алтай, Кош-Агачский р-он, на слиянии рек Чаган-Узун и Чуя	51,07	0,302	0,060

Заключение

Частое присутствие мутагенных факторов, влияющих на скорость эволюции, вызывает увеличение уровня полиморфизма генов между популяциями одного вида, что соответственно влияет на генетические дистанции между ними. Это в будущем может привести к появлению новых таксономических единиц. При распространении таких видов на территории с меньшим влиянием мутагенных процессов полиморфизм между популяциями восстанавливается, и снижается уровень эволюционных процессов. Ставится под сомнение сохранение редких и исчезающих растений с помощью методов биотехнологии, широко используемых при реализации программ по сохранению биоразнообразия и генетических ресурсов, так как отсут-

ствует универсальный подход по культивации растений *in vitro*, из-за возможных генетических перестроек, кардинально меняющих структуру генома и отражающихся на анатомо-морфологических признаках (Reed et al., 2011.). Как правило, используются классические методы введения растений в культуру клеток и тканей *in vitro* с использованием стандартизированных питательных сред и регуляторов роста, которые в процессе пролиферации каллусной ткани могут вызывать генные и геномные мутации. Между тем, подобные методы широко используются как в промышленности, так и в лабораториях по всему миру без анализа генетических изменений (Sharma et al., 2010.).

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований проект № 14-04-31156 и Российского научного фонда.

ЛИТЕРАТУРА

- Бутенко Р.Г.** Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнология на их основе: Учебное пособие. М.: ФБК-ПРЕСС, 1999. – 160 с.
- Куцев М.Г.** Фрагментный анализ ДНК растений: RAPD, DAF, ISSR. – Барнаул: Арктика, 2009. – 163 с.
- Скапцов М.В., Балабова Д.В., Куцев М.Г.** Оптимизация сред для культивирования растений *in vitro* на примере щавеля водного (*Rumex aquaticus* L.) // Сельскохозяйственная биология растений, 2014. – № 1. – С. 32–35.
- Скапцов М.В., Смирнов С.В., Куцев М.Г.** Содержание ядерной ДНК в некоторых сортах растений, используемых в качестве внешних стандартов в проточной цитометрии // Turczaninowia, 2014. – Т.17, № 3. – С. 72–78.
- 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.
- Gram W.K., Sork V.L.** Association between environmental and genetic heterogeneity in forest tree populations // Ecology, 2001. – Vol. 82. – P. 2012–2021.
- Hendry A.P., Day T.** Population structure attributable to reproductive time: isolation by time and adaptation by time // Molecular Ecology, 2005. – Vol. 14. – P. 901–916.
- Joost S., Bonin A., Bruford M.W., Despres L., Conord C., Erhardt G.** A spatial analysis method (SAM) to detect candidate loci for selection: towards a landscape genomics approach to adaptation // Molecular Ecology, 2007. – Vol. 16. – P. 3955–3969.
- Manel S., Schwartz M.K., Luikart G., Taberlet P.** Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics // Trends in Ecology and Evolution, 2003. – Vol. 18. – P. 189–197.
- Marie D., Brown S.C.** A cytometric exercise in plant DNA histograms, with 2C values for 70 species // Biol Cell, 1993. – Vol. 78. – P. 41–51.
- Parisod C., Christin P.** Genome-wide association to fine-scale ecological heterogeneity within a continuous population of *Biscutella laevigata* (Brassicaceae) // New Phytologist, 2007. – Vol. 178, No. 2. – P. 436–447.
- Reed B.M., Sarasan V., Kane M., Bunn E., Pence V.** Biodiversity conservation and conservation biotechnology tools // In Vitro Cell. Dev. Biol.-Plant, 2011. – Vol. 47. – P. 1–4.
- Sharma M.M., Ali D.J. and Batra A. Plant regeneration through *in vitro* somatic embryogenesis in ashwagandha (*Withania somnifera* L. Dunal) // Researcher, 2010. – Vol. 2, No. 3. – P. 1–6.
- Waldron J., Peace C.P., Searle I.R., Furtado A., Wade N., Findlay I., Gaham M.W., Carroll B.J.** Randomly Amplified DNA Fingerprinting: a culmination of DNA marker technologies based on arbitrarily-primed PCR amplification // Journal of Biomedicine and Biotechnology, 2002. – Vol. 3. – P. 141–150.
- Wondimu T., Gizaw A., Tusiime F.M., Masao C.A., Abdi A.A., Gussarova G., Popp M., Nemomissa S., Brochmann C.** Crossing barriers in an extremely fragmented system: two case studies in the afro-alpine sky island flora // Plant Syst Evol, 2014. – Vol. 300. – P. 415–430.

SUMMARY

As a result genetic model species diversity of major families growing in the Altai mountain country (AMC) was studied. A significant difference in genetic diversity between populations, especially growing in mountainous regions has been shown. For these species cytotype differences between populations have been evaluated. Fragmentary data analysis revealed a significant polymorphism in populations of such genera as *Potentilla*, *Rumex*, *Taraxacum* and lesser extent in genera *Veronica*, *Chenopodium*, *Woodsia* and *Polypodium*. In addition, representatives of the genera *Inula* (*I. britannica*) and *Rumex* (*R. acetosa*) were introduced into the culture of cells and tissues *in vitro*, to make a preliminary assessment of somaclonal variation on the basis of variations in the relative content of DNA.

УДК 582.57;573;575.8

В.С. Чупов

V.S. Chupov

АНАЛИЗ МЕЖРОДОВЫХ ГРАНИЦ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЯХ *MAHONIA* – *BERBERIS* И *VANCOUVERIA* – *EPIMEDIUM*

ANALYSIS OF INTERGENERIC BOUNDARIES IN PHYLOGENETIC SEQUENCES *MAHONIA* – *BERBERIS* AND *VANCOUVERIA* – *EPIMEDIUM* (BERBERIDACEAE, ANGIOSPERMAE)

На основе анализа нуклеотидных последовательностей ITS1 и ITS2 ярдНК рассматриваются эволюционные процессы в участках филемы *Mahonia-Berberis* и *Vancouveria-Epimedium*. В первом случае достаточно полно выявляются элементы криптаффинного перехода. Во втором отмечается только незначительное повышение G+C содержания в ITS1.

В теории градуального селекционизма, понимаемом в общем смысле, как и в современной синтетической теории эволюции (СТЭ), вопрос о границах таксонов остро не стоит. Теоретически он решается в традиции постепенной дивергенции филогенетических ветвей, где проведение границ, в случаях незначительных хиатусов, достаточно условно. На практике, конечно, установление границ таксонов – большая проблема. И здесь вырабатываются иные подходы, менее ориентированные на эволюционную теорию, но более на возможности, которые дает анализ распределения признаков.

В свете подобного подхода вполне справедливо мнение А. П. Расницына что «... конечная цель ... системы – отразить специфику внутренней структуры органического многообразия, используя распределение признаков как косвенное отражение этой структуры ...» (Расницын, 2005: 121). Разбору различных возможностей подобного подхода посвящено множество работ (из обзорных см., напр., Шаталкин, 2012)

Определенную надежду на возможность более объективного решения вопроса о границах таксонов дает разработка представлений о специализированных таксон-образующих процессах – «инновационных реорганизациях генома». Инновационная реорганизация генома является завершающим элементом криптаффинного перехода, отделяющего в филогенетической последовательности какую-либо одну относительно медленно эволюционирующую группу от соседних – предковой и потомственной. Подробнее мы остановимся на этом вопросе ниже. До сих пор нами были описаны криптаффинные переходы между группами высокого таксономического ранга: от семейств до подклассов покрытосеменных растений (Чупов, 2013, 2014; Чупов, Мачс, 2013). Несомненный интерес представляет вопрос о существовании аналогичных процессов на более низком таксономическом уровне межродовом, а может быть и более низком.

Материал и методы

В основу анализа положены исследования Ким с соавторами (Kim et al., 2004 a) и Минг-Ли Занг с соавторами (Ming-Li Zang et al., 2007). В первой работе рассмотрены филогенетические отношения большой группы видов р. *Berberis* (incl. *Mahonia*) на основе материалов секвенирования ITS региона ядерной рибосомной ДНК (ярдНК). Во второй – дан филогенетический анализ связи родов *Vancouveria-Epimedium* на основе анализа ITS ярдНК и атрВ-*rbcL* спейсерной последовательности. Нами последовательности ITS1 и ITS2 ярдНК представителей родов *Berberis* s. l., *Vancouveria*, *Epimedium* брались из банка генетической информации NCBI. Коды последовательностей можно найти в указанных выше работах. Систематической и, в значительной мере, морфологической основой анализа явились обработка родов *Berberis* и *Mahonia* Л. Арендта (Ahrendt, 1961) и родов *Vancouveria* и *Epimedium* В. Стерном (Stearn, 2002). Обработка нуклеотидных последовательностей велась с применением пакетов программ MEGA 6.1 и DAMBE 4.2.13.

Результаты и обсуждение

Систематические отношения между родами *Berberis* и *Mahonia*

Род *Berberis* рядом авторов рассматривается в широком смысле, включая род *Mahonia*. Мы, однако, вслед за А.Л. Тахтаджяном (Takhtajan, 2009), А.Л. Тахтаджяном и В.Н. Косенко (1980), специально занимав-

шимися сем. Berberidaceae, считаем более правильным разделение данной группы видов на 2 рода. Четко они разделяются по строению листа. Для *Mahonia* характерен сложный непарно-перистый лист с числом пар боковых листочков от 20 до 1; для *Berberis* характерен простой лист. Но кроме этой строго выдержанной особенности имеется еще ряд признаков, характерных для большинства видов той или иной группы. Это тип нарастания стебля симподиальный в *Mahonia* и моноподиальный в *Berberis*, наличие у большинства видов *Berberis* шипов, имеются отличия в строении соцветия и морфологии молодых побегов (см. ниже).

В то же время между этими родами имеется и явно переходная группа – секция *Horridae* рода *Mahonia*. Она более подробно будет рассмотрена ниже. Учитывая выше сказанное, можно полагать, что выводы нашей работы могут относиться либо к отношениям между близкими родами, либо к подродовым отношениям.

Schneider (1908), а за ним Ahrendt (1961) вводят при изучении этих родов не канонический надсекционный таксон «group» группа. Им пользуются и последующие авторы, опирающиеся на их систему. Признаками, дифференцирующими группы *Orientalis* и *Occidentales* рода *Mahonia* являются характеристики брактей соцветия. В группе *Orientalis* брактей длинные – (10)–15–40 мм и остающиеся. В группе *Occidentales* брактей короткие – 2–5–(8) мм и опадающие (Ahrendt, 1961).

На рис. 1 модифицировано изображено одно из деревьев, построенное на основе секвенирования ITS региона 79 видов родов *Berberis* и *Mahonia* (Kim et al., 2004 a). Представлено дерево построенное методом «ближайших соседей». Принципиально оно сходно с деревом, построенным в этой же работе с использованием байесовского подхода, но обладает несколько большим разрешением.

На этом рисунке видно, что группа *Occidentales* рода *Mahonia* по данным секвенирования распадается на два отдельных кластера, между которыми встраивается группа *Orientalis*. Исходя из принципов кладиума, кладу *M. trifoliolata* – *M. haematocarpa*, представляющую небольшую (9 видов) секцию *Horridae*, следовало бы выделить в отдельный таксон такого же ранга, как и группа секций *Orientalis* или присоединить к роду *Berberis*. Но ни для первого, ни для второго решения нет достаточных морфологических оснований.

При отсутствии молекулярных данных, основываясь на представлениях эволюционной систематики, на которых, очевидно, стоял и Л. Ahrendt (1961), секц. *Horridae* должна рассматриваться как член монофилетической группы *Occidentales*. Эта группа должна выступать как целое в виде сестринской ветви по отношению к группе *Orientalis*, а не разбиваться ею на две части. Но такое построение скрывало бы истинные филогенетические отношения таксонов и препятствовало бы анализу эволюционных процессов.

Таким образом, на уровне двух близких родов, или, даже одного рода, принимаемого в широком смысле, мы встречаем ту же ситуацию, которую ранее описывали на таксономическом уровне семейств и подклассов покрытосеменных растений. Небольшой ряд, или отдельный член предковой группы, в данном случае представители секц. *Horridae* – *M. trifoliolata*, *M. nevinii*, *M. haematocarpa*, *M. higginsae* по морфологическим данным еще являются полноправными представителями рода *Mahonia*. Однако по молекулярным данным они более близки к таксонам потомков, видам рода *Berberis*. Иными словами, имеется коллизия, похожая на ту, которая описана в концепции криптаффинного перехода.

Признаки криптаффинного перехода

Скрыто-родственный (криптаффинный) переход, наблюдавшийся ранее между таксонами высокого ранга характеризуется рядом признаков.

1. Наличием таксонов криптаффинного типа.
2. Криптаффинные таксоны, как правило, моно-, или олиготипны.
3. Они характеризуются высоким основным числом хромосом x от 10–13 и выше. Эти числа значительно отличаются от основного числа хромосом в предкриптаффинных группах, где преобладают числа x от 6 до 8 и полиплоидные ряды на их основе.
4. При этом сам переход носит сальтационный и двухэтапный характер и в конце второго этапа можно предполагать существование инновационной реинтеграции генома.
5. Характерной особенностью криптаффинного перехода является смена направления мутационного давления в яДНК. Сами криптаффинные таксоны, как правило, отличаются повышенным G+C содержанием в ITS1-5,8S-ITS2 участке яДНК. В посткриптаффинных таксонах идет процесс уменьшения G+C содержания (выгорание цитозина).
6. Не смотря на то, что по основной массе признаков криптаффинные таксоны принадлежат группе предков, иногда у них могут проявляться отдельные, иногда очень специфические признаки, характерные

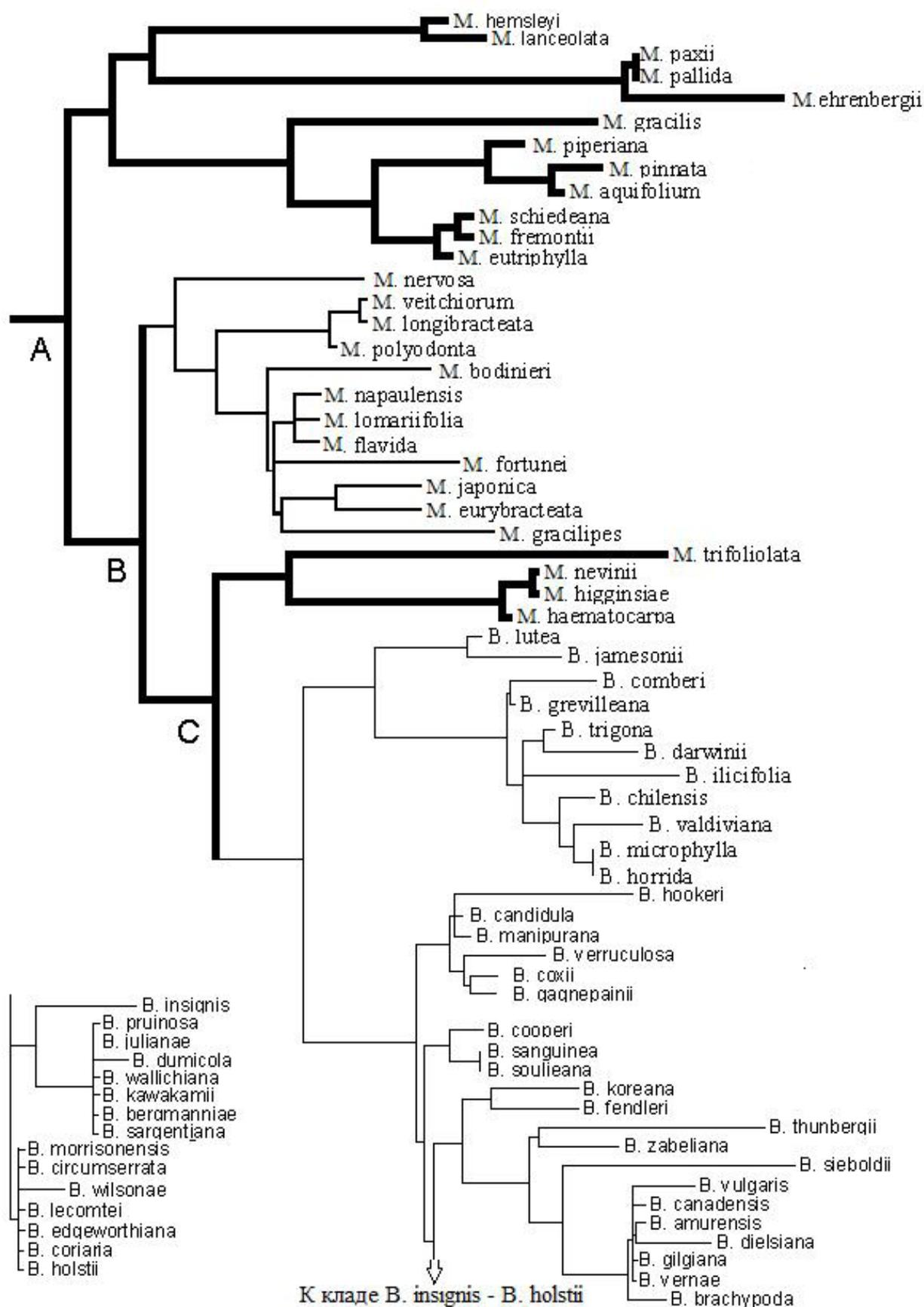


Рис. 1. Филогенетические отношения в родах *Mahonia* и *Berberis* (по: Kim et al., 2004 а). Группа *Occidentalis* рода *Mahonia* выделена жирной линией; остальные объяснения в тексте.

для филогенетических потомков (Чупов, 2002). Это явление можно соотнести с описанным А.П. Павловым (Pavlov, 1901) и Л.С. Бергом (1922) явлением «филогенетического ускорения или филогенетического предварения признаков».

Тестирование гипотезы существования криптоффинного перехода между родами *Berberis* и *Mahonia*

1. Наличие таксонов криптоффинного типа

Как уже указывалось, важной особенностью дерева *Mahonia-Berberis*, является парафилия единой географо-морфологической североамериканской группы секций *Occidentales* рода *Mahonia* и большая близость клады *M. trifoliolata* – *M. haematocarpa* (секц. *Horridae* группы *Occidentales*) к роду *Berberis*, чем к видам рода *Mahonia*. От остальных представителей группы *Occidentales* эту кладу отделяет два крупных узла А и В, а от рода *Berberis* один – С (рис.1). При этом сестринская ветвь этой клады представлена азиатской географо-морфологической группой *Orientalis* Ahrendt. То, что секция *Horridae* наиболее близка к роду *Berberis*, отмечали и Л. Арендт (Ahrendt, 1961) и И. Ким с соавторами (Kim et al., 2004 а). Л. Арендту это не давало оснований для перенесения видов этой секции в род *Berberis*, или хотя бы для выделения их в самостоятельную секцию, поскольку морфологически они незначительно отличаются от других представителей группы *Occidentales*. И. Ким же с соавторами, опираясь на молекулярные исследования, предпочел объединить оба рода, пренебрегая существенными морфологическими различиями. При этом факт парафилии сохраняется, только переходит на внутривидовый уровень. Таким образом, виды секц. *Horridae* могут рассматриваться как криптоффинный таксон, по морфологии близкий к предкам, а по молекулярным данным – к потомкам.

2. Численные соотношения предкриптоффинных, криптоффинных и посткриптоффинных таксонов

Практически во всех исследованных случаях криптоффинных переходов число видов собственно криптоффинной группы незначительно, в то время как число видов у предков и потомков может достигать очень больших величин. Так в криптоффинном переходе *Melanthiaceae* – *Zigadenus* – *Trilliaceae* (подчеркнуты криптоффинные таксоны) число видов в каждой группе соответственно: 90 – 1 – 70. В переходе *Uvulariaceae* – *Medeolaceae* – *Liliaceae*: 30 – 6 (15) – 500–600. В криптоффинном переходе *Asphodelaceae* – *Simethidaceae*–*Hemerocallidaceae* – *Phormiaceae*: 800–900 – 1 – 15–20 – 30–35. В криптоффинном переходе *Anthericaceae* – *Funkiaceae*–*Camassiaceae* – *Agavaceae*: 600–700 – 20–23 – 300–400. В криптоффинном переходе *Asparagaceae* – *Convallariaceae s.str.* – *Ruscaceae*–*Dracaenaceae*: 300–400 – 10 – (90) – 250–300. В криптоффинном переходе *Restionaceae* – *Flagellariaceae*–*Joinvilleaceae*–*Ecdeiocoleaceae* – *Poaceae*: 400 – 3–2–3 – 8000–10 000 (по Чупов, 2001, 2013). В скобках указано число видов при расширенном понимании криптоффинной группы. Так в переходе *Medeolaceae* – *Liliaceae* ближайшими к лилейным являются роды *Medeola* – 1 вид и *Clintonia* – 5 видов. *Scoliopus* – 2 вида и *Streptopus* – 7 видов более удалены от них. (Число видов приведено по Utech, 1987).

В рассматриваемом случае сем. *Berberidaceae*: числа видов *Mahonia* без секц. *Horridae* – секц. *Horridae* – *Berberis*: 110 – 9 – 500.

Надо отметить, что сами по себе число видов в рассматриваемых группах у разных авторов может значительно различаться. Так L. Landrum (1999) отмечает, что из 60 видов рода *Berberis*, описанных для Чили и прилегающих районов юга Аргентины, он принял только 20. Однако соотношение числа видов в разных группах, видимо, будет до определенной степени сохраняться.

Таким образом, переход между родами *Mahonia* и *Berberis* по соотношению чисел видов соответствует признакам криптоффинного перехода.

3. Преобразование кариотипа

В родах *Berberis* и *Mahonia* преобладает $2n = 28$. Оно отмечено у 94 видов. Пять видов обладают тетраплоидным кариотипом с $2n = 56$. Для *B. orthobotris* указывается гаметофитное число $n = 48$. Оно должно соответствовать секстаплоидному спорофиту с $2n \approx 96–98$ (Болховских и др., 1969; IPCN – сетевой ресурс).

Ближайшим таксоном внешней группы для этой пары родов как по анализу морфологических признаков (Loconte, Estes, 1989), так и по молекулярным данным (Kim, 2004 а) является род *Ranzania*. Важными синапоморфиями для этих трех родов являются раздражимые подвижные тычинки и наличие двух нектароносных железок на лепестках (Kumazawa, 1937).

Поскольку в предковой группе у *Ranzania* $2n = 14$, а в сестринских ветвях в родах *Epimedium*, *Vancouveria*, *Podophyllum*, *Achlys*, $2n = 12$, (очень редко $2n = 14$ и $2n = 22$), в родах *Caulophyllum*, *Leontice*, *Gymnospermium* $2n = 16$ (Kim et al., 2004 b), то можно полагать, что роды *Berberis* и *Mahonia* являются палеополиплоидами на основе $x = 7$. Таким образом, внутри этой группы предполагаемый криптаффинный переход между родами не сопровождается увеличением ни основного числа хромосом x , ни n . Можно предположить, что это происходит либо вследствие того, что такое увеличение уже произошло при отделении общего предка этих родов от предков рода *Ranzania*, и для межродовых преобразований полученного ресурса ДНК достаточно. Либо такое увеличение в процессе межродового криптаффинного перехода не обязательно.

4. Дополнительные преобразования генома

Все же определенные заметные преобразования генома в районе криптаффинного перехода происходили, но уже не в его начале, а, видимо, в его конце, при образовании рода *Berberis*. И связаны они не с увеличением основного числа хромосом, а с количественным увеличением содержания ДНК в ядре (см. табл. 1). Для видов группы *Occidentales* приводится среднее содержание $1Cx = 1,17$ pg на ядро. Для двух видов секции *Horridae* *M. haematocarpa* и *M. nevinii* указывается содержание 1,16 pg и 1,24 pg соответственно. Для видов *Berberis* приводится среднее содержание, равное 1,45–1,47pg. Разница между средними содержаниями ДНК в родах *Berberis* и *Mahonia* достоверна при $P \leq 0,05$ (Todd, Ranney, 2010). Таким образом, в отличие от криптаффинного перехода между семействами покрытосеменных растений, в криптаффинном переходе между родами крупных преобразований генома в самих криптаффинных таксонах может не происходить. Заключение это требует дальнейших наблюдений.

5. Изменение G+C содержания в ярдНК

G+C содержание в ITS1 и ITS2 ярдНК представителей родов *Berberis* и *Mahonia* представлено в табл. 1.

Из представленных данных видно, что в ITS1 имеется небольшое, но явно выраженное преобладание в суммарном содержании цитозина и гуанина в криптаффинной кладе *M. trifoliolata* – *M. haematocarpa* и роде *Berberis* над остальными видами рода *Mahonia*. В среднем оно составляет 1,7%. Максимальное повышение у *M. trifoliolata* достигает 3%. По критерию χ -квадрат распределения оказались далекими от нормальных. В виду этого мы не приводим в таблицах ошибку среднего, а для определения достоверности разницы средних значений G+C содержания применяем критерий знаков (Ашмарин и др., 1971). В ITS1 разница достоверна по второму уровню значимости.

В ITS2 повышение G+C содержания крайне незначительно, в среднем около 0,6%, и статистически не достоверно. Возможно, что имеющийся в ITS2 слабый филогенетически значимый сигнал маскируется шумом случайных нуклеотидных замен. Интересно отметить, что в группе родов, сближаемых с родом *Podophyllum*, наблюдается противоположная картина – филогенетически информативным оказывается ITS2 (Liu et al., 2002).

Криптаффинный переход между семействами покрытосеменных растений характеризуется ростом G+C содержания на 10–15% в криптаффинных таксонах по отношению к предковой группе (Чупов и др. 2007) и уменьшением его в посткриптаффинных таксонах (Чупов, Мачс, 2010). В переходе *Mahonia* – *Berberis* обнаруживается статистически достоверный, хотя и незначительный рост G+C содержания в ITS1 видов криптаффинной клады *M. trifoliolata* – *M. haematocarpa* и, возможно, очень незначительное его снижение в р. *Berberis*.

Таким образом, можно предполагать, что изменение G+C содержания в ярдНК в межродовом криптаффинном переходе имеет особенности, сходные с таковыми в криптаффинных переходах между семействами, но выражено оно значительно слабее.

6. Филогенетическое предварение

Еще одной характеристикой, присущей криптаффинным переходам между семействами и порядками покрытосеменных растений, является филогенетическое предварение. Л.С. Берг (1922) описал это явление, опираясь на представления о филогенетическом ускорении, сформулированном палеонтологом А.П. Павловым. А.П. Павлов (Pavlow, 1901) отметил проявление признаков, характерных для взрослых стадий производных групп, на ювенильных стадиях их филогенетических предков. Л.С. Берг расширил представления о филогенетическом ускорении, перенес его действие и на взрослые стадии анцестральных таксонов. Он пишет: «... мы будем подразумевать под филогенетическим ускорением, или предварением признаков не только появление (по контексту – отдельных В. Ч.) признаков высших форм у молодых особей низших, но также

Таблица 1

Некоторые филогенетически и таксономически значимые признаки в родах *Mahonia* и *Berberis*:
 % G+C содержание в ITS1 и ITS2 ярдНК; морфологические признаки (по: Ahrendt, 1961), среднее содержание ДНК (по: Todd et al., 2010). (В скобках указано редко встречающееся количество пар листочков. Пробельными строчками разделены клады схемы рис. 1)

Таксон	%G+C содержание в ITS1	%G+C содержание в ITS2	Число пар листочков сложного листа	Характер молодого побега	Тип соцветия	Содержание ДНК на ядро1Сх пг
<i>Mahonia hemsleyi</i>	44,9	52,6	7-8	<i>mahonia</i> тип	<i>mahonia</i> тип	1,17-1,27
<i>M. lanceolata</i>	44,9	53,1	5-8			
<i>M. paxii</i>	45,9	53,3	3-5			
<i>M. pallida</i>	45,9	53,3	5-6			
<i>M. ehrenbergii</i>	46,5	53,3	3-7			
<i>M. gracilis</i>	45,9	54,2	(2)-3-5 (6)			
<i>M. piperiana</i>	43,2	54,8	2-4			
<i>M. pinnata</i>	43,2	54,8	(2)-3-(6)			
<i>M. aquifolium</i>	43,6	54,6	2-4			
<i>M. eutriphylla</i>	44,7	54,4				
<i>M. schiedéana</i>	45,2	54,5				
<i>M. fremontii</i>	43,8	54,4	2-4 (5)			
<i>M. nervosa</i>	45,2	53,5	4-10			
<i>M. polyodonta</i>	44,9	53,3	4-8			
<i>M. veitchiorum</i>	45,2	53,1	(3)-4-7-(9)			
<i>M. longibracteata</i>	45,0	53,5	4-5			
<i>M. bodinieri</i>	43,6	54,6	8-13			
<i>M. fortunei</i>	44,0	55,3	2-5			
<i>M. lomariifolia</i>	44,8	53,3	12-20			
<i>M. napaulensis</i>	44,8	54,2	5-12			
<i>M. flavida</i>	44,4	53,7	4-8			
<i>M. japonica</i>	44,4	53,3	9-13			
<i>M. eurybracteata</i>	44,4	53,7	5-9			
<i>M. gracilipes</i>	45,4	53,3	2-3			
<i>M. trifoliolata</i>	48,4	54,4	1			
<i>M. haematocarpa</i>	46,9	53,7	1-(4)			
<i>M. nevinii</i>	46,9	54,2	1-2 (3)			
<i>M. higginsiae</i>	46,7	54,1	2-3			
<i>Berberis lutea</i>	46,7	55,5	0			
<i>B. jamesonii</i>	46,9	55,4	0			
<i>B. comberi</i>	46,5	54,4	0			
<i>B. grevilleana</i>	47,1	55,3	0			
<i>B. trigona</i>	47,1	54,6	0			
<i>B. darwinii</i>	46,3	54,6	0			
<i>B. ilicifolia</i>	46,3	55,9	0			
<i>B. chilensis</i>	46,3	55,2	0			
<i>B. valdiviana</i>	46,3	53,6	0			
<i>B. microphylla</i>	46,3	55,0	0			
<i>B. horrida</i>	46,3	55,0	0			
<i>B. verruculosa</i>	46,1	54,2	0			
<i>B. gagnepainii</i>	46,5	53,9	0			
<i>B. coxii</i>	46,1	54,8	0			
<i>B. manipurana</i>	46,1	54,2	0			
<i>B. candidula</i>	46,5	53,9	0			
<i>B. hookeri</i>	46,5	54,2	0			
<i>B. soulieana</i>	46,1	54,4	0			
<i>B. sanguinea</i>	46,1	54,2	0			
<i>B. cooperi</i>	46,5	54,6	0			
<i>B. koreana</i>	47,1	55,5	0			
<i>B. fendleri</i>	47,3	55,9	0			
<i>B. thunbergii</i>	46,3	52,4	0			
<i>B. zabeliana</i>	47,1	53,9	0			
<i>B. sieboldii</i>	47,0	53,3	0			
<i>B. brachypoda</i>	46,3	54,1	0			
<i>B. canadensis</i>	46,0	54,6	0			
<i>B. vernae</i>	46,5	53,9	0			
<i>B. vulgaris</i>	46,0	54,4	0			
<i>B. amurensis</i>	46,1	53,7	0			
<i>B. amurensis</i>	45,7	54,1	0			
<i>B. amurensis</i>	45,8	53,9	0			
<i>B. gilgiana</i>	45,8	53,9	0			
<i>B. dielsiana</i>	45,7	53,3	0			
<i>B. circumserrata</i>	46,5	54,6	0			
<i>B. morrisonensis</i>	46,5	54,6	0			
<i>B. lecomtei</i>	46,5	54,6	0			

Окончание таблицы 1

Таксон	%G+C содержание в ITS1	%G+C содержание в ITS2	Число пар листочков сложного листа	Характер молодого побега	Тип соцветия	Содержание ДНК на ядро Сх пг
<i>B. wilsonae</i>	46,7	55,5	0			
<i>B. holstii</i>	46,5	54,4	0			
<i>B. coriaria</i>	46,5	54,6	0			
<i>B. edgeworthiana</i>	46,5	54,6	0			
<i>B. insignis</i>	46,5	55,7	0			
<i>B. dumicola</i>	45,7	53,7	0			
<i>B. julianae</i>	46,3	54,3	0			
<i>B. pruinosa</i>	45,7	54,2	0			
<i>B. kawakamii</i>	45,7	54,2	0			
<i>B. wallichiana</i>	45,6	54,2	0			
<i>B. sargentiana</i>	45,7	54,2	0			
<i>B. bergmanniae</i>	45,7	54,2	0			
Среднее по роду <i>Mahonia</i> без секц. <i>Horridae</i>	44,7	53,9				
Среднее по роду <i>Berberis</i> и секц. <i>Horridae</i> рода <i>Mahonia</i>	46,4	54,4				

Примечание: В виду значительных отличий распределений от нормальных, ошибки средних не приводятся.

появление признаков высших форм и у взрослых особей низших, словом – будем называть этим термином все случаи, когда организм – все равно молодой или старый – опережает свой век, или средний уровень своих товарищей по группе» (Берг, 1922: 50).

Наши исследования показали, что явление «филогенетического предварения», видимо действительно имеет место в эволюционном процессе и особенно характерно именно для криптаффинных таксонов. Так в криптаффинном переходе *Hemerocallis*, *Simethis* – Phormiaceae в роде *Hemerocallis* обнаруживаются специфические разветвленные септальные нектарники, характерные для р. *Phormium*, и, в меньшей степени, для рода *Dianella* (Phormiaceae), а в роде *Simethis* обнаружены трихотомсулькатные пыльцевые зерна и симультанный микроспорогенез. Эти признаки редко встречаются у однодольных, но характерны для сем. Phormiaceae. В криптаффинном переходе *Hosta* – Agavaceae у видов *Hosta* присутствует такой же редкий 60-хромосомный бимодальный кариотип, как и у представителей сем. Agavaceae. В криптаффинном переходе *Medeola* – Liliaceae ряд эмбриологических признаков, характерных для сем. Liliaceae, обнаруживается и в роде *Medeola* (Чупов, 1994). В криптаффинном переходе Tofieldiaceae – Alismatidae трехкруговой 9-и тычиночный андроцей является характерной особенностью родов *Pleea* (Tofieldiaceae, Liliaceae) и *Butomus* (Butomaceae, Alismatanae) (Чупов, 2014). Для остальных Liliaceae характерен 3–6 тычиночный 1–2-ух круговой андроцей, у Alismatanae не редок множественный андроцей.

В рассматриваемом криптаффинном переходе *Berberis* – *Mahonia* можно отметить три признака, в развитии которых в разной степени проявляется тенденция к эволюционному предварению.

Во-первых, это внешний вид молодого побега (табл. 1). L. Ahrendt отмечает, что внешний вид молодого побега имеет диагностическое значение. В роде *Mahonia* стебель покрыт чешуйками, сначала зеленый, затем слегка пурпурный и далее коричневатого-серый. «Smoother, dark red stems, such as are familiar in *Berberis*, appear in the few *Mahonia* species of the unusual section *Horridae*; this being one of several characters which place these *Mahonias* nearer to *Berberis* than the others.» (Ahrendt, 1961: 2)

Есть только один признак, четко дифференцирующий роды *Berberis* и *Mahonia*. Им является строение листьев. Виды рода *Mahonia* имеют сложные непарно-перистые листья с 1–20 и более парами боковых листочков. Виды *Berberis* имеют простые листья; по происхождению это, вероятно, верхние непарные листочки редуцированного сложного непарноперистого листа. На это указывает дополнительное сочленение листовой пластинки с черешком (Тахтаджян, Косенко, 1980; Cronquist, 1981). В табл. 1 приводится число пар листочков сложного листа у разных видов этих родов. Как видно, у ряда видов секц. *Horridae* число пар листочков сложного листа снижается до минимального – одной пары. Насколько преобразование боковых ли-

сточков сложного листа в роде *Berberis* может быть связано с тенденцией к их редукции в роде *Mahonia* является интересным морфогенетическим вопросом межродового преобразования.

Может быть, еще одним признаком, эволюционирующим в сторону *Berberis*, у видов *Mahonia* секц. *Horridae* является строение соцветий. Для 87 из 110 видов *Mahonia*, рассмотренных Л. Арендтом, характерно сложное кистевидное соцветие с (2)–3–20 ветвями, у 5 видов – простая кисть, и у 11 видов – метелка. 7 из 9 видов секц. *Horridae* присуще малоцветковое зонтиковидное соцветие, сходное с соцветиями 3-х секций *Berberis*.

Таким образом, можно заключить, что некоторые элементы филогенетического предварения, отмеченного ранее в криптаффинных переходах между семействами и порядками, присутствуют и в межродовом переходе между родами *Berberis* и *Mahonia*, но выражены они менее ярко и определенно: окраска молодых побегов и степень покрытия их чешуйками требует специального изучения, редукция боковых листочков сложного листа в секции *Horridae* не завершена и в роде *Berberis* меняет свой характер, зонтиковидное соцветие в роде *Berberis* не установившееся, имеет переходы к кистевидному и, возможно, могло возникнуть независимо от зонтиковидных соцветий видов секц. *Horridae*.

Представление о филогенетическом предварении обычно вызывают возражения у сторонников строгого селекционного адаптогенеза. Так, А.С. Северцов (1981, 2005) отмечает, что филогенетическое предварение может быть объяснено независимым параллельным развитием, основанным на сходном действии отбора на геномы родственных организмов. В случаях, рассматриваемых нами, однако, как мы полагаем, рассматриваются именно последовательно развивающиеся таксоны. Это во-первых. И, во-вторых, большинство из рассмотренных признаков скорее всего не имеют адаптивного значения. Подробный анализ вопросов, связанных с параллелизмами и филогенетическим предварением, можно найти в работе И.Ю. Попова (2005). Для выводов настоящей работы, однако, важно существование самого явления: проявления апоморфного признака в филогенетически связанных таксонах. Время же его появления – одноразово, в предковом таксоне (в данном случае в секц. *Horridae* рода *Mahonia*), или дважды, параллельно, самостоятельно в секц. *Horridae* рода *Mahonia* и самостоятельно в р. *Berberis* – материал для построения последующих рабочих гипотез.

Таким образом, в межродовом переходе *Mahonia* – *Berberis* можно отметить присутствие ряда признаков, характерных для криптаффинных переходов между таксонами более высокого ранга. Среди них наличие криптаффинных таксонов, характерное для криптаффинного перехода соотношение числа таксонов в криптаффинных и не криптаффинных группах, слабо выраженное, но достоверное повышение G+C содержание в ITS1 ярдНК, наличие признаков филогенетического предварения Павлова–Берга. В то же время в межродовом криптаффинном переходе *Mahonia* – *Berberis* отсутствует увеличение основного числа хромосом, но отмечено некоторое увеличение количества ДНК в ядре (пункты 3, 4). Увеличение G+C содержания в ITS2 незначительно и не достоверно (пункт 5).

В целом, эволюционное преобразование между родами *Mahonia* и *Berberis* можно охарактеризовать как не полностью и слабо выраженный криптаффинный переход.

Систематические отношения между родами *Vancouveria* и *Epimedium*

Виды рода *Vancouveria* первоначально рассматривались в составе рода *Epimedium* (Franchet, 1886; Комаров, 1908). В настоящее время, вслед за рядом старых авторов, большинство исследователей признают самостоятельность этих родов (Bentham, Hooker, 1862; Buhheim, 1964; Hutchinson, 1973; Lokonte, 1993; Whetstone et al., 2004; Takhtajan, 2009). Монограф рассматриваемой группы В. Стерн принимает самостоятельность *Vancouveria* в значительной мере ссылаясь на региональную традицию американских ботаников (Stearn, 1938, 2002).

При общем габитуальном сходстве эти роды имеют действительно значимые различия. Во-первых, это план строения цветков – трехмерный у *Vancouveria* и двумерный у *Epimedium*. Значительно эти роды отличаются строением нектарников. У *Vancouveria* лепестковидные нектарники имеют длинный ноготок и незначительное, не более 1/5 общей длины нектарника собственно мешочковидное нектароносное образование. У видов *Epimedium* ноготок практически отсутствует, и весь нектарник представляет собой более или менее удлинённый шпорец.

Время начала дивергентного развития в этих двух парах родов, определенное молекулярными методами, также примерно одинаково: 7–10 миллионов лет назад (Zang et al., 2007; Wang et al., 2007).

В общем, можно заключить, что различия между *Mahonia* и *Berberis* в одном случае и *Vancouveria* и *Epimedium* в другом, примерно одного, близкого межродового или хорошего подродового уровней.

Анализ межродового перехода *Vancouveria* – *Epimedium*

Рассмотрим по порядку признаки, характеризующие криптаффинный переход в случае филогенетического взаимоотношения родов *Vancouveria* – *Epimedium*

1. На рис. 2 представлена кладограмма рассматриваемых таксонов, полученная при совместной обработке данных секвенирования ITS 2 ярдНК и *atpB-rbcL* спейсера хлоропластной ДНК (по Zang, 2007). Она согласуется с представлением о монофилии родов *Vancouveria* и *Epimedium*. Но в корнях рода *Epimedium* видно парафилетическое переплетение секций подрода *Epimedium* и подрода *Rhizophyllum*. Однако, никакого указания на существование скрыто-родственных (криптаффинных) таксонов здесь не обнаруживается.

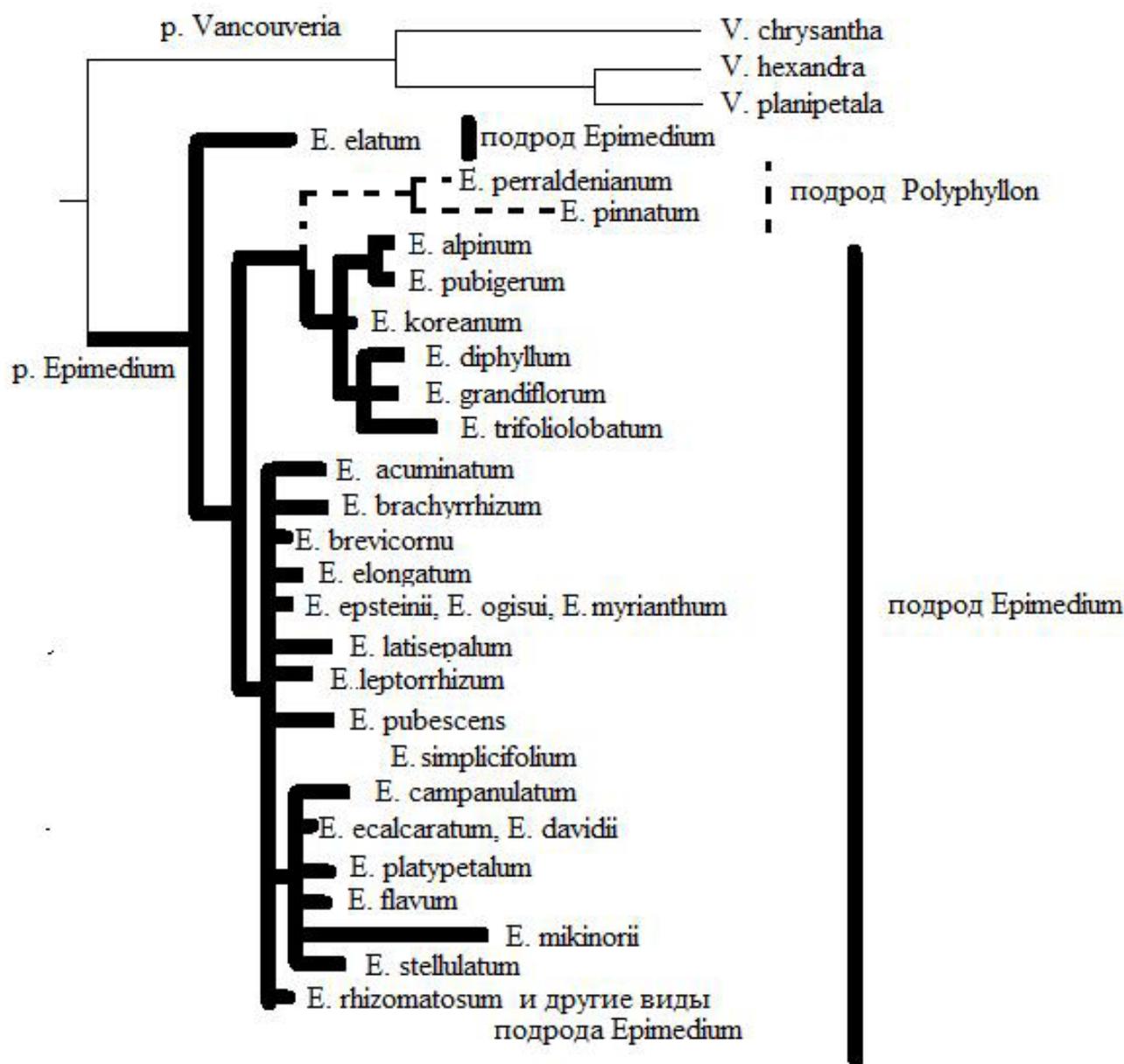


Рис. 2. Филогенетические отношения в родах *Vancouveria* – *Epimedium* (по: Ming-Li Zhang et al. 2007). Жирной непрерывной линией выделен подрод *Epimedium* рода *Epimedium*, полужирной прерывистой – подрод *Polyphyllon*, тонкой непрерывной – род *Vancouveria* и предковая часть филемы. Остальные объяснения в тексте.

2. Поскольку криптаффинные таксоны отсутствуют, то и о их числе вопрос не стоит. Отметим все же монотипность анцестральной для рода *Epimedium* секции *Polyphyllon*.

3–4. Нет здесь и значительных преобразований кариотипа. Для обоих родов характерно $2n = 2x = 12$. Отмечены единичные тетраплоиды (*E. yingjiangense* $2n = 4x = 24$). Другие кариологические особенности, отмеченные у отдельных видов, не дают оснований для филогенетических интерпретаций межродовых отношений (Болховских и др., 1969; Takahashi, 1989; Yan-Jun et al., 2008; Sheng et al., 2010). Имеется единственное определение количественного содержания ДНК на ядро для диплоидного вида *E. alpinum*. $1Cx = 4,1$ pg. (Bennett, Leitch, 2014). Оно значительно выше, чем в исследованных видах *Mahonia* и *Berberis*. За отсутствием достаточного материала для сравнения пока это может быть просто принято к сведению.

5. В табл. 2 приведено G+C содержание в спейсерах ярдНК в родах *Epimedium* и *Vancouveria*. Можно отметить, что так же, как и в случае перехода *Mahonia* – *Berberis*, значимые различия обнаруживаются только в ITS 1. В роде *Epimedium* по сравнению с *Vancouveria* обнаруживается незначительное, около 2,6 %, но достоверное по второму уровню значимости по критерию знаков, более высокое G+C содержание. В ITS 2 изменение, видимо, происходит в том же направлении, но на данном материале оно статистически не достоверно.

6. Явления филогенетического предвращения, отмеченного в районах криптаффинных переходов, в данном случае не наблюдается.

Таблица 2

Процентное G+C содержание в ITS 1 и ITS 2 ярдНК в родах *Vancouveria* и *Epimedium*
(Ряд видов секвенирован многократно)

Таксоны	G+C ITS1	G+C ITS2	Таксоны	G+C ITS1	G+C ITS2
<i>Vancouveria hexandra</i>	45,7	53,6	<i>E. campanulatum</i>	48,7	54,3
<i>V. hexandra</i>	44,8	53,6	<i>E. elatum</i>	47,4	54,7
<i>V. hexandra</i>	45,7	53,6	<i>E. elatum</i>	47,7	54,7
<i>V. planipetala</i>	45,3	52,0	<i>E. ecalcaratum</i>	48,7	54,3
<i>V. planipetala</i>	46,2	51,8	<i>E. ecalcaratum</i>	48,7	54,3
<i>V. planipetala</i>	45,9	52,7	<i>E. davidii</i>	48,7	54,3
<i>V. chrysantha</i>	46,4	53,4	<i>E. davidii</i>	48,2	54,3
<i>V. chrysantha</i>	45,3	54,1	<i>E. platypetalum</i>	48,7	54,3
<i>V. chrysantha</i>	47,5	56,3	<i>E. platypetalum</i>	48,7	54,3
			<i>E. flavum</i>	48,2	54,7
<i>Epimedium perralderianum</i>	49,1	54,3	<i>E. flavum</i>	48,2	53,9
<i>E. pinnatum</i>	48,7	53,9	<i>E. mikinorii</i>	48,2	54,7
<i>E. alpinum</i>	49,1	54,7	<i>E. mikinorii</i>	48,7	54,7
<i>E. pubigerum</i>	49,1	54,3	<i>E. stellulatum</i>	48,2	54,3
<i>E. pubigerum</i>	49,1	54,3	<i>E. stellulatum</i>	48,7	54,9
<i>E. koreanum</i>	49,1	54,5	<i>E. rhizomatosum</i>	48,4	54,7
<i>E. diphyllum</i>	49,1	55,3	<i>E. rhizomatosum</i>	48,7	54,3
<i>E. grandiflorum</i>	49,1	54,7	<i>E. membranaceum</i>	48,4	54,5
<i>E. trifoliatobinatum</i>	49,1	55,1	<i>E. membranaceum</i>	48,7	54,7
<i>E. acuminatum</i>	48,7	54,3	<i>E. pauciflorum</i>	47,3	54,7
<i>E. brachyrrhizum</i>	49,1	54,7	<i>E. pauciflorum</i>	48,7	54,7
<i>E. brachyrrhizum</i>	48,7	54,7	<i>E. franchetii</i>	48,7	54,7
<i>E. brevicornu</i>	48,7	54,7	<i>E. fargesii</i>	48,7	55,1
<i>E. elongatum</i>	48,7	55,3	<i>E. fargesii</i>	48,7	55,1
<i>E. epsteinii</i>	48,7	55,5	<i>E. sattatum</i>	48,0	55,3
<i>E. myrianthum</i>	48,7	54,7	<i>E. elachyphyllum</i>	48,6	55,1
<i>E. myrianthum</i>	47,8	55,1	<i>E. dolichostemon</i>	47,8	55,1
<i>E. osui</i>	48,7	54,7	<i>E. dolichostemon</i>	47,3	55,1
<i>E. latisepalum</i>	48,7	54,7	<i>E. fani</i>	48,2	54,1
<i>E. leptorrhizum</i>	49,3	54,7	<i>E. fani</i>	48,2	54,3

Окончание таблицы 2

Таксоны	G+C ITS1	G+C ITS2	Таксоны	G+C ITS1	G+C ITS2
<i>E. pubescens</i>	48,7	54,7	<i>E. jianhense</i>	47,3	54,7
<i>E. simplicifolium</i>	48,7	54,7	<i>E. wushanense</i>	47,3	54,3
<i>E. simplicifolium</i>	48,9	54,7	<i>E. wushanense</i>	48,7	55,1
Среднее по р. <i>Vancouveria</i>				45,9	53,5
Среднее по р. <i>Epimedium</i>				48,5	54,6

Примечание: В виду значительных отличий распределений от нормальных, ошибки средних не приводятся.

Заключение

Из представленных данных видно, что процессы преобразования таксонов при переходе между родами *Mahonia* и *Berberis* во многом напоминают эволюционную ситуацию криптаффинного перехода, описанную ранее у покрытосеменных растений в переходах между семействами, а также таксонами более высокого ранга. Переход между близкими к ним по уровню таксономических различий и времени возникновения родов *Vancouveria* и *Epimedium* признаками криптаффинного перехода не обладает. Единственным сходством в эволюционном процессе в этих группах растений является небольшое, но достоверное изменение G+C содержания в ITS 1 ярдНК. Направление изменения в ITS 2, вероятно, идет в том же направлении, но на имеющемся материале с уверенностью об этом говорить нельзя.

Следует обратить внимание также на явление парафилии, проявляющееся в районах таксономических границ.

Таким образом на примере двух конечных участков филогенетических ветвей в сем. Berberidaceae мы встречаем два разных типа дифференциации таксонов близкого родового (или подродового) уровня. В случае *Mahonia* – *Berberis* можно говорить о достаточно полно выраженном криптаффинном переходе, в случае *Vancouveria* – *Epimedium* следов криптаффинного таксонообразования не обнаруживается. Общим для обоих случаев является незначительное, но, возможно значимое для эволюционных преобразований, изменение G+C содержания в спейсерах рибосомной ядерной ДНК.

Дальнейшие исследования филогенетических отношений низкоранговых таксонов с использованием совмещенных морфолого-молекулярных подходов по модели, использованной выше, могут оказаться полезным для выяснения деталей течения эволюционных процессов на уровне родов и выше и установления естественных, обусловленных специальными таксонообразующими процессами, границ между ними. Видимо, для внутри родового, межвидового уровня надо искать иные участки ДНК, изменения которых могли бы служить свидетельствами протекания процессов таксонообразования. Нельзя исключать и того, что на низком таксономическом уровне действуют иные эволюционные механизмы, отличные от механизмов криптаффинного перехода. В этом отношении чрезвычайно интересны представления о существовании генетического мономорфизма белков на видовом уровне (Алтухов, 2003). В таком случае можно будет действительно говорить о различии процессов микро- и макроэволюции.

Как видно из изложенного, систематика растений в настоящий момент, во-первых, может снова активно включиться в разработку широкой эволюционной тематики и, во-вторых, приступить к разработке новой теории системы растительных организмов, отражающей вновь выявляемые закономерности. К ним относятся анизотомия филогенетического процесса, структурированность филогенетических ветвей, существование «вложенных» фаз развития, наличие криптаффинных таксонов и пр. (Чупов, 2013; Чупов, Мачс, 2013).

Выполнено по теме: Кариологическое и молекулярно-филогенетическое исследование дивергенции таксонов цветковых растений. 2012–2014 гг. № 01201255614.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. – 3-е издание. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – 432 с
- Ашмарин И.П., Васильев Н.Н., Амбросов В.А. Быстрые методы статистической обработки и планирования экспериментов. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1971. – 79 с.
- Болховских З.В., Гриф В.Г., Захарьева О.И., Матвеева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений. – Л.: Наука, 1969. – 927 с.

- Берг Л.С.** Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. – Петербург: ГИЗ, 1922. – 306 с.
- Комаров В.Л.** Критический обзор видов рода *Epimedium* // Труды Императорского Санкт-Петербургского ботанического сада, 1908. – Т. 29. – С. 125–151.
- Попов И.Ю.** Ортогенез против дарвинизма: историко-научный анализ концепций направленной эволюции. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2005. – 207 с.
- Расницын А.П.** Проблема ранга в таксономии // Расницын А.П. Избранные труды. – М.: КМК, 2005. – С. 120–123.
- Северцов А.С.** Введение в теорию эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1981. – 317 с.
- Северцов А.С.** Теория эволюции. – М.: Владос, 2005. – 380 с.
- Тахтаджян А.Л., Косенко В.Н.** Семейство Барбарисовые (Berberidaceae). / Тахтаджян А.Л. (ред.) Жизнь растений. Т. 5 (1). – М.: Просвещение, 1980. – С. 205–208.
- Чунов В.С.** Система и филогения порядков Liliales и Asparagales // Ботан. журн., 1994. – Т. 79, № 3. – С. 1451–1461.
- Чунов В.С.** Форма боковой филогенетической ветви у растений по данным неонтолого-таксономической летописи эволюции // Успехи соврем. биологии, 2002. – Т. 122, № 3. – С. 227–238.
- Чунов В.С.** Динамика чисел хромосом вдоль длинной структурированной филогенетической ветви у однодольных покрытосеменных растений: общая схема эволюции кариотипа // Успехи соврем. биологии, 2013. – Т. 133, № 3. – С. 227–253. (Chupov V. S. Dynamics of chromosome number in long structured phylogenetic branch of monocotyledons: a general scheme of karyotyp evolution // Biology Bulletin Reviews, 2013. – Vol. 3, No. 6. – P. 456–480.)
- Чунов В.С.** Происхождение подклассов Alismatidae и Liliidae (Monocotyledones, Angiospermae) с точки зрения концепции криптаффинного перехода // Современные проблемы эволюции и экологии. Сборник материалов международной конференции (Ульяновск, 7–9 апреля 2014 г.). – Ульяновск: УлГПУ, 2014. – С. 162–168.
- Чунов В.С., Мачс Э.М.** Точечные мутационные замены нуклеотидов в ядерной рДНК эволюционно статических групп цветковых растений // Успехи соврем. биологии, 2010. – Т. 130, № 6. – С. 558–575. (Chupov V.S., Machs E.M. Nucleotide substitutions in rDNA of evolutionary static Angiosperm groups // Biology Bulletin Reviews, 2011. – Vol. 1, No. 2. – P. 110–124.)
- Чунов В.С., Мачс Э.М.** Криптаффинный переход в филогении покрытосеменных растений // Бот. журн., 2013. – Т. 98, № 6. – С. 665–689.
- Чунов В.С., Пунина Е.О., Мачс Э.М., Родионов А.В.** Нуклеотидный состав и содержание последовательностей CpG и CpNpG в ITS1, ITS2 и генах 5,8S рРНК представителей филогенетических ветвей Melanthiales–Liliales и Melanthiales–Asparagales (Angiospermae, Monocotyledones) отражают особенности течения эволюционного процесса // Мол. биол., 2007. – Т. 41, № 5. – С. 808–829. (Chupov V.S., Punina E.O., Machs E.M., Rodionov A.V. Nucleotide composition and CpG and CpNpG content of ITS1, ITS2, and the 5.8S rRNA in representatives of the phylogenetic branches Melanthiales–Liliales and Melanthiales–Asparagales (Angiospermae, Monocotyledones) reflect the specifics of their evolution // Molecular Biology, 2007. – Vol. 41, No. 5. – P. 737–755.)
- Шаталкин А.И.** Таксономия. Основания, принципы и правила. – М.: КМК, 2012. – 600 с.
- Ahrendt L.W.A.** *Berberis* and *Mahonia*. A taxonomic revision // J. Linn. Soc. (Bot.), 1961. – Vol. 57. – P. 1–369.
- Bennett M.D., Leitch I.J.** Plant DNA C-values database (release 6.0, Dec. 2012) [Electronic resource] // Royal botanical garden KEW [Official website]. URL: <http://www.kew.org/cvalues/> (accessed: 12 V 2014)
- Bentham G., Hooker J.** Genera plantarum. – Londini: A. Black, 1862–1883.
- Buchheim G.** Reihe Ranunculales. In: H. Melchior (ed.) A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien. – Berlin-Nikolassee: Gebruder Borntraeger, 1964. – S. 137.
- Cronquist A.** An integrated system of classification of flowering plants. – NY: Columbia University, 1981.
- Franchet A.** Sur les especes du genre *Epimedium* // Bull. de la societe botanique de France, 1886. – Vol. 33. – P. 38–116.
- Hutchinson J.** The Families of flowering plants. – Oxford: Clarendon press., 1973. – 968 p.
- IPCN Chromosome reports: www.tropicos.org/Project/IPCEN
- Kim Y-D., Kim S-H., Landrum L.R.** Taxonomic and phytogeographic implication from ITS phylogeny in *Berberis* (Berberidaceae) // J. Plant Res., 2004 a. – Vol. 117. – P. 175–182.
- Kim Y-D., Kim S-H., Kim S. H., Jansen R.K.** Phylogeny of Berberidaceae based on sequences of the chloroplast gene *ndhF* // Bioch. System. Ecology, 2004 b. – Vol. 32. – P. 291–301.
- Kumazawa M.** *Ranzania japonica*, its morphology, biology and systematic affinities // Jap. J. Bot., 1937. – Vol. 9. – P. 55–70.
- Landrum L.R.** Revision of *Berberis* (Berberidaceae) in Chile and adjacent southern Argentina // Ann. Missouri Bot. Garden, 1999. – Vol. 86, No. 4. – P. 793–834.
- Liu J., Chen Z., Lu A.** Molecular evidence for the sister relationships of the eastern Asia–North American intercontinental species pair in the *Podophyllum* group (Berberidaceae) // Bot. Bull. Acad. Sinica, 2002. – Vol. 43. – P. 147–154.
- Loconte H.** Berberidaceae. In Kubitzki K., Rockwer J., Bittrich V. (eds). The families and Genera of vascular plants. Vol. 2. Dicotyledons. – Berlin: Springer Verlag., 1993. – P. 147–152.

Loconte H., Estes J. Phylogenetic systematics of Berberidaceae and Ranunculales (Magnoliidae) // Syst. Botany, 1989. – Vol. 14, No. 4. – P. 565–579.

Pavlov A.P. Le cretace inferieure de la Russie et sa faune // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 9001. – T. XVI, Livr. 3. – P. 1–87.

Schneider C.K. Weitere Beitrage zur Kenntniss der gattung *Berberis* (*Euberberis*) // Bull. Herb. Boissier. – Ser. 2, No. 8. – P. 192–266.

Sheng M-Y, Ling-Jiao Wang, Xing-Jun Tian Karyomorphology of eighteen species of genus *Epimedium* (Berberidaceae) and its phylogenetic implications // Genetic Resources and Crop Evolution, 2010. – Vol. 57, No. 8. – P. 1165–1176.

Stearn. W.T. *Epimedium* and *Vancouveria* (Berberidaceae). A monograph // Journal of the Lin. Soc. of London, Bot., 1938. – Vol. 51, No. 340. – P. 409–435.

Stearn. W.T. *Epimedium* and other herbaceous Berberidaceae. – Kew: The Royal Botanic Gardens, 2002. – 196 p.

Takahashi C. Karyomorphological studies on speciation of *Epimedium* and allied *Vancouveria* with special reference to C-bands // Journ. of science Hiroshimu university. Series B. Division 2. – 1989, – Vol. 22. – P. 159–169.

Takhtajan A. Flowering plants. – Springer Verlag., 2009. – 871 p.

Todd J.R., Ranney T.G. Ploidy levels and genome sizes of *Berberis* L. and *Mahonia* Nutt. species, hybrids, and cultivars // HortScience, 2010. – Vol. 45, No. 7. – P. 1029–1033.

Wang W., Chen Z-D., Liu Y., Li R-Q., Li J-H. Phylogenetic and biogeographic diversification of Berberidaceae in the northern hemisphere // Syst. Bot., 2007. – Vol. 32, No. 4. – P. 731–742.

Whetstone D, Atkinson T, Spaulding D. Fam. Berberidaceae. In Flora of North America. – Vol. 3. – www.eFloras.org 2004.

Yan-Jun Z., Dang H.-S., Meng A.-P., Li J.-Q., Li X.-D Karyomorphology of *Epimedium* (Berberidaceae) and its phylogenetic implications // Caryologia, 2008. – Vol. 61, – No. 3. – P. 283–293.

Zang M-L., Unink Ch., Kadereit W. Phylogeny and biogeography of *Epimedium-Vancouveria* (Berberidaceae): Western American – East Asian disjunction // Syst Bot., 2007. – Vol. 32, No. 1. – P. 81–92.

SUMMARY

Based on the analysis of nucleotide sequences of ITS1 and ITS2 rDNA we consider evolutionary processes in the areas of fileme *Mahonia* – *Berberis* and *Vancouveria* – *Epimedium*. In the first case there is an adequately identified elements of kriptaffinnic transition. The second caseshows only a slight increase G + C content in ITS1.

УДК 581.4(575.2)

И.Е. Ямских, О.В. Нефедова

I.E. Yamskikh, O.V. Nefedova

ПОЛИМОРФИЗМ ПОПУЛЯЦИЙ *STACHYS SYLVATICA* L. В ГОРАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

POLYMORPHISM OF *STACHYS SYLVATICA* L. POPULATIONS IN THE MOUNTAINS OF SOUTHERN SIBERIA

Stachys sylvatica – реликт третичных широколиственных лесов гор Южной Сибири. Проведенный морфолого-генетический анализ показал, что благоприятные условия для роста и размножения данного вида создаются в пойменных местообитаниях и в сообществах со слабым антропогенным влиянием. Причем в местообитаниях на границе ареала (Красноярская лесостепь) наблюдаются высокие показатели численности, жизнеспособности, генетического разнообразия *S. sylvatica*, что свидетельствует о возможности его дальнейшего расселения по территории Сибири. Популяции реликта характеризуются высоким уровнем внутривидовой генетической изменчивости и слабой степенью дифференциации, что характерно для видов с широким ареалом. *S. sylvatica* обладает слабой конкурентной способностью, но достаточно широкой экологической пластичностью по отношению к различным факторам. Относится к фитоценотическим пациентам.

Stachys sylvatica L. (сем. Lamiaceae) относится к числу третичных неморальных реликтов гор Южной Сибири. Распространен по всей Европейской части России (кроме арктических районов). В горах Южной Сибири данный вид встречается фрагментарно и приурочен, в основном, к черневому поясу. Наши исследования проводились в северо-восточной части Западного Саяна, Горной Шории и окрестностях г. Красноярска. Объектом исследований служили 11 популяций чистеца лесного. Цель исследований – оценка состояния и полиморфизма популяций чистеца лесного.

При оценке фитоценотической приуроченности *S. sylvatica* выявлено, что в северо-восточной части Западного Саяна вид произрастает в хвойных (пихтовых, сосновых, кедрово-пихтовых и кедрово-сосновых), осиновых лесах, а также в прирусловых ивняках и черемушниках. Отмечено проникновение вида на олуговевшие участки. Проективное покрытие *S. sylvatica* в различных местообитаниях варьирует от менее 1 до 5%. Изучаемый вид предпочитает достаточно увлажненные местообитания, часто произрастает в поймах рек. В сообществах выполняет роль ассектатора. Сопутствующими видами для *S. sylvatica* в рассмотренных нами сообществах являются *Anemone baicalensis* Turcz. ex Ledeb., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Thalictrum minus* L.

Оценка индивидуальной изменчивости морфометрических признаков проводилась с помощью коэффициента вариации (Cv). Выявлено, что большинство морфометрических признаков характеризуются средним и высоким уровнем изменчивости (рис. 1), согласно шкале С.А. Мамаева (1972). К этой категории относятся следующие параметры: длина стебля (x1), количество узлов (x2), длина черешка (x4), ширина выемки основания (x10), форма прицветного листа (x13), длина отгиба венчика (x21). К параметрам с высоким – очень высоким уровнями изменчивости можно отнести длину выемки основания (x9), длину и ширину прицветного листа (x11, x12) количество цветущих мутовок (x14) и цветков (x15).

Наибольший уровень варьирования морфологических признаков *S. sylvatica* отмечается для растений популяции S8 (кедрово-пихтовый лес папоротниковый). Здесь наиболее изменчивыми признаками являются длина стебля (x1) и цветоноса (x17), размеры листьев (x5, x11), количественные параметры (x14, x15). Высокий уровень изменчивости наблюдается для популяции S4, произрастающей в пойменном ивняке, где наиболее вариабельными являются параметры цветка (x16, x18, x20, x21). Также высокие значения среднего коэффициента вариации зафиксированы для ценопопуляций из коренных черневых лесов: S2, S7, S10. Минимальная изменчивость изучаемых признаков наблюдается в низкогорных западносаянских популяциях S6 (сосняк широколиственно-осочковый) и S5 (заросли черемухи).

Максимальная длина стебля отмечена у особей, произрастающих в зарослях черемухи (S5), в пойме р. М. Кебеж и составила 108,2 см. Это может быть связано с наиболее благоприятными условиями произрастания, хорошим увлажнением и неяркой освещенностью (сомкнутость крон – 0,7). Кроме того, в рассматриваемом местообитании преобладают высокотравные виды, такие как *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.,

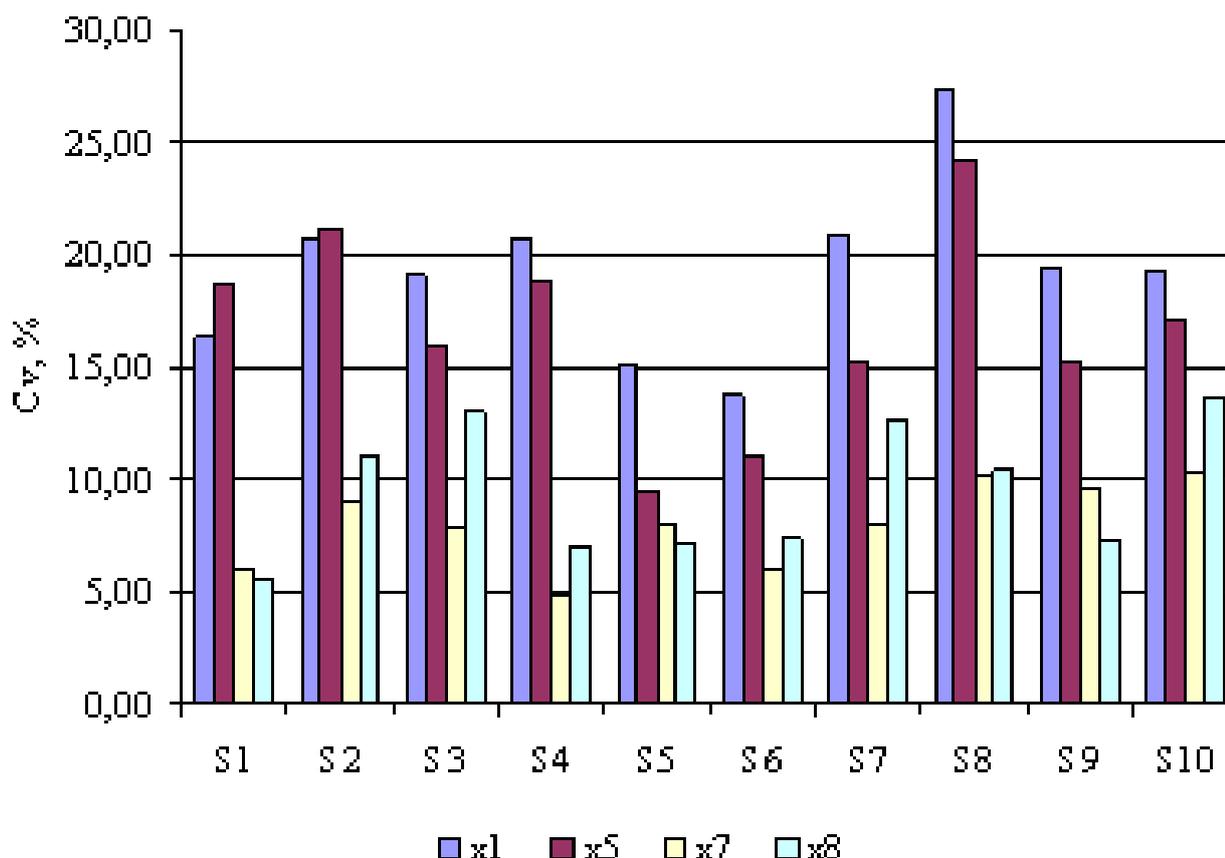


Рис. 1. Внутрипопуляционная изменчивость некоторых признаков чистеца лесного: x1 – длина стебля; x5 – длина листа срединной формации; x7 – форма листа; x8 – количество зубчиков на листе.

Filipendula ulmaria, *Dactylis glomerata* L., *Urtica galiopsisifolia* Wierzb. ex Opiz, что способствует увеличению длины осевых органов чистеца лесного. Также высокие показатели длины стебля (102,6 см) характерны для особей популяции S1, произрастающих в пойменном ивняке в окрестностях г. Красноярска.

Самые крупные размеры цветка (длина чашечки, длина зубчика чашечки, длина венчика и нижней губы) отмечены для популяции (S9), произрастающей в ивняке на обочине трассы, т.е. в нарушенном сообществе. Размеры вегетативных органов растений имеют здесь средние показатели. Для данной популяции отмечается достоверное снижение количества боковых побегов. Следовательно, при антропогенном влиянии особи чистеца лесного способны увеличивать размеры генеративных органов.

Наименьшая длина стебля, как и минимальные размеры всех морфометрических признаков, характерны для популяции, произрастающей в черневом осиннике широколиственно-страусниковом (S2, хр. Веховой, водораздел). Это можно объяснить высокой конкуренцией со стороны видов широколиственного леса и крупных лесных папоротников (*Aegopodium podagraria* L., *Brunnera sibirica* Stev., *Matteuccia struthiopteris*). Видимо, типичный фитоценологический пациент чистец лесной, обладающий широкой экологической амплитудой и слабой конкурентной способностью, лучше себя чувствует в постоянно изменяющихся условиях пойм и при слабом антропогенном воздействии, нежели в стабильных условиях коренного сообщества.

Сходную корреляционную структуру имеют популяции чистеца лесного, произрастающие в коренных, а зональных и нарушенных сообществах Западного Саяна, Горной Шории и Красноярской лесостепи, для которых характерен невысокий уровень скоррелированности признаков (21,21–29,87 %). На корреляционных дендритах данных ценопопуляций чаще всего формируются плеяды размеров осевых органов, параметров листа срединной формации, прицветного листа, размеров чашечки и венчика. Высокий уровень сопряженности признаков ($R = 33, 77-50, 65\%$) отмечается для западносаянских ценопопуляций, произрастающих в прирусловом ивняке (S4), сосняке (S6) и кедрово-пихтовом лесу (S8). Здесь отмечается объединение половины изучаемых признаков в общую плеяду.

Методом главных компонент установлено, что диагностическими признаками *S. sylvatica*, имеющими максимальные значения весовых коэффициентов при первой компоненте, являются ширина выемки ос-

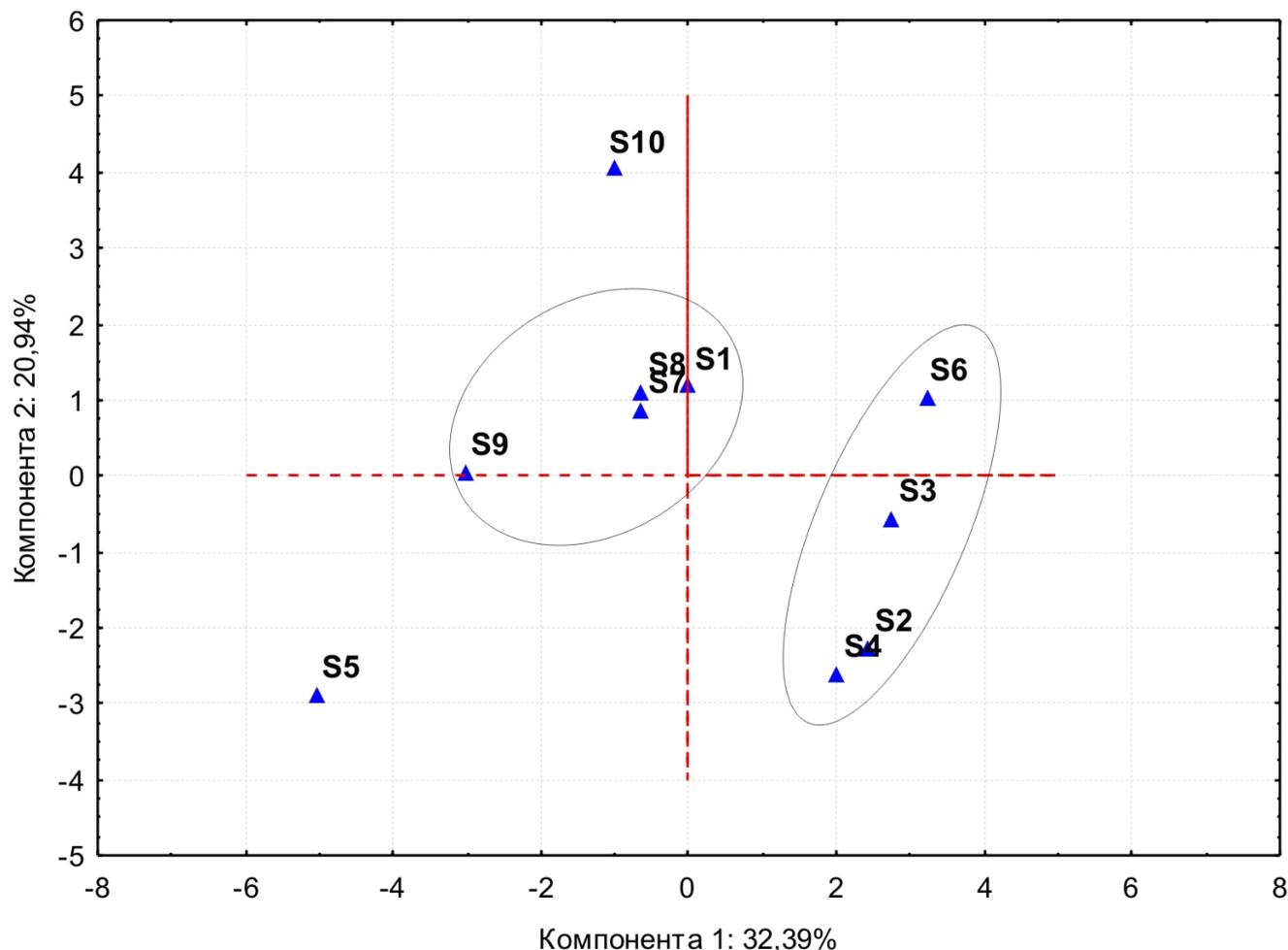


Рис. 2. Ординация ценопопуляций *Stachys sylvatica* в плоскости первой и второй главных компонент.

нования листа (x10), длина чашечки (x18) и форма венчика (x22), при второй компоненте – количество узлов (x2), количество цветков на побеге (x15) и длина цветоноса (x17), при третьей – ширина прицветника (x12), длина венчика (x20).

Ординация популяций чистеца лесного в плоскости первой и второй главных компонент демонстрирует, что наиболее сильно от остальных отличаются западносибирская S5 и кузнецовская S10 (рис. 2). Напомним, что для особей из S5 (заросли черемухи) характерны максимальные размеры осевых органов, наибольшие показатели развития генеративных органов, т.е. признаков с высокой степенью сопряженности по первой компоненте. Для S10, произрастающей в липняке высокотравно-папоротниково-березовом, отмечаются достаточно крупные листья, однако генеративные признаки имеют невысокие значения. Западносибирская популяция S9 отличается от других максимальным количеством цветков в мутовке, крупными размерами прицветного листа и околоцветника.

Отдельную тесно расположенную группу формируют западносибирские популяции S7 (пихтарник разнотравно-папоротниковый) и S8 (кедрово-пихтовый лес папоротниковый) и красноярская S1 (пойменный ивняк). Их сходство обусловлено близкими показателями развития вегетативных и генеративных органов. Различаются данные популяции по форме листа и размерам прицветника. Западносибирские низкогорные популяции S2, S3, S4 и S6 характеризуются сравнительно мелкими размерами вегетативных органов и средними показателями развития генеративных органов. Разделение данных популяций происходит в плоскости второй компоненты.

Анализ сходства 10 популяций *S. sylvatica* был проведен с помощью кластерного анализа по 6 морфологическим признакам, имеющим диагностическое значение и выявленным в ходе проведения корреляционного и компонентного анализов. На дендрограмме (рис. 3) отмечается разделение совокупности популяций *S. sylvatica* по географическому принципу. Популяция из Горной Шории (S10), характеризующаяся крупными листьями и мелкими размерами цветка, объединяется с красноярской популяцией из пойменного

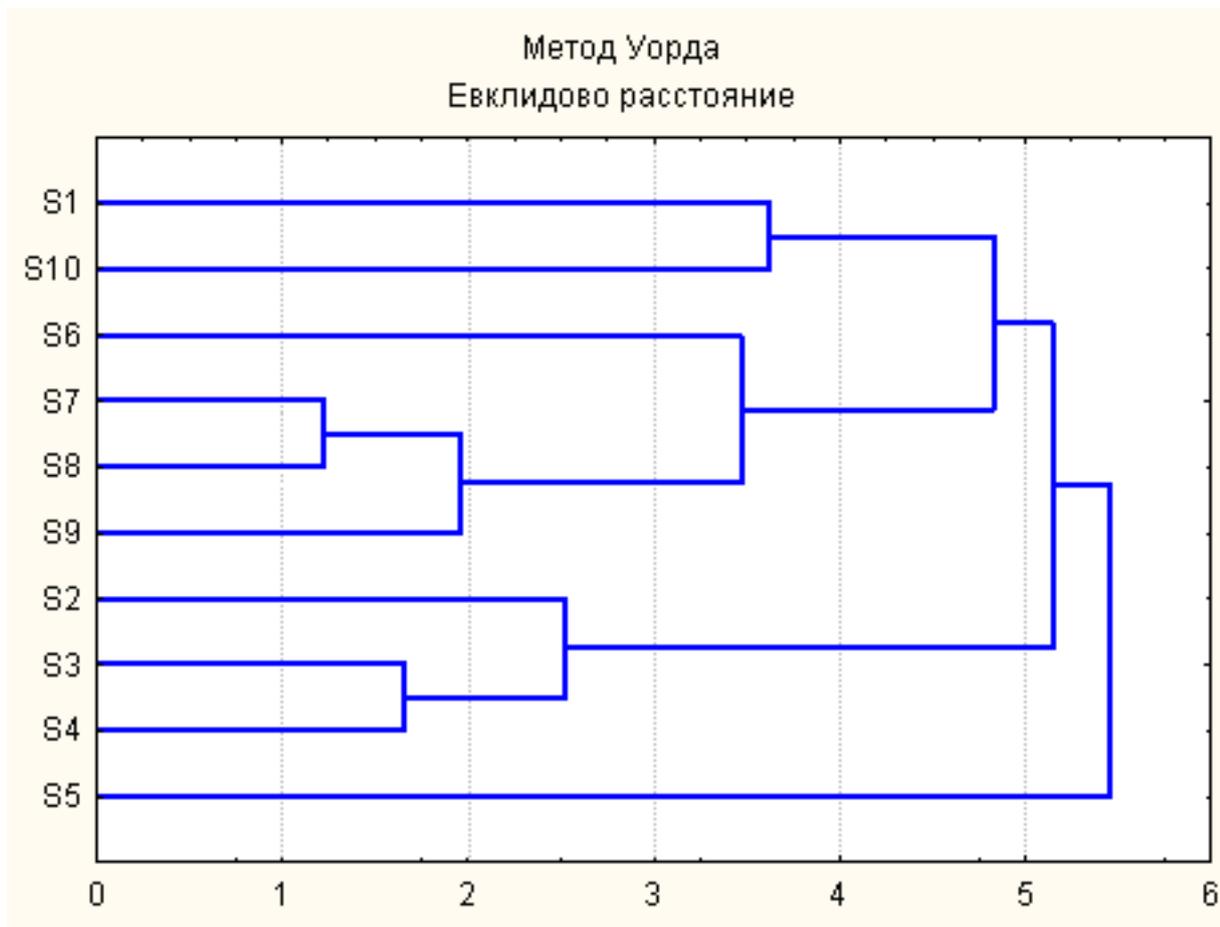


Рис. 3. Дендрограмма сходства популяций *Stachys sylvatica* по морфологическим признакам (x4, x10, x12, x17, x20, x22).

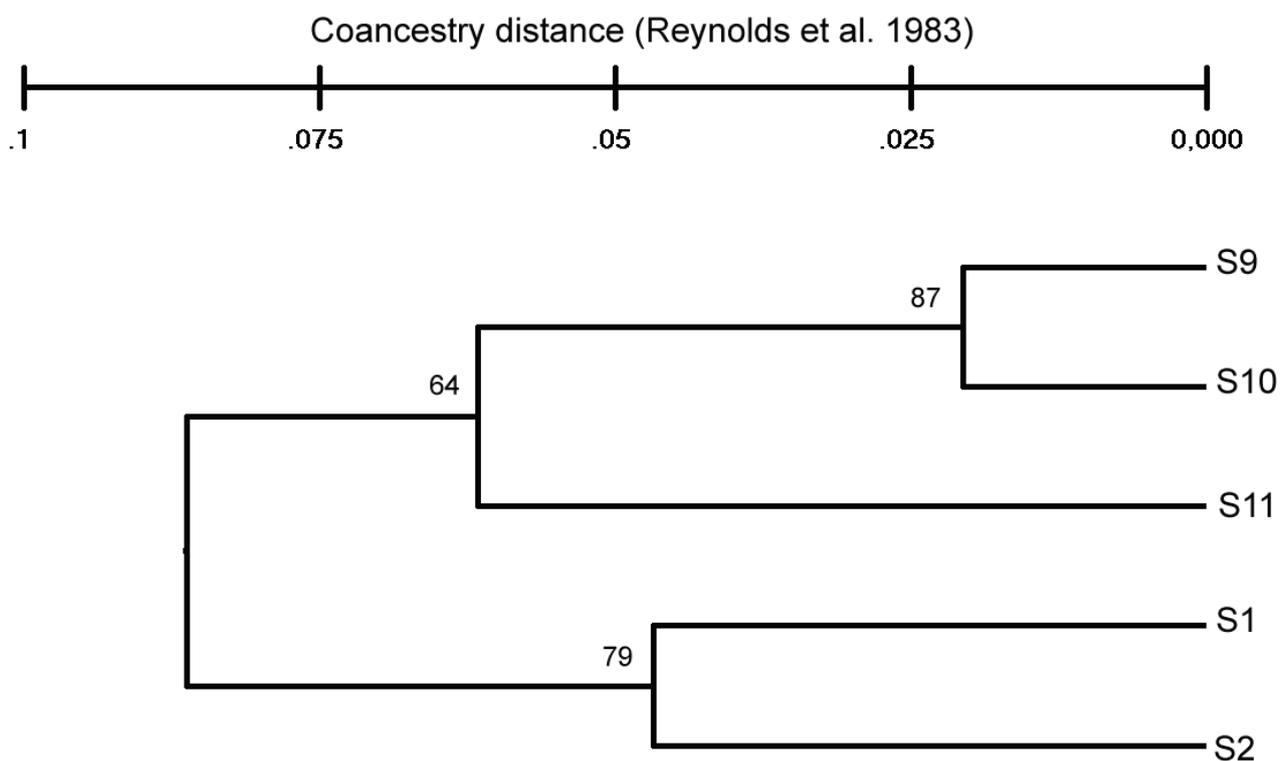


Рис. 4. Дендрограмма сходства популяций *Stachys sylvatica* на основе данных RAF-PCR анализа.

ивняка (S1) в отдельный кластер. Для западно-саянских популяций чистеца лесного свойственно объединение в группы по высотному принципу (низкогорные и среднегорные).

Генетический полиморфизм *Stachys sylvatica* изучен на примере 5 популяций, произрастающих в обществах Западного Саяна (S2, S9), Горной Шории (S10), Северо-Восточного Алтая (S11) и в окрестностях г. Красноярска (S1). RAF-PCR-анализом (Waldron et al., 2002) с использованием праймера RAF K-02b (5'-GTCTCCGCAAG-3') выявлено 58 фрагментов ДНК. Суммарный процент полиморфизма составляет 100. Уровень выявляемого внутривидового генетического полиморфизма очень высок для всех популяций (90–100%). Максимальный уровень генетической изменчивости отмечен для красноярской популяции S1 ($P = 100\%$; $H_e = 0,4269$; $H_o = 0,6153$).

На долю межпопуляционного разнообразия приходится 9,55%, а изученные популяции, несмотря на географическую удаленность, мало дифференцированы (Wright, 1978). Генетические дистанции М. Нея (1978) минимальны между красноярской (S1) и низкогорной саянской (S2) ($D = 0,035$), а также между алтайской (S11) и кузедеевской (S10) ($D = 0,038$) популяциями. Также минимальное генетическое расстояние наблюдается между саянской S9 и кузедеевской S10 ($D = 0,014$), что отражено и на дендрограмме сходства (рис. 4). В целом же, значения коэффициента Нея (1978) не превышают $D = 0,078$, что свидетельствует о генетическом сходстве всех изученных популяций.

Полученные в ходе исследований данные по фитоценотической приуроченности, морфолого-генетическому разнообразию, биологическим особенностям лежат в основе выделения эколого-ценотических стратегий видов. Мы можем констатировать, что *S. sylvatica* обладает слабой конкурентной способностью, но достаточно широкой экологической пластичностью по отношению к различным факторам. Относится к фитоценотическим пациентам. Благоприятные условия для роста и размножения данного вида создаются в пойменных местообитаниях и в сообществах со слабым антропогенным влиянием. Причем в местообитаниях на границе ареала (Красноярская лесостепь) наблюдаются высокие показатели численности, жизнеспособности, генетического разнообразия *S. sylvatica*, что свидетельствует о возможности его дальнейшего расселения по территории Сибири. Однако сильные антропогенные воздействия, к которым относятся и вырубки, также не благоприятствуют распространению вида из-за высокой конкуренции со стороны других растений. В целях сохранения расового многообразия *S. sylvatica* достаточна охрана отдельных эталонных популяций, произрастающих в окрестностях г. Красноярска, в прирусловых ивняках Западного Саяна, на уровне биологического заказника.

ЛИТЕРАТУРА

- Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. – М.: Наука, 1972. – 284 с.
- Nei M.** Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*, 1978. – Vol. 89. – P. 538–590.
- Waldron J., Peace C., Searle I. et al.** Randomly amplified DNA fingerprinting: a culmination of DNA marker technologies based on arbitrarily-primed PCR amplification // *Journal of biomedicine and biotechnology*, 2002. – Vol. 2, No. 3. – P. 141–150.
- Wright S.** *Evolution and the Genetics of Populations: Variability within and among natural populations.* University of Chicago Press, 1978.

SUMMARY

Stachys sylvatica is Tertiary nemoral relict of the Southern Siberian mountains. Morphological and genetic analyses showed that favorable conditions for the growth and reproduction for this species were floodplain habitats and habitats with low anthropogenic press. High value of *S. sylvatica* genetic and morphological diversity is typical for boundary habitats (Krasnoyarsk forest steppe). This evidences the possibility for further expansion of *S. sylvatica* on the territory of Siberia. Relict populations are characterized by high level of intrapopulation genetic variability and low degree of differentiation, which is typical for the species with wide area of distribution. *S. sylvatica* has low competitive ability, but sufficiently wide ecological tolerance. It refers to phytocenotic patient according to Ramenskii–Grime's system (the type of S_k strategy).

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ФИТОИНДИКАЦИЯ

УДК 630*561.24+630*181.522+582.475.4+582.475+(235.222)

А.Ю. Бочаров, Д.А. Савчук

A.Yu. Bocharov, D.A. Savchuk

ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО РОСТА И ПЛОДОНОШЕНИЯ ДЕРЕВЬЕВ КЕДРА И ЛИСТВЕННИЦЫ НА ЮЖНО-ЧУЙСКОМ ХРЕБТЕ (ГОРНЫЙ АЛТАЙ)

RADIAL INCREMENT AND SEED CONE PRODUCTION OF SIBERIAN STONE PINE AND SIBERIAN LARCH TREES IN SOUTH CHUISKY RANGE (THE ALTAI MOUNTAINS)

Динамика радиального прироста лиственницы сибирской и кедра сибирского и плодоношения кедра, произрастающих в высокогорных лесах, лесотундровом экотоне и ледниковой морене южного (долина р. Джазатор) и северного (долина р. Аккол) макросклона Южно-Чуйского хребта (Горный Алтай), проанализированы в связи с изменениями климата.

Годичные кольца деревьев позволяют исследовать динамику временной изменчивости прироста древесины. Этот прирост ксилемы как составной части вегетативной сферы дерева является интегральным показателем изменения внешних условий, в том числе климатических. Вторая сторона жизни дерева – репродуктивная – остается менее изученной. Тем не менее, исследование динамики плодоношения позволяет оценить темпы и особенности изменения генеративной сферы в условиях климатических изменений. Цель работы – выявление закономерностей временной изменчивости радиального роста и плодоношения деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на Южно-Чуйском хребте (Горный Алтай) и их связей с изменениями климата.

Район исследований – речные долины Южно-Чуйского хребта. Первая – долина р. Джазатор – расположена на южном, более влажном, макросклоне хребта, вторая – долина р. Аккол – на северном, более сухом, и характеризуется значительным оледенением (ледник Софийский). Керны брались у деревьев, произрастающих в лесах, лесотундровом экотоне и на морене ледника на высотах выше 2000 м над ур. м.

Для построения временных серий радиального прироста ширина годичных колец на кернах измерялась на измерительном комплексе LINTAB с пакетом компьютерных программ TSAP (Rinn, 1996) с точностью 0,01 мм. После получения индивидуальных древесно-кольцевых рядов проводилось их перекрестное датирование (Douglass, 1919; Holmes, 1983). Для выявления связей прироста с климатическими параметрами выполнялась процедура стандартизации обобщенных серий с помощью программы CRONOL, что минимизирует влияние возраста на ширину колец и влияние соседних колец друг на друга, усиливая климатический сигнал в сериях (Methods..., 1990; Holmes, 1992).

Временные серии плодоношения (количество заложившихся шишек, 1-летних шишечек и полностью созревших 2-летних шишек на одном годичном побеге) строились на основе идентификации следов от этих шишек на коре и поперечных спилах побегов плодоносящих ветвей кедра (Воробьев и др., 1990). Для выявления связей с климатическими переменными выполнялась та же самая процедура стандартизации, как для серий прироста.

Южный макросклон Южно-Чуйского хребта (долина р. Джазатор). Длительность обобщенных древесно-кольцевых хронологий составила 268 лет для кедра и 310 лет для лиственницы из высокогорных лесов (2000–2200 м над ур. м.) в западной части южного макросклона и 252 года для лиственницы в восточной части, а также 90 лет для лиственницы из лесотундрового экотона (2200–2500 м над ур. м) центральной и восточной частей хребта.

В период современного потепления климата (рис. 1) амплитуда колебаний прироста у деревьев лиственницы в лесотундровом экотоне выше, чем в высокогорных лесах (среднеквадратическое отклонение 0,26–0,36 и 0,17–0,20 соответственно). Серии прироста более чувствительны к влиянию внешних факторов в экотоне (коэффициент чувствительности 0,28–0,30), где ярче выражено влияние внешних факторов, пре-

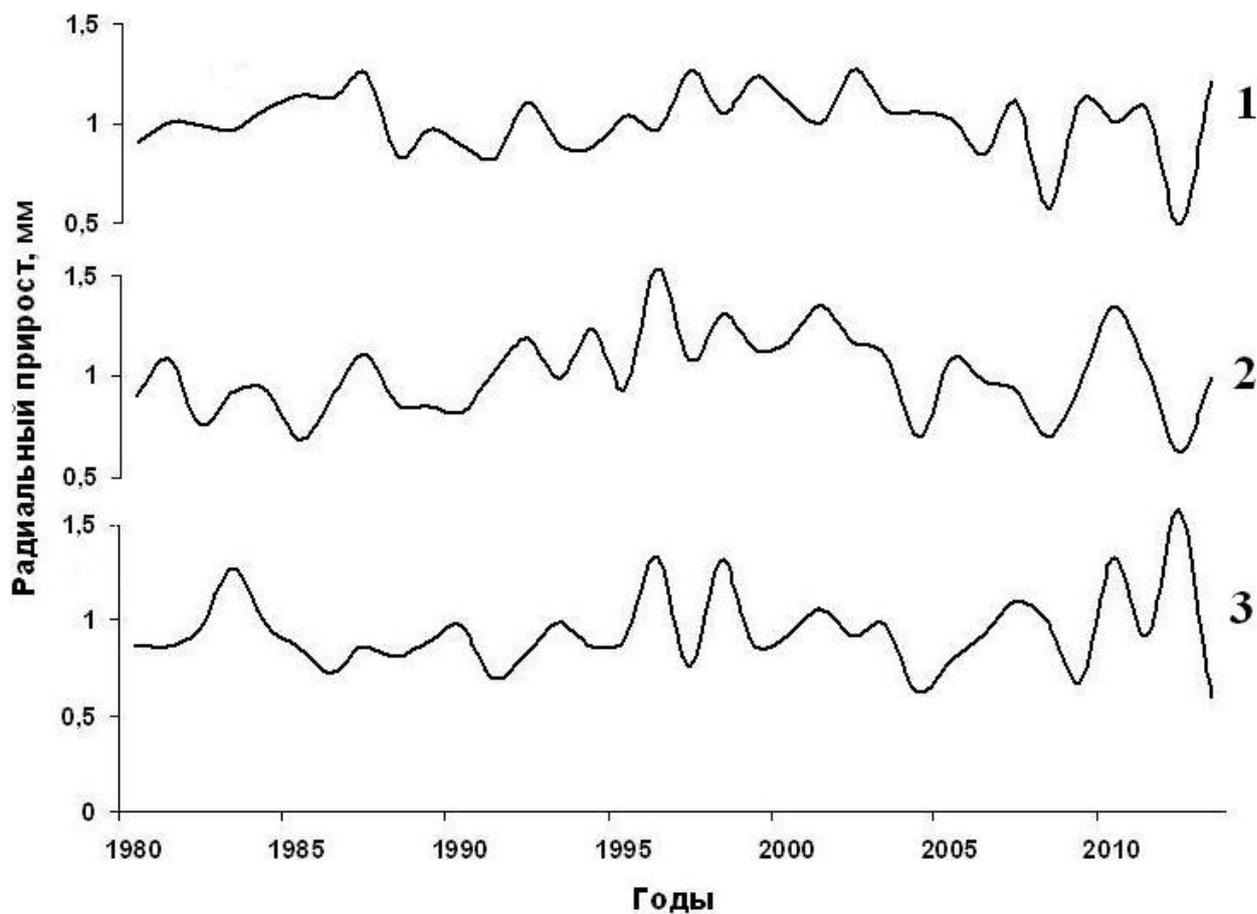


Рис. 1. Динамика радиального прироста деревьев кедра (1) и лиственницы (2) в высокогорных лесах и лесотундровом экотоне (3) на южном макросклоне Южно-Чуйского хребта, в долине р. Джазатор, в период современного потепления климата.

жде всего климатических, и снижено – фитоценологических, чем в лесах (0,19–0,24). Кроме того, чувствительность и амплитуда прироста выше у деревьев лиственницы, произрастающих в лесах восточной части южного макросклона, по сравнению с западной. Серии прироста «листопадной» лиственницы оказалась более чувствительными, чем «вечнозеленого» кедра.

В условиях криоаридного климата на южном макросклоне хребта климатические изменения достоверно сильнее влияют на радиальный прирост лиственницы, чем на этот показатель у кедра. Рост деревьев лиственницы в высокогорных лесах западной и центральной частях этого макросклона сходно реагирует на изменение температуры июня–июля (коэффициент корреляции $R = +0,29-0,36$ и $+0,35-0,41$ соответственно). Отклик радиального прироста деревьев на изменение осадков в западной, более влажной, части макросклона отрицательный (R от $-0,30$ до $-0,54$); в восточной, более сухой, осадки не лимитируют радиальный прирост, что связано, по-видимому, с сильными конкурентными взаимоотношениями между деревьями. В лесотундровом экотоне центральной и восточной частей южного макросклона прирост деревьев лиственницы положительно реагирует на изменения температуры июля ($R = +0,32$) и осадков июня ($R = +0,36$). В это время деревья испытывают дефицит почвенной влаги, для нормального роста им требуется дождевая влага. Кроме того, на всем протяжении высотного экологического профиля от высокогорных лесов до экотона в трех обследованных частях южного макросклона Южно-Чуйского хребта радиальный прирост обоих видов деревьев отрицательно связан с осадками мая ($R = -0,37$ для кедра и от $-0,30$ до $-0,55$ для лиственницы). Деревьям в мае достаточно почвенной влаги, а ее избыток в виде атмосферной снижает прирост у них.

На основе проведенной дендроклиматической реконструкции были выявлены наиболее выраженные периоды повышения и понижения летних температур за последние 300 лет. Периоды потепления отмечены в середине первой половины XVIII в., середине XVIII и XIX вв., на рубежах XVIII–XIX и XIX–XX вв., в конце XX в.; похолодания – в середине первой половины XIX в., начале и середине второй половины XX столетия.

Для высокогорных лесов южного макросклона хребта построены хронологии заложения, 1-летних (озимь) и 2-летних (урожай) шишек кедров длительностью 25 лет (рис. 2). Анализ этих хронологий показал, что в них присутствует не только обычный для динамики плодоношения этого вида 3-летний цикл, но и близкий к 11-летнему солнечному циклу, который более четко проявляется в хронологии зачатков шишек как свидетельство исходных погодных условий сроков их заложения. За исследуемый ретроспективный период у деревьев кедров, произрастающих в лесах, выделены периоды повышенного (1992–1998 и 2006–2014 гг.) и пониженного (1998–2006 гг.) заложения шишек. Построенные хронологии позволяют прогнозировать в следующем десятилетии низкий уровень заложения зачатков шишек у кедров. В динамике урожая аналогичная цикличность не выделяется, поскольку ее нарушают опадания разных поколений шишек на всем протяжении 3-летнего периода их развития на дереве, вызванные в основном колебаниями погодно-климатических условий.

В период современного потепления климата деревья кедров закладывали в среднем 1,3 шишки на побег (максимально – в 1992, 1996, 2009, 2013 гг. до 2,0 шт./побег, минимально – в 1999, 2004 гг. до 0,33 шт./побег). Лет с полным отсутствием зачатков шишек на деревьях кедров не зафиксировано. Озимей в среднем сохраняется 0,7 шт./побег. Средний урожай составляет около 50% от числа зачатков – 0,6 шт./побег. Чаще всего опадают зачатки шишек. Отмечены годы, когда опадания зачатков и озимей в течение 3-летнего периода формирования шишки на дереве были небольшими (например, 1999, 2001, 2002, 2012 гг.). Но были и годы (например, 1996, 1997, 2007 гг.), когда при высоком или среднем уровне заложения шишек урожай оказывался минимальным вплоть до полного его отсутствия. Установлены годы как с высокой урожайностью шишек деревьев (например, 2002, 2006, 2010, 2012 гг. до 1,25 шт./побег), так и годы с неурожаями (например, 1993, 1997, 2009 гг. до полного отсутствия шишек на деревьях). Причинами низких урожаев служат либо слабое заложение шишек за 2 года до их созревания, либо недостаточное их опыление в год, предшествующий их созреванию, вследствие неблагоприятных погодно-климатических условий в эти сроки.

Сопряженный анализ погодичной изменчивости климатических показателей и динамики плодоношения кедров показал, что уровень заложения шишек на побеге определяется температурой первой половины вегетационного сезона (коэффициент корреляции $R = +0,34-0,37$), когда формируется побег, на котором позднее заложатся шишки, и зимними осадками предшествующего года ($R = +0,33-0,42$), опосредованно влияющими через величину снежного покрова на рост и развитие будущего побега и, соответственно, количество шишек на нем. На уровень сохранности озимей (1-летних шишек) кедров отрицательно влияет температура августа ($R = -0,49$) – время прорастания пыльцевой трубки при подготовке к будущему оплодотворению. Связей погодичной динамики урожая и климатических факторов не выявлено. Величина урожая определяется всей совокупностью климатических условий предшествующих лет, воздействующих на заложившиеся зачатки и озимь.

Семеношение лиственницы в годы наблюдений было нерегулярным: от обильного урожая до полного неурожая. Семеношение лиственницы и кедров не синхронны.

Северный макросклон Южно-Чуйского хребта (долина р. Аккол). В этой долине произрастает только лиственница. Длительность обобщенных древесно-кольцевых хронологий составляет 612 лет для старовозрастных деревьев и 78 лет для молодых деревьев из высокогорных лесных массивов (2340–2380 м над ур. м.), и 35 лет для молодых деревьев морены ледника Софийский (2410–2500 м над ур. м.).

В период современного потепления климата (рис. 3) амплитуда колебаний прироста у молодых деревьев лиственницы на морене ниже, чем в высокогорных лесах. Серии прироста лиственницы чувствительнее к влиянию на радиальный прирост внешних факторов в лесах (коэффициент чувствительности 0,27), чем на морене (0,19). В условиях криоаридного климата северного макросклона Южно-Чуйского хребта радиальный прирост достоверно положительно связан с весенне-летней температурой: коэффициенты корреляции для хронологии, построенной по старовозрастным деревьям лиственницы, выше, чем по молодым ($R = +0,45-0,47$ и $+0,32-0,38$ соответственно). Значимая связь радиального прироста с осадками не выявлена.

На основе проведенной дендроклиматической реконструкции были выявлены наиболее выраженные периоды повышения и понижения весенне-летних температур за последние 500 лет. Периоды потепления отмечены в середине XVI в., начале XVII, середине первой половины XVIII, на рубеже XVIII и XIX вв., в конце XIX и XX вв.; похолодания – на рубеже XV и XVI вв., в конце XVI и XVII вв., в конце первой половины XIX в., начале и середине второй половины XX столетия.

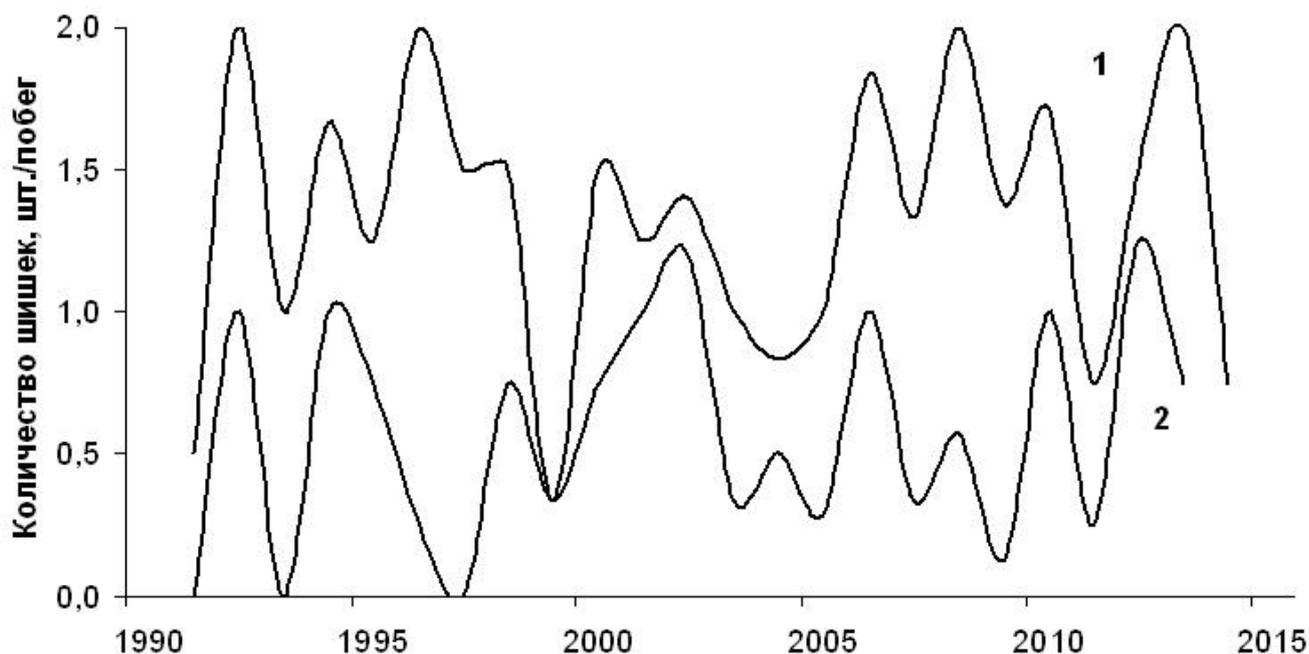


Рис. 2. Динамика плодоношения (1 – зачатки, 2 – зрелые шишки) деревьев кедра в высокогорных лесах на южном макросклоне Южно-Чуйского хребта, в долине р. Джазатор, в период современного потепления климата.

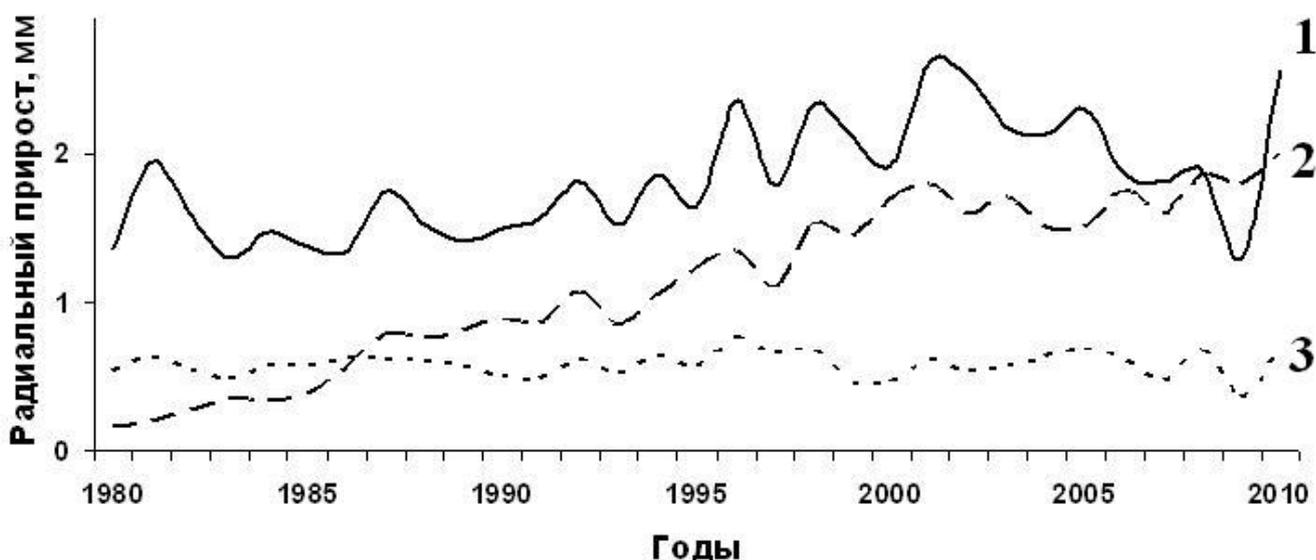


Рис. 3. Динамика радиального прироста молодых (1) и старовозрастных (3) деревьев лиственницы в высокогорных лесах и на молодых моренах (2) на северном макросклоне Южно-Чуйского хребта, в долине р. Аккол, в период современного потепления климата.

На морене произрастает также только лиственница. На последней стадии постгляциальной сукцессии (более 2 км от ледника) она встречается единично или био группами, состоящими из двух-трех одновозрастных особей или одного лидерного дерева и 3–5 более молодых особей. Возраст деревьев лиственницы на этой стадии не превышает 100 лет. Во второй полосе второй стадии постгляциальной сукцессии молодые деревья встречаются единично, их возраст не превышает 50 лет. Они приурочены, главным образом к мезопонижениям моренного рельефа. До 1985 г., когда возраст молодых деревьев не превышал 15 лет, они росли в условиях естественной защиты мезорельефа, приросты ствола по радиусам, направленным к леднику и от ледника, не отличались друг от друга. При дальнейшем росте дерева (после 1985 г.) его прирост по направлению к леднику начал снижаться в среднем на 33 % по сравнению с приростом по направлению от ледника. Отдельные деревья лиственницы начали плодоносить.

Таким образом, динамика радиального прироста и плодоношения кедра сибирского и лиственницы сибирской Южно-Чуйского хребта (Горный Алтай) зависит от погодичных погодно-климатических условий и подчиняется внутривековым, вековым и сверхвековым колебаниям климата, но корректируется локальными условиями речных долин на разных макросклонах хребта.

Работа частично поддержана РФФИ (13-05-00762).

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев В.Н., Горошкевич С.Н., Савчук Д.А. Ретроспективное изучение динамики половой репродукции кедра сибирского // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. – Свердловск, УрО АН СССР, 1990. – С. 33–34.

Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurements // Tree-Ring Bull., 1983. – Vol. 44. – P. 69–75.

Holmes R.L. Program CRONOL. – Tuscon, 1992.

Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences / Cook E.R., Kairukstis L.A., eds. – Dordrecht–Boston–London: Kluwer Acad. Publ., 1990. – 394 p.

Rinn F. TSAP v.3.5. Computer program for tree-ring analysis and presentation. – Heidelberg: Frank Rinn Distribution, 1996. – 264 p.

SUMMARY

Tree ring width chronologies of Siberian larch and Siberian stone pine as well as seed cone production chronologies of Siberian stone pine in high altitudinal forests, forest-tundra ecotone and glacier moraine on the southern (the Dzhazator river valley) and northern (the Akkol river valley) slopes of the South Chuisky Range (the Altai Mountains) were analyzed under climate changes.

УДК 574.24:582.973:581.19:543.544.5.68.7

И.Г. Боярских

I.G. Boyarskikh

ИЗМЕНЕНИЕ ВТОРИЧНОГО МЕТАБОЛИЗМА РАСТЕНИЙ В ЗОНАХ АКТИВНЫХ СЕЙСМОТЕКТОНИЧЕСКИХ ПРОЯВЛЕНИЙ ГОРНОГО АЛТАЯ

CHANGE OF PLANTS SECONDARY METABOLISM IN AREAS OF ACTIVE SEISMOTECTONIC MANIFESTATIONS OF THE ALTAI MOUNTAINS

Показано, что эндогенные геофизические и геохимические аномалии в локальных зонах активных сейсмотектонических проявлений могут оказывать выраженное влияние на накопление отдельных групп и индивидуальных компонентов флавоноидов и гидроксикоричных кислот в плодах и листьях жимолости синей. Достоверные корреляции установлены между содержанием отдельных классов полифенолов и макро-и микроэлементов Ca, K, Cu, Zn, Fe, Ni, Na и Rb, а также соотношениями ключевых в физиологии растений химических элементов Ca/K, K/Na, Ca/Na, Ca/Fe и Mg/Fe в листьях и плодах *Lonicera caerulea*.

В зонах протекания активных тектонических процессов формируются аномальные геофизические и геохимические поля разной степени неоднородности, способные воздействовать на природную среду. Повышенной (даже по отношению к разломной зоне) трещиноватостью и проницаемостью горных пород характеризуются структурные узлы – участки сочленения разнонаправленных разломных зон различного иерархического уровня, которые создают специфические неоднородные условия обитания растительных популяций, определяя тем самым их структуру. Целью данной работы было изучение изменений вторичного метаболизма растений в зонах активных сейсмотектонических проявлений Горного Алтая (на примере модельного вида *Lonicera caerulea* L. s. l. – жимолости синей). С этой целью проведены комплексные исследования в нескольких зонах разломов северо-западной и юго-восточной частей Горного Алтая.

Объектами исследования служили популяции *L. caerulea*, находящиеся в зонах: Кубадринского глубинного разлома (долина р. Курайка); системы разломов на границе Северо-Чуйского хребта и Курайской межгорной впадины (долины р. Актру); узлах сочленения Джазаторского разлома, (устьевые участки притоков р. Джазатор – рек Ильдыгем, Узургу, Тюнь, а также участки слияния рек Ак-Алахи и Аргута); зоне магнитной аномалии у подножия Катунского хребта, образованной серией активных разломов, пересекающих отрог хребта и разделяющих различные по геомагнитным свойствам породы.

Для картирования зоны геологической неоднородности нами использовались показатели напряженности геомагнитного поля (ГМП), согласно широко распространенному в практике геологической разведки методу (Магниторазведка ..., 1980). Разломные зоны и зоны повышенной трещиноватости в узлах сочленения разломов четко выделяются высокоградиентными понижениями или повышениями значений ГМП. Наиболее высокоградиентные перепады ГМП были зафиксированы в пределах участка у подножья Катунского хребта. Градиент ГМП здесь принимал значения от 53,5 до 72,6 мкТл при фоновых значениях около 60 мкТл (Боярских и др., 2012а). Эманационное поле радона также отчетливо отражает расположение разломных зон, проводящих радон из глубинных слоев литосферы. В зонах разломов концентрация радона повышалась до 400–3200 Бк/м³ при ее фоновом значении около 20 Бк/м³. Увеличение содержания ртути, может указывать на периодическую активизацию конкретных участков разломных зон. В зависимости от района исследований концентрация ртути изменялась в почве от 30 нг/г до до 910 нг/г, в почвенном и приземном воздухе от 2 до 40 нг/м³. В зоне повышенной трещиноватости Кубадринского разлома отмечалось превышение глобального фонового уровня ртути в атмосферном воздухе (1,6 нг/м³) более чем в 20 раз (Боярских и др., 2012б).

Содержание биологически активных фенольных соединений (БАС) в листьях и плодах жимолости синей определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Идентификация отдельных компонентов анализируемых экстрактов и оценка их относительного содержания проводилась с помощью ВЭЖХ-МС анализа. Основные компоненты плодов жимолости синей – это антоцианы (цианидин-3-глюкозид), флавонолы (гликозиды кверцетина), флавоны (гликозиды лютеолина) и производные ги-

Таблица

Содержание флавоноидов и гидроксикоричных кислот в листьях и плодах *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* из популяций Горного Алтая (мг/100 г воздушно-сухой массы)

Компонент	Листья		Плоды	
	среднее	лимиты	среднее	лимиты
Цианидина глюкозид (RT = 14,8)	0	0	1360	291–3067
Неохлорогеновая к-та (RT = 8,7)	0	0	30	0–84
Хлорогеновая к-та (RT = 13,3)	932	78–2518	217	36–544
Изомер хлорогеновой к-ты (RT = 13,9)	131	20–345	0	0
Гликозид кверцетина с М.м.=742,19 (RT = 16,1)	29	0–85	0	0
Гликозид кверцетина с М.м.=756,20 (RT = 16,7)	57	0–144	0	0
Гликозид лютеолина с М.м. = 596,14 (RT = 17,7)	195	14–348	27	0–74
Гликозид кверцетина с М.м. = 610,15 (RT = 17,9)	147	11–322	8	0–29
Рутинозид кверцетина с М.м. = 610,15 (Рутин) (RT = 18,6)	99	0–260	36	0–97
Гликозид лютеолина с М.м. = 580,14 (RT = 18,8)	392	66–764	8	0–44
Гликозид лютеолина с М.м. = 594,16 (RT = 19,1)	50	0–212	2	0–13
Гликозид кверцетина с М.м. = 464,10 (RT = 19,5)	261	39–857	42	9–100
Гликозид лютеолина с М.м. = 594,16 (RT = 19,7)	91	19–232	0	0
Гликозид лютеолина с М.м. = 448,10 (RT = 20,0)	1762	221–3324	25	0–122
Рутинозид лютеолина с М.м. = 624,17 (RT = 20,2)	58	26–120	1	0–17
Неизв. флавоноид с М.м. = 564,15 (RT = 20,5)	113	54–196	0	0
Гликозид лютеолина с М.м. = 594,16 (RT = 21, 2)	117	40–258	0	0
Дикофеилхинная к-та с М.м. = 516,11 (RT = 21,5)	1367	175–2890	7	0–26
Гликозид апигенина с М.м. = 432,10 (RT = 22,1)	170	61–275	0	0
Дикофеилхинная к-та с М.м. = 516,11 (RT = 22,4)	212	20–575	7	0–40
Гликозид лютеолина с М.м. = 462,11 (RT = 23,0)	217	0–509	0	0
Апигенин с М.м. = 270,05 (RT = 27,3)	0	0	1	0–23
Лютеолин с М.м. = 286,05 (RT = 27,6)	15	0–65	0	0
Сумма антоцианов	0	0	1443	353–3309
Сумма производных ГКК	2642	293–5520	261	43–571
Сумма флаванолов	592	82–1489	85	22–186
Сумма флавонов	2998	561–5447	93	16–191
Сумма полифенолов	6848	1153–12295	1824	499–3836

дросикоричных кислот (ГКК) (хлорогеновая, неохлорогеновая и дикофеилхинная кислоты). В экстрактах листьев *L. caerulea* было выявлено наличие производных ГКК – хлорогеновой и дикофеилхинной кислот, рутина, присутствие в большом количестве производных лютеолина, апигенина и кверцетина. Причем разные подвиды жимолости алтайского происхождения *L. caerulea* subsp. *altaica* (Pall.) Gladkova и *L. caerulea* subsp. *pallasii* Ledeb. отличались по индивидуальному составу и по количественному содержанию отдельных компонентов БАС в листьях (Боярских и др., 2014). В связи с чем для сравнительного анализа изменений уровня накопления полифенолов в дальнейшем использовали только алтайский подвид жимолости синей. Сравнительный анализ хроматограмм экстрактов листьев и плодов *L. caerulea* subsp. *altaica*, собранных в природных популяциях, показал сходный качественный состав по основным индивидуальным компонентам БАС (табл.). Состав минорных компонентов изменялся в зависимости от места произрастания этого подвида *L. caerulea*.

Количественные показатели индивидуально-группового состава биологически активных веществ имели значительные различия в зависимости от места произрастания растений (см. табл.). В пределах одной популяции между растениями, произрастающими в сходных микроклиматических условиях, в экстрактах из плодов и листьев *L. caerulea* subsp. *altaica* наблюдалась значительная разница по содержанию классов фенольных соединений (рис. 1), а также отдельных компонентов. На всех изученных участках отмечалось значительное (в 3–10 раз) увеличение содержания антоцианов и производных ГКК в плодах *L. caerulea*

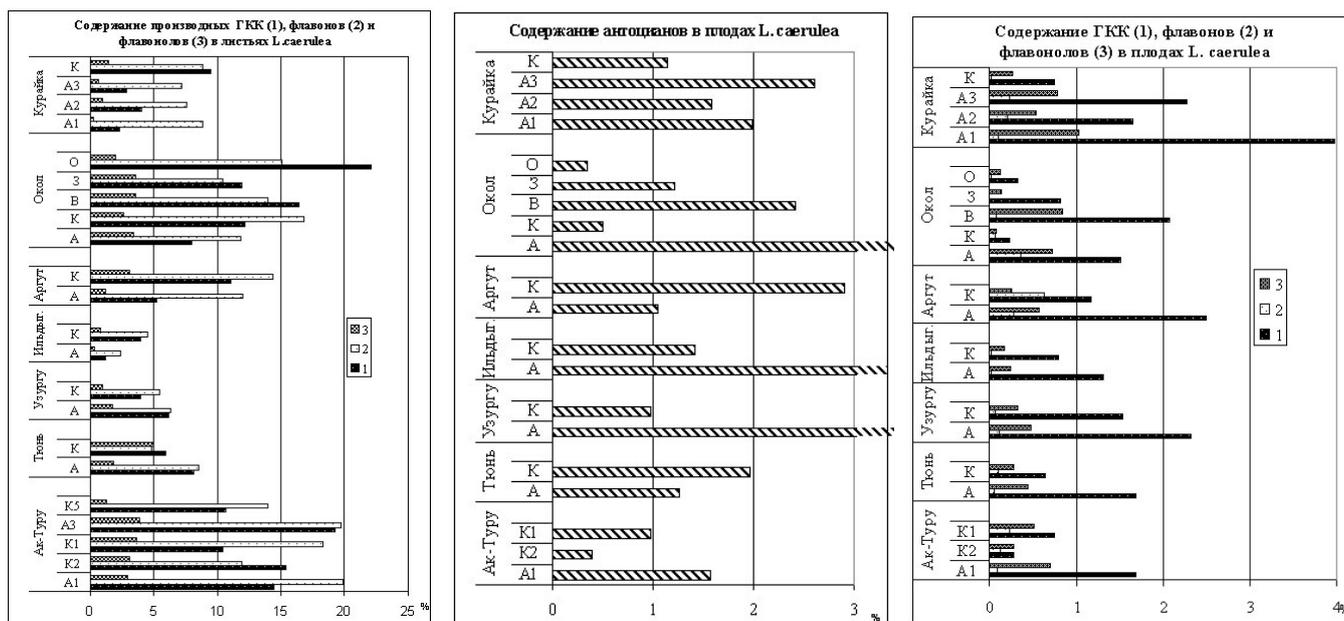


Рис. 1. Сравнительная оценка содержания отдельных классов БАС в плодах и листьях растений *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* из разных по геоэкологическим характеристикам участков. По горизонтали – площадь хроматографических пиков в %, по вертикали – точки отбора проб. А – зоны геоэкологических аномалий; К – контрольные площадки; В, З и О – площадки, различающиеся по комплексу геохимических и геофизических факторов. 1 – сумма ГКК, 2 – сумма флавонов, 3 – сумма флавонолов.

subsp. *altaica*, собранных на площадках, находящихся в зонах локальных геохимических и геофизических аномалий (повышенная концентрация ртути и отдельных микроэлементов и радионуклидов, высокоградиентное магнитное поле) (Боярских и др., 2014).

На одном из участков проведения исследований (р. Окол, Катунский хр.) отмечалось значительное увеличение уровня накопления БАС в плодах и одновременное уменьшение содержания их отдельных компонентов в листьях растений из зоны магнитной аномалии (А) и из микропопуляции в зоне активного тектонического разлома (В), что говорит о возможном интенсивном оттоке полифенолов в аттрагирующие органы (плоды) под влиянием стресса. Известно, что БАС в растениях проявляют многофункциональное биологическое действие, изменение их синтеза часто рассматривают как адаптивную реакцию растений на различные условия произрастания (Запрометов, 1996). Флавоноиды и ГКК способны образовывать устойчивые комплексы с ионами тяжелых металлов, обеспечивая секвестирование (арест) их избыточного количества, попадающего в растения из почвы. Считается, что тем самым флавоноидные соединения предотвращают развитие окислительного стресса (Gould et al., 2002). Содержание химических элементов и уровень накопления БАВ в органах растений изменялись в процессе созревания плодов. Достоверные на 95%-ном и более высоких доверительных уровнях линейные связи с отдельными классами БАВ установлены для макроэлементов Са и К и их соотношений, изменение которых является одним из факторов регуляции устойчивости клеток. Из микроэлементов на изменение концентрации БАВ в органах растений достоверно влияли Cu, Zn, Fe, Ni, Na и Rb. Значимое влияние на синтез БАВ оказывали соотношения ключевых в физиологии растений химических элементов Са/К, К/Na, Са/Na, Са/Fe и Mg/Fe.

Комплексные геоэкологические и ботанические исследования показали, что в локальных зонах активных тектонических разломов в популяциях *L. caerulea* наблюдается увеличение уровня накопления в плодах флавоноидов и гидроксикоричных кислот. Достоверные корреляционные зависимости установлены между содержанием отдельных классов полифенолов и макро-и микроэлементов Са, К, Cu, Zn, Fe, Ni, Na и Rb, а также соотношениями ключевых в физиологии растений химических элементов Са/К, К/Na, Са/Na, Са/Fe и Mg/Fe в листьях и плодах *Lonicera caerulea*.

ЛИТЕРАТУРА

Боярских И.Г., Сысо А.И., Худяев С.А. и др. Особенности элементного и биохимического состава *Lonicera caerulea* L. в локальной геологически активной зоне Катунского хребта (Горный Алтай) // Геоф. процессы и биосфера, 2012а. – Т. 11, № 3. – С. 70–84.

Боярских И.Г., Сысо А.И., Агатова А.Р. и др. Элементный состав почв и метаболизм растений в зонах сейсмо-активных разломов (Курайский хребет, Горный Алтай) // Тяжелые металлы и радионуклиды в окружающей среде: Материалы VII междунар. науч.-практ. конф. (4–8 октября 2012 г., Семей). – Семей, 2012б. – Т 1. – С. 422–429.

Боярских И.Г., Васильев В.Г., Кукушкина Т.А. Содержание флавоноидов и гидроксикоричных кислот в *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) в популяциях Горного Алтая // Раст. ресурсы, 2014. – Вып. 1. – С. 105–121.

Запаметов М.Н. Фенольные соединения и их роль в жизни растения. – М.: Наука, 1996. – 45 с.
Магниторазведка. Справочник геофизика / Под ред. В.Е. Никитского, Ю.С. Глебовского. – М.: Недра, 1980. – 367 с.

Gould K.S., Mckelvie J, Markham K.R. Do anthocyanins function as antioxidants in leaves? Imaging of H₂O₂ in red and green leaves after mechanical injury // Plant, Cell and Environment, 2002. – No. 25. – P. 1261–1269.

SUMMARY

It is shown that endogenous geophysical and geochemical anomalies in the local geo-active zones might affect the accumulation of individual groups and individual components of flavonoids and hydroxycinnamic acids in the fruit and leaves of the *Lonicera caerulea*. Reliable correlations were installed between the content of individual classes of polyphenols and macro- and microelements Ca, K, Cu, Zn, Fe, Ni, Na и Rb, as well as ratios of physiologically important for plants chemical elements in the leaves and fruits of *L. caerulea*.

УДК 581.55:581.552:581.557.24:502

М.А. Глазырина, Н.В. Лукина, Е.С. Огорокова

M.A. Glazyrina, N.V. Lukina, E.S. Okorokova

POTENTILLA BIFURCA L. НА ТЕХНОГЕННЫХ СУБСТРАТАХ

POTENTILLA BIFURCA L. ON ANTHROPOGENIC SUBSTRATES

В работе представлены результаты изучения пространственной, возрастной и морфологической структур ценопопуляций *Potentilla bifurca*, произрастающих на золоотвалах Урала (таежная и лесостепная зоны), а также мезоструктуры листьев и показателей микотрофности данного вида. Показано, что ценопопуляции *P. bifurca*, произрастающие в условиях золоотвалов на рекультивированных участках, являются нормальными неполночленными. Поддержание популяций происходит преимущественно вегетативным путем. На биометрические параметры особей, на анатомическую структуру листа и показатели микоризы оказывают влияние зонально-климатические условия.

Введение

В промышленно развитых районах Урала наблюдается рост территорий, подвергающихся антропогенной и техногенной трансформации, что влечет за собой уменьшение экологического и фитоценотического разнообразия видов растений, приводит к упрощению структуры сообществ, понижению их продуктивности, синантропизации растительного мира. В тоже время данные процессы зачастую сопровождаются появлением неаборигенных видов во флоре нарушенных территорий. Занос антропохорных видов в разные регионы и их дальнейшая натурализация способствует перестройке естественного хода флорогенеза. Формирование адвентивных фракций флор различных регионов приводит к сближению флор, развивающихся в разных природно-климатических условиях (Тохтарь, Грошенко, 2008). В связи с этим необходимо отслеживать миграции адвентивных растений, изучать их эколого-биологические свойства и взаимоотношения с аборигенными видами, изучать закономерности формирования синантропных фитоценозов, давать оценку их значимости в продуктивности растительного покрова и в почвообразовательных процессах (Третьякова, Мухин, 2001).

В лаборатории антропогенной динамики экосистем УрФУ более 50 лет проводятся комплексные исследования по проблеме биологической рекультивации и изучению процессов естественного восстановления растительности нарушенных промышленностью земель. За прошедшее время сотрудниками лаборатории были изучены многие промышленные отвалы Урала. Ведется мониторинг изменения флористического состава техногенных объектов, а также растительных сообществ и ценопопуляций отдельных видов.

Целью настоящей работы является изучение ценопопуляций *Potentilla bifurca* L., произрастающих в растительных сообществах, формирующихся в процессе самозарастания на золоотвалах Урала в разных зонально-климатических условиях.

Potentilla bifurca является хамефитом, ксеромезофитом, а так же представляет собой лекарственное, кормовое, медоносное растение (Иллюстрированный определитель..., 2007). Естественные места обитания – Европейская часть: Волжско-Камская, Заволжье, Нижне-Волжская; Западная Сибирь: Верхне-Тобольская, Иртышская, Алтайская; Восточная Сибирь: все районы (Флора СССР, 1941). На Урале он распространен в лесной зоне Предуралья, в лесной зоне Зауралья и Западно-Сибирской равнины, р. Ай у пос. Межевой (Куликов, 2005). Для Среднего Урала является заносным видом. Встречается на выгонах, в степях, по залежам, по железнодорожным насыпям, по обочинам дорог (Определитель..., 1994).

Исследования проводились в июле 2013 г. на золоотвалах Верхнетагильской ГРЭС (ВТГРЭС) и Южноуральской ГРЭС (ЮУГРЭС).

Золоотвал ВТГРЭС расположен в Свердловской области (таежная зона). Площадь золоотвала составляет 125 га, высота дамб от 0 до 25 м. Золоотвал образован золой бурых углей Челябинского (Коркинский разрез, Калачевские шахты) и Богословского месторождений. По физическому строению зола представляет собой бесструктурную, рыхлую, слабосцементированную массу (табл. 1, 2). Аэрация золы от 40 до 58 %, водопроницаемость – в 5–8 раз выше, чем почвы.

Таблица 1

Механический состав зольного субстрата (расчет в % на воздушно-сухую навеску)
(Экологические основы..., 2011)

Наименование объекта	Гигроскопическая влага	Потеря при обработке HCl	Количество частиц						Наименование субстрата
			Песок, мм		Пыль, мм			Ил	
			Средний	Мелкий	Крупная	Средняя	Мелкая		
			1–0,25	0,25–0,05	0,05–0,01	0,01–0,005	0,005–0,001	<0,001	
ВТГРЭС	–	19,47	0,53	4,23	56,08	5,45	9,33	4,91	Супесь
ЮУГРЭС	0,60	14,53	27,70	41,26	6,74	3,60	2,30	3,68	Песок

Таблица 2

Химический состав зольного субстрата (Экологические основы..., 2011)

Наименование объекта	Валовое содержание основных элементов (% на прокаленную навеску)						N, %	Содержание подвижных элементов, мг/100 г золы		pH по KCl
	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	CaO	MgO	SO ₃		P ₂ O ₅	K ₂ O	
ВТГРЭС	48,4	23,4	14,2	4,9	2,9	3,8	следы	23,5	7	8,5
ЮУГРЭС	58,3	31,4	7,2	2	0,3	0,7	0,08	2,7	1,6	8

Биологическая рекультивация на части золоотвала была начата в 1968–1970 гг., продолжалась в последующие годы. Применялось нанесение слоя глинистого грунта толщиной 10–15 см полосами 7–10 м, с таким же межполосным пространством, с ориентацией полос перпендикулярно господствующему направлению ветра.

С запада, востока и юга золоотвал окружают естественные растительные ассоциации. С севера к золоотвалу примыкают участки нарушенной территории, покрытые разнотравно-бобово-злаковыми растительными группировками. С запада золоотвал граничит с низинным лугом и участками смешанного леса. С юга располагается хвойно-смешанный лес. Лес представлен березняками, сосняками, осинниками, ельниками. В подлеске – *Sorbus aucuparia* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Juniperus communis* L. Травяной покров образован лесным и луговым разнотравьем, восточный склон золоотвала спускается к злаково-разнотравному лугу в пойме р. Тагилки. Общим признаком для естественных растительных сообществ, окружающих золоотвал, является сильная злаковость травостоя. В травостое дамб преобладают *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Sonchus asper* (L.) Hill, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop, *Filipendula vulgaris* Moench., *Tussilago farfara* L., *Polygonum aviculare* L. (Экологические основы и методы..., 2002).

Золоотвалы ЮУГРЭС («старый» и «новый») расположены в Челябинской области, в пойме р. Увельки (лесостепная зона). Золоотвалы образованы золой Челябинских углей. По механическому составу зола представлена фракциями песка и пыли с большой примесью измельченного шлака (табл. 1). По валовому химическому составу зола углей в общих чертах соответствует алюмосиликатным образованиям, которые не содержат в доступной форме элементов минерального питания растений (табл. 2) (Экологические основы..., 2011).

Высота «старого» золоотвала 10–15 м, площадь 68 га. Опытные работы начаты в 1964 г., в 1965–1966 гг. вся поверхность золоотвала была покрыта слоем черноземной почвы и засеяна чистыми культурами *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Medicago media* Pers., *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC (Чибрик, Лукина, Глазырина, 2004). «Новый» золоотвал находится в 5 км к югу от Южноуральской ГРЭС. Площадь I и II секций золоотвала – 213 га.

Материалы и методика

Сбор фактического материала проведен по общепринятым методикам (Корчагин, 1964; Понятовская, 1964). Обследование проводилось детально-маршрутным методом. В исследуемых растительных сообществах случайным образом были заложены учетные площадки (S = 0,25 м²) на золоотвале ВТГРЭС – 32 шт.,

на «старом» золоотвале ЮУГРЭС – 37 шт., на «новом» золоотвале ЮУГРЭС – 47 шт. На данных площадках изучалась горизонтальная структура ценопопуляций *Potentilla bifurca*, возрастная структура и плотность особей. Далее особи *Potentilla bifurca* с этих площадок были выкопаны. В комнатных условиях растения высушивались до воздушно сухого состояния. Особи *Potentilla bifurca* разбирались по возрастным состояниям (Онтогенетический атлас..., 2004) и взвешивались на весах Sartorius с точностью до 0,01 г.

Проведен морфологический анализ вегетативных и генеративных особей для каждого возрастного состояния. Для анализа было взято на ВТГЭС 278 особей *Potentilla bifurca*, из них 189 вегетативных и 89 генеративных особей, на ЮУГРЭС: на «старом» золоотвале было взято 650 особей, из них 608 вегетативных и 42 генеративных; на «новом» золоотвале – всего 184 особи, из них 83 вегетативных и 101 генеративная особь.

Морфологический анализ вегетативных особей проведен по 6 признакам: высота особи, см; количество листьев, шт.; количество пар листочков в листьях, шт.; длина листа, см; ширина листа, см; масса растения, г. Анализ генеративных особей проводился по 11 признакам: высота особи, см; количество генеративных побегов, шт.; количество вегетативных побегов, шт.; высота генеративных побегов, см; высота вегетативных побегов, см; количество листьев, шт.; количество пар листочков в листьях, шт.; длина листа, см; ширина листа, см; количество цветков, шт.; масса растения, г.

Собранный материал обработан стандартными методами математической статистики (Зайцев, 1973). Для обработки полученных данных использовались программный пакет MS Office (Excel) и Statistica 6.0. Оценивалась достоверность ($p < 5\%$).

Также были определены индексы возрастности ценопопуляций (Δ) (Уранов, 1975), эффективности (ω) (Животовский, 2001), восстановления (I_v) и замещения (I_z) (Жукова, 1986).

Для изучения микоризы *Potentilla bifurca* во всех ценопопуляциях случайным образом отбиралось по 30 особей. Для анализа у растений отделялись боковые корни 1–2 порядка, так как более толстые корни гриба, как правило, не содержат. Обработка корней производилась по методике Селиванова (Селиванов, 1981). Препараты просматривались под микроскопом «МИКМЕД-5» при увеличении 120 раз. В каждом поле зрения определяли обилие гриба. На основании просмотра 100 полей зрения высчитывались следующие средние показатели: частота встречаемости микоризной инфекции (F , %), степень микотрофности растений (D , баллы), коэффициент интенсивности микоризной инфекции (C , %).

Для изучения мезоструктуры листьев *Potentilla bifurca* на золоотвалах были отобраны в полевых условиях и зафиксированы в 70 % этиловом спирте листья особей, находящихся в стадии g_2 . В камеральных условиях делались временные препараты (листья нарезались на охлаждающем микротоме ОМТ 0228, толщина среза 35 мкм). Эти препараты просматривались на микроскопе «МИКМЕД-5» при увеличении 100 раз с помощью окуляр-микрометра с ценой деления 1 мк. Были измерены следующие параметры: толщина листа, мкм; толщина мезофилла, мкм; толщина верхнего и нижнего эпидермиса, мкм.

Результаты и их обсуждение

При обследовании золоотвалов были обнаружены ценопопуляции *Potentilla bifurca*. На золоотвале ВТГРЭС *Potentilla bifurca* произрастает в луговом растительном сообществе, формирующемся на рекультивированном участке с полосным нанесением грунта. Видовой состав данного сообщества представлен 54 видами, из них преобладают: *Pimpinella saxifraga* L. (коэффициент встречаемости (КВ) – 96,9 %, обилие – Cor_1 – Cor_2), *Poa pratensis* L. (КВ – 84,4 %, Cor_1 – Cor_2), *Plantago media* L. (КВ – 62,5 %, Cor_1 – Cor_2). *Potentilla bifurca* произрастает преимущественно на полосах грунта, где ее КВ составляет 43,8 %, обилие Sp gr – Cor_1 . Общее проективное покрытие (ОПП) травянистыми видами в среднем – 47 %, изменяется от 5 (на золе) до 95 % (на грунте).

На «старом» рекультивированном золоотвале ЮУГРЭС *Potentilla bifurca* произрастает в травянистом растительном сообществе, представленном 59 видами, из них преобладают: *Agropyron cristatum* (КВ – 75,7 %, Sol), *Potentilla argentea* L. (КВ – 67,6 %, Sp – Cor_1). КВ *Potentilla bifurca* равен 29,5 %, обилие Sp gr . ОПП травянистыми видами в среднем составляет 30,1 %, изменяясь от 10 до 60 %.

На II секции «нового» золоотвала ЮУГРЭС на частично рекультивированной территории в формирующемся травянистом сообществе встречены локусы *Potentilla bifurca*. Видовой состав сообществ представлен 61 видом, преобладают: *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit. (КВ – 44,7 %, Sol – Sp), *Poa pratensis* (КВ – 74,5 %, Cor_1 – Cor_2). КВ *Potentilla bifurca* составляет 19,1 %, обилие Sp gr . ОПП в среднем равно 28,8 %, изменяясь от 7 до 60 %.

Наибольшее сходство было выявлено между растительными сообществами «старого» и «нового» золоотвалов ЮУГРЭС (коэффициент Т. Сьеренса $K_c = 0,54$), наименьшее – между золоотвалом ВТГРЭС и «новым» золоотвалом ЮУГРЭС ($K_c = 0,17$).

Проведенный анализ флоры исследуемых участков золоотвалов ВТГРЭС и ЮУГРЭС показал, что наиболее многочисленным является семейство Asteraceae, которое включает на ВТГРЭС 11 родов, 12 видов; на «старом» золоотвале ЮУГРЭС – 9 родов и 17 видов; на «новом» золоотвале ЮУГРЭС – 11 родов, 15 видов. Далее следует семейство Poaceae, которое содержит соответственно: 8 родов, 8 видов; 8 родов, 9 видов; 11 родов, 13 видов, а также Fabaceae – 6 родов, 7 видов; 3 рода, 4 видов; 8 родов, 8 видов.

Анализ ценопопуляций (ЦП) *Potentilla bifurca* в условиях золоотвалов показал, что всем им характерен групповой тип пространственного распределения.

Плотность ЦП *Potentilla bifurca* на золоотвале ВТГРЭС изменяется в пределах от 4 до 79 особей на площадку, в среднем на площадку приходится 22 особи, на «старом» золоотвале ЮУГРЭС – от 13 до 194, в среднем на площадку – 92 особи, на «новом» золоотвале от 9 до 40, в среднем на площадку – 26 особей.

Анализ возрастной структуры ЦП *Potentilla bifurca* показал, что все они являются нормальными, неполночленными (рис. 1). Поддержание популяций происходит вегетативным путем. Возрастной спектр на ВТГРЭС трехвершинный, на «старом» золоотвале ЮУГРЭС – двухвершинный, на «новом» золоотвале – одновершинный.

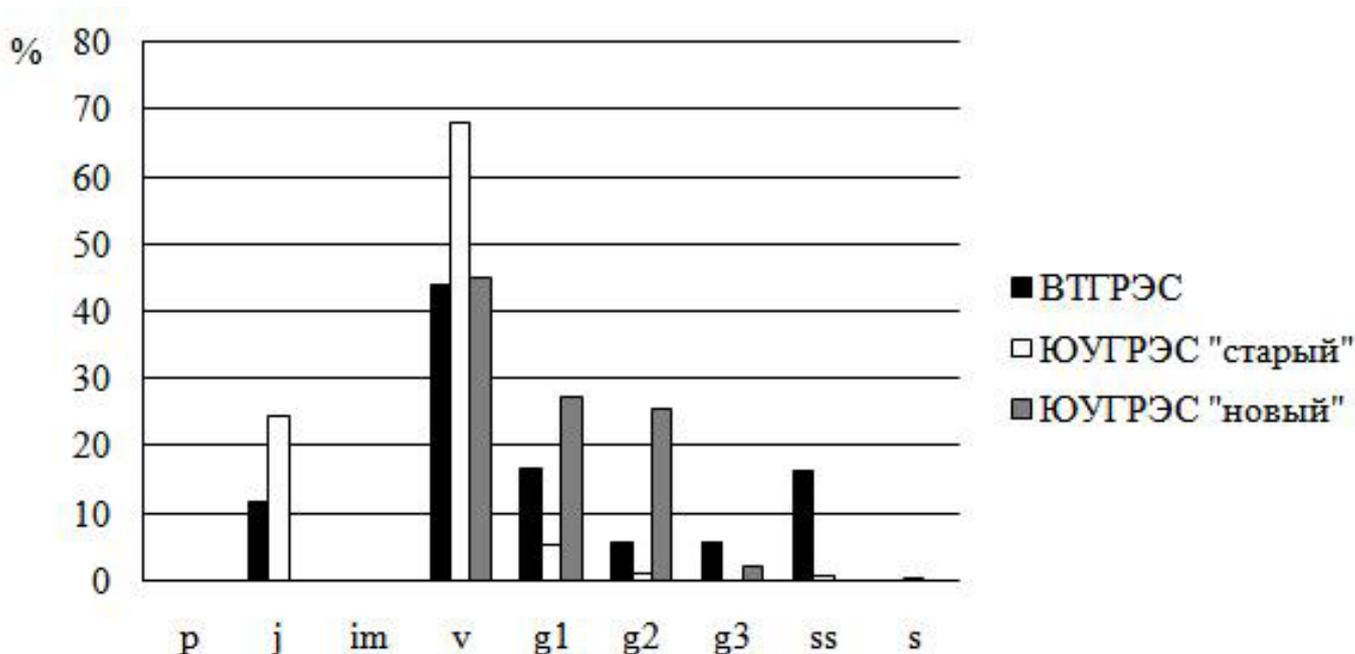


Рис. 1. Возрастной спектр ценопопуляций *Potentilla bifurca* на золоотвах.

Индекс возрастности (Δ) ЦП *Potentilla bifurca* составил на ВТГРЭС $\Delta = 0,31$, на ЮУГРЭС: «старый» золоотвал – $\Delta = 0,12$, «новый» золоотвал – $\Delta = 0,27$. Изученные ЦП представлены преимущественно молодыми особями, и влияние их во всех популяциях на среду невелико.

Анализ индекса эффективности показал, что на золоотвале ВТГРЭС ($\omega = 0,4926$) и на «старом» золоотвале ЮУГРЭС ($\omega = 0,3559$) ЦП *Potentilla bifurca* согласно критерию «дельта-омега» являются молодыми, а на «новом» золоотвале ЮУГРЭС – ЦП зреющая.

Индекс восстановления (I_v) ЦП *Potentilla bifurca* выше индекса замещения (I_z) на золоотвале ВТГРЭС и на «старом» золоотвале ЮУГРЭС, так как в данных ЦП преобладает особи прегенеративного периода (табл. 3). На «новом» золоотвале ЮУГРЭС индексы равны, это связано с тем, что преобладают особи генеративного состояния.

Таблица 3

Индексы восстановления и замещения *Potentilla bifurca* на золоотвалах

Золоотвалы	Ив	Из
ВТГРЭС	2,01	1,26
ЮУГРЭС «старый»	14,31	12,27
ЮУГРЭС «новый»	0,82	0,82

При сравнении биометрических показателей *Potentilla bifurca* установлено, что более крупные особи произрастают на золоотвале ВТГРЭС (таежная зона) по сравнению с золоотвалами ЮУГРЭС (табл. 4–5). Наиболее вариабельными признаками являются масса особи прегенеративных и генеративных состояний, а также количество цветков.

Таблица 4

Биометрические показатели прегенеративных особей *Potentilla bifurca*

Объекты	Показатели	Высота особи, см	Количество листьев, шт.	Длина листа, см	Ширина листа, см	Масса, г
<i>Ювенильные (j)</i>						
ВТГРЭС	N	32	32	32	32	32
	$X_{cp} \pm m$	7,97±0,52	2,53±0,1	2,4±0,17	1,41±0,09	0,09±0,01
	lim	3,5–15,7	1–3	0,9–5,5	0,5–2,6	0,01–0,27
	σ	2,97	0,57	0,99	0,53	0,06
	C_v	35	23	41	38	67
ЮУГРЭС «старый» золоотвал	N	160	160	160	160	160
	$X_{cp} \pm m$	5,21±0,12	2,58±0,04	1,36±0,03	0,95±0,03	0,03±0,01
	lim	1,7–12,1	1–4	0,5–2,5	0,2–2	0,01–0,1
	σ	1,53	0,55	0,41	0,35	0,02
	C_v	29	21	30	37	67
<i>Виргинильные (v)</i>						
ВТГРЭС	N	135	135	135	135	135
	$X_{cp} \pm m$	11,36±0,39	5,15±0,13	2,92±0,09	1,60±0,05	0,18±0,01
	lim	4,1–29,0	4–10	0,9–6,1	0,4–3,1	0,02–0,63
	σ	4,59	1,51	1,03	0,54	0,13
	C_v	40	29	35	34	72
ЮУГРЭС «старый» золоотвал	N	441	441	439	439	441
	$X_{cp} \pm m$	7,59±0,12	6,74±0,14	1,85±0,02	1,34±0,02	0,14±0,01
	lim	3,4–17,2	2–21	0,2–3,5	0,2–2,8	0,01–1,1
	σ	2,56	2,91	0,52	0,45	0,11
	C_v	34	43	28	34	79
ЮУГРЭС «новый» золоотвал	N	83	84	84	84	84
	$X_{cp} \pm m$	10,06±0,33	9,31±0,64	3,35±0,08	1,98±0,05	0,44±0,04
	lim	3,3–22,3	2–27	1,7–4,8	1–3,2	0,02–1,6
	σ	3,01	5,91	0,77	0,47	0,37
	C_v	30	64	23	24	84

Примечания: здесь и в табл. 5 признаки, имеющие достоверные отличия, выделены шрифтом.

Таблица 5

Некоторые биометрические показатели генеративных особей *Potentilla bifurca*

Объекты	Показатели	Высота особи, см	Количество листьев, шт.	Длина листа, см	Ширина листа, см	Количество цветков, шт.	Масса, г
<i>Молодые (g₁)</i>							
ВТГРЭС	N	18	18	18	18	18	18
	$X_{cp} \pm m$	21,43±1,26	17,06±2,21	4,34±0,15	2,23±0,08	5,94±1,15	1,07±0,14

Окончание таблицы 5

Объекты	Показатели	Высота особи, см	Количество листьев, шт.	Длина листа, см	Ширина листа, см	Количество цветов, шт.	Масса, г
ВТГРЭС	lim	11,3–30	6–39	2,9–5,5	1,3–2,8	2–23	0,42–2,46
	σ	5,33	9,36	0,63	0,34	4,89	0,59
	C_y	25	55	15	15	82	55
ЮУГРЭС «новый» золо- отвал	N	50	50	50	50	50	50
	$X_{cp} \pm m$	18,3±0,49	13,32±0,76	3,2±0,09	2,03±0,07	14,52±0,9	0,71±0,05
	lim	6,2–23,5	5–27	2–4,6	1,2–3,5	1–30	0,18–2,02
	σ	3,53	5,4	0,65	0,47	6,41	0,36
	C_y	19	41	20	23	44	51
ЮУГРЭС «старый» золоотвал	N	35	35	35	35	35	35
	$X_{cp} \pm m$	14,33±0,62	12,34±0,72	2,29±0,15	1,55±0,09	4,6±0,56	0,44±0,03
	lim	6–23,5	5–25	1,3–6,1	0,7–3,8	1–14	0,12–0,89
	σ	3,66	4,26	0,88	0,54	3,32	0,19
	C_y	26	35	38	35	72	43
<i>Зрелые (g_s)</i>							
ВТГРЭС	N	17	17	17	17	17	17
	$X_{cp} \pm m$	26±1,17	53,25±12,14	3,83±0,43	2,2±0,19	33,75±9,2	2,61±0,39
	lim	22,5–27,4	25–83	2,96–4,7	1,7–2,54	17–59	1,83–3,58
	σ	2,34	24,28	0,87	0,38	18,39	0,78
	C_y	9	46	23	18	55	30
ЮУГРЭС «новый» золо- отвал	N	47	47	47	47	46	47
	$X_{cp} \pm m$	21,18±0,53	28,36±1,63	3,47±0,09	2,12±0,05	43,11±3,34	1,58±0,11
	lim	15,1–29	8–53	1,7–5,25	1,4–3,2	16–113	0,34–3,98
	σ	3,6	11,15	0,64	0,35	22,64	0,74
	C_y	17	39	18	17	53	47
ЮУГРЭС «старый» золоотвал	N	7	7	7	7	7	7
	$X_{cp} \pm m$	20,7±1,18	16,43±1,63	2,97±0,24	1,93±0,17	20±2,02	1,16±0,13
	lim	16,7–24,5	12–23	2,25–4,1	1,35–2,6	13–27	0,86–1,91
	σ	3,12	3,95	0,65	0,47	5,35	0,35
	C_y	16	24	22	24	27	30

Изучение микоризы *Potentilla bifurca*, произрастающей на золоотвалах, показало, что в разных зонально-климатических условиях имеется арбускулярная микориза, представленная гифами, везикулами и единичными арбускулами. Установлено, что по классификации И.А. Селиванова и В.Ф. Шавкуновой (1973) на объектах присутствуют слабмикотрофные и среднемикотрофные особи (табл. 6). На золоотвале ВТГРЭС у *Potentilla bifurca* более высокие показатели микотрофности, чем на золоотвалах ЮУГРЭС.

Таблица 6

Показатели микотрофности *Potentilla bifurca* на разных объектах

Показатели	Объекты		
	ВТГРЭС	ЮУГРЭС, «старый» золоотвал	ЮУГРЭС, «новый» золоотвал
F, %	83,0	67,0	82,0
D, баллы	1,64	0,98	1,23
C, %	32,7	19,6	24,6

Результатом многовекового обитания растений в различных климатических зонах явилось возникновение разнообразной флоры с разной морфологией и анатомией листьев, адаптированных к оптимальному в конкретных условиях обитания поглощению солнечной энергии и протеканию фотосинтеза. Адаптация растений к различным условиям произрастания накладывает значительный отпечаток на тип строения мезофилла листа (Определение мезоструктурных характеристик..., 2006).

Изучение поперечных срезов листьев *Potentilla bifurca* показало, что на золоотвале ВТГРЭС дорзовентральный тип строения мезофилла, а на золоотвалах ЮУГРЭС – дорзовентральный и изополисадный тип мезофилла. Толщина листа, толщина эпидермиса и мезофилла выше у растений на золоотвале ВТГРЭС (табл. 7). Все это свидетельствует о лучшей освещенности и более ксерофитных условиях на золоотвалах в лесостепной зоне.

Таблица 7

Некоторые параметры мезоструктуры листьев *Potentilla bifurca*

Золоотвал	Показатели	Толщина всего среза, мкм	Толщина мезофилла, мкм	Толщина верхнего эпидермиса, мкм	Толщина нижнего эпидермиса, мкм
ВТГРЭС	X_{cp}	19,6	14,7	3,3	1,6
	lim	15–23	10–19	2–4	1–3
	σ	2,8	2,4	0,6	0,7
	C_v	14,2	16	17,6	44,5
ЮУГРЭС	X_{cp}	16,9	13,4	2,3	1,2
	lim	15–19	12–16	2–3	1–2
	σ	1,1	1,2	0,5	0,4
	C_v	6,8	9	20,2	33,3

Таким образом, проведенные исследования показали, что ценопопуляции *Potentilla bifurca*, произрастающие в условиях золоотвалов на рекультивированных участках в таежной и лесостепной зонах, являются нормальными неполночленными. Поддержание популяций происходит преимущественно вегетативным путем. На биометрические параметры особей, на анатомическую структуру листа и показатели микоризы оказывают влияние зонально-климатические условия.

Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 2014/236, код проекта 2485

ЛИТЕРАТУРА

- Животовский Л.А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. – №1. – С. 3–7.
- Жукова Л.А.** Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: Изд-во МГПИ им. Ленина, 1986. – С. 104–114.
- Зайцев Г.Н.** Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
- Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С.А. Овеснов, Е.Г. Ефимин, Т.В. Кузьминых [и др.]. – Пермь: Книжный мир, 2007. – С. 455.
- Корчагин А.А.** Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. – Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 63–131.
- Куликов П.В.** Конспект флоры Челябинской области (сосудистых растений). – Екатеринбург–Миасс: «Геотур», 2005. – С. 221.
- Курсанов Л.И.** Микология. 2-е издание. – М.: Гос. уч.-пед. изд-во Наркомпроса РСФСР, 1940. – 480 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений: Научное издание. Т. IV. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – С. 174–177.
- Определение мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений: Руководство к лабораторным занятиям большого спецпрактикума по физиологии и биохимии растений / Р.А. Борзенкова, Е.А. Храмцова. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2006. – 26 с.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П.Л. Горчаковский, Е.А. Шурова, Н.С. Князев [и др.]. – М.: Наука, 1994. – 260 с.
- Понятовская В.М.** Учет обилия и особенности видов в растительных сообществах // Полевая геоботаника. – Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 209–299.
- Селиванов И.А.** Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. – М.: Наука, 1981. – 232 с.
- Селиванов И.А., Шавкунова В.Ф.** Микотрофность растений во флоре и растительном покрове горы Ирмель // Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та. – 1973. – С. 72–93.

Тохтарь В.К., Грошенко С.А. Глобальные инвазии адвентивных видов растений: проблемы и перспективы исследований // Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки. – 2008. – № 7, вып. 7. – С. 50–54.

Третьякова А.С., Мухин В.А. Синантропная флора Среднего Урала. – Екатеринбург: Издательство «Екатеринбург», 2001. – 148 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы биол. науки, 1975. – № 2. – С. 7–34.

Флора СССР. В 30 томах. Т. X. – М.; Л.: Наука, 1941. – С. 81–82.

Экологические основы и методы биологической рекультивации золоотвалов тепловых электростанций на Урале / А.К. Махнев, Т.С. Чибрик, М.Р. Трубина [и др.]. – Екатеринбург: УрО РАН, 2002. – С. 30–34.

Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель / Т.С. Чибрик, Н.В. Лукина, Е.И. Филимонова, М.А. Глазырина. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2011. – 268 с.

Чибрик Т.С., Лукина Н.В., Глазырина М.А. Характеристика флоры нарушенных промышленностью земель Урала: учеб. пособие. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. – 160 с.

SUMMARY

The results of study of morphological, spatial and age structures of *Potentilla bifurca* cenopopulations, growing on Urals ash dumps (forest and steppe zones), leaf mezostructure and mycotrophic index are presented in the paper. It is shown that *P. bifurca* coenopopulations, growing in the ash dumps in the reclaimed areas are normal and not complete. The maintaining of *P. bifurca* cenopopulations is predominantly vegetative. The biometrics of specimens, anatomical structure of leaf and indicators of mycorrhizas depend on the zonal-climatic conditions.

УДК 631.95

А.Ф. Валиулина, Т.И. Голованова

A.F. Valiulina, T.I. Golovanova

TRICHODERMA КАК АГЕНТ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СТРЕССА

TRICHODERMA AS AN AGENT OF PLANT PROTECTION UNDER STRESS

В работе приведены результаты исследований влияния микроорганизмов-антагонистов патогенов *Trichoderma* на физиолого-морфологические и биофизические параметры растений томатов, выращенных в условиях с различным содержанием цинка. Выявлено, что цинк оказывал существенное влияние на рост и развитие растений. Эффект действия зависел от концентрации металла и возраста растений. Показано, что *Trichoderma* не только стимулировала ростовые процессы растений, способствовала повышению их фотосинтетической активности и на ранних этапах развития томатов увеличивала скорость электронного транспорта, но и снимала ингибирующее действие тяжелого металла.

Растения находятся в постоянных условиях стресса, на рост и развитие которого оказывают влияние целый ряд как биотических, так и абиотических факторов. В этой связи вопросы повышения устойчивости растений к стрессовым факторам приобретают все большее значение.

Среди абиотических факторов особое место занимают тяжелые металлы. Считается, что именно тяжелые металлы являются наиболее токсичными для живых организмов (Скочилова, Каменская, 2011; Кабата-Педиас, Пендиас, 1989; Ильин, Сысо, 2001). Поступая из различных источников, они аккумулируются в почве, которая является участником всех процессов трансформации и миграции веществ, протекающих в биосфере. Мощным фактором, влияющим на развитие растительного покрова, являются промышленные выбросы. Загрязнение воздуха, воды, почвы аномальными концентрациями химических веществ оказывает непосредственное влияние на соотношение химических элементов в растительном организме (Чиркова, 2002). Действие металлов на растительный организм зависит от природы элемента, содержания его в окружающей среде, концентрации и от формы его химического соединения, вида загрязнения, срока от момента загрязнения. Формирование химического состава растительного организма определяется его биохимическими особенностями, их возрастом. Содержание одних и тех же элементов в различных частях растений может изменяться в широких пределах. Различные части растения могут накапливать различное количество тяжелых металлов, что также может служить экологическим индикатором благополучия окружающей среды (Чиркова, 2002).

Среди группы тяжёлых металлов уникальная роль принадлежит цинку, роль которого в жизнедеятельности растений неоднозначна, с одной стороны он является необходимым элементом в некоторых биохимических процессах, с другой стороны при высоких концентрациях цинк оказывает токсическое действие на растительные организмы: нарушает физиолого-биохимические процессы организма, снижает интенсивность процессов дыхания, фотосинтеза и продуктивность (Кабата-Педиас, Пендиас, 1989; Ильин, Сысо, 2001; Скочилова, Каменская, 2011).

В связи с этим возникает необходимость поиска безопасных методов защиты растений от негативного воздействия цинка. Одним из наиболее подходящих методов является биологический, где используются микроорганизмы-антагонисты, среди которых большое внимание заслуживают грибы рода *Trichoderma*, и препараты, созданные на их основе. Отмечено, что фотосинтетический аппарат растений, обработанных *Trichoderma*, более устойчив к нагреванию (Голованова, Логинова, 2005).

Задачами данного исследования было выявить влияния грибов рода *Trichoderma* на биофизические параметры растений, выращенных на средах с различным содержанием цинка.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования использовали антагонистически активный штамм гриба рода *Trichoderma asperellum* и растения томата *Solanum lycopersicum*. Семена стерилизовали в следующей последовательности: 10 мин. в 70 %-ном этиловом спирте, 8-ми кратная промывка дистиллированной водой, обработка H_2O_2 при t 38–40 °C в течение 7–8 мин.

Часть семян были обработаны спорами гриба рода *Trichoderma*. Растения выращивали в условиях естественного освещения в течение 60-ти суток, количество растений в каждом варианте 30 штук. Семена проращивали рулонным методом (Бенкен, Хацкевич, 1980). На 8-ые сутки проросшие семена помещали в среду с различным содержанием цинка. Опыт проводили по следующей схеме:

Вариант 1: растения, семена которых не обработаны микромицетами;

Вариант 2: предпосевная обработка семян растений *T. asperellum*;

Вариант 3: растения, помещенные в среду, содержащую цинк в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ моль/литр;

Вариант 4: растения, семена которых обработаны *T. asperellum*, помещенные в среду, содержащую цинк в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ моль/литр;

Вариант 5: растения, помещенные в среду, содержащую цинк в концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ моль/литр;

Вариант 6: растения, семена которых обработаны *T. asperellum*, помещенные в среду, содержащую цинк в концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ моль/литр.

Споры гриба рода *Trichoderma asperellum* были предоставлены доктором биологических наук, профессором Громовых Т.И.

Определяли сырую и сухую биомассу, взвешивание проводилось на торсионных весах (тип WT), площадь листовой пластинки определяли с помощью программы Imager 1,43, содержание хлорофиллов измеряли спектрофотометрическим методом по молярным коэффициентам экстинкции на приборе Spedel 1300 (Winterman, DeMots, 1965). Функциональную активность фотосинтетического аппарата ассимилирующих тканей оценивали по показателям индукции флуоресценции хлорофилла PAM-флуориметром (Walz, Effeltrich, Germany) (Kitajima, Butler, 1975). Достоверность различий средних значений оценивали на основе критерия Стьюдента для уровня значимости 95 %.

Результаты и их обсуждение

Установлено, что цинк оказывал влияние на физиолого-морфологические параметры растений томатов: приводил к уменьшению длины надземной части, корневой системы, снижению накопления растениями как сырой, так и сухой биомассы, уменьшению фотосинтетической поверхности, деградации общего содержания пигментов и изменению пулов зеленых и желтых фотосинтетических пигментов. Однако действие данного металла зависело от его концентрации в среде, от возраста растительного организма и времени воздействия тяжелого металла. Наибольшее его негативное действие наблюдалось при концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ моль/литр. Внесение спор грибов рода *Trichoderma* оказывало положительное действие на все изучаемые морфологические параметры и снимало негативное действие цинка, эффект действия актиномицет зависел от концентрации цинка в среде и продолжительности его действия.

Действие цинка на скорость электронного потока электронов было неоднозначно. На 25-е сутки цинк не оказывал существенного воздействия, кривые скорости электронного транспорта у подверженных и неподверженных стрессу растений совпадали (рис.). Однако концентрация цинка 5×10^{-5} приводила к сниже-

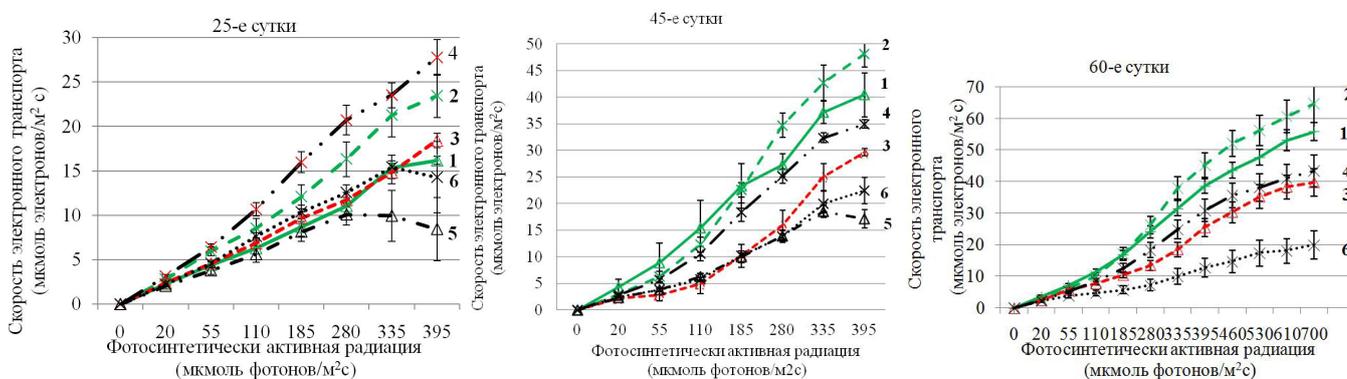


Рис. Скорость фотосинтетического электронного транспорта у растений томатов сорта «Лакомка». Условные обозначения: 1–растения, семена которых не обработаны микромицетами; 2 – предпосевная обработка семян растений *T. asperellum*; 3 – растения, помещенные в среду, содержащую цинк в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ моль/литр; 4 – растения, семена которых обработаны *T. asperellum*, помещенные в среду, содержащую цинк в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ моль/литр; 5 – растения, помещенные в среду, содержащую цинк в концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ моль/литр; 6–растения, семена которых обработаны *T. asperellum*, помещенные в среду, содержащую цинк в концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ моль/литр.

нию скорости электронного потока, особенно хорошо это было продемонстрировано на 45- и 60-ти дневных растениях. Причиной этого являются структурные изменения в листьях, и прежде всего более длительное время действия стрессового фактора, приводящее к большим изменениям в синтезе пигментов и, как следствие, уменьшение эффективности работы первичных процессов фотосинтеза.

Trichoderma оказывала существенное влияние на поток электронов. Положительный эффект проявлялся уже на ранних этапах развития растений. Максимальное действие *T. asperellum* обнаружено на фоне тяжелого металла. Из проведенного статистического анализа данных на 45-е сутки установлена значимая разница по влиянию микромицет на скорость электронного транспорта растений. На 60-е сутки стимулирующий эффект антагониста не ослабевал, и отрицательное воздействие цинка во втором и третьем вариантах нивелировалось.

Таким образом, результаты исследований показали, что цинк влияет на ростовые процессы растений. Оказывает существенное влияние на первичные процессы фотосинтеза, которые составляют энергетическую основу фотосинтеза, где происходит непосредственное запасание энергии в виде химических связей конечного восстановленного продукта световой стадии НАДФ, а также АТФ, сопряженного с генерацией трансмембранного электрохимического потенциала ионов водорода – движущей силы синтеза АТФ. Внесение грибов рода *Trichoderma* оказывает значительное влияние на продуктивность растений и повышают их устойчивость к действию тяжелых металлов, частично снимая негативное действие цинка.

ЛИТЕРАТУРА

- Бенкен А.А., Хацкевич Л.К.** Оценка устойчивости растений к почвенным фитопатогенам // Микология и фитопатология, 1980. – Т. 14, вып. 6. – С. 531–538.
- Голованова Т.И., Логинова Е.А.** Реакция фотосинтетического аппарата на обработку растений пшеницы спорами гриба рода *Trichoderma* // Вестник Красноярского государственного университета, 2005. – С. 210–215.
- Ильин В.Б., Сысо А.И.** Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях в Новосибирской области. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. – 229 с.
- Кабата-Педиас А., Пендиас Х.** Микроэлементы в почвах и растениях. – М.: Мир, 1989. – 439 с.
- Скочилова Е.А., Закаменская Е.С.** Накопление меди и цинка растениями мари белой (*Chenopodium album* L.) на территории республики Марий Эл // Агрохимия, 2011. – № 3. – С. 72.
- Чиркова Т.В.** Физиологические основы устойчивости растений. – СПб.: СПбГУ, 2002. – 244 с.
- Kitajima M, Butler W.L.** Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone // Biochim Biophys Acta, 1975. – Vol. 376. – P. 105–115.
- Wintermans J.F.G.M., DeMots A.** Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol // Biochim. Biophys. Acta, 1965. – Vol. 109. – P. 448–453.

SUMMARY

There are the results of studies of the influence of microorganisms-antagonists *Trichoderma* pathogens on physiological, morphological and biophysical parameters of tomato grown under conditions with different content of zinc in the article. It was found that zinc had a significant impact on the growth and development of plants. The effect depended on the concentration and age of the plants. It is shown that *Trichoderma* not only stimulated the growth processes of plants, enhanced their photosynthetic activity and on the early stages of tomatoes development increased the rate of electron transport, but also removed the inhibitory effect of heavy metal.

УДК 581.524.34+631.618(571.51)

Д.Ю. Ефимов

D.Yu. Efimov

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ БОРОДИНСКОГО УГОЛЬНОГО РАЗРЕЗА (КРАСНОЯРСКИЙ КРАЙ, РЫБИНСКИЙ РАЙОН) ПРИ РЕКУЛЬТИВАЦИИ

STRUCTURE OF PLANT COMMUNITIES OF BORODINO COAL HEAP (KRASNOYARSK KRAI, RYBINSK DISTRICT) DURING RECLAMATION

В работе приводятся материалы изучения видового разнообразия и строения растительных сообществ, формирующихся на рекультивированных отвалах Бородинского угольного разреза.

Характерной чертой Канской котловины является благоприятные условия для формирования специфических ландшафтов, сочетающих в себе лесные и степные участки. Площадь ее составляет около 20 тыс. км². Рельеф слабо- и пологохолмистый, абсолютные высоты от 250 до 450 м. Для котловины характерно относительно малое среднегодовое количество осадков – 200–300 мм в год (Атлас..., 1994; Средняя Сибирь, 1964). Почвы – черноземы и серые лесные (Трефилова и др., 2014).

В результате длительного сельскохозяйственного воздействия в последние десятилетия, и увеличивающихся масштабов промышленного освоения региона, значительная часть территории подвержена нарушениям и тотальному разрушению. Поэтому все большую значимость приобретают детальные исследования состава и структуры растительного покрова техногенных поверхностей нарушенных, в том числе, и в результате угледобычи. Данная работа посвящена характеристике видового состава сосудистых растений и динамических параметров растительных сообществ отвалов Бородинского угольного разреза.

Бородинское месторождение – крупнейшая залежь бурого угля, расположенная на юге Канской котловины, относящейся к Рыбинскому горнопромышленному району Канско-Ачинского буроугольного бассейна. Площадь месторождения составляет более 4 тыс. км². Бородинский угольный разрез (БУР) примыкает с юга к окраинам г. Бородино Рыбинского административного района Красноярского края.

Исследования проведены в 2011–2014 гг. на территории рекультивированных под сельскохозяйственное направление отвалов БУР. Заложена серия тестовых участков (полигонов) на отвалах разного возраста, объединенные в три условные возрастные группы: молодые, средневозрастные и старые отвалы (табл. 1).

В пределах отвалов выбирался однородный по экспозиции, микрорельефу и характеру растительности полигон размером 100 × 100 м, на котором случайным образом закладывались пробные площадки для сбора растений и геоботанических описаний растительности (Полевая геоботаника, 1964). Размеры площадок варьировали от 4 до 100 м² в зависимости от размеров растительных группировок, ассоциативного разнообразия и характера мозаичности растительного покрова. Фиксировались основные параметры растительных сообществ – видовой состав, обилие и проективное покрытие каждого вида. В качестве контроля проводились геоботанические описания растительности за пределами БУР на участках залежи и луговой степи. Всего в данной работе использовано 310 геоботанических описаний, выполненных на тестовых и контрольных участках.

Полные списки видов геоботанических описаний тестовых участков, соответствующих отвалам разного возраста, а также контрольных участков, рассматривались как отдельные ценофлоры, т. е. территориальные совокупности видов растений флористически и экологически однотипных сообществ (Гнатюк, Крышень, 2005).

Для оценки параметров структуры растительных сообществ и анализа динамики рассчитывались индексы разнообразия, выровненность и видовое богатство сообществ (Menhinick, 1964; Shannon, Weaver, 1948; Simpson, 1949). Для ценофлор определялась структура жизненных форм (биоморф) (Серебряков, 1970). Названия таксонов приводятся по сводке С.К. Черепанова (1995).

В составе растительных сообществ рекультивированных отвалов БУР насчитывается 124 вида сосудистых растений, принадлежащих 35 семействам (табл. 2). Преобладающими семействами на отвалах являются Asteraceae – 26 видов, Fabaceae – 12 и Rosaceae – 11. Основу географической структуры ценофлор отвалов БУР составляют растения голарктического распространения (33–48 %); ценофлорной – сорные (26–46 %)

Таблица

Базовые характеристики тестовых полигонов на рекультивированных отвалах Бородинского угольного разреза

Экосистемы	Возраст, лет	Площадь, га	Экспозиция	Растительность
Молодые отвалы	< 10	30	Ю	Рудерально-сорная
Средневозрастные отвалы	11-20	50	Ю	Сорно-злаковая
Старые отвалы	> 21	50	Ю	Сорно-бобово-разнотравно-злаковая
Контроль 1	> 21	20	Ю	Сорно-злаковая залежь
Контроль 2	-	4	ЮЮЗ	Полидоминантная луговая степь

и луговые (44–68 %) растения; экологической – мезофиты (62–64 %). Отмечается значительное превосходство в сообществах вегетативно подвижных (65–76 %) и длиннокорневищных многолетников (50–70 %).

Молодые отвалы. Вейниково-бодяково-мятликовые сообщества произрастают на молодых отвалах БУР (табл. 2). Наиболее широко представленными в устойчивых сообществах является *Poa pratensis*, *Cirsium setosum* и *Calamagrostis epigeios*. Содоминантами являются *Elytrigia repens*, *Chamaenerion angustifolium* и *Carduus crispus*. Общее число видов растений в сообществах молодых отвалов насчитывает 68, при этом среднее число видов растений на 1 м² составило 7. Суммарное проективное покрытие видов в сообществах варьирует от 27 до 120 %, в среднем 73 %. Значения индексов разнообразия сообществ Симпсона и Шеннона составили 0,511 и 1,122 соответственно. Видовое богатство в среднем составило 0,841. Выровненность сообществ была 0,503. В структуре биоморф преобладают стержнекорневые (33 %) и длиннокорневищные (50%) многолетники.

Средневозрастные отвалы. Пырейно-кострецово-мятликовые сообщества характеризуют растительность средневозрастных отвалов. Доминантами являются *Poa pratensis*, *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*. В состав содоминантов входят *Chamaenerion angustifolium*, *Calamagrostis epigeios*, *Vicia amoena*, *Cirsium setosum*, *Euphorbia virgata*. Общее число видов растений в сообществах отвалов среднего возраста насчитывает 71. Среднее число видов растений на 1 м² составляет 8. Суммарное проективное покрытие видов в сообществах варьирует от 26 до 97 %, среднее значение составляет 64 %. Значения индексов разнообразия сообществ Симпсона и Шеннона составили 0,463 и 1,112 соответственно. Видовое богатство в среднем составило 1,054. Выровненность сообществ была 0,384. В структуре биоморф преобладают стержнекорневые (20 %) и длиннокорневищные (70 %) многолетники.

Старые отвалы. Разнотравно-горошково-мятликовые сообщества занимают поверхности старых рекультивированных отвалов. Доминируют *Equisetum arvense*, *Centaurea scabiosa*, *Achillea millefolium*, *Vicia amoena*, *Poa pratensis*, *Sonchus arvensis*. Содоминантами являются *Chamaenerion angustifolium*, *Seseli libanotis*, *Picris hieracioides*, *Thalictrum simplex*, *Calamagrostis epigeios*. Общее число видов в сообществах старых отвалов – 101. Среднее число видов растений на 1 м² – 11. Суммарное проективное покрытие растений в сообществах варьирует от 50 до 155 %, среднее значение составляет 103 %. Значения индексов разнообразия сообществ Симпсона и Шеннона составили 0,583 и 1,398 соответственно. Видовое богатство в среднем составило 1,143. Выровненность сообществ была 0,377. В структуре биоморф преобладают стержнекорневые (27 %) и длиннокорневищные (61 %) многолетники.

Среди комплекса ландшафтов Канской лесостепи рекультивированные отвалы БУР по показателям ценофлор и растительных сообществ представляют собой гетерогенные образования высокой степени. Один из наиболее ярких показателей – высокое видовое разнообразие ценофлор на ранних этапах восстановления в сравнении с контрольными участками лугов. Усложнение в ходе сукцессии ценофлорических связей в сообществах демонстрируют индексы разнообразия Шеннона и видового богатства Менгинника. Это свидетельствует о повышении качества использования ресурсов среды растениями в ходе восстановления луговых сообществ.

Возрастные изменения структуры растительного покрова в ходе сукцессии прослеживаются в соотношении жизненных форм растений, образующих сообщества на разных стадиях. На свежих реплантоземмах уже в первые годы возникают сообщества с доминированием полыней, конопли, чертополоха и других крупных рудералов. Малолетники, характерные для «пионерной» стадии восстановления, в последующие этапы развития сообществ замещаются многолетниками (рис. 1).

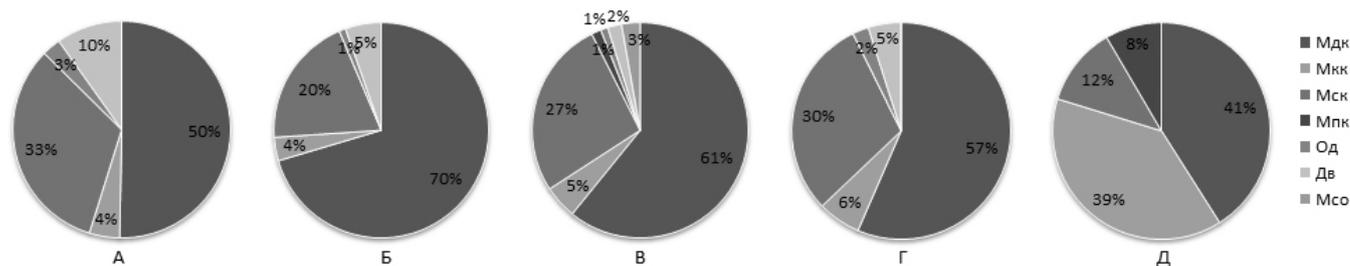


Рис. Спектры жизненных форм в ценофлорах тестовых полигонов рекультивированных отвалов БУР разного возраста и контрольных участках. Ценофлоры: А – молодые отвалы, Б – средневозрастные отвалы, В – старые отвалы, Г – сорно-злаковая залежь, Д – полидоминантная луговая степь. Жизненные формы: Мдк – длиннокорневищные, Мкк – короткокорневищные, Мск – стержнекорневые, Мпк – плотнокустовые, Мсо – столонообразующие, Од – однолетники, Дв – двулетники.

Последние формируют сообщества более сложного строения и высокого видового разнообразия. Растительный покров отвалов, в целом, сомкнут и равномерен. Наряду с «пионерными» сообществами, не претерпевшими существенных структурных изменений и удерживающими фрагментарно свои позиции, на старых отвалах появляются новые многовидовые, нередко полидоминантные группировки (Ефимов, Шишкин, 2014). На ведущие позиции здесь выходят стержнекорневые, длиннокорневищные и короткокорневищные многолетники. Таким образом, наряду с усложнением таксономической структуры, увеличением видовой насыщенности сообществ, меняется качество использования среды, как в воздушной сфере, так и в подземной.

Таким образом, в природно-климатических условиях Канской котловины структура растительных сообществ рекультивированных отвалов в ходе сукцессии претерпевает ряд количественных и качественных изменений, свидетельствующих о прогрессивном характере процесса восстановления растительного покрова.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14-05-31130).

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас Красноярского края и Республики Хакасии / Ред. А.С. Исаев, Ю.М. Мальцев, В.Н. Семенов. – Новосибирск: Роскартография, 1994. – 83 с.
- Гнатюк Е.П., Крышень А.М.** Методы исследования ценофлор (на примере растительных сообществ вырубок Карелии). – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. – 68 с.
- Ефимов Д.Ю., Шишкин А.С.** Растительный покров рекультивированных отвалов угольных разрезов Канской лесостепи // Известия Самарского научного центра. 2014. – Т. 16, № 5. – С. 196–201.
- Полевая геоботаника / Ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагин. Т. 5. – М.–Л., 1976. – 320 с.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.
- Средняя Сибирь (Природные условия и естественные ресурсы СССР) / Под ред. акад. И.П. Герасимова. – М.: Наука, 1964. – 480 с.
- Трефилова О.В., Гродницкая И.Д., Ефимов Д.Ю.** Динамика эколого-функциональных параметров реплантоземов на отвалах угольных разрезов Центральной Сибири // Почвоведение, 2014. – № 1. – С. 109–119.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
- Menhinick E.F.** A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects // Ecology, 1964. – Vol. 45. – P. 859–861.
- Shannon C.E., Weaver W.** A mathematical theory of communication // The Bell System Technical Journal, 1948. – Vol. 27. – P. 379–423.
- Simpson E.H.** Measurement of diversity // Nature, 1949. – Vol. 163. – P. 688.

SUMMARY

The paper presents the study of the species diversity and structure of plant communities formed on reclaimed dumps in Borodino coal heap.

УДК 582.4/9-18

Г.К. Зверева

G.K. Zvereva

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ХЛОРЕНХИМЫ ХВОИ У ВИДОВ
РОДОВ *PICEA* A. DIETR. И *PINUS* L. (PINACEAE)STRUCTURAL ORGANIZATION OF CHLORENCHYMA IN THE NEEDLES OF
GENERA *PICEA* A. DIETR. AND *PINUS* L. (PINACEAE) SPECIES

Изучена клеточная организация мезофилла у 5 видов рода *Picea* и 9 видов рода *Pinus*. Выделены основные пространственные формы ассимиляционных клеток. Предложена система расположения клеток хлоренхимы в пространстве листа. Выявлены отличительные черты в строении клеточных форм и мезофилла хвои в родах *Picea* и *Pinus*, а также в подродах *Pinus* и *Strobis*.

Роды *Picea* A. Dietr. и *Pinus* L. в семействе *Pinaceae* достаточно обособлены, по разным классификациям они относятся к разным трибам или подсемействам (Козубов, Муратова, 1986; Farjon, 1990). Вместе с тем, они отличаются игловидными и одножилковыми листьями. Считается, что у хвои сосен и большинства видов елей в паренхиме не выделяется палисадная и губчатая ткани (Sutherland, 1934; Крашенинников, 1937; Marco, 1939; Эзау, 1980; Нестерович и др., 1986; Зеркаль, 2000 и др.). Характерной особенностью хвои сосен является наличие складчатого мезофилла, состоящего из клеток, оболочки которых образуют складки и выступы. Клетки хлоренхимы на поперечных срезах хвои елей однородные, иногда с волнистыми стенками. Нами показано наличие клеток сложных объёмных форм и их расположение в листовом пространстве у некоторых видов хвойных (Зверева, Урман, 2010; Зверева, 2014).

Задачей данного исследования было сравнительно-анатомическое описание клеточных форм и пространственной организации мезофилла хвои у видов родов *Picea* и *Pinus*.

Строение хлоренхимы листьев изучалось на примере двухлетней хвои у 5 видов рода *Picea* и 9 видов рода *Pinus* (табл. 1). Исследования мезофилла проводилось в средней части хвои с помощью мацерированных препаратов (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных, тангентальных и радиальных срезах фиксированных в смеси Гаммалунда листьев (Гродзинский, Гродзинский, 1973). При описании клеточных проекций опирались на предложенную нами ранее для листьев злаков классификацию формы клеток мезофилла (Зверева, 2009, 2011), в которой выделялись простые (вытянутой или округлой формы без выраженных выростов или складок) и сложные конфигурации (отличающиеся разветвленностью оболочек). Клетки простой формы имеют прямые или слегка волнистые стенки, для них характерны изодиаметрические, округлые или овальные проекции. Клетки сложной формы в свою очередь, подразделялись на ячеистые (состоящие из секций, напоминающих палисадные клетки) и лопастные (имеющие многочисленные выросты округлых или овальных очертаний).

У рассматриваемых видов *Picea* из секции *Eupicea* хвоя имеет четырехгранную форму, в поперечном разрезе она образует неправильный ромб с закруглёнными углами, устьица расположены на всех четырёх

Таблица 1

Изученные виды родов *Picea* и *Pinus*

Род	Вид
<i>Picea</i>	Секция <i>Eupicea</i> : <i>P. asperata</i> Mast. (I)*, <i>P. glauca</i> (Moench) Voss (II), <i>P. obovata</i> Ledeb. (III), <i>P. schrenkiana</i> Fisch. et Mey. (IV) Секция <i>Omorica</i> : <i>P. omorica</i> (Pancic) Purkyne (II)
<i>Pinus</i>	Подрод <i>Pinus</i> : <i>P. sylvestris</i> L. (V), <i>P. banksiana</i> Lamb. (II), <i>P. mugo</i> Turra (II), <i>P. nigra</i> Arnold. (I) Подрод <i>Strobis</i> , подсекция <i>Cembrae</i> : <i>P. sibirica</i> Du Tour (III), <i>P. koraiensis</i> Siebold et Zucc. (II) Подрод <i>Strobis</i> , подсекция <i>Strobi</i> : <i>P. flexilis</i> James (I), <i>P. strobus</i> L. (I), <i>P. peuce</i> Griseb. (I)

*Место сбора: I – Ботанический сад Самарского государственного университета, г. Самара; II – Ботанический сад Поволжского государственного технологического университета, г. Йошкар-Ола; III – Семинский перевал, Центральный Алтай; IV – Алма-Атинский заповедник, Казахстан; V – дендропарк, пос. Краснообск Новосибирской обл.

Таблица 2

Размеры клеток хлоренхимы хвои у видов родов *Picea* и *Pinus*

Вид	Размеры клеток хлоренхимы первого ряда у эпидермы, мкм		
	Высота	Ширина	Толщина
Род <i>Picea</i> Секция <i>Eurpicea</i>			
<i>Picea asperata</i>	64,4±2,19	32,6±1,87	29,0±0,65
<i>P. glauca</i>	48,2±1,47	31,2±0,90	28,8±0,69
<i>P. obovata</i>	49,9±1,92	29,4±1,15	24,0±1,00
<i>P. schrenkiana</i>	48,8±1,39	31,4±1,49	27,9±0,82
Секция <i>Omorica</i>			
<i>P. omorica</i> , адакс. эпидерма	63,0±1,77	39,2±1,60	33,0±1,04
Род <i>Pinus</i> Подрод <i>Pinus</i>			
<i>Pinus banksiana</i>	60,6±2,52	40,7±3,09	20,3±1,10
<i>P. mugo</i>	73,1±2,32	41,9±2,76	30,4±1,05
<i>P. nigra</i>	66,3±3,22	42,0±1,55	21,8±0,57
<i>P. silvestris</i>	61,0±2,84	33,1±1,80	17,9±0,68
Подрод <i>Strobus</i> , подсекция <i>Cembrae</i>			
<i>P. koraensis</i>	53,9±4,31	43,2±2,86	33,4±1,70
<i>P. sibirica</i>	53,1±1,04	33,9±3,61	35,6±4,69
Подрод <i>Strobus</i> , подсекция <i>Strobi</i>			
<i>P. flexilis</i>	54,4±2,65	39,9±2,25	27,7±1,05
<i>P. peuce</i>	49,8±2,25	36,4±1,72	26,0±0,93
<i>P. strobus</i>	54,9±1,44	49,1±2,20	31,2±1,69

Примечание: Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на радиальных срезах.

Таблица 3

Размеры складок в клетках мезофилла первого ряда у эпидермы в хвое у видов рода *Pinus*, мкм

Вид	Поперечный срез		Радиальный срез	
	Глубина рассечения со стороны эпидермы	Ширина выступов у эпидермы	Глубина рассечения со стороны эпидермы	Ширина выступов у эпидермы
Подрод <i>Pinus</i>				
<i>Pinus banksiana</i>	18,9±1,10	15,9±0,50	Нет	Нет
<i>P. mugo</i>	26,4±1,03	19,2±0,60	Нет	Нет
<i>P. nigra</i>	22,7±1,12	17,4±0,73	Нет	Нет
<i>P. silvestris</i>	22,5±1,08	15,3±0,57	Нет	Нет
Подрод <i>Strobus</i> , подсекция <i>Cembrae</i>				
<i>P. koraensis</i>	15,4±0,47	13,5±0,70	13,2±0,97	15,4±0,43
<i>P. sibirica</i>	13,2±0,60	13,9±0,70	14,7±1,12	15,9±0,53
Подрод <i>Strobus</i> , подсекция <i>Strobi</i>				
<i>P. flexilis</i>	18,9±0,85	13,6±0,72	12,9±0,63	12,5±0,40
<i>P. peuce</i>	16,2±0,52	13,9±0,50	16,7±1,18	13,5±0,43
<i>P. strobus</i>	19,2±0,58	14,5±0,37	17,7±0,65	13,0±0,40

Примечание: Нет – отсутствие рассечения в этой части клеток.

рех гранях. У *P. omorica* из секции *Omorica* уплощенная хвоя, в которой различают адаксиальную эпидерму на морфологически нижней стороне и абаксиальную эпидерму на морфологически верхней листовой поверхности из-за поворота черешка. Устьица сильно погруженные и расположены только на верхней стороне хвои. Под эпидермой расположен один слой сплошной гиподермы, лишь изредка встречаются отдельные группы из нескольких клеток во втором ряду. Эндодерма отчетливо выражена и состоит из вытянутых вдоль хвои почти прямоугольных клеток, имеющих овальную форму в поперечном сечении. Между гиподермой и эндодермой расположена хлорофиллоносная паренхима, состоящая из 4–6 рядов в области граней и из 7–9

слоев – в области углов хвои. У *P. omorica* мезофилл располагается в 2–3 ряда от эндодермы до верхней поверхности листа и в 3–4 ряда до нижней стороны, а до угла хвоинки число слоёв достигает 11–14.

У изученных видов сосен из подрода *Pinus* в пучке размещается по две хвоинки. Хвоя плосковыпуклая, с двумя проводящими пучками, с утолщенной эпидермой и сильно погруженными устьицами. Под эпидермой располагается один слой сплошной гиподермы, у *P. banksiana* и *P. nigra* к гиподерме примыкают соответственно по 1–2 и 1–3 слоя прерывистой инфрадермальной склеренхимы. Число слоев мезофилла от гиподермы до эндодермы изменяется от 2–4 до 5–6. В подрode *Strobus* в пучке собрано по 5 хвоинок. Хвоя трехгранная, с одним проводящим пучком. Толщина эпидермальных клеток на поперечном сечении, как правило, меньше, устьица также крупные и погруженные. Гиподерма однорядная, лишь у *P. flexilis* и *P. peuce* отмечается еще один внутренний прерывистый слой. Хлоренхима заключена между гиподермой и эндодермой и состоит из 2–3 рядов клеток в области ребра и из 4–5, реже 6–7 слоев – в области угла хвоинки.

На поперечных срезах хвои елей мезофилл состоит из толстостенных и довольно плотно сомкнутых клеток. Клетки первого ряда под эпидермой в основном напоминают палисадные, по форме они чаще прямоугольные или конусовидные, значительно различаются по размерам, их высота в среднем в 1,5–2,0 раза превышает ширину (табл. 2). Боковые стенки этих клеток преимущественно ровные, у *Picea obovata* и *P. schrenkiana* они чаще чуть волнистые. Вытянутые конфигурации изредка чередуются с изодиаметрическими или широкими и невысокими формами. В последующих рядах хлоренхимы у *P. asperata* преобладают конфигурации, близкие к палисадным, у остальных видов в глубине листа наблюдается сочетание вытяну-

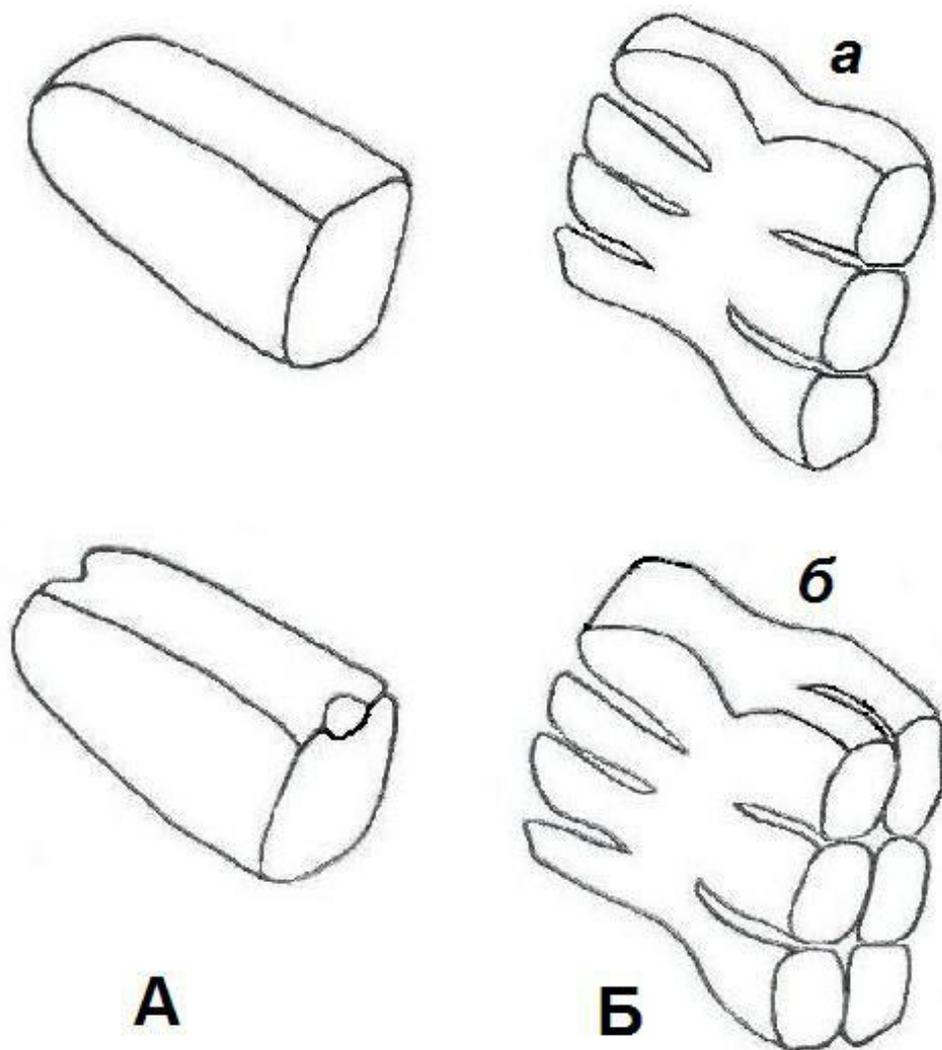


Рис. Схемы строения клеток хлоренхимы хвои у видов родов *Picea* (А) и *Pinus* (Б), расположенных у эпидермы. Складчатые клетки: а – плоские; б – складчато-полудвурядные.

тых и округлых форм. Среди клеток мезофилла достаточно часто встречаются проекции с небольшой извилистостью стенок, при этом мелковолнистые стенки отмечаются у *P. schrenkiana*, у остальных видов извилистость стенок более широкая.

На поперечных сечениях хвои сосен проявляется складчатый мезофилл, при этом клетки, расположенные у эпидермы и в более глубоких слоях, несколько различаются по особенностям и интенсивности рассеченности клеточной оболочки. Так, в периферической части клеток, обращенных к эпидерме, имеются плотно сомкнутые складки, образующие палисадообразные выступы. У представителей подрода *Pinus* в основном 2–3, редко 4 таких выступа, у пятихвойных сосен подсекции *Strobi* более часты клетки с 4–5 выступами. У *P. nigra* и *P. strobus* нередко наблюдается сочетание глубоких и небольших складок, обращенных к гиподерме. Глубина рассеченности этих клеток составляет 24–37 % по отношению к их высоте (табл. 3). Длина палисадообразных выступов в среднем превышает ширину у представителей подрода *Pinus* и подсекции *Strobi* в 1,2–1,5 раза. У кедровых сосен это соотношение более низкое – 0,9–1,1. Складчатая структура верхней части этих клеток сильнее выражена у двуххвойных сосен. Клетки фотосинтетической паренхимы последующих слоев преимущественно крупнее и отличаются менее глубокими, но более широкими и равномерными выступами, часто их проекции можно описать как лопастные.

На радиальных сечениях хвои елей клетки хлоренхимы имеют однообразные вытянутые проекции с ровными боковыми стенками, которые, соединяясь друг с другом, протягиваются от эпидермы до эндодермы. На этих срезах выявляется толщина клеток, и она немного меньше их ширины. Более узкие и плотно упакованные проекции у эпидермы, в последующих слоях они утолщаются, и отмечается сильное развитие межклетников. При этом у *Picea asperata* и *P. glauca* нередко в клетках первого ряда наблюдается небольшая волнистость стенок, обращенных к эпидерме, а у *P. schrenkiana* встречаются овально-вытянутые проекции с выемками на одной и реже – на обеих узких сторонах. Так, у *P. schrenkiana* длина выемки в клетках, расположенных под эпидермой, составляет 7–17 % от их высоты, что свидетельствует о чуть более усложненных клеточных объёмных конфигурациях у этого вида (рис.).

На радиальных срезах хвои двуххвойных сосен, как и у елей, наблюдаются преимущественно простые овально-прямоугольными проекции, которые, соприкасаясь друг с другом, протягиваются от эпидермы к эндодерме. Лишь незначительная часть клеток имеет выемки или продольную складку. Для пятихвойных сосен характерны более разнообразные проекции. Так, под гиподермой чаще всего отмечаются ровные ряды полуячеистых клеток с одной узкой складкой, глубина которой составляет 23–36 % от их высоты, при этом у веймутовых сосен нередко среди таких конфигураций встречались формы с тремя выступами, обращенными к эпидерме. Иногда здесь можно выделить ячеистые формы разной степени выраженности, состоящие из двух звеньев. Последующие слои клеток представляют сочетание ячеистых, слабоячеистых, выемчатых и простых форм, которые, соприкасаясь друг с другом, создают своеобразный ажурный рисунок ассимиляционной ткани на радиальном сечении хвои.

В целом, хлоренхима хвои у видов родов *Picea* и *Pinus* состоит из одного типа клеток, которые протягиваются от эпидермы к эндодерме и во многом напоминают срединные клетки, описанные нами ранее для мезофилла листьев злаков (Зверева, 2009, 2011). Они отличаются тем, что своими основными проекциями открываются на поперечных сечениях, а на тангентальных срезах имеют вытянутые прямоугольно-овальные контуры.

Мезофилл хвои елей состоит из однотипных крупных клеток простой формы, у всех изученных видов его можно рассматривать как изолатерально-палисадный. В более плоской хвое *P. omorica* наблюдаются элементы дифференциации мезофилла со стороны адаксиальной и абаксиальной эпидермы.

У видов подрода *Pinus* мезофилл хвои представлен в подавляющем большинстве плоскими складчатыми клетками, поэтому его можно охарактеризовать как складчатый. В подрode *Strobus* клетки хлоренхимы часто отличаются более сложными пространственными формами, в которых сочетается складчатость и разная степень выраженности ячеистости. Складчатые формы проявляются на поперечных срезах, а ячеистые, полуячеистые и выемчатые проекции, состоящие из двух более или менее выраженных секций, наблюдаются на радиальных сечениях хвои. Подобное строение мезофилла можно описать как складчато-двурядное.

Поверхность клеток хлоренхимы елей немного увеличивается за счет волнистости стенок в поперечном направлении и небольшой извилистости или даже наличия выемок на радиальных срезах. Увеличение поверхности ассимиляционных клеток хвои сосен происходит за счет частичного или полного расположения выступов и складок в два ряда.

ЛИТЕРАТУРА

- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М.** Краткий справочник по физиологии растений. – Киев: Наукова думка, 1973. – 591 с.
- Зверева Г.К.** Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестокоидных злаков (*Poaceae*) и её экологическое значение // Бот. журн., 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1204–1215.
- Зверева Г.К.** Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). – Новосибирск: Изд. НГПУ, 2011. – 201 с.
- Зверева Г.К.** Структурная организация мезофилла хвои у видов рода *Pinus* (*Pinaceae*) // Бот. журн., 2014. – Т. 99, № 10. – С. 1101–1109.
- Зверева Г.К., Урман С.А.** Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (*Pinaceae*) // Вестник Томского гос. ун-та., 2010. – № 333. – С. 164–168.
- Зеркаль С.В.** Сравнительная анатомия листа сосновых (*Pinaceae* Lindl.): Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Минск, 2000. – 22 с.
- Козубов Г.М., Муратова Е.Н.** Современные голосеменные (морфолого-анатомический обзор и кариология). – Л.: Наука, 1986. – 192 с.
- Крашенинников Ф.Н.** Лекции по анатомии растений. – М.-Л.: Гос. изд-во биол. и мед. литературы, 1937. – 446 с.
- Нестерович Н.Д., Дерюгина Т.Ф., Лучков А.И.** Структурные особенности листьев хвойных. – Минск: Наука и техника, 1986. – 143 с.
- Эзю К.** Анатомия семенных растений. – М.: Мир, 1980. – Кн. 2. – 558 с.
- Farjon A.** *Pinaceae*: drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. – Konigstein: Koeltz Scientific Books, 1990. – 198 p.
- Marco H.F.** The anatomy of spruce needles // Journal of Agricultural Research, 1939. – Vol. 58, No. 5. – P. 357–368.
- Sutherland M.** A microscopical study of the structure of the leaves of the genus *Pinus* // Transact. and Proc. of the Royal Society of New Zealand, 1934. – Vol. 63. – P. 517–568.
- 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.

SUMMARY

Cell organization of mesophyll in the needles of 5 *Picea* and 9 *Pinus* species was studied. The basic spatial forms assimilatory cells have been allocated. The system of the mesophyll cell arrangement within leaf space has been proposed. Characteristic features in the cell forms and structure of needle mesophyll have been revealed in the genera *Picea* and *Pinus* and also in the subgenera *Pinus* and *Strobis*.

УДК 57.013

Т.Ю. Китаева, Н.А. Гаевский

T.Y. Kitayeva, N.A. Gaevsky

ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ВНЕЛИСТОВЫХ ПИГМЕНТОВ В ПОБЕГАХ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ДРЕВЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ ЮГА СИБИРИ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ АКТИВНОЙ ВЕГЕТАЦИИ К ПОКОЮ

CHARACTERISTICS OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN THE STEM OF SOME TREE AND SHRUB FORMS OF PLANTS IN THE SOUTH OF SIBERIA IN AUTUMN, BETWEEN THE GROWING SEASON AND WINTER DORMANCY

В статье приводятся сведения о количестве пигментов фотосинтеза в основных тканях побегов древесных и кустарниковых растений, а также их фотохимической активности в период перехода от вегетации до наступления состояния покоя. В этот период доля внелистных пигментов в общем балансе пигментов возрастает, в то время как их фотохимическая активность падает (Ivanov, 2006).

В росте и развитии древесных и кустарниковых растений в течение года проявляется определенная периодичность: период усиленной жизнедеятельности сменяется периодом относительного покоя. Это происходит при смене времен года, сопровождающейся изменением внешних условий. При благоприятных условиях происходит рост и развитие побегов и корней, цветение и плодоношение растения. Такой период носит название вегетации. При возникновении неблагоприятных условий в жизни растения наступает период покоя, во время которого не наблюдается видимых признаков жизнедеятельности. В умеренном поясе эти два основных периода (вегетации и покоя) соответствуют летнему и зимнему сезону. Изменения физиологических процессов, вызванные сезонной сменой условий существования, можно наблюдать во всех частях растения. Часто для решения задач, связанных со сравнением сезонных изменений, в качестве объекта используют внелистные пигменты, потому как для лиственных растений характерна осенняя дефолиация, что делает невозможным сравнение любых характеристик листьев.

В ранних работах показана фотосинтетическая активность хлорофиллсодержащих тканей зеленых плодов, почек и стебля (Харук, 1982). У молодых древесных и кустарниковых растений все ткани побегов содержат хлорофилл. Именно поэтому они были использованы в нашей работе для изучения динамики фотохимических и физиологических процессов, происходящих при переходе растения от состояния вегетации к покою. Целью работы было изучение особенностей распределения хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов, а также динамики фотосинтетической активности в побегах некоторых представителей древесных и кустарниковых форм растений Юга Сибири при переходе от активной вегетации к покою.

В качестве объекта исследования были использованы двух-шести летние побеги клена *Acer negundo* L., березы *Betula pendula* Roth, сирени *Syringa josikaea* J. Jacq. ex Rchb., тополя *Populus nigra* L. В побегах такого возраста удавалось визуально идентифицировать три основных ткани – кору, древесину, сердцевину. Сбор образцов проводили на протяжении осени 2013 года с сентября по ноябрь включительно с территории лесного массива Академгородка в окрестностях Красноярска. Анализировали исключительно свежесобранные образцы. Для определения содержания пигментов небольшой фрагмент побега при помощи острого ножа разделяли на указанные ткани, измельчали и растирали в ступке с добавлением стекла и 96%-ого раствора этилового спирта. Оптическую плотность раствора пигментов измеряли на спектрофотометре Specol 1300 (фирмы Analytik Jena, Германия), либо на флуориметре ФЛ3003 (КрасГУ), для растворов с высокой и низкой концентрацией пигментов соответственно. Количество хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов рассчитывали на единицу сырой массы. Функциональную активность регистрировали на РАМ флуориметре IMAGE РАМ (модули MINI и MAXI) фирмы Walz, Германия. На поперечных срезах побегов высотой 2-4 мм были измерены квантовый выход ФС2, а также максимальная и фоновая флуоресценции (Волова, 2011).

Взятие проб проводили в дни, указанные в таблице.

Таблица

Динамика дневных температур осенью 2013 года

	30.09.2013	10.10.2013	21.10.2013	29.10.2013	25.11.2013
t, °C	5	6	-2	4	-9

Условия проведения опыта не были идеальными с точки зрения моделирования условий покоя, потому что осень была аномально теплой и не включила в себя момент адаптации растения к неблагоприятным условиям, который наступает при установке отрицательных температур в дневное и ночное время. Продолжительное охлаждение вводит древесные формы в период глубокого покоя, что (предположительно) является толчком к снижению фотосинтетической активности и началу запасания пигментов. Для проверки этого предположения была предпринята попытка взглянуть на полученные в работе данные с точки зрения изменения внешних условий (температурного фактора). Для этого следует прокомментировать не только средние температуры дней сбора образцов, но и всю температурную динамику осени. Первые две даты – 30 сентября и 10 октября относятся к окончанию вегетационного периода и включают в себя положительные температуры. Затем наблюдается кратковременное снижение температуры – первые заморозки 30 октября, после чего температура снова поднимается. Последняя дата – 25 ноября включена во временной период, когда отрицательные температуры наблюдаются на протяжении нескольких дней.

На основе полученных данных, у всех образцов минимальные показатели содержания пигментов – в древесине. У березы, клена, сирени и двух образцов тополя наибольшие показатели хлорофилла *a* наблюдаются в коре. Для хлорофилла *b* характерна обратная картина – везде, кроме двух образцов березы, пигменты сосредоточены в сердцевине. Каротиноиды также преобладают в сердцевине. Если принимать во внимание изменения температуры, то можно заметить, что при первых заморозках (21.10.13) произошло увеличение пигментов во многих тканях. Этого кратковременного изменения температуры для некоторых видов растений хватило на то, чтобы перейти в стадию покоя и начать накапливать пигменты (например, сирень). Другие виды отреагировали на понижение температуры увеличением количества пигментов (которое продолжало расти при повышении температуры), но к 25 ноября их количество снова снижается. Это свидетельствует о том, что система адаптационных изменений не стабильна.

По части функциональных изменений стоит отметить нулевые показатели максимального квантового выхода ФСII в сердцевине клена, а также в древесине клена в последней взятой пробе (взятой при наименьшей из всех температуре). Очевидно, что изменение потенциальной способности РЦ функционировать (Корнеев, 2002) при переходе в покой наиболее чувствительна у этого вида растений и находит свое отражение первоначально в сердцевине, со временем продвигаясь к покровным тканям. По состоянию коры в данном случае можно проследить общую тенденцию к угасанию максимального квантового выхода ФСII при наступлении зимы. У тополя (который также имеет нулевые показатели Y(II) в сердцевине образца 25.11.) наблюдается нечто похожее, с тем отличием, что показатели за 30.09 ниже, чем за 10.10. И первая, и вторая тенденции наблюдаются у березы в древесине и сердцевине соответственно. Показатели тканей сирени отличаются значительными и неупорядоченными изменениями при рассмотрении, как по тканям, так и по датам анализа. Это может быть вызвано тем, что у сирени – самый короткий период покоя из исследованных видов.

В отношении динамики максимальной флуоресценции следует отметить закономерности в древесине и сердцевине растений тополя, сирени, клена (рис. 1).

Динамика сохраняется в пределах вида, но измеряемая величина выше в древесине, чем в сердцевине. Межвидовое сходство наблюдается в пределах коры сирени, березы и клена. При этом в первые два эксперимента (30.09 и 10.10) максимальная флуоресценция растет, затем, с 21.10 по 25.11. она понижается. Это можно считать реакцией на температурные изменения – как покровная ткань, кора наиболее подвержена воздействию внешних факторов. Первые заморозки запустили в ней процессы перехода в состояние покоя, поэтому наблюдается отрицательная динамика в последние три даты.

По полученным результатам было сделано несколько выводов. Во время перехода от вегетационного периода к периоду покоя в побегах растений происходит ряд изменений. Первые суточные заморозки для некоторых видов (сирень) служат толчком к запуску процесса приспособления к неблагоприятным факторам и переходу в состояние покоя. Это отражается и в качественных, и в функциональных характеристиках растений. Для других растений кратковременного однократного понижения температуры недостаточно для начала перестройки организма, но, тем не менее, в их коре наблюдаются кратковременные изменения в ответ на изменение внешних факторов. Динамика максимального уровня флуоресценции древесины и сердцевины имеет одинаковый характер в пределах вида у трех из четырех рассмотренных видов растений. Это свидетельствует о том, что в случае, когда не наступает резкого понижения температуры, вынуждающего растения перейти в состояние покоя, основным фактором, вызывающим этот переход, является нечто иное. Считается, что сигналом к покою является сокращение светового дня, и переход в него регулируется на гор-

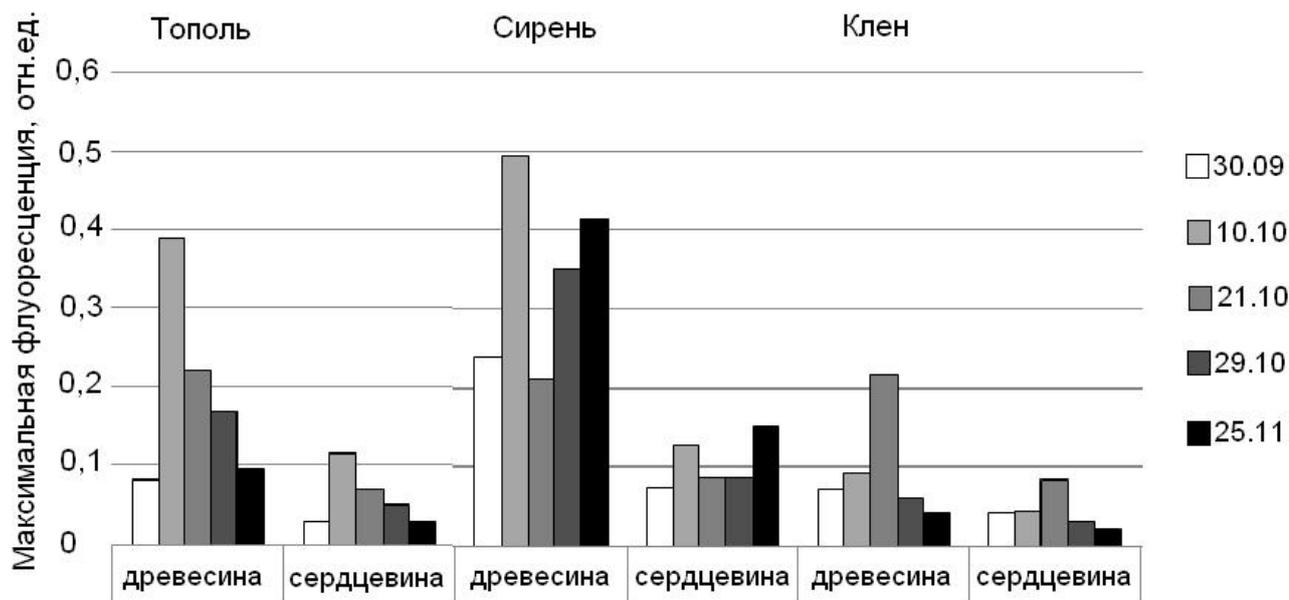


Рис.1. Динамика максимальной флуоресценции в коре и древесине тополя, сирени и клена.

мональном уровне. При этом происходит остановка видимого роста и торможение обмена веществ, которое создает необходимость запастись питательными веществами. Это может быть причиной увеличения количества пигментов зимой.

ЛИТЕРАТУРА

Волова Т.Г. Современные аппаратура и методы исследования биологических систем / Т.Г. Волова [и др.]; под ред. Э. Дж. Сински и Т.Г. Воловой. – Красноярск: Сибирский Федеральный ун-т, Институт биофизики СОРАН, 2011. – 480 с.

Корнеев, Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла – Киев: Альт-пресс, 2002. – 188 с.

Харук В.И., Терсков И.А. Внелиственные пигменты древесных растений. – Новосибирск: Наука, 1982. – 88 с.

Ivanov A.G., Krol M., Sveshnikov D., Malmberg G., Gardestroom P., Hurry V., Oquist G., Huner P.A. Characterization of the photosynthetic apparatus in cortical bark chlorenchyma of Scots pine // Planta, 2006.– № 223. – С. 1165–1177.

SUMMARY

The article deals with aspects of photosynthesis in stem tissues of some trees and shrubs during autumn. Pigment content and their photochemical activity were investigated. Data were interpreted with using ambient temperature.

УДК 581.331.2:582.971.1(235.222)

А.И. Куликова

A.I. Kulikova

СОСТОЯНИЕ ПЫЛЬЦЫ *LONICERA CAERULEA* В ЛОКАЛЬНОЙ ЗОНЕ ГЕОЛОГО-ГЕОФИЗИЧЕСКОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ ГОРНОГО АЛТАЯ

CONDITION OF *LONICERA CAERULEA* POLLEN IN THE LOCAL AREA OF GEOLOGICAL AND GEOPHYSICAL HETEROGENEITY OF ALTAI MOUNTAINS

В природной популяции *Lonicera caerulea* в локальной зоне геологической неоднородности Горного Алтая (хр. Каменный белок) проведено изучение изменчивости некоторых показателей репродуктивной способности. Получены данные о достоверном влиянии недифференцированного комплекса геоэкологических характеристик среды на морфометрические характеристики пыльцевых зерен жимолости синей. Предполагается, что под воздействием комплекса факторов, связанных с геологической активностью, происходит снижение фертильности и изменение размеров пыльцевых зерен.

Проблема образования различных аномалий пыльцевых зерен активно обсуждается в литературе. Большинство авторов считают нарушения процесса нормального развития пыльцевых зерен ответными реакциями растения на воздействие неблагоприятных внешних факторов (Бессонова, 1992; Batygina, Vasilyeva, 2003). Снижение фертильности может привести к снижению потенциальной семенной продуктивности растений (Круглова, 2011). Обнаружена связь между количеством aberrаций в мейозе, стерильностью пыльцы, изменением её размеров и накоплением тяжелых металлов в цветочных почках, что позволяет использовать пыльцу для целей биоиндикации (Анисимова и др., 2000). Поскольку жимолость – облигатный перекрестник, высокая фертильность пыльцевых зерен необходима для успешного завязывания плодов и поддержания численности популяции. Многие исследователи оценивают микроспоро- и гаметогенез как функционально-адаптивные процессы, обеспечивающие надежность воспроизводства популяции растений (Левина, 1981; Злобин, 2000).

Проведенные ранее исследования особенностей микроспорогенеза жимолости синей показали, что её пыльца характеризуется высокой полноценностью (Плеханова, Вишнякова, 1986). Однако у отдельных групп образцов алтайского происхождения наблюдались аномалии в мейозе, ведущие к формированию стерильной пыльцы, и отмечалось снижение фертильности пыльцы у потомства этих растений (Боярских, Куликова, 2011). Пыльцевые зерна *L. altaica* Pall. (= *L. caerulea* subsp. *altaica* Pall.) имеют сплюсненно-шаровидную форму, длина полярной оси 50,4 мкм, длина экваториального диаметра 50,4–61,2 мкм (Куприянова, Алешина, 1972).

В результате сравнительной оценки изменчивости признаков репродуктивной сферы *L. caerulea* s. l. в различных по геоэкологическим характеристикам районах Горного Алтая была выделена популяция алтайского подвида жимолости синей – *L. caerulea* subsp. *altaica* Pall. (Республика Алтай, Усть-Коксинский р-н, вблизи пос. Верхний Уймон), где наблюдалось значительное увеличение полиморфизма морфологических признаков цветков, а также нарушение их функционального состояния. Наряду с большим разнообразием формы цветков, здесь отмечались растения с различными типами фасцированных цветков, нехарактерным расположением андрогцея и гинецея, аномалиями в строении пыльников и пыльцевых зерен. У отдельных образцов были выявлены аномалии в микроспорогенезе, впервые у этого вида отмечен цитомиксис (Куликова, Боярских, 2014).

Выбранный участок характеризуется сверхбольшими градиентами геомагнитного поля (Боярских и др., 2012) и получил свое название – «Молниебойный хребтик» – за частое притяжение электрических разрядов во время гроз. На основании результатов картирования геомагнитного поля в пределах пригребневой части западного склона «хребтика» на участке площадью около 150×100 м в сходных геоботанических условиях были выбраны площадки, различающиеся по показателям величины индукции магнитного поля. На каждой из площадок были выделены и этикетированы все растения микропопуляций *L. caerulea* subsp. *altaica* для изучения динамики изменения репродуктивных характеристик. В зонах положительной и отрицательной магнитных аномалий были заложены площадки «A2+» и «A2-» соответственно. Вдоль восточной бровки ступени, обусловленной локальным тектоническим разломом, были заложены площадка «Вос-

ток», вдоль западной – площадка «Запад». Они характеризовались понижением индукции магнитного поля на 500–1000 нТл, что связано с их нахождением в зоне локального разлома. Контрольная площадка находилась в фоновом для этой территории геомагнитном поле. Все площадки различались по составу коренных пород, а также неоднородностью по радиационным характеристикам и концентрации химических элементов в почве (Боярских и др., 2012).

Исследования проводились в 2014 г. Фертильность пыльцы определялась ацетокарминовым методом (Паушева, 1989). Для исследования фертильности использовали оборудование Центра коллективного пользования ЦСБС СО РАН: световой микроскоп Axioskop-40, видекамера AxioCam MRc 5 и установленное морфометрическое программное обеспечение AxioVision 4.6. Размеры пыльцевых зерен рассчитывали при помощи программы SIAMS Photolab. Достоверность различий микропопуляций с условным контролем оценивали с помощью t-критерия Стьюдента, а существенность различий между микропопуляциями – с помощью критерия Фишера.

В основном у *L. caerulea* subsp. *altaica* в исследуемых микропопуляциях формировалась пыльца очень высокого качества (до 90–100 %) (рис. 1). Однако повсеместно встречались образцы и с низкой фертильностью (50–80 %). В микропопуляциях «Восток» и A2– встречались также растения с очень низкой фертильностью (0–40 %). В среднем, наиболее низкой фертильностью отличались «Восток» и «A2–», там же отмечен самый высокий коэффициент варьирования фертильности пыльцевых зерен.

Пыльца жимолости в нашем исследовании была крупнее, чем указано в литературе. Несмотря на то, что средние значения размеров пыльцы у *L. caerulea* subsp. *altaica* были близкими, между растениями произрастающими в «A2–» и «Запад» наблюдалась достоверная разница с «Контролем» по длине экваториального диаметра пыльцевых зерен (табл.). Микропопуляция «A2–» также отличалась от всех остальных микропопуляций по фактору удлинения: он достоверно ниже (пыльцевые зерна более вытянутые). В

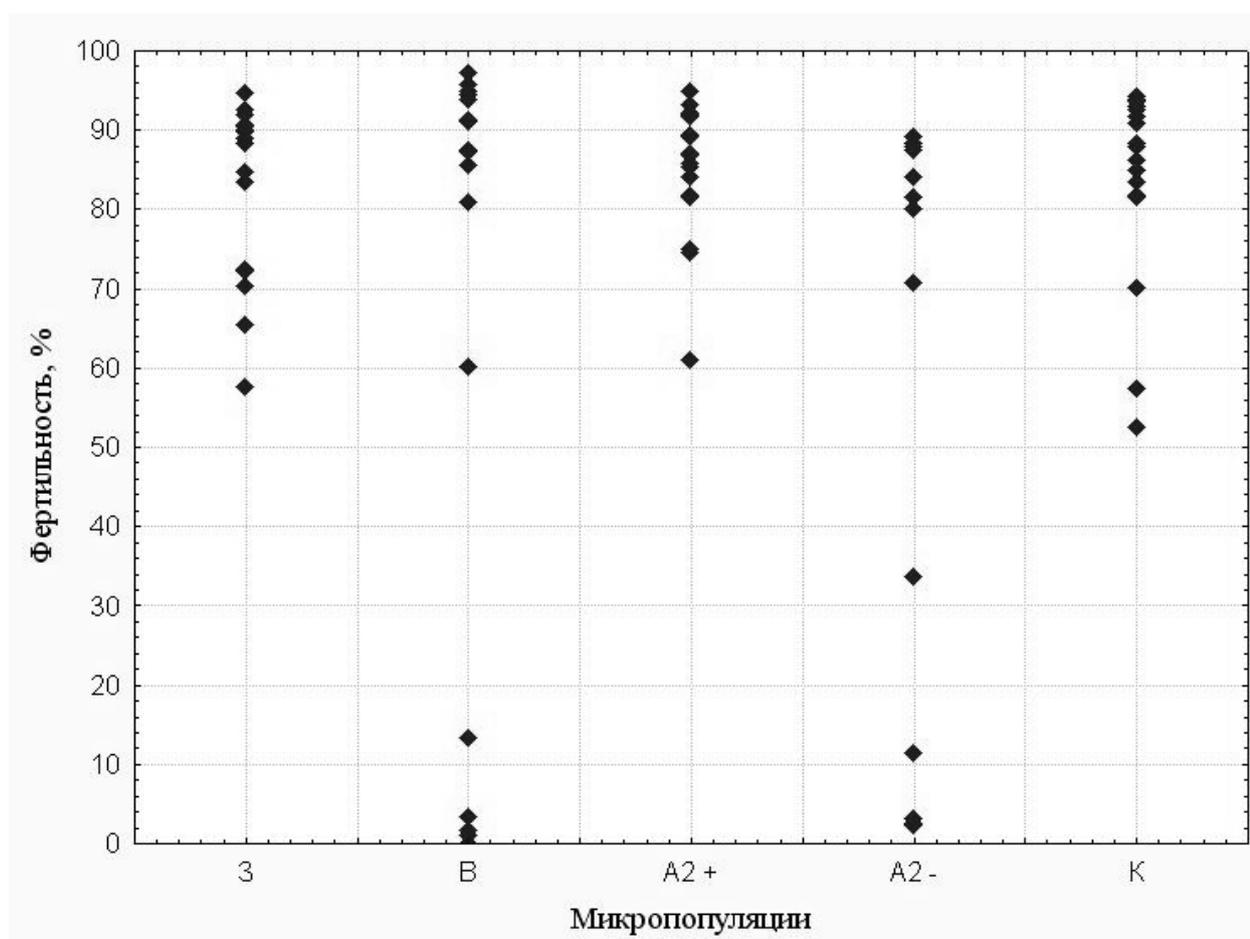


Рис. 1. Фертильность пыльцы растений в разных геофизических и геохимических условиях. Условные обозначения: «К» – Контроль; «A2–» – зона отрицательной магнитной аномалии и «A2+» – зона положительной магнитной аномалии; «З» – Запад; «В» – Восток.

микрорпопуляции «A2+» отмечались единичные очень крупные, возможно полиплоидные, пыльцевые зерна. Разница между микрорпопуляциями по морфометрическим параметрам была оценена статистически с помощью критерия Фишера. По результатам дисперсионного анализа установлено, что место произрастания влияет на длину экваториального диаметра ($F(4,3245) = 2,5209$; $p = 0,03924$) и на фактор удлинения ($F(4,3245) = 25,591$; $p = 0,000$) (рис. 2). По длине полярной оси ($F(4,3245) = 1,4156$; $p = 0,22610$) существенных различий между микрорпопуляциями не выявлено.

Исследование изменчивости репродуктивной способности жимолости синей в зонах геологической неоднородности показало, что микрорпопуляции *L. caerulea*, находящиеся в зонах с разными геохимически-

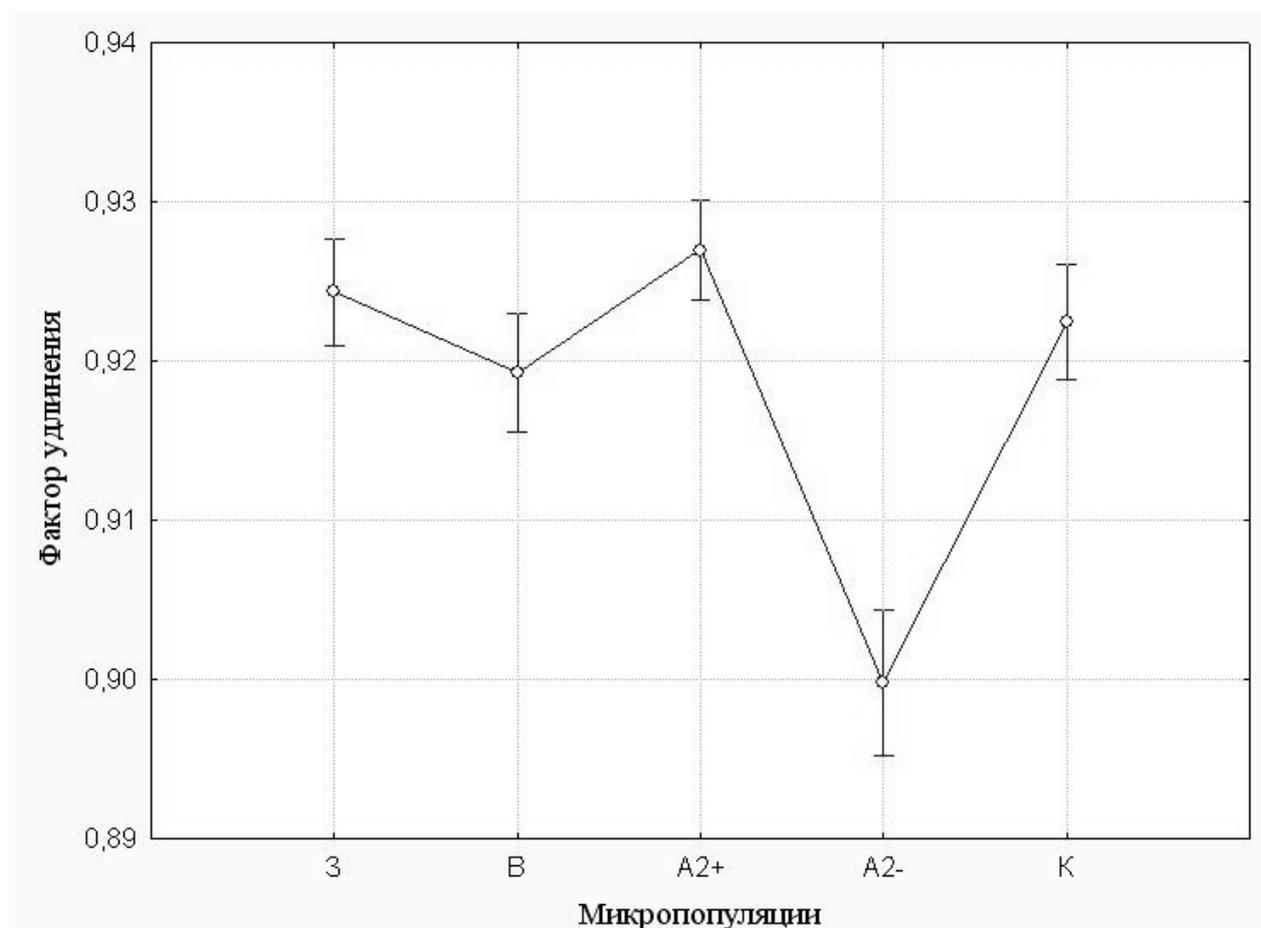


Рис. 2. Влияние места произрастания растений на фактор удлинения пыльцевых зерен. Условные обозначения: вертикальные столбцы показывают 95%-ые доверительные интервалы; «К» – Контроль; «A2-» – зона отрицательной магнитной аномалии и «A2+» – зона положительной магнитной аномалии; «3» – Запад; «B» – Восток.

ми и геофизическими характеристиками, достоверно различаются по морфометрическим характеристикам пыльцы, а также имеют разную фертильность. Некоторые комплексы геохимических и геофизических аномалий оказывает выраженное влияние на снижение фертильности пыльцевых зерен растений и их форму.

Таблица

Размеры пыльцы *Lonicera caerulea* subsp. *altaica*

Микрорпопуляция	Длина полярной оси			Длина экваториального диаметра		
	$x \pm s$	C_v	Лимит	$x \pm s$	C_v	Лимит
Контроль	$56,7 \pm 0,21$	9,59	70,52–39,13	$64,2 \pm 0,22$	8,81	77,40–46,47
A2-	$56,6 \pm 0,26$	9,35	69,10–36,39	$65,1^{**} \pm 0,29$	8,91	82,27–43,25
A2+	$57,2 \pm 0,15$	7,67	81,65–42,49	$64,4 \pm 0,18$	8,15	128,24–47,07
Запад	$57,1 \pm 0,19$	9,12	72,22–37,00	$64,8^* \pm 0,20$	8,50	82,57–41,62
Восток	$57,1 \pm 0,20$	8,49	84,84–41,53	$64,6 \pm 0,21$	8,10	99,48–47,01

Разница с контролем существенна на *–0,05 и **–0,01 уровне значимости

ЛИТЕРАТУРА

Анисимова Г.М., Лянгузова И.В., Шамров И.И. Влияние условий загрязнения окружающей среды на репродукцию растений // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – С. 532–537.

Бессонова В.П. Состояние пыльцы как показатель загрязнения среды тяжелыми металлами // Экология, 1992. – № 4. – С. 45–50.

Боярских И.Г., Куликова А.И. Жизнеспособность пыльцы и мейоз при микроспорогенезе у *Lonicera caerulea* L. s. l. в условиях лесостепи Приобья // Вестник АГАУ, 2011. – № 1(75). – С. 39–44.

Боярских И.Г., Сысо А.И., Худяев С.А., Бакиянов А.И., Колотухин С.П., Васильев В.Г., Чанкина О.В. Особенности элементного и биохимического состава *Lonicera caerulea* L. в локальной геологически активной зоне Катунского хребта (Горный Алтай) // Геоф. процессы и биосфера, 2012. – Т. 11, № 3. – С. 70–84.

Злобин Ю.А. Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – С. 260–262.

Круглова А.Е. Оценка качества пыльцевых зерен в зрелых пыльниках остролодочника сходного в условиях интродукции // Вестник Удмуртского университета, 2011. – Вып. 1. – С. 67–74.

Куликова А.И., Боярских И.Г. Особенности формирования репродуктивных структур у тератной формы *Lonicera caerulea* (Carnifoliaceae) // Бот. журн., 2014. – Т. 99, № 2. – С. 193–205.

Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. – Л.: Наука, 1972. – С. 82.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. – М.: Наука, 1981. – 96 с.

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Колос, 1989. – 304 с.

Плеханова М.Н., Вишнякова М.А. Особенности опыления и оплодотворения жимолости подсемейства *Caerulea* Rehd. // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1986 – Т. 99. – С. 111–115.

Vatygina T.B., Vasilyeva V.E. Periodization of development of reproductive structures. Critical periods // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot., 2003. – Vol. 45, No.1. – P. 27–36.

SUMMARY

In the natural population of *Lonicera caerulea* in the local area of geological heterogeneity of Gorny Altai (Kamenny Belok ridge) the variability of some characteristics of reproductive capacity were studied. The data about the significant influence of undifferentiated complex geo-ecological characteristics of the environment on morphological characteristics of pollen grains of blue honeysuckle were received. It is assumed that under the influence of factors related to the geological activity fertility is decreased and pollen grains are resized.

УДК 582.26(571.151)

Е.Ю. Митрофанова

E.Yu. Mitrofanova

**ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА И КОЛИЧЕСТВА ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ МЕЛКОВОДНОГО ОЗЕРА (НА ПРИМЕРЕ
МАНЖЕРОКСКОГО ОЗЕРА, АЛТАЙ)**

**FEATURES OF COMPOSITION AND ABUNDANCE OF DIATOM ALGAE
IN BOTTOM SEDIMENTS OF A SHALLOW LAKE
(LAKE MANZHEROKSKOYE AS A CASE STUDY, ALTAI)**

Изучен состав и обилие диатомовых водорослей в керне донных отложений мелководного Манжерокского озера, расположенного в таежном поясе Алтайской горной страны. Эколого-географический анализ выявленных таксонов показал, что преобладают бентосные бореальные алкалифильные галофобные виды стоячих вод, что характерно для мелководных стоячих небольших по площади пресных озер бореальной зоны. Вдоль по керну отмечены значительные вариации в количестве диатомей, что может свидетельствовать о кардинальной смене экологических условий во время существования водоема.

Диатомовые водоросли имеют широкое распространение в разнотипных водоемах различных климатических зон Земли, в том числе в мелководных озерах. Если в глубоких озерах они могут развиваться практически круглогодично ввиду низкой температуры воды, то в более мелких водоемах – в большинстве случаев в осенне-зимне-весенний период, когда вегетация более теплолюбивых видов из отделов зеленых водорослей и цианобактерий ограничена. Но в донных отложениях любых типов водоемов сохраняются только кремнийсодержащие водоросли, а именно диатомовые с незначительной примесью стоматоцист золотистых водорослей. Поэтому в качестве палеоэкологических индикаторов при оценке экологического состояния разных водоемов широко используют именно диатомовые водоросли, различные количественные показатели которых являются не одномоментным откликом, а «интегрирующими» величинами всех изменений в экосистеме водоема за определенный период времени.

Стратиграфический анализ остатков диатомовых водорослей в разных слоях донных отложений озер позволяет реконструировать условия окружающей среды, которые были в тот или иной период времени, так как диатомеи образуют характерные экологические комплексы, приуроченные к разным биотопам и адаптированные к различным факторам среды. Чтобы произвести реконструкцию условий среды в прошлом, в первую очередь в донных отложениях нужно изучить состав диатомей и определить количество их створок, выявить соотношение основных групп (планктонные и бентосные, центрические и пеннатные), выделить виды-индикаторы различных факторов среды. Цель работы – изучение состава и количества диатомовых водорослей в донных отложениях мелководного Манжерокского озера в таежном поясе Алтайской горной страны.

Манжерокское озеро расположено на высоте 423 м над ур. м. на древней террасе правого берега р. Катунь в 135 км от ее устья. Длина озера составляет 1,1 км, наибольшая ширина – около 0,4 км, площадь – 0,4 км² (Селедцов, 1963). Озеро мелководное, озерная котловина представляет собой плоскодонную впадину с пологими склонами, на основной площади глубина не превышает 2,5–2,8 м, максимальная – 3 м. Водоем слабоброточный эвтрофного типа. Диатомовые водоросли в фитопланктоне озера играют второстепенную роль, преобладают в летний период в основном зеленые и цианобактерии, в зимний подо льдом – флагелляты из криптофитовых, т.е. водоросли с мягкими клеточными оболочками, которые в донных отложениях не сохраняются.

Керн донных отложений длиной 810 мм был отобран в центральной части водоема в 2010 г. и разрезан послойно с интервалом 50 мм. Обработано 17 проб. Датировки слоев пока не проведено, но, по аналогии с подобными водоемами, данные осадки могут охарактеризовать около 1000 лет жизни озера. Пробы подготавливали и обрабатывали стандартными методами (Диатомовые..., 1974). Постоянные препараты диатомей исследовали с помощью светового микроскопа Laboval 4 (Karl Zeiss). Идентификацию и систематизацию диатомовых водорослей проводили с использованием классических и современных определителей,

сводок и Атласов. При подсчете створок в препаратах учитывали все встреченные панцири диатомей, пересчет количества проводили на 1 грамм осадка.

В результате изучения донных отложений Манжерокского озера выявлено 94 вида (115 видов, разновидностей и форм) диатомовых водорослей, принадлежащих к 25 родам. Наиболее насыщенным по числу видов является р. *Eunotia*, далее следуют *Cymbella* и *Navicula*, а также *Pinnularia* (рис. 1). Представители этих родов встречаются в бентосе и обрастаниях, многие из них обитают в закисленных условиях, что наблюдают при заболачивании водоемов. Только р. *Aulacoseira*, пятый по количеству выявленных видов, представлен истинно планктонными формами. Два других рода, *Asterionella* и *Cyclotella*, представители которых тоже являются планктерами, находятся в правой части спектра с наименьшим количеством видов.

При выделении среди выявленных видов диатомей экологических групп по местообитанию преобладание представителей бентосных группировок и обрастаний сохраняется (85 таксонов), планктонные (9), планкто-бентосные (10) и виды с невыясненной экологической характеристикой присутствуют в танатоценозах озера примерно в равных долях. По географическому распространению в сообществах диатомей преобладают космополиты и виды бореального комплекса – 56 и 37 таксонов соответственно (рис. 2а). Среди индикаторов ацидификации наиболее многочисленны таксоны-индифференты (40 таксонов) и алкалифилы (30 таксонов) (рис. 2б); среди индикаторов галобности тоже преобладают индифференты (77 таксонов) (рис. 2в). Индикаторов реофильности выявлено мало – 25 таксонов, большинство из которых – это представители стоячих вод (13 видов), основная масса таксонов была с невыясненной характеристикой по этому показателю (рис. 2г). В целом, эколого-географический анализ выявленных таксонов показал, что из видов с известными характеристиками преобладают бентосные бореальные индифферентные к рН галофобные виды стоячих вод, что характерно для мелководных стоячих небольших по площади пресных озер бореальной зоны, к которым и принадлежит Манжерокское озеро.

Сапробиологический анализ флоры диатомей в донных отложениях Манжерокского озера показал, что индикаторами степени сапробности воды являются 71 таксон, что составляет 62,3 % от общего их числа. Большая часть из выявленных таксонов – это β-мезосапробионты (31 таксон, или 27,2 % от общего числа таксонов и 43,7 % от числа индикаторов сапробности). На втором месте стоит группа олигосапробионтов (29 таксонов, 25,4 и 40,8 % соответственно), третьими в ранжировании идут ксеносапробионты (10 таксонов, 8,8 и 14,1 % соответственно). Всего один таксон выявлен в группе α-мезосапробионтов (0,9 и 1,4 % соответственно). Таким образом, в составе диатомей в донных отложениях озера преобладают индикаторы умеренно загрязненных и чистых вод.

Число видов диатомовых водорослей в разных слоях донных отложений озера изменялось от 2 до 42 при среднем значении для изученного отрезка керна 25 ± 3 , в то время как количество створок диатомей – от 0,08 до 74,88 млн ств./г при среднем значении $15,61 \pm 5,12$ млн ств./г. Вдоль по керну от верхних слоев к средним наблюдается уменьшение как числа видов, так и общего количества створок диатомей, а затем увеличение количества видов к более глубоким слоям керна с незначительным повышением общей численности в этом же направлении (рис. 3). В верхних 160 мм керна число створок диатомовых водорослей было максимальное, постепенно снижалось практически до минимальных значений в средних слоях и незначительно увеличивалось к нижним. Такое резкое уменьшение количества створок при увеличении видового разнообразия диатомей в нижних слоях керна может свидетельствовать как о смене экологических условий, так и плохой сохранности панцирей диатомовых водорослей в более глубоких горизонтах донных отложений, ввиду, возможно, закисления осадков или общей ацидификации водоема в период формирования донных отложений.

Среди видов по количеству створок выделяется планктонный вид *Aulacoseira italica* (Ehr.) Sim., который в поверхностном слое донных отложений и следующем за ним слое 5–6 достигает численности 22,48 и 25,36 млн ств./г соответственно, что составляет 70,6 и 33,9 % от общего числа створок. В слое 10–11 см доля *A. italica* составляет 33,5 %, далее резко снижается до 5–2 %, ниже – выпадает из состава и появляется в самом нижнем слое с долей 3,7 %. В отличие от *A. italica* другая диатомея, *Stauroneis anceps* f. *gracilis* (Ehr.) Cl., встречается практически во всех слоях исследованного керна, но с меньшей численностью и доля ее в общем количестве створок диатомовых водорослей максимальна в средней части керна. Как отмечают исследователи современных водорослей (Куликовский, 2008), этому виду присуще обитание в заболоченных водоемах различной природы.

Распределение видов диатомовых водорослей в разных слоях донных отложений озера различно. Отмечено, что планктонные виды родов *Aulacoseira* и *Cyclotella* приурочены в основном к верхней части

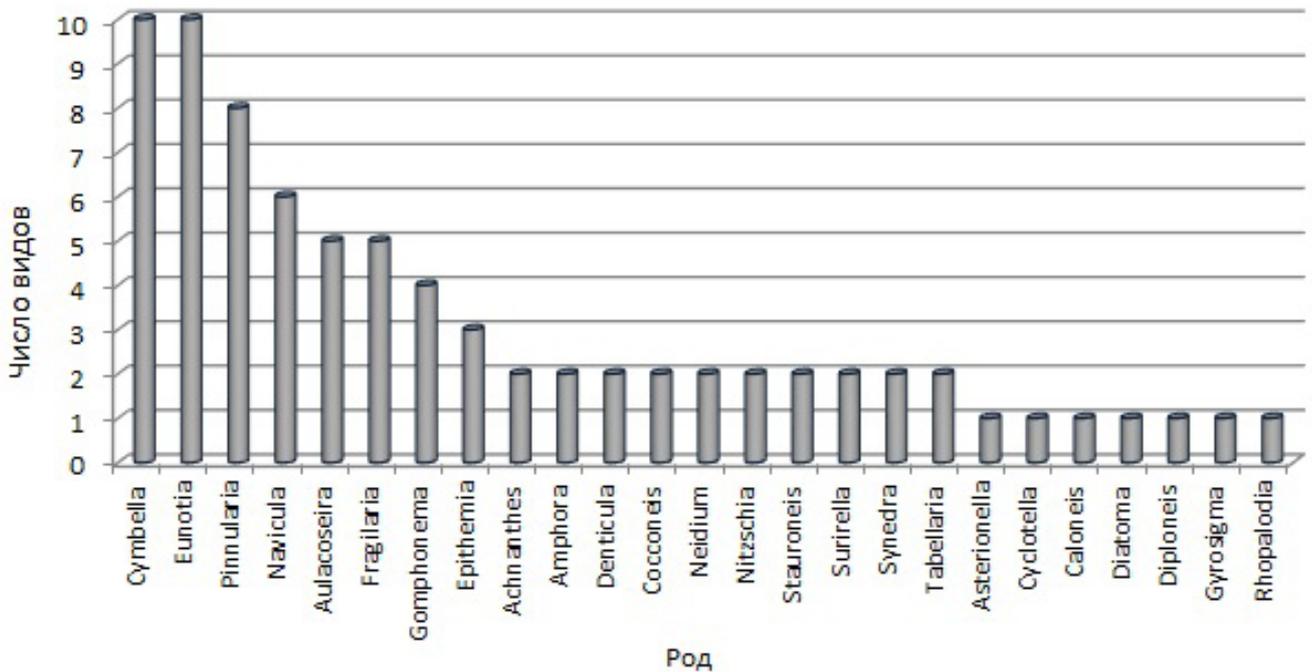


Рис. 1. Родовой спектр диатомовых водорослей в донных отложениях Манжерокского озера.

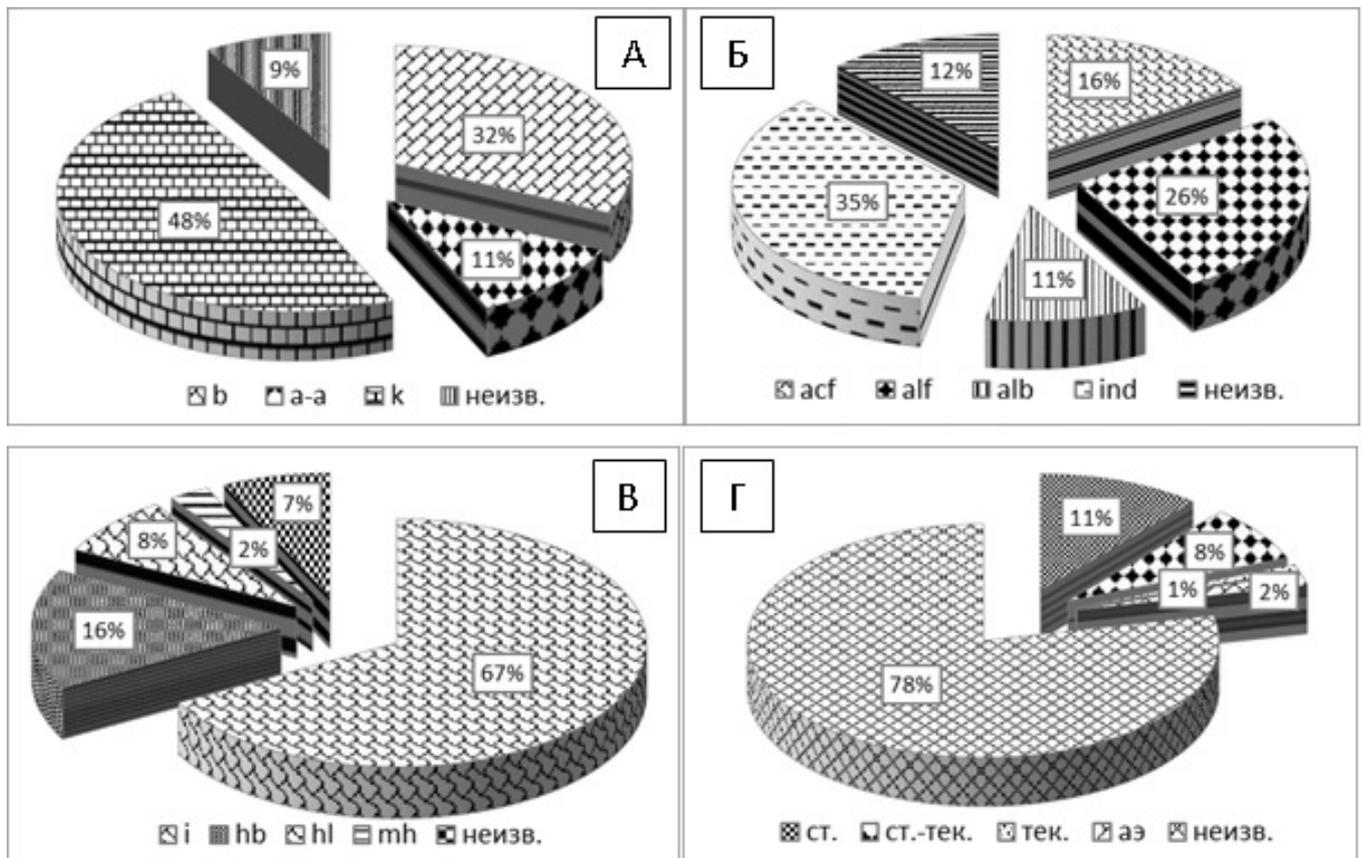


Рис. 2. Соотношение таксонов диатомовых водорослей в донных отложениях Манжерокского озера по географическому распространению (А), отношению к рН среды (Б), галобности (В) и реофильности (Г): *Распространение*: к – космополит; b – бореальный; a-a – аркто-альпийский; *Галобность*: mh – мезогалобы; hl – галофилы; hb – галофобы; i – индифференты; *Отношение к рН*: alf – алкалифилы; alb – алкалибионты; acf – ацидофилы; i – индифференты; *Реофильность*: ст. – стоячий, тек. – текущий, ст.-тек. – стояче-текущий и/индифферент, аз – аэрофил.

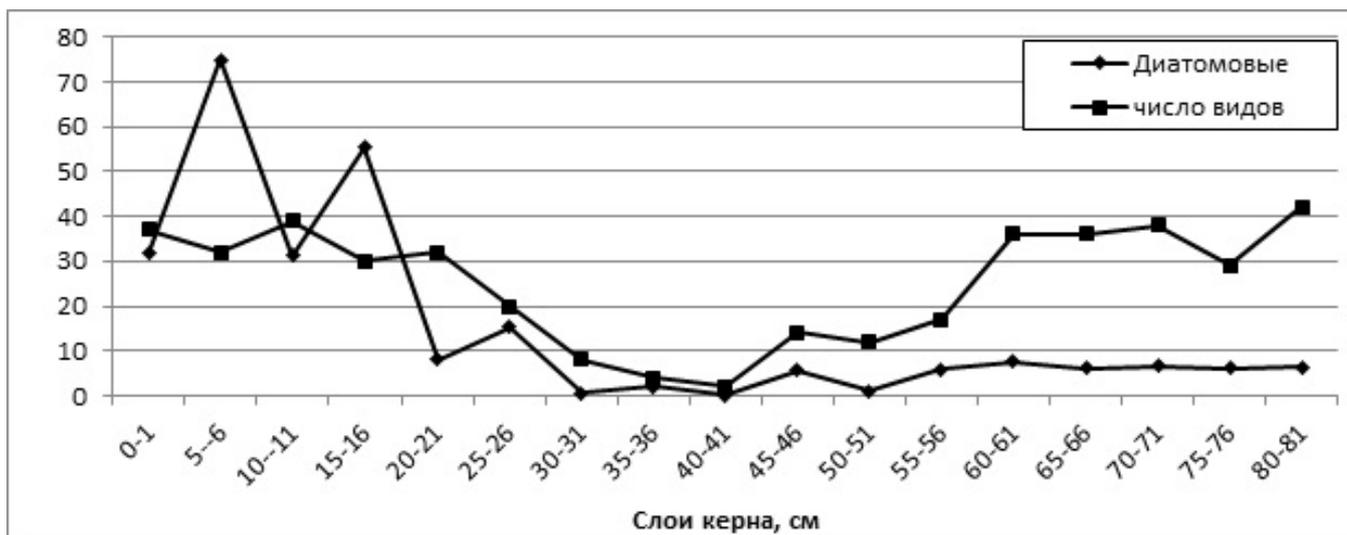


Рис. 3. Изменение количества створок диатомовых водорослей (млн шт./г) и числа таксонов в разных слоях донных отложений Манжерокского озера.

керн, что может свидетельствовать о формировании истинно планктонного комплекса в водоеме в этот период. Развитие бентосных видов рр. *Eunotia* и *Pinnularia*, может, напротив, свидетельствовать о заболачивании водоема ввиду его возможного обмеления или закисления, а также при заболачивании территории водосборного бассейна озера. Это общая тенденция, наблюдаемая в небольших по площади и мелководных водоемах в результате их естественной эвтрофикации. Но при изменении гидрологических условий в водоеме, т.е. повышении его проточности и водообмена, деградационный путь развития может смениться на эволюционный, что, вероятно, могло произойти с Манжерокским озером в его историческом развитии. При сравнении полученных данных с таковыми для озера Пleshне, расположенного в Богемских лесах Чешской республики (Stefkova, 2008), можно провести некоторые аналогии. Озеро Пleshне малое по площади (0,08 км²), олиготрофно-мезотрофное глубиной до 18 м ледникового происхождения. Керн длиной 540 см отражает период примерно в 14600 лет. Возможно, при подобной скорости осадконакопления керн с Манжерокского озера длиной 81 см может соответствовать периоду примерно 1000–2000 лет (!). В озере Пleshне тоже наблюдается смена диатомовых комплексов в течение времени, причем виды р. *Eunotia* характерны для периодов ацидификации водоема.

По наличию и количеству видов-индикаторов рН среды в донных отложениях Манжерокского озера была реконструирована рН для изученного отрезка керн согласно методике, предложенной Т.И. Моисеенко с соавт. (1997). Выявлено, что эта величина варьировала вдоль по керну в пределах 6,09–6,96 при среднем значении $6,54 \pm 0,06$, т. е. соответствовала слабокислой среде. В том, что для данного водоема характерны именно такие величины рН, свидетельствуют современные данные. Так, при исследовании подледного фитопланктона Манжерокского озера в марте 2007 г. рН изменялась в пределах 6,3–6,7, т. е. была в слабокислом диапазоне (Митрофанова, 2009). Линия тренда для реконструированной кривой рН показала постепенное уменьшение ее значений от настоящего времени к более ранним периодам, что могло привести к смене экологических условий в водоеме и, как следствие – к количественным изменениям в диатомоценозах.

Таким образом, анализируя данные по составу и количеству диатомовых водорослей в различных слоях донных отложений Манжерокского озера, можно отметить, что в обозримом историческом периоде примерно около 1000 лет происходило циклическое развитие как отдельных видов диатомовых водорослей, так и диатомоценозов озера в целом. Именно мелководные водоемы более подвержены быстрой смене альгоценозов в процессе естественной эволюции водоема.

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ № 13-04-00984 «Динамика экосистем гор Южной Сибири в голоцене по данным комплексных биоиндикационных исследований субэзральных, озёрно-болотных и ледниковых отложений». Автор признателен О.С. Сутченковой за подготовку препаратов диатомей для микроскопирования.

ЛИТЕРАТУРА

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. I. – Л.: Наука, 1974. – 403 с.

Куликовский М.С. История изучения флор диатомовых водорослей в сфагновых болотах России и некоторых сопредельных государств // Новости сист. низш. раст., 2008. – Т. 42. – С. 36–54.

Митрофанова Е.Ю. Подлёдный фитопланктон мелководного Манжерокского озера, Горный Алтай, Россия // Мир науки, культуры и образования, 2009. – № 5 (17). – С. 16–19.

Моисеенко Т.И., Даувальтер В.А., Каган Л.Я. Горные озера как индикаторы загрязнения воздуха // Водные ресурсы, 1997. – Т. 24, № 5. – С. 600–608.

Селедцов Н.Г. Айское, Манжерокское и Теньгинское озера Горного Алтая // Изв. Алт. отд. Геогр. об-ва СССР, 1963. – Вып. 2. – С. 54–73.

Stefkova E. Diatom species composition in the sediment core of Plesne Lake (Bohemian Forest, Czech Republic) // Silva Gabreta, 2008. – Vol. 146, No. 2. – P. 73–84.

SUMMARY

The composition and abundance of diatoms in bottom sediments of shallow Lake Manzherokskoye located in the taiga belt of the Altai Mountains were studied. The ecological and geographical analysis of identified taxa shows that the boreal benthic alkaliphilic halophobic species of diatoms prevail in species spectrum that is typical for shallow standing small area –freshwater lakes of the boreal zone. The significant variations in diatoms abundance were observed in different core's layers that may indicate of dramatic changes in the environment of the reservoir during its history life.

УДК 58.02:58.03+582.47+(235.222)

С.А. Николаева, Е.О. Филимонова, М.Н. Диркс

S.A. Nikolaeva, E.O. Filimonova., M.N. Dirks

РЕАКЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА СХОД СЕЛЕЙ И ЛАВИН В ГОРНО-ЛЕДНИКОВОМ БАСЕЙНЕ АКТРУ

RESPONSE OF VEGETATION ON DEBRIS FLOWS AND AVALANCHES IN THE MOUNTAIN GLACIAL BASIN AKTRU

Рассмотрены особенности реакции растительности на сход селей и лавин в горно-ледниковом бассейне Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай). На участках склонов, подвергавшихся и не подвергавшихся воздействию лавин и селей, проанализированы флористический состав растительных сообществ, а также виды и степень повреждений деревьев *Pinus sibirica* Du Tour.

Высокогорья Центрального Алтая характеризуются высокой селевой и лавинной активностью и значительной их мощностью. Но регулярных наблюдений за этими процессами крайне мало. Характерными особенностями их деятельности являются круглогодичный период лавинной опасности, сильная изменчивость частоты схода лавин и селей по годам (Кравцова, 1971; Душкин, 1974; Ревякин, Кравцова, 1974; Виноградов, 1981 и др.).

Высокогорные сообщества являются одним из чутких индикаторов природных процессов и явлений. Комплексные эколого-биологические исследования растительных сообществ в горно-ледниковом бассейне Актру (северный макросклон Северо-Чуйского хребта, Центральный Алтай) являются составной частью исследований ИМКЭС СО РАН региональных особенностей реакции экосистем на изменения среды и климата.

Задача исследования – показать особенности реакции растительности на сход селей и лавин в горно-ледниковом бассейне (ГЛБ) Актру.

ГЛБ Актру (50°05' с.ш., 87°45' в.д.) общей площадью около 40 км² характеризуется значительными абсолютными высотами (максимальная 4070 м), расположением хребта на пути влагонасыщенных воздушных масс, большим массивом оледенения и активным протеканием обвально-осыпных процессов. Борта долины в приледниковой зоне различны по крутизне: правый (западно-северо-западный) – до 70°, левый (восточно-юго-восточный) – 25–40°. Склоны различаются ветровым, температурным, влажностным и другими режимами. По правому борту лавиносоры средней величины. Здесь получили развитие лотковые лавины, которые сходят часто. По левому борту лавиносоры большой величины, но крупные лавины сходят относительно редко (Тронов, 1973; Душкин, 1974 и др.).

В качестве объектов исследования были выбраны ценопопуляции кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), произрастающие по периферии ложбин временных водотоков и осыпей, т. е. в области воздействия лавин и селей. Кроме того, был описан флористический состав растительности в зонах транзита и аккумуляции одного из селевых бассейнов. Верхняя часть лесного пояса и лесотундровый экотон охвачены сетью постоянных пробных площадей (ПП). В данной работе использованы шесть ПП, заложенных в лесотундровом экотоне на высотах 2200–2360 м над ур. м. (табл. 1). Здесь представлен в основном кедр сибирский, а лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) встречается единично.

Для анализа механических повреждений деревьев, образующихся при прохождении лавин и селей, использованы данные с четырех ПП. По левому борту долины заложены две ПП. ПП № 16 расположена наиболее близко к ледникам (около 2 км до Малого Актру). Здесь группа деревьев растет вдоль временного водотока с подветренной северной стороны недалеко от границы с сомкнутым лесом. На 80–90 м выше по абсолютной высоте имеются выходы скал. На этом участке лавины не распространены, но возможны камнепады. Сообщество – кедровое можжевельниково-разнотравно-осочково-вейниковое¹. ПП № 23 расположена вблизи крупных плоских полузаросших камней. Здесь на склоне крутые участки (40–50°) чередуются с пологими (15–25°). На пологих участках происходит снижение скорости или остановка лавины при ее сходе. Группа растет вдоль временного водотока с наветренной южной стороны. Выше нее вверх по склону встре-

1 Описание флористического состава сообществ на ПП № 16 и 23 сделаны д.б.н. Е.Е. Тимошок.

Таблица 1

Краткая характеристика пробных площадей

№ ПП	Экспозиция, высота, м. над ур.м.	Крутизна склона, °	Степень воздействия	Характеристика древесного яруса			
				состав по числу стволов	N, экз./га	H, м	D ₀ , см
16	ВЮВ 2235	30–35	слабая	10К+Лц	575	5,5	17,6
23	ВЮВ 2265	35–40	сильная	10К	575	5,2	17,5
14	ЗСЗ 2240	35–40	слабая	3Лц7К	475	4,0	13,3
32	ЗСЗ 2360	35–40	сильная	10К	900	4,1	15,6
Л-1	ВЮВ 2210	20–25	слабая	–	–	–	–
С-2	ВЮВ 2200–2220	15–20	сильная	(К, Лц)	ед.	–	–

N – плотность, H – высота и D₀ – диаметр в основании ствола деревьев кедра.

чаются единичные экземпляры кедра. Сообщество – кедровое разнотравно-вейниковое. По правому борту долины заложено две ПП на участке между двумя крупными осыпями, доходящими до поймы. Эти осыпи в районе ПП являются зонами транзита материала при сходе лавин и селей. ПП № 14 расположена в небольшом понижении. В микрорельефе отмечены крупные заросшие камни, поваленные стволы старых деревьев. Сообщество – лиственнично-кедровое бруснично-баданово-зеленомошное. ПП № 32 расположена выше предыдущей ПП на 120 м по абсолютной высоте. Здесь группа деревьев прижата к скальному выступу и с одной стороны примыкает к фронтальной части осыпи. Сообщество – кедровое разнотравно-дриадовое. Еще выше кедр встречается одиночно или формирует небольшие кулисы из кустовидных особей вдоль фронтальной части осыпи.

Для анализа флористического состава сообществ использованы данные двух ПП в районе одного из селевых бассейнов левого борта долины. ПП № Л-1 расположена на склоне вдоль временного водотока. Сообщество – разнотравно-кизильниковый лесной луг. ПП № С-2 располагается в русле временного водотока, в нижней части транзитной зоны и зоны аккумуляции селей и лавин. Сообщество – кустарниково-разнотравное.

Фитоиндикация лавинной и селевой деятельности во многом сходна. Она основана на анализе распределения растительных сообществ, на изучении сукцессий растительности, на выявлении и датировке механических повреждений в надземных частях деревьев и кустарников, на определении максимального возраста накипных лишайников. (Горчаковский, Шиятов, 1985; Schweingruber, 1996). Последствия схода селей и лавин мы определяли по механическим повреждениям деревьев. Для этого были выделены виды и степень повреждения деревьев кедра (рис. 1, табл. 2). Среди них особо отмечались повреждения, вызванные механическим уничтожением его надземных частей. Кроме того, был проведен анализ флористических списков лесного луга верхней части лесного пояса и сообщества, сформировавшегося в области транзита и аккумуляции лавин и селей одного из селевых бассейнов: по экологическим группам (Куминова, 1960) и по группам жизненных форм (Серебряков, 1962, 1964). Проведена оценка увлажнения и трофности местообитаний с использованием экологических шкал (Цаценкин, 1967).

Влияние лавин на внешний облик растительности в ГЛБ Актру проявляется в основном в (1) наличии сломанных деревьев, завалов и заломов, (2) фестончатом рисунке верхней границы леса и (3) уничтожении леса на пути схода лавин и замене его травянистой растительностью (Кравцова, 1971). В приледниковой зоне выделено около 20 крупных осыпей – мест схода лавин (Титова, Петкевич, 1964; Душкин, 1974). В лавинной деятельности дендрохронологическим методом были установлены полувековые периоды ее активизации (1860–1912 гг.) и ослабления (1814–1859 и 1913–1956 гг.). В погодичной динамике на левом склоне долины в районе лавинного конуса, расположенного недалеко от ледника, воздействие было зафиксировано в 1948, 1952, 1954, 1958 и 1966 гг. (Кравцова, 1971).

Влияние селей на внешний облик растительности сходно с влиянием лавин (Горчаковский, Шиятов, 1985). В ГЛБ Актру выделено 17 селевых очагов (Виноградов, 1981). Сели нередко имеют те же каналы схода, что и лавины, поэтому отделить влияние селя на растительность от влияния лавины зачастую затруднительно. Систематические наблюдения за селевой активностью в этом бассейне отсутствуют. По левому борту долины в районе географической станции Томского государственного университета описан сход селя в июне 1984 г. (Барашкова и др., 1986). Он четко фиксируется по механическим повреждениям и в годичных

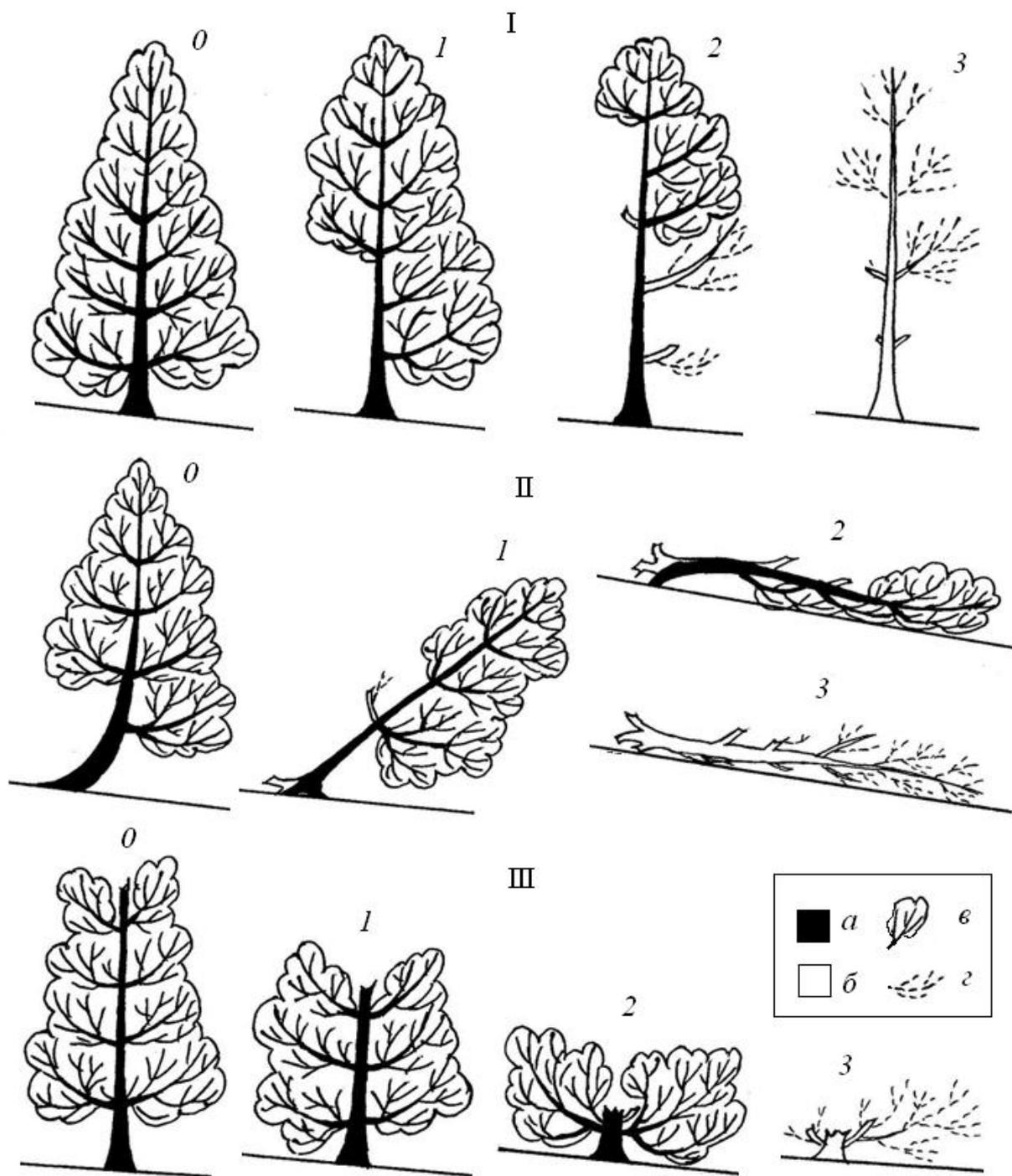


Рис. 1. Механические повреждения кедра сибирского в лесотундровом экотоне горно-ледникового бассейна Актру. Древесина ствола и крупных ветвей: а – живая, б – погибая; ветви: в – живые, г – усохшие. Категории повреждений: I–III – вид, 0–3 – степень (см. табл. 2).

кольцах деревьев, произраставших на его пути (Николаева, Савчук, 2013). По правому борту долины зафиксирован сход селей в июле 2012 г., которые практически не затронули древостой верхней части лесного пояса, но частично повредили деревья и кустарники лесотундрового экотона.

На участках, слабо подвергающихся воздействию лавин и селей (ПП № 16 и 14), большая часть особей кедра представлена прямостоячими деревьями с одним или несколькими стволами. Преобладают (48–73 % от общего количества) деревья со слабой и средней степенью повреждения кроны (рис. 1 I, 0–1, рис. 2 A I, 0–1). Асимметричность крон у деревьев в этих условиях формируется в основном вследствие влияния ледниковых ветров, особенно по левому борту долины. Гибель отдельных деревьев (рис. 2 A I, 3) происходит в основном из-за постепенного усыхания поврежденных ветвей кроны (рис. 1 I, 1–2). У 13–26 % деревьев

Таблица 2

Виды и степень повреждений деревьев кедр

Вид повреждения	Степень повреждения				погибшие
	0	1	2	3	
I – повреждения кроны (облом ветвей)	незначительное повреждение ветвей	повреждения до ½ части ветвей кроны	повреждения более ½ части кроны		
II – повреждения нижней части ствола и корней	изгиб ствола в основании	наклон ствола до 45°	особь нависает или прижата к земле		
III – облом части ствола	облом верхушки	облом до ½ части ствола	сбито более ½ части ствола		

имеются искривления в основании ствола (рис. 1 II, рис. 2А II, 0). Деревья с вывернутыми и сломанными стволами встречены только по правому борту долины (рис. 1 II–III 1–2, рис. 2Аб II–III, 1–2).

На участках, подвергающихся воздействию лавин и селей (ПП № 23 и 32), доля прямостоячих деревьев с незначительными и средними повреждениями кроны по сравнению с вышеописанными участками снижается до 33–39 % (рис. 2Б I, 0–1), а деревьев с искривлениями ствола остается на том же уровне – 14–17 % (рис. 2Б II, 0). Доля сильно наклоненных и поваленных живых деревьев и деревьев со сломанными на разной высоте стволами увеличивается до 17–22 % (рис. 2Б II–III, 1–2), а погибших деревьев всех категорий резко возрастает до 22–27 % (рис. 2Б I–III, 3).

Таким образом, наибольшее количество механических повреждений (наклоненные и вывалившиеся деревья, обломы стволов и ветвей кроны) и погибших деревьев наблюдается на фронтальных участках схода лавин и селей – зон транзита (ПП № 32) и аккумуляции (ПП № 23). Мы предполагаем, что на нелавиноопасных участках изгиб ствола в его основании чаще образуется в результате гибели верхушечного побега в молодом возрасте от снеговой корразии и замещении его на боковой. А на лавиноопасных участках изгибания основания ствола чаще связаны с гибелью верхушечного побега при его механическом обломе или формированием креновой древесины под давлением скатившихся вниз по склону валунов.

Другие виды повреждений зависят не только от типа лавины или селя, но и от состояния грунтов. Деревья чаще вываливаются, когда грунт не промерзший, и в основном ломаются, когда грунт промерзший и лучше удерживает корневые системы деревьев (Урумбаев, 1971 по Горчаковский, Шиятов, 1985). Можно

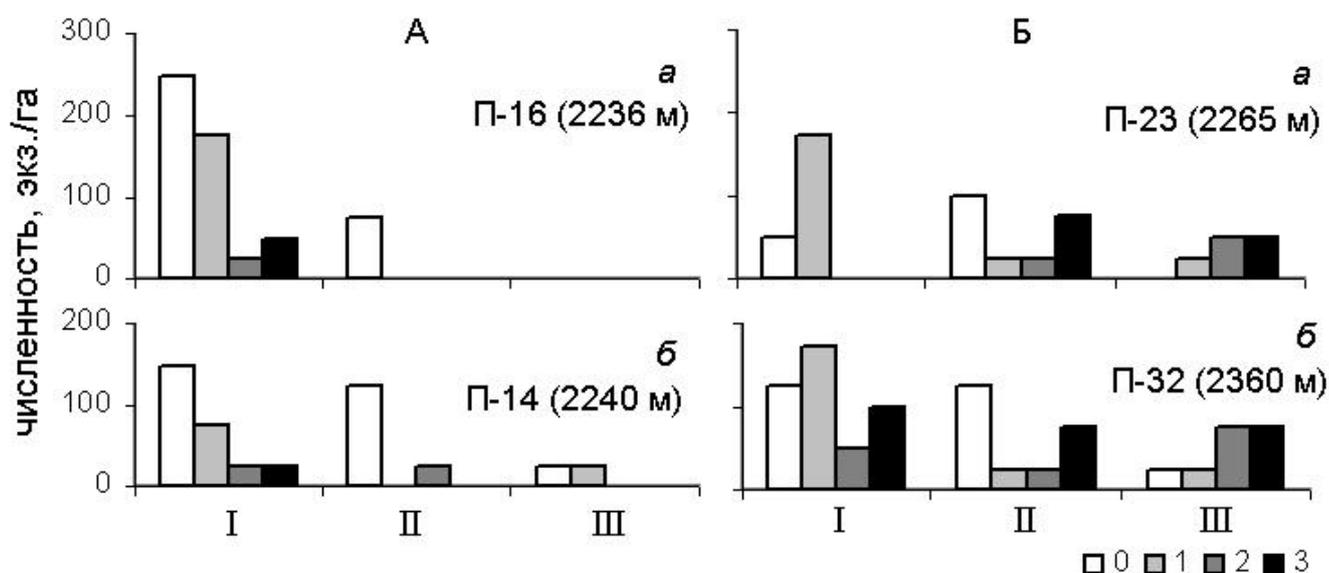


Рис. 2. Распределение особей по видам (I–III) и степени (0–3) повреждений в ценопопуляциях кедр сибирского на левом (а) и правом (б) бортах долины р. Актру. Степень влияния селей и лавин на деревья: А – слабая, Б – сильная. Около каждого графика № ПП и абс. высота. Остальные обозначения см. табл. 2.

предположить, что лавины, которые сходят в зимне-весенний период, чаще ломают, а сели, которые сходят в весенне-летний период, и ломают, и выворачивают небольшие по размерам деревья. Наличие и сломанных, и вывалившихся деревьев на одних и тех же участках подтверждает, что лавины и сели часто сходят по одним и тем же каналам.

На облесенных склонах при прохождении лавин в зимне-весенний период повреждаются в основном деревья, а нижние яруса леса сохраняются, поскольку находятся в это время под снегом. После прохождения селей в весенне-летний период, которые несут с собой твердый материал, в зонах аккумуляции растения начинают заселять поверхность нового субстрата заново. К сожалению, мы не нашли описаний растительности на таких участках, но обнаружили списки некоторых видов, растущих в зоне аккумуляции, которые отражают реакцию луговой и остепненной растительности безлесных склонов хребтов Центрального Алтая на сход лавин (Ревякин, Кравцова, 1977). На таких участках, по сравнению с окружающими склонами, повышается доля участия мезо-, психро- и гигрофитных растений.

Границы обследованной нами нижней части селевого бассейна (нижняя часть зоны транзита и зона аккумуляции) четко выделяются на окружающем фоне по комплексу пятен и полос растительности, перемежающихся с открытыми каменистыми и мелкоземисто-щебнистыми участками. Общее проективное покрытие растительности на «селе» немного ниже (55–60 %), по сравнению с расположенным рядом лесным лугом (80–85 %). Несмотря на неполную сформированность растительности на участках, где прошел сель, она характеризуется довольно большим видовым разнообразием сосудистых растений (65 вида), сравнимым с фитоценозом луга (67 видов). Сравнение флористических списков «селя» и луга показало, что преобладающие семейства в них одни и те же – Asteraceae, Ranunculaceae, Caryophyllaceae. Но сходство их видового состава – низкое (коэффициент Жаккара – 0,25).

Расчет по экологическим шкалам показал, что местообитания «селя» и луга близки по увлажнению (ступени 60 и 60,3 соответственно) и трофности (ступени 10,6 и 10,7), что соответствует сухим и свежим лугам с довольно богатыми почвами. По сравнению с местообитаниями кедра в лесотундровом экотоне по этим же показателям – 63–69,6 и 6,8–9,5 (Тимошок и др., 2012) – их местообитания немного суше и богаче.

Большое сходство «селя» и луга по большинству вышеперечисленных показателей указывает, по-видимому, на то, что участки «селя» заселены растительностью относительно давно, а его субстрат отличается достаточной стабильностью. Значительная селевая активность в этом бассейне, скорее всего, была в то же время, когда в соседнем селевом бассейне в 1984 г. сошел мощный сель, прошедший через лесной массив в районе географической станции и достигший поймы реки, т. е. около 30 лет назад.

Анализ экологических групп растений показал, что преобладающей среди них в списках «селя» и луга являются мезофиты. Флористический список «селя» отличается от луга большей долей (38,5 и 13,4 % соответственно) психрофитных и петрофитных (психрофиты, мезопетрофиты, психрофиты-петрофиты, ксеропетрофиты) и меньшей (66,1 и 80,6 %) – ксерофитных и мезофитных (ксерофиты, мезофиты, мезоксерофиты, мезопсихрофиты) видов (рис. 3).

Такое распределение по экологическим группам указывает на то, что местообитание «селя» является более холодными и каменистыми по сравнению с таковым луга. Более высокая каменистость субстрата вызвана накоплением мелко- и среднеобломочного материала, приносимого сверху в основном во время прохождения селей и лавин. А большая «холодность» этого местообитания, скорее всего, вызвана поступлением сюда воды с вышерасположенных участков. Она образуется по большей части при таянии снега и имеет более низкую температуру, чем температура грунтов местообитания «селя», и оказывает на него охлаждающее влияние.

Анализ жизненных форм растений показал, что во флористических списках как «селя», так и луга абсолютно преобладают поликарпические травы (75,0 и 88,1% соответственно), а среди последних длинно- и короткочерешчатые, стержнекорневые (рис. 4, 5–7). Но в списке «селя» отмечена большая доля (25,1 и 9,0% соответственно) древесных и полудревесных видов (лесные, тундровые, виды галечников), а среди травянистых видов несколько выше доля луковичных и корнеотпрысковых (11,0 и 3,0 %) (рис. 4, 1–4 и 12–13). Такое распределение связано с тем, что поселение и приживание особей этих видов в местообитании «селя» существенно облегчается по сравнению с лугом в связи с наличием свободного субстрата в первые годы после прохождения селя и более низкой его задернованностью в дальнейшем.

Таким образом, при исследовании влияния селей и лавин на растительность были выявлены и систематизированы механические повреждения (виды и степень) деревьев кедров сибирского, что в дальнейшем можно использовать для индикации типов лавин и селей. В горно-ледниковом бассейне Актру (Централь-

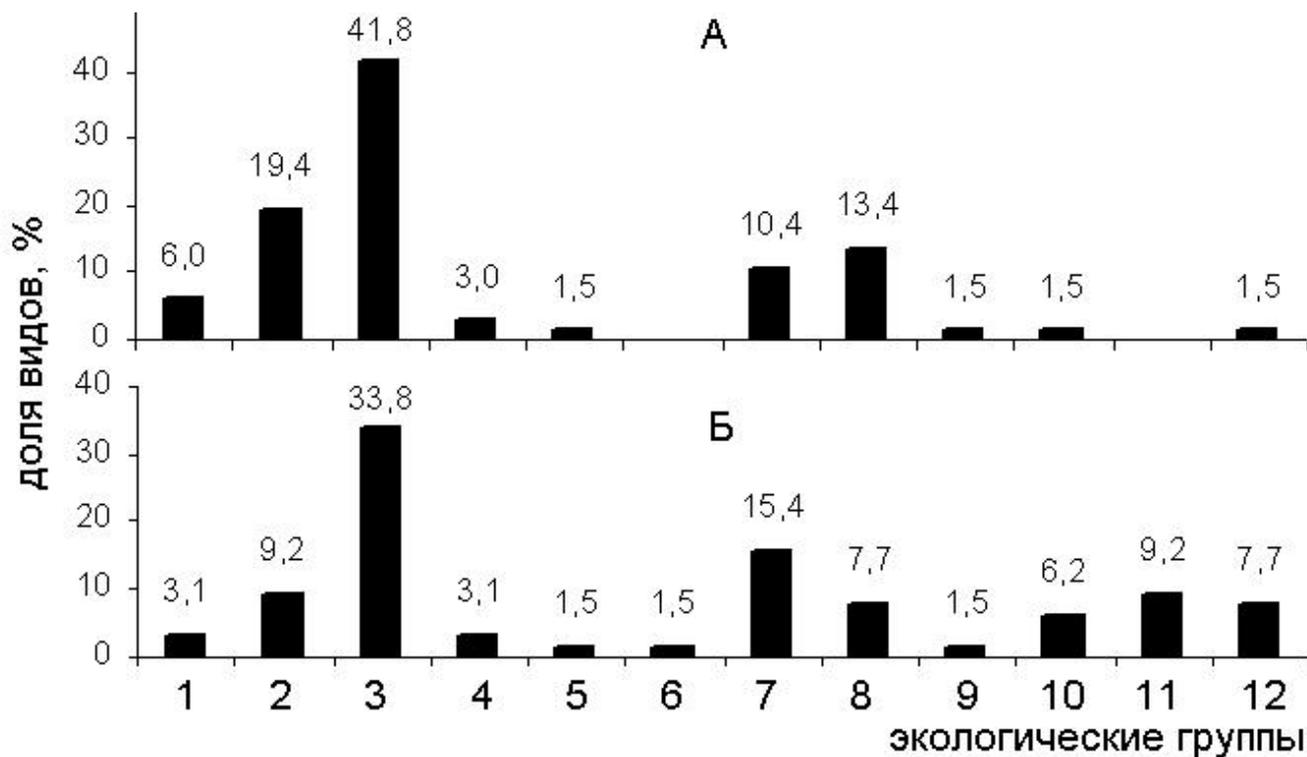


Рис. 3. Распределение видов сосудистых растений по экологическим группам местообитаний луга (А) и «селя» (Б). 1 – ксерофиты, 2 – мезоксерофиты, 3 – мезофиты, 4 – мезоигрофиты, 5 – гигрофиты, 6 – ксероигрофиты, 7 – психрофиты, 8 – мезопсихрофиты, 9 – гигропсихрофиты, 10 – ксеропетрофиты, 11 – мезопетрофиты, 12 – психропетрофиты.

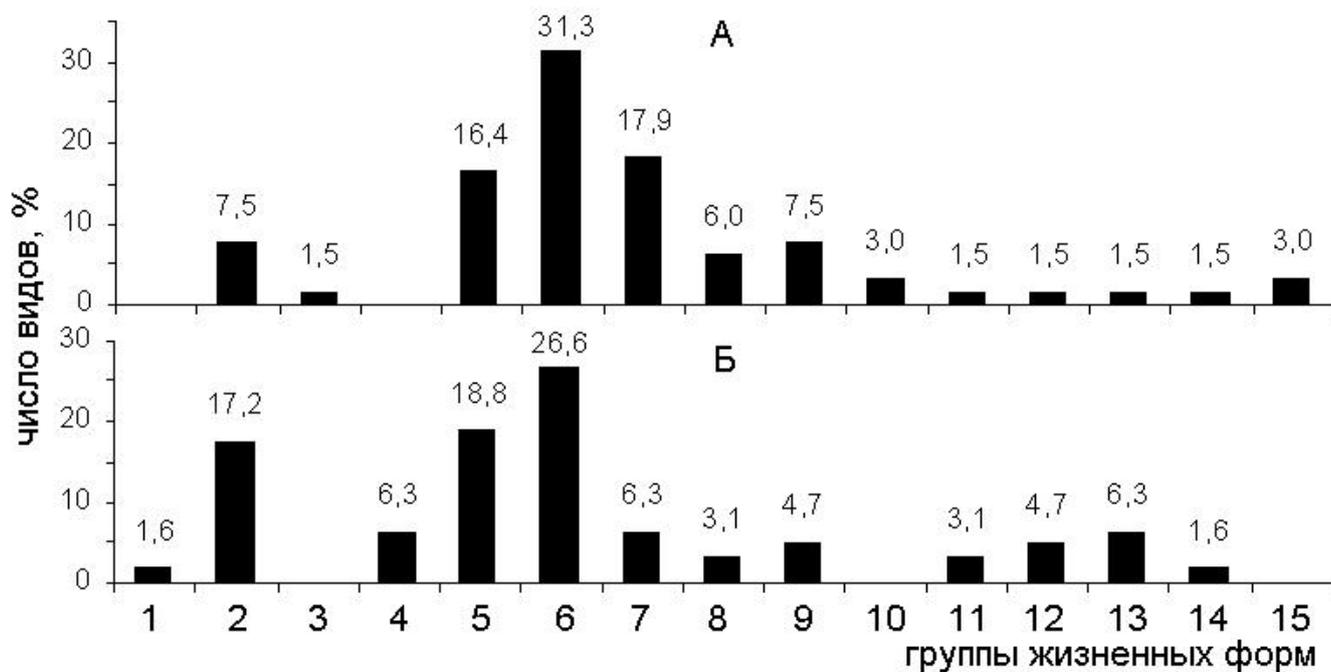


Рис. 4. Распределение видов сосудистых растений по жизненным формам местообитаний луга (А) и «селя» (Б). 1 – деревья, 2 – кустарники, 3 – кустарнички, 4 – полукустарнички; 5 – стержнекорневые, 6 – короткокорневищные, 7 – длиннокорневищные, 8 – кистекокорневые; 9 – плотнокустовые, 10 – рыхлокустовые, 11 – клубневые, 12 – луковичные, 13 – корнеотпрысковые, 14 – сукулентно-лиственные, 15 – однолетники.

ный Алтай) наличие и сломанных, и вывалившихся деревьев на одних и тех же обследованных участках склонов показывает, что они подвергались воздействию, скорее всего, и селей и лавин.

Сравнение видового состава сообществ нижней части селевого бассейна и луга показало, что их местообитания при близком флористическом разнообразии и проективном покрытии существенно различаются по составу видов. Поэтому предполагается, что в этом бассейне достаточно давно не было селя. При этом обследованные участки этого бассейна близки по увлажнению и трофности с местообитанием лесного луга, но отличаются более холодным и каменистым субстратом и меньшей задернованностью.

ЛИТЕРАТУРА

- Барашкова Н.К., Королева Т.В., Шмыглева Г.М.** Условия схода селя в долине р. Актру в Горном Алтае 24 июня 1984 г. // Материалы гляциологических исследований. – М.: Ин-т геогр. АН СССР, 1986. – Вып. 56. – С. 121–124.
- Виноградов В.А.** Сели Чуйских белков (Горный Алтай) // Тр. ЗСРНИГМИ, 1981. – Вып. 51. – С. 87–92.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г.** Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. – М.: Наука, 1985. – 209 с.
- Душкин М.А.** Лавины в верховьях долины Актру // Гляциология Алтая. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1974. – Вып. 8. – С. 39–59.
- Кравцова В.И.** Особенности режима лавинной деятельности на Алтае по данным дендрохронологических наблюдений // Фитоиндикационные методы в гляциологии. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1971. – С. 103–123.
- Куминова А.В.** Растительный покров Алтая. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. – 450 с.
- Николаева С.А., Савчук Д.А.** Кедр сибирский как индикатор обвально-осыпных процессов на Северо-Чуйском хребте // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы: Труды Межд. науч.-практ. конф. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 2013. – С. 137–144.
- Ревякин В.С., Кравцова В.И.** Снежный покров и лавины Алтая. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1977. – 215 с.
- Серебряков И.Г.** Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 146–205.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 377 с.
- Тимошок Е.Е., Скороходов С.Н., Тимошок Е.Н.** Эколого-ценотическая характеристика кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на верхней границе его распространения в Центральном Алтае // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология, 2012. – № 4 (20). – С. 171–184.
- Титова З.А., Петкевич М.В.** Наблюдения над конусами аккумуляции в долине реки Актру // Гляциология Алтая. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1963. – Вып. 3. – С. 115–141.
- Тронов М.В.** Горно-ледниковый бассейн Актру как показатель характерных свойств ороклиматической базы оледенения Алтая. // Проблемы гляциологии Алтая: Матер. науч. конф. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1973. – С. 9–20.
- Тронов М.В., Тронова Л.Б., Белова Н.И.** Основные черты климата горноледникового бассейна Актру // Гляциология Алтая. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1965. – Вып. 4. – С. 3–49.
- Цаценкин И.А.** Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. – Душанбе: Дониш, 1967. – 223 с.
- Schweingruber F.** Tree rings and environment. Dendroecology. – Berne-Stuttgart-Vienna: Paul Haupt Publ., 1996. – 609 p.

SUMMARY

The response features of vegetation on debris flows and avalanches in the mountain glacial basin Akturu (Severo-Chuisky Range, the central Altai Mountains) are described in the article. Floristic composition of communities and species and degrees of *Pinus sibirica* Du Tour tree disturbances are analyzed on slopes with and without debris flows and avalanches.

УДК 622.323:581.9(262.81)

В.Н. Пермитина

V.N. Permitina

ПОСТТЕХНОГЕННОЕ ФОРМИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НЕФТЕПРОМЫСЛОВ ПРИКАСПИЙСКОГО РЕГИОНА

POST-TECHNOGENIC FORMATION OF THE NATURAL VEGETATION OF THE OIL FIELDS IN CASPIAN REGION

Представлены результаты исследований нарушенных и загрязненных земель по состоянию растительного покрова, восстанавливающегося в пределах техногенно преобразованных территорий. Показана зависимость формирования растительности от экологических условий, обусловленных природными факторами, видами воздействия и степенью нарушения. Выявлено, что особенности рельефа нарушенных участков и физико-химические свойства пород и грунтов, степень нефтехимического загрязнения оказывают определенное влияние на характер и темпы восстановления растительных сообществ.

Природные ландшафты при добыче полезных ископаемых изменяются настолько, что образуется особый природно-техногенный тип, коренным образом отличающийся структурой и составом субстрата, биоразнообразием и продуктивностью, а также изменением хозяйственной ценности. При разработке месторождений в первую очередь нарушается почвенно-растительный покров и его посттехногенное развитие индицирует восстановление всей экосистемы. Регенерация почвенно-растительного покрова в посттехногенных экосистемах осуществляется в процессе его естественного восстановления или при проведении мероприятий по рекультивации.

Зоны разработки и промышленной добычи нефти и газа испытывают техногенные нагрузки, связанные с нарушением и загрязнением земель. Техногенно преобразованные районы с трансформированным или уничтоженным почвенно-растительным покровом получают повсеместно широкое распространение. Процесс трансформации экосистем зачастую принимает необратимый характер. Техногенные нарушения и загрязнение территории нефтепромыслов занимают значительные площади, исчисляемые десятками квадратных километров. Зона косвенного влияния нарушений, связанных с изменением водного и солевого режима, состава растительности прилегающих территорий, охватывает площадь в 2–3 раза больше (Ерохина, 2006).

Техногенные нарушения земель при строительных и ремонтных работах сопровождаются образованием земляных выемок (карьеры, траншеи, резервы, амбары), насыпей (промплощадки, дамбы), отвалов пород, что приводит к необратимым нарушениям почвенно-растительного покрова. Разведывательное бурение и промышленная добыча нефти связаны с загрязнением территории нефтепромыслов сырой нефтью, нефтяной эмульсией, минерализованными сточными водами, буровыми растворами, которые обусловлены условиями добычи, хранения и транспортировки нефти, аварийными ситуациями на скважинах и их ликвидацией. Воздействие комплексного характера вызывает одномоментное нарушение-разрушение экосистем с уничтожением растительности и почв, что выражается в возникновении техногенных форм рельефа.

Территории с проявлением таких нарушений не восстанавливаются в течение длительного времени, поверхность становится подверженной процессам водной эрозии и дефляции. Восстановление растительного покрова после прекращения воздействий начинается с длительной стадии однолетних растений, что обусловлено преобразованием исходного состава и свойств почв, пород и грунтов. Начало восстановления почвенного покрова определяется стадией восстановления растительности с преобладанием многолетников в составе сообществ, способствующих стабилизации и изменению свойств техногенного субстрата (Пермитина, 2014).

Растительность техногенно нарушенных территорий, формирующаяся в процессе естественного восстановления, является результатом сложного взаимодействия зонально-климатических и экологических условий. Флористический состав слабо сформированных группировок и сообществ определяется разновозрастными природными ландшафтами Прикаспийского региона (Новокаспийская и Позднешвалынская приморская равнина), эдафическими условиями местообитаний, степенью нарушенности почвенно-растительного покрова.

В соответствии со схемой ботанико-географического районирования территория исследований относится к Азиатской пустынной области, Ирано-Туранской подобласти, Северо-Туранской провинции, Западно-Северотуранской подпровинции, подзоне средних, настоящих пустынь (Ботаническая география, 2003). Основу растительного покрова составляют ксерофитные полукустарнички, сочетающиеся с дерновинными злаками. Доминирующая растительность представлена лерхопопынными (*Artemisia lerchiana* Web.), тере-скеновыми (*Krascheninnikovia ceratoides* L.), пырейными (*Agropyron fragile* (Roth) Nevski.) и хвойниковыми (*Ephedra distachya* L.) сообществами, развивающимися на зональных бурых пустынных почвах. В составе сообществ присутствуют *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Astragalus brachypus* Schrenk., *Syrenia montana* (Pall.) Klok., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski., *Heliotropium arguzioides* Kar. et Kir., *Agriophyllum pungens* (Vahl.) Link., *Allium caspium* (Pall.) M. B., *Alyssum desertorum* Stapf., *Lappula echinata* Gilib. и др. виды. Интразональная растительность представлена сарсазановыми (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B.) и поташниковыми (*Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb.) сообществами с участием однолетних солянок и эфемеров (*Salsola nitraria* Pall., *S. paulseni* Litv., *Climacoptera crassa* (M. B.) Botsch., *Lepidium perfoliatum* L., *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach.) на солончаках.

Исследования показали, что техногенно-производная растительность дифференцируется (структурно-функциональное преобразование) на разнообразные модификации по нарушенным территориям, отвальным и отсыпным породам вокруг карьеров, ликвидированных скважин с историческим нефтехимическим загрязнением, амбаров нефтешламов, буровых растворов и др. отходов бурения

При разработке карьеров, связанных с добычей песка для строительства, образуются техногенные формы рельефа, представленные земляными выемками (котлованы) различных размеров и конфигурации с отвалами пород, местами с выраженными процессами дефляции и наложенным вторичным рельефом. Верхняя часть почвогрунта, представляющая сформированный почвенный профиль с набором генетических горизонтов и незначительной долей почвообразующих пород (80–100 см), снималась и складировалась в виде отвалов по периметру карьерной выработки. Борты карьеров в большинстве случаев отвесные (высота варьирует от 2–4 до 10–12 м), местами слабо выположенные. Повсеместно выражены признаки ветровой эрозии в виде эоловых образований барханного типа в нижней части карьерных обнажений, песчаных чехлов, перекрывающих отвалы. Карьерные выработки вскрывают почвы, почвообразующие и подстилающие породы, являющиеся древнеаллювиальными песками различной мощности, испытывающие влияние минерализованных грунтовых вод. Обнажения дна карьеров в большинстве случаев представлены засоленными морскими или древнеаллювиальными отложениями с выходами минерализованных вод. Породный состав отвалов разнообразен и зависит от принадлежности карьерной выработки к определенному местоположению с отличительными свойствами (Пермитина, 2011а, 2013).

По отсыпным валам, буграм и пологим откосам карьеров, расположенным в зоне распространения бурых пустынных солончаковатых почв, развиваются однолетнесолянковые (*Salsola paulseni*, *S. nitraria*, *S. foliosa* (L.) Schrad., *Suaeda acuminata*) разреженные сообщества и группировки с участием *Ceratocarpus arenarius* L., *Eremopyrum orientale*, *Artemisia lerchiana*, *Lepidium perfoliatum*, *Lappula echinata*, *Senecio subdentatus* Ledeb., *Descurainia Sophia* (L.) Schur., *Nonnea caspica* (Willd.) G. Don., *Corispermum aralo-caspicum* Iljin. и др. видов. Развитие солянковой растительности обусловлено высокой степенью засоления (до 2,0 % по сумме солей) отвальных пород при выносе на дневную поверхность соленосных горизонтов почв и пород. На участках, перекрытых тонким слоем отвального грунта, возобновляются разреженные полынные (*Artemisia lerchiana*) сообщества с участием однолетних солянок и эфемеров. Отсыпные валы с проявлением сильной эоловой деятельности заняты гелиотроповыми (*Heliotropium arguzioides*) группировками. На дне карьеров с выклиниванием минерализованных грунтовых вод развиваются сарсазановые (*Halocnemum strobilaceum*) сообщества, которые занимают повышенные позиции с формированием наложенного рельефа в виде фитогенных бугров. Пологие откосы карьеров занимают тростниково-тамариксово-полынные (*Artemisia nitrosa* Web., *Tamarix ramossisima* Ledeb., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. et Steud.) сообщества, на формирование которых оказывают влияние близко расположенные грунтовые воды. По дну карьеров с близким залеганием к поверхности засоленных отложений и грунтовых вод или при их выклинивании развиваются группировки сарсазана шишковатого, поташника каспийского, сведы заостренной (*Halocnemum strobilaceum*, *Kalidium caspicum*, *Suaeda acuminata*). В группировках принимают участие однолетние солянки, парнолистник яйцевидный, тростник южный (*Salsola paulseni*, *S. nitraria*, *Climacoptera crassa*, *Zygophyllum ovigerum* Fisch., *Phragmites australis*) и др. виды. При развитии на дне карьеров солончаков соровых в их периферической зоне и вдоль ручьев в составе сообществ преобладают *Tamarix ramossisima*, *Phragmites australis*, *Kalidium*

caspicum и *Puccinellia dolicholepis* при участии *Heliotropium arguzioides*, *Atriplex tatarica* L., *Halocnemum strobilaceum*. В небольшом обилии присутствуют *Cynanchum sibiricum* Willd., *Peganum harmala* L.

В местах развития бурых пустынных карбонатных почв поверхность бортов карьеров имеет очень плотное сложение, отвальные породы представлены крупно глыбистыми монолитными отдельностями. Местами горизонт с гладкой, твердой поверхностью обнажен на поверхности. Наблюдаются процессы ветровой эрозии в виде эоловых наносов. Почвогрунты отвалов имеют высокое содержание карбонатов (до 8–12%). В этих условиях развиваются полынно-хвойниковые и изенев-хвойниковые (*Ephedra distachya*, *Artemisia lerchiana*, *Kochia prostrata*) сообщества с участием *Krascheninnikovia ceratoides*, *Agropyron fragile*, *Ceratocarpus arenarius*, *Eremopyrum orientale*, *Lepidium perfoliatum*, *Lappula echinata*. Проективное покрытие достигает 35–45%. По высоким буграм и отсыпным валам рыхлого сложения и с более низким содержанием карбонатов (2–3%) развиваются пырейно-полынные (*Agropyron fragile*, *Artemisia lerchiana*) разреженные сообщества с проективным покрытием до 20%. Участки с поверхностным нарушением почв и обнажением плотного карбонатного горизонта занимают ластовневые (*Cynanchum sibiricum*) сообщества с участием *Alhagi pseudalhagi* (M. B.) Desv., *Salsola paulseni*. Полынно-терескеновые (*Krascheninnikovia ceratoides*, *Artemisia lerchiana*) сообщества с житняком (*Agropyron fragile*) при участии *Cachrys odontalgica* Pall., *Allium caspium*, *Poa bulbosa* L., *Lepidium perfoliatum*, *Anisanta tectorum* развиваются на нарушенных почвах, перекрытых с поверхности навесным песчаным чехлом. Нарушенные бурые пустынные нормальные рыхло-песчаные почвы зарастают эфедровыми (*Ephedra distachya*) разреженными сообществами с терескеном (*Krascheninnikovia ceratoides*), астрагалами (*Astragalus lechmannianus* Vge., *A. dolichophyllus* Pall.) и полынью (*Artemisia lerchiana*) при участии *Salsola paulseni*, *Ceratocarpus arenarius*, *Poa bulbosa*. Проективное покрытие достигает 15–20%. На нарушенных территориях с вторичными барханскими формами рельефа зарастание происходит при участии *Alhagi pseudalhagi*, *Peganum harmala*, *Agriophyllum squarrosum*, *Heliotropium arguzioides*, *Corispermum aralo-caspicum*, *Allium sabulosum*, *Leymus racemosus*, *Agropyron fragile*, *Astragalus brachypus*, *Lappula echinata*. Растения располагаются диффузно, не образуя фитоценозов.

Солянковы (*Salsola nitraria*, *S. paulseni*) группировки с участием *Suaeda acuminata*, *Corispermum aralo-caspicum*, *Senecio subdentatus*, *Amaranthus albus* L., *Alyssum desertorum*, *Syrenia montana*, *Catabrosella humilis* (Bieb.) Tzvel. занимают участки отвальных пород с присутствием в их составе легкорастворимых солей, но с рассоленной поверхностью. При более глубоком рассолении пород в состав группировок добавляются такие виды, как *Ceratocarpus arenarius*, *Poa bulbosa*, *Eremopyrum orientale*, *Ferula caspica*. Карьерные выработки, перекрытые отвальными породами, состоящими из морских отложений с сильной степенью засоления (свыше 2 % по сумме солей, тип засоления хлоридно-сульфатный) занимают группировки, состоящие только из однолетних солянок (*Suaeda acuminata*, *Climacoptera crassa*, *Salsola nitraria*). Проективное покрытие достигает 10–15 %. По межотвальным понижениям с подпором минерализованных грунтовых вод встречаются группировки, состоящие только из поташника или сарсазана с проективным покрытием, не превышающим 3–5 %.

На участках со слабым нарушением почвенного покрова, но с проявлением дефляционных процессов наблюдается восстановление растительности, близкой к коренной, но с обедненным видовым разнообразием и более низким проективным покрытием. Полынные (*Artemisia lerchiana*) и терескеновые (*Krascheninnikovia ceratoides*) сообщества с участием пырея (*Agropyron fragile*) или эфемеров имеют во флористическом составе 4–5 видов при проективном покрытии 10–12 %.

В период добычи нефти на нарушенные территории накладывается нефтехимическое загрязнение, значительно изменяя свойства почв. В местах его локализации образуются техногенные ореолы загрязнения разного химического состава и интенсивности. Восстановление растительности наблюдается фрагментарно на свободных от загрязнения участках отдельными особями однолетних солянок. В зоне распространения бурых пустынных техногенных почв, нарушенные участки вокруг скважин с нефтехимическим загрязнением отличаются зарастанием группировками лебеды (*Atriplex micrantha* C. A. Mey.) с единичными растениями *Artemisia terrae-albae* Krasch., *Stipa capillata* L., *Agropyron fragile*, эфемеров (*Alyssum desertorum* Stapf., *Ceratocarpus utriculosus* Bluk., *Trigonella geminiflora* Vge.). Проективное покрытие составляет 15–20 %. Растения располагаются по повышенным позициям, лишенным поверхностного загрязнения. На территории распространения солончаков приморского зарастания находится на стадии группировок однолетних солянок (*Suaeda acuminata* (C. A. Mey.) Moq., *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Vge., *Climacoptera crassa*) с участием в небольшом обилии *Halocnemum strobilaceum* и эфемеров (*Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski.). Проективное покрытие не превышает 10–15%. На солончаках луговых развиваются сведово-кермеково-бес-

кильнищевые (*Puccinella dolicholepis* V. Krecz., *Limonium caspium* (Willd.) Gams., *Suaeda acuminata*) группировки. Проективное покрытие 8–10 %. Загрязненные нефтью и нефтепродуктами участки вокруг ликвидированных скважин характеризуются отсутствием растительности. В местах с сохранившимся сильным загрязнением, отмечены единичные экземпляры однолетних солянок (*Salsola nitraria*), занимающие повышения микрорельефа.

Сложные условия для восстановления растительности создаются в амбарах, где складывается выветренная порода, содержащая химические реагенты, буровые растворы, небольшое количество нефти (Капелькина, 2007). В земляных амбарах возникает внутрипочвенный поток загрязнителей. Исследованиями установлено, что за период до 20 лет сброшенный в амбары нефтешлам слабо минерализуется, чему способствует восстановительная среда, препятствующая разложению загрязнителей, возникающая при условии близкого расположения минерализованных грунтовых вод или засоленных пород тяжелого гранулометрического состава. Загрязнение нефтепродуктами в условиях амбара превышает ПДК на глубине 0–10 см в 77 раз, на глубине 10–15 см – более чем в 10 раз (Пермитина, 2011б). За период трансформации загрязнителей наблюдается увеличение показателей засоления книзу, что обусловлено их многолетней вертикальной миграцией при дополнительном увлажнении в искусственно созданной депрессионной форме рельефа. По мере изменения степени засоления реакция среды (рН) отходов бурения изменяется в сторону подщелачивания. Характеристика некоторых свойств загрязненного субстрата амбаров обуславливает невозможность естественного восстановления растительности.

Обваловка отвальных пород вокруг амбаров зарастает однолетнесолянковыми (*Suaeda acuminata*, *Petrosimonia brachiata*, *Climacoptera crassa*) группировками. Нарушенные участки за валами характеризуются восстановлением растительности группировками *Puccinella dolicholepis* с участием *Limonium caspium*, образующих микропоясный ряд. Единично встречаются *Suaeda acuminata* и *Atriplex micrantha*. Проективное покрытие не превышает 15–20 %.

Процесс восстановления растительности нарушенных и загрязненных территорий отличается длительностью стадии однолетних солянок и эфемеров, что определяется свойствами почвогрунтов, залегающих на поверхности. Флористический состав вначале восстановления не превышает 2–5 видов, проективное покрытие не более 5–10 %. Многолетники в группировках находятся в единичном обилии, что не определяет их роли в формировании сообщества. Формирование растительных группировок и разреженных сообществ различного флористического состава обусловлено степенью засоления и литологией почвогрунтов. Сравнительный анализ флористического и фитоценологического разнообразия при изменении экологической ситуации в зонах техногенного воздействия показал упрощение пространственной и морфологической структуры фитоценозов. При резком изменении экологических условий, связанном с техногенным воздействием, отмечается появление многочисленных серийных (временно существующих) сообществ конкретных местообитаний, выведенных из состояния равновесия. В процессе развития такие сообщества не восстанавливаются до прежнего состояния. Они формируются в соответствии с новыми условиями среды. Структура фитоценозов нарушенных территорий определяется бедностью видового состава и их количественным соотношением при потере пастбищной, ландшафтно-стабилизирующей, противозероэрозийной и др. функций растительности.

Естественное восстановление растительности затруднено в условиях засушливого климата, является длительным процессом, и при техногенном воздействии невозможно без проведения специальных рекультивационных мероприятий. Разработка и применение методов рекультивации нарушенных земель способствует стабилизации нарушенных территорий при создании условий для восстановления растительного покрова, уменьшает его продолжительность.

ЛИТЕРАТУРА

Ерохина О.Г. Особенности формирования, структура и факторы техногенной деградации почвенного покрова восточного побережья Каспийского моря // *Терра*, 2006. – № 1. – С. 131–138.

Естественное восстановление растительности нарушенных земель нефтедобывающих регионов // *Современные тенденции в изучении флоры Казахстана и ее охрана: Материалы Международной научной конференции.* – Алматы, 2014. – С. 100–104.

Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – СПб., 2003. – 423 с.

Капелькина Л.П., Бакина Л.Г., Лаврентьева Г.М., Королева Т.М., Усова Л.И., Баккал С.Н., Малышкин М.М. Комплексный мониторинг техногенных экосистем в нефтедобывающем регионе. // *Биологическая рекультивация и мо-*

мониторинг нарушенных земель: Материалы Международной научной конференции. (4–8 июня 2007 г., Екатеринбург) – Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2007. – С. 309–324.

Пермитина В.Н., Байбулов А.Б. Опыт применения методов биологической рекультивации нарушенных земель северо-восточного Прикаспия (на примере месторождений ТШО) // Terra, 2011а. – Вып. 11 (2). – С. 20–31.

Пермитина В.Н., Байбулов А.Б., Максимов М.А. Разработка и применение методов биологической рекультивации нарушенных земель северо-восточного Прикаспия // Экология и промышленность Казахстана, 2013. – № 2 (38). – С. 61–70.

Пермитина В.Н. Трансформация почв нефтепромыслов Прикаспийского региона // Почвоведение и агрохимия. – Алматы, 2011б. – № 2. – С. 20–29.

SUMMARY

The results of the researches of the disturbed and polluted lands according with the condition of the vegetation cover restoring within the borders of the technogenically transformed territories are presented. The vegetation formation dependence on the ecological conditions caused by natural factors, influence types and violation extent is shown. It was revealed that the relief features of the disturbed sites and physical-chemical properties of rocks and grounds, the petrochemical pollution extent had a certain impact on character and rates of restoration of plant communities.

УДК 581.52:582.929.4

Е.Б. Таловская

Е.В. Talovskaya

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВЕГЕТАТИВНО-ПОДВИЖНЫХ ВИДОВ ИЗ РОДА *THYMUS* L.

ONTOGENETIC STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS OF VEGETATIVELY MOBILE *THYMUS* L. SPECIES

Изучена онтогенетическая структура ценопопуляций вегетативно-подвижных видов из рода *Thymus*. Выявлена зависимость онтогенетической структуры ценопопуляций вида от условий экотопа. Установлено, что онтогенетические спектры ценопопуляций левостороннего и бимодального типа.

В условиях изменения экологической обстановки и возрастающего антропогенного действия важно знать критерии устойчивого развития популяций растений в природе. Одним из таких критериев является онтогенетическая структура ценопопуляций. При мониторинге состояния ценопопуляций растений, которые являются естественными источниками многих лекарственных препаратов, изучение онтогенетической структуры является первоочередной задачей. Виды рода *Thymus* L. широко применяются в медицине как дезинфицирующее, обезболивающее и антисептическое средство.

Исследование проводили на территории Республики Хакасия. Объектом стали ценопопуляции (ЦП) трех видов рода: *T. krylovii* Buczennikova, *T. iljinii* Klok. et Schost., *T. minussinensis* Serg. Ранее выявлено, что в условиях подвижного субстрата (глина, песок) у особей видов формируются вегетативно-подвижные жизненные формы (Колегова, 2012).

T. krylovii – вегетативно-подвижный полукустарничек с ветвящимися моно- и дициклическими генеративными побегами. Взрослые особи представляют собой рыхлый куст, состоящий из первичного и парциальных побегов. Базальная часть скелетных осей за счет большого числа придаточных корней втягивается в субстрат и представляет собой ксилоризом. *T. iljinii* и *T. minussinensis* – вегетативно-подвижный шпалерный кустарничек с неветвящимися моноциклическими и ветвящимися ди- и трициклическими генеративными побегами. Придаточные корни образуются в узлах и междоузлиях скелетных осей.

В онтогенезе особей всех видов установлены общие закономерности. Он полный сложный, состоит из онтогенезов семенной особи и рамет. Вегетативное размножение начинается в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии (реже в виргинильном), при этом образуются глубоко омоложенные (до имматурного состояния) раметы. Самоподдержание ценопопуляции преимущественно вегетативное. Особенности развития особей изучаемых видов определяют тип характерного спектра, он левосторонний (Колегова, Черемушкина, 2011).

Изучение онтогенетической структуры ЦП проводили по общепринятым методикам (Ценопопуляции..., 1976; Животовский, 2001). Исследовано четыре ЦП: ЦП 1 – *T. iljinii*, ЦП 2 и 3 – *T. krylovii*, ЦП 4 – *T. minussinensis*. Все ЦП нормальные. ЦП 2–4 – полночленные, в ЦП 1 отсутствуют ювенильные особи. Анализ онтогенетических спектров ЦП показал, что лишь один из них совпадает с характерным. Онтогенетический спектр левостороннего типа формируется в ЦП 1 *T. iljinii*, в ковыльно-тимьяновой (*T. iljinii*, *Stipa capillata* L., *Stipa krylovii* Roshev., *Agropyron cristatum* (L.) Gaertner, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Carex duriuscula* C. A. Meyer, *Aster alpinus* L.) крупнодерновинной песчаной степи (рис. 1). Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя в сообществе не превышает 50%, проективное покрытие (ПП) вида 10 %. Экологическая плотность ЦП составляет 21 особь/м². Максимум спектра приходится на группу молодых генеративных особей. Их преобладание в ЦП обеспечивается интенсивным вегетативным размножением зрелых и старых генеративных особей, а также собственной партикуляцией. Молодые генеративные особи имеют в основном вегетативное происхождение. Но наряду с вегетативным в ЦП происходит также нерегулярное семенное размножение. Большинство имматурных особей – семенного происхождения. Расположены они около материнского куста. В дальнейшем такое соседство из-за недостатка ресурсов и свободного субстрата приводит к угнетению имматурных особей. При наличии свободного субстрата некоторые из имматурных особей сохраняются и проходят полный онтогенез. В связи с этим особи семенного происхождения в более

поздних онтогенетических состояниях в ЦП встречаются единично. Соотношение генет и рамет составляет 1 : 42. По классификации «дельта-омега» ЦП является зрелой.

Для ЦП *T. krylovii* (2 и 3), *T. minussinensis* (4) наряду с большим числом молодых особей характерно накопление старых генеративных. Причем в ЦП 2 и 4 отмечается их устойчивое преобладание. Онтогенетические спектры этих ЦП не совпадают с характерным и являются бимодальными. Причины образования второго максимума в спектрах связаны с условиями произрастания видов.

ЦП 2 обнаружена на глинистой осыпи в разнотравно-злаковой (*Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaerth., Mey. et Scherb., *Stipa capillata*, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., *Galium verum* L., *Geranium pratense* L.) луговой степи, ЦП 4 – в злаково-тимьяновой (*T. minussinensis*, *Festuca valesiaca* Gaudin s. str., *Stipa capillata*, *Agropyron cristatum*, *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Artemisia frigida* Willd., *Veronica incana* L.) крупнодерновинной песчаной степи. Формирование второго пика в правой части спектра в ЦП 2 связано с высоким ОПП травостоя (до 90%), а в ЦП 4 – с высокой экологической плотностью ЦП (до 114 особей/м²). В обоих случаях развитие молодых генеративных особей затруднено, что приводит их к быстрому переходу в старое генеративное состояние. Соотношение генет и рамет составляет 1 : 20 в ЦП 2 и 1 : 32 в ЦП 4. Расположение ЦП 2 на более влажном глинистом субстрате способствует повышению жизнеспособности подроста и увеличению числа особей семенного происхождения в генеративном и старом состояниях.

ЦП 3 расположена в разнотравно-пырейном (*Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Atriplex fera* (L.) Bunge, *Artemisia commutata* Besser, *Galium verum*, *Medicago falcata* L., *Vicia cracca* L.) производном растительном сообществе на месте песчаной степи. ОПП травостоя достигает лишь 30%, ПП вида – 3%. Место обитания подвержено периодической свалке бытового мусора. Наличие свободного

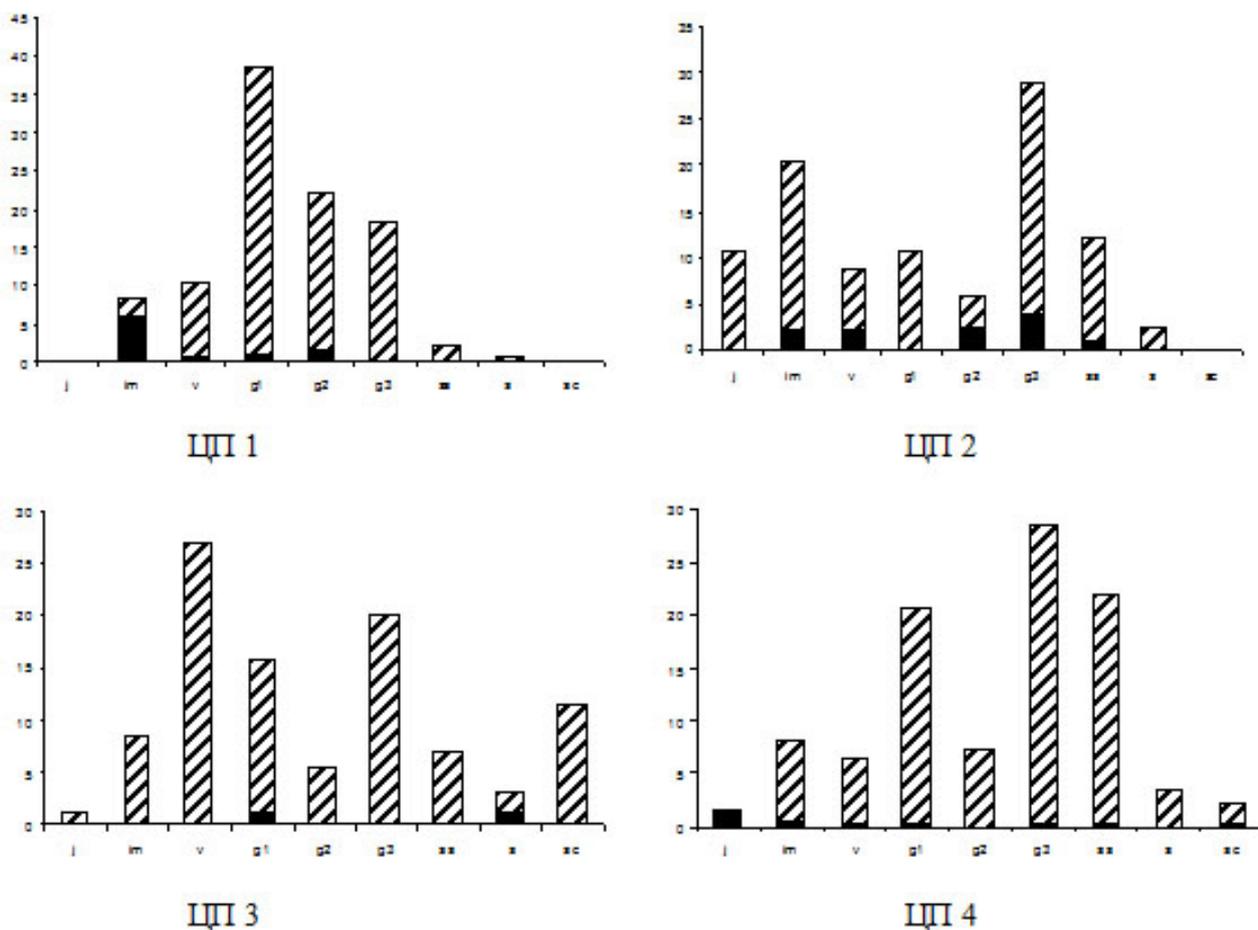


Рис. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Thymus iljinii* (ЦП 1), *T. krylovii* (ЦП 2, 3), *T. minussinensis* (ЦП 4). По оси X – онтогенетические состояния; по оси Y – количество особей, %; черным показана доля особей семенного происхождения, штриховкой – вегетативного.

субстрата, а также механические повреждения скелетных осей приводят к образованию большого числа рамет как молодого, так и старого состояния. Абсолютный максимум спектра формируется на группе виргинильных особей. Из-за периодических повреждений, образовавшиеся молодые особи быстро угнетаются, что приводит к образованию второго локального максимума на группе старых генеративных особей. В данной ЦП особи семенного происхождения встречаются единично. Соотношение генет и рамет составляет 1 : 38. По классификации «дельта-омега» ЦП 2 и 3 переходные, ЦП 4 – стареющая.

Исследованные ценопопуляции *T. krylovii*, *T. iljinii*, *T. minussinensis* нормальные, большинство полночленные. Онтогенетический спектр, совпадающий с характерным, формируется в песчаной степи. Изменение типа онтогенетического спектра связано с высокой фитоценотической конкуренцией в сообществе, увеличением экологической плотности тимьянов, антропогенным действием, в результате которого происходит механическое повреждение скелетных осей.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 14-04-31531 мол_а.

ЛИТЕРАТУРА

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. – № 1. – С. 3–7.

Колегова Е.Б. Жизненные формы видов рода *Thymus* L. в Республике Хакасия // Растительный мир и его охрана: Материалы международной научной конференции, посвященной 80-летию Института ботаники и фитоинтродукции. Алматы: ЛЕМ, 2012. – С. 380–381.

Колегова Е.Б., Черёмушкина В.А. Онтогенез видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) и структура их ценопопуляций в Хакасии // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: Матер. Международной научной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова. – Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. – С. 129–133.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. – 217 с.

SUMMARY

The ontogenetic structure of of coenopopulations of vegetatively mobile *Thymus* species has been studied. The dependence of the ontogenetic structure of coenopopulations from ecotope conditions is shown. It was established that studied coenopopulations had left-hand and bimodal spectrum types.

УДК 630*231:582.475(235.222)

Е.О. Филимонова, М.Н. Диркс

E.O. Filimonova, M.N. Dirks

**ИЗУЧЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ *PINUS SIBIRICA* DU TOUR
И *LARIX SIBIRICA* LEDEB. НА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ
НА ЮЖНО-ЧУЙСКОМ ХРЕБТЕ**

**STUDY OF REPRODUCTION OF *PINUS SIBIRICA* DU TOUR AND *LARIX SIBIRICA* LEDEB.
ON THE TREE LINE ON THE SOUTH CHUISKY RANGE**

Исследовалось естественное возобновление *Pinus sibirica* и *Larix sibirica* на верхней границе распространения на южном макросклоне Южно-Чуйского хребта (Горный Алтай, 2025–2485 м над ур. м.). Наиболее активное возобновление обоих видов выявлено в наиболее влажной западной части макросклона. Здесь в близких к оптимальным условиям более многочисленным является кедровый подрост. На всем макросклоне подрост обоих видов характеризуется как жизнеспособный.

Верхняя граница леса, где деревья произрастают в экстремальных климатических условиях, представляет особый интерес для изучения реакции растений на изменения природных процессов и явлений. Разные виды деревьев имеют разную приспособляемость к суровым высокогорным условиям. Важным является изучение естественного возобновления видов деревьев на их верхней границе распространения.

Возобновление хвойных пород на верхней границе леса исследовалось на Северо-Чуйском (Пропастилова, Тимошок, 2009) и Семинском (Пац и др., 2012) хребтах.

Особенности естественного возобновления кедра сибирского (*Pinus sibirica*) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) в криоаридных условиях Южно-Чуйского хребта ранее не изучены. Цель нашего исследования: изучение естественного возобновления кедра сибирского и лиственницы сибирской на верхней границе распространения на Южно-Чуйском хребте (Горный Алтай).

Лесной пояс на Южно-Чуйском хребте в силу его географического и орографического расположения и климатических условий представлен на его более влажном южном макросклоне. В виде сплошного массива лесной пояс представлен преимущественно в наиболее высокой центральной части макросклона, в западной и восточной части – фрагментарно. Только в центральной части лесá на верхней границе распространения контактируют со сплошным поясом тундровой растительности. В восточной части фрагменты лесного и тундрового пояса окружены криоксерофитной растительностью. В западной части своеобразное сочетание внешних факторов, таких как проникновение в долину р. Аргут влажных западных воздушных масс, более низкие абсолютные высоты, более значительное антропогенное влияние (рубки, выпас) определяют сочетание здесь фрагментов лиственнично-кедровых лесов, сообществ лесных лугов и степей. Основными лесобразующими породами в западной, более влажной части макросклона, являются кедр сибирский и лиственница сибирская, в более сухих восточной и центральной частях – лиственница сибирская.

Изучение естественного возобновления кедра сибирского и лиственницы сибирской проводилось на южном макросклоне Южно-Чуйского хребта на высотах 2025–2485 м над ур. м. на постоянных пробных площадях (ПП), заложенных сотрудниками лаборатории динамики и устойчивости экосистем ИМКЭС СО РАН в 2013–2014 гг. В западной, центральной и восточной частях макросклона были заложены по две пробные площади – на верхней границе деревьев и в сомкнутом или разреженном лесном сообществе.

Характеристика пробных площадей приведена в таблице 1.

Для оценки успешности естественного возобновления кедра сибирского и лиственницы сибирской была рассмотрена плотность (число особей на га), пространственное распределение и жизненное состояние подростa. К подросту относили молодые особи, не достигшие высоты 1,5 м (Моисеев и др., 2010) и возраста 50 лет (Филимонова, 2014). Для подростa выделяли 3 уровня жизнеспособности: жизнеспособный, угнетенный и погибший (Злобин, 1985). Для всех сообществ на пробных площадях был проведен расчет параметров по таким основным экологическим факторам, как увлажнение и трофность (богатство и засоление), с использованием экологических шкал (Цаценкин, 1967).

Расчет по экологическим шкалам (рис. 1) показал, что с запада на восток значение увлажнения в целом падает, а трофности возрастает. Исключение составляет разнотравно-осоково-можжевеловое листвен-

Таблица 1

Характеристика пробных площадей

№ ПП	Высота над уровнем моря, м	Экспозиция; крутизна, °	Сообщество	Состав древесного яруса	Состав подроста
Западная часть склона					
1	2195	ЮЮВ; 7–10	Лиственнично-кедровое редколесье разнотравно-осоково-можжевельное	5К5Л	8К2Л
2	2025	З; 2–3	Лиственнично-кедровый лес бруснично-вейниково-зеленомошный	5К5Л+Е	7К3Л
Центральная часть склона					
3	2410	ЮЮЗ; 3–5	Тундра мохово-ерниковая с единичными деревьями лиственницы	10Л	–
4	2360	ЮЮЗ; 3–5	Лиственничное редколесье хаменерионово-овсяницево-ерниковое	10Л	9К1К
Восточная часть склона					
5	2485	СВ; 15–20	Тундра ерnikово-овсяницево-дриадовая с единичными деревьями лиственницы	10Л	–
6	2400	СВ; 15–20	Лиственничное редколесье злаковое	10Л	ед.Л

нично-кедровое редколесье (ПП1) с заметно более низким значением увлажнения и высоким – трофности для западной части, что, видимо, связано с ее расположением на контакте с остепненными лесными лугами и влиянием выпаса. Бруснично-вейниково-зеленомошный лиственнично-кедровый лес (ПП2) характеризуется более оптимальными (65 ступень увлажнения для кедра, 68,5 – для лиственницы) для обоих видов условиями увлажнения.

Результаты исследований выявили, что наиболее активное возобновление кедра и лиственницы отмечено в более влажной западной части макросклона (рис. 2). В лиственнично-кедровом редколесье (ПП1) с разнотравно-осоково-можжевельным напочвенным покровом плотность кедрового подроста составляет 875 шт./га, а лиственничного – значительно меньше (225 шт./га). Молодые особи кедра встречаются в основном среди зарослей можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) и по их окраине, лиственницы – на открытых незадернованных участках. Подрост здесь преимущественно жизнеспособный (52 % кедрового и 78 % лиственничного, рис. 3А 1, Б 1). Значительно представленный здесь угнетенный подрост приурочен к более открытым участкам, где в большей мере сказывается влияние выпаса скота (обломанные вершинки и боковые веточки, ободранная кора). Также здесь выявлено наиболее высокое среди всех исследованных сообществ значение погибшего кедрового подроста.

Ниже по склону в бруснично-вейниково-зеленомошном лиственнично-кедровом лесу (ПП2) с наиболее близкими к оптимальным для видов значениями увлажнения зафиксирована максимальная плотность особей обоих видов. Плотность кедрового подроста составила здесь 1900 шт./га, лиственничного в два раза ниже – 925 шт./га. Развитый моховой покров, предпочитаемый кедровой для запаса орешков, способствует появлению молодых особей кедра. Возобновление особей обоих видов в этом лесном сообществе с наибольшей сомкнутостью крон (0,6) идет более активно в окнах древостоя, чем под кронами деревьев. Спектры жизненных категорий подроста кедра и лиственницы имеют сходное распределение. Подрост здесь преимущественно жизнеспособный (76–77 %). Участие погибшего кедрового и лиственничного подроста невысокое (рис. 3А 2, Б 2).

В центральной части макросклона подрост обнаружен только в хаменерионово-овсяницево-ерниковом лиственничном редколесье (ПП4), где он малочисленный и не превышает 200 шт./га кедра и 50 шт./га лиственницы (рис. 2Б 4). Преобладающая часть (88 %) кедрового подроста (рис. 3А 4) и весь лиственничный подрост (рис. 3Б 4) здесь являются жизнеспособными. Молодые особи кедра встречается в моховом покрове, а также внутри и по окраине зарослей березки круглолистной (*Betula rotundifolia* Spach), подрост лиственницы – на открытых участках.

В наиболее сухой восточной части макросклона подрост представлен только в злаковом лиственничном редколесье (ПП6) и только лиственницей с незначительной плотностью особей (75 шт./га), но, как и в

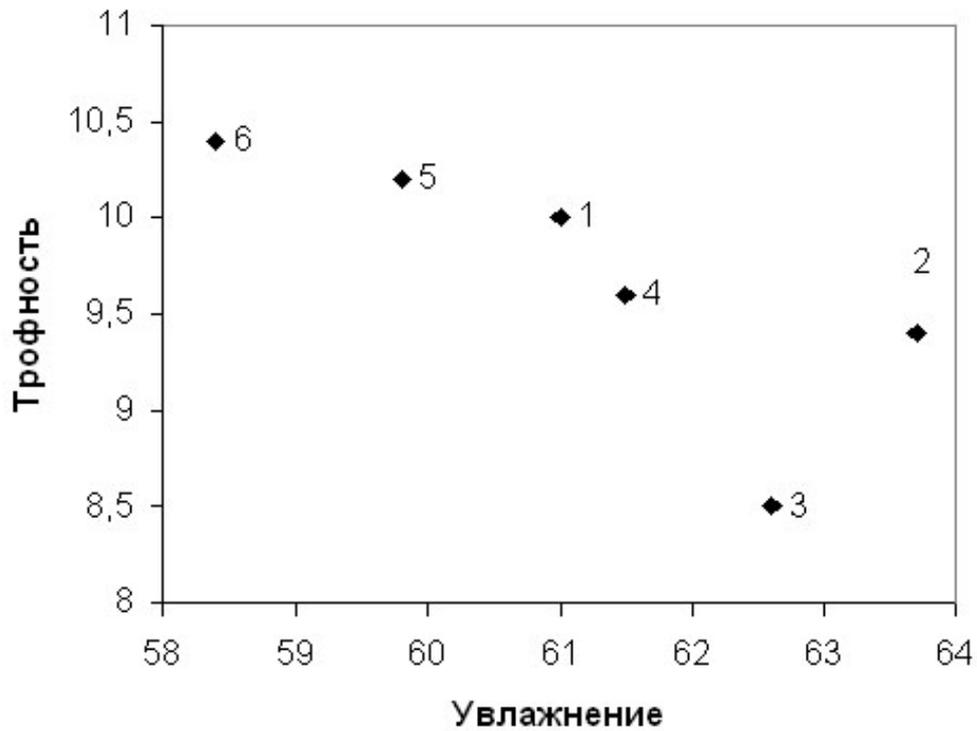


Рис. 1. Значение ступеней экологических факторов увлажнения и богатства и засоления для растительных сообществ. Растительные сообщества на пробных площадях: 1 – лиственнично-кедровое редколесье разнотравно-осоково-можжевеловое, 2 – лиственнично-кедровый лес бруснично-вейниково-зеленомошный, 3 – тундра мохово-ерниковая, 4 – лиственничное редколесье хаменерионово-овсяницево-ерниковое, 5 – тундра ерниково-овсяницево-дриадовая, 6 – лиственничное редколесье злаковое (обозначения для рис. 2 и 3).

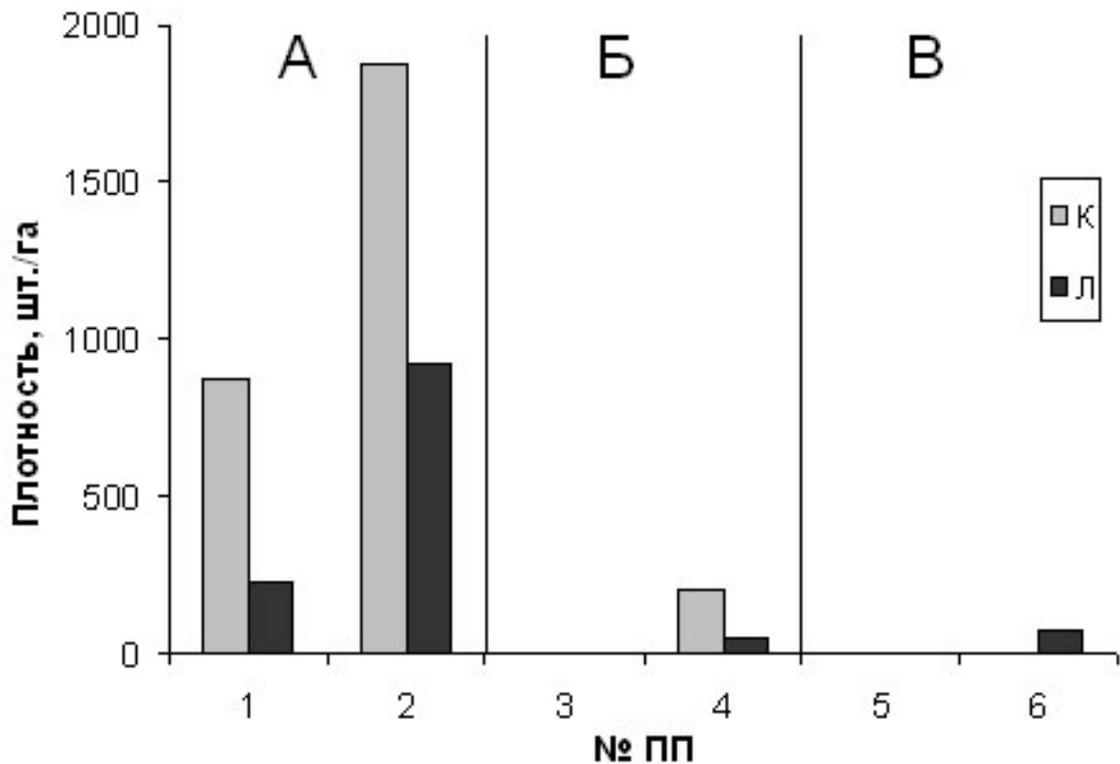


Рис. 2. Плотность подроста кедра сибирского (К) и лиственницы сибирской (Л) на верхней границе распространения. Части макросклона: А – западная, Б – центральная, В – восточная. Названия растительных сообществ на пробных площадях см. рис. 1.

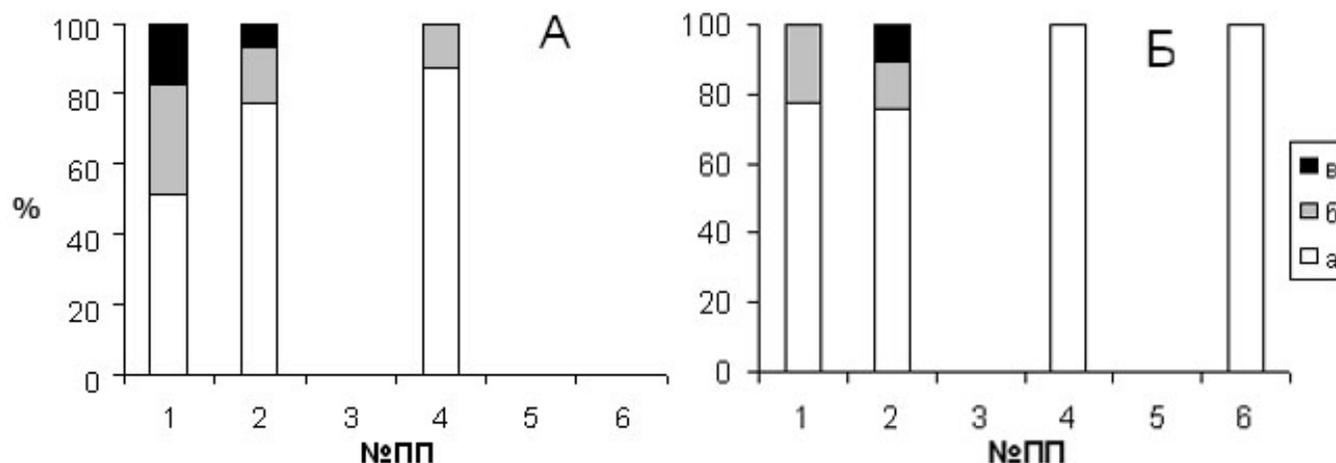


Рис. 3. Распределение подроста кедра сибирского (А) и лиственницы сибирской (Б) по уровням жизненности: а – жизнеспособный, б – угнетенный, в – погибший. Названия растительных сообществ на пробных площадях см. рис. 1.

центральной части макросклона, он жизнеспособный (рис. 2В 6, 3Б 6). Также как и в других исследованных сообществах молодые особи лиственницы предпочитают поселиться на незадернованных участках между деревьями и кустарниками.

Таким образом, на верхней границе распространения кедра сибирского и лиственницы сибирской на южном макросклоне Южно-Чуйского хребта подрост кедра был отмечен в лиственнично-кедровых лесах и редколесьях в его западной части и лиственничных редколесьях центральной части, а подрост лиственницы – в кедрово-лиственничных лесах и редколесьях западной части, лиственничных редколесьях центральной и восточной части. Наиболее активное естественное возобновление обоих видов выявлено в более влажной западной части макросклона. Здесь в близких к оптимальным условиям более многочисленным является кедровый подрост. На всем макросклоне подрост обоих видов характеризуется как жизнеспособный.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (грант № 13-05-00762).

ЛИТЕРАТУРА

- Злобин Ю.А.** Об уровнях жизнеспособности растений // Бот. журн., 1985. – Т. 46, № 4. – С. 492–505.
- Моисеев П.А., Шиятов С.Г., Дэви Н.М.** Программа мониторинга экотона верхней границы древесной растительности на особо охраняемых природных территориях Алтае-Саянского экорегиона. – Красноярск, 2010. – 86 с.
- Пац Е.Н., Чернова Н. А., Скороходов С.Н.** Естественное возобновление кедра в верхней части лесного пояса на Семинском хребте (Центральный Алтай) // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2012. – № 1(17). – С. 130–141.
- Пропастилова О.Ю., Тимошок Е.Е.** Возобновление хвойных в экотоне верхней границы древесной растительности (Северо-Чуйский хребет) // Вестник Томского государственного университета, 2009. – № 318. – С. 220–222.
- Филимонова Е.О.** Структура насаждений кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Томск, 2014. – 23 с.
- Цаценкин И.А.** Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. – Душанбе: Дониш, 1967. – 223 с.

SUMMARY

Reproduction of *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* on the tree line on the southern macroslope of the Yuzhno-Chuisky Range (Mountain Altai, 2025–2485 m a.s.l.) were studied. The most active reproduction of both species was revealed in the more humid western part of the macroslope. Here, under the close to optimal environmental conditions seedlings of Siberian stone pine are the most numerous. Seedlings of both species are viable.

УДК 582.475.4+582.341.2+57.033

Н.А. Чернова, С.Н. Велисевич

N.A. Chernova., S.N. Velisevich

СТРУКТУРА БОЛОТНЫХ ФАЦИЙ КАК ФАКТОР МОРФОГЕНЕЗА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ СОСНЫ КЕДРОВОЙ СИБИРСКОЙ

STRUCTURE OF BOG HABITATS AS A FACTOR OF THE SIBERIAN STONE PINE LIFE FORMS FORMATION

На формирование жизненных форм *Pinus sibirica* f. *turfosa* и *P. sibirica* f. *pumila* в растительных сообществах олиготрофных болот существенное влияние оказывает тополическая приуроченность особей, высота сфагновых гряд над уровнем воды в топях или мочажинах, доминирование сфагновых мхов разных экологических групп и скорость прироста сфагнумов.

Болота – уникальные природные экосистемы, широко распространенные на территории Западно-Сибирской равнины. Типичными олиготрофными ландшафтами западносибирских болот являются рямы и рослые рямы, отличительной чертой которых является формирование хорошо выраженного древесного яруса из болотных форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L. f. *uliginosa*, f. *litwinowii*, f. *willkommii*, f. *pumila*). В омбротрофные сосново-кустарничково-сфагновые сообщества заходит также и сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), которую Б.Н. Городков (1916) описал как рямовую форму *P. sibirica* f. *turfosa* Gogodk с вертикальным стволом высотой 6–7 м. Еще одна экологическая форма кедровой сибирской сосны (*P. sibirica* f. *pumila*), которую по аналогии с *P. sylvestris* L. f. *pumila* назвали «кустарниковой», была описана А.А. Храмовым и В.И. Валуцким (1970) на грядах грядово-мочажинных и грядово-озерных комплексов Васюганского болота. Эти же формы были обнаружены нами при изучении болот Обь-Томского междуречья в 2010–2013 гг. (Велисевич, Чернова, 2014).

Морфогенез болотных форм сосны кедровой сибирской на верховых болотах нами рассматривается в связи с особенностями местообитаний – микрорельефом, определяющим уровень болотных вод, и скоростью нарастания дернин сфагновых мхов.

Исследования проводились на омбротрофном участке крупного болота Таган, расположенного в северной части междуречья рек Оби и Томи. В качестве модельной площадки была выбрана полоса контакта рямовой части болотного массива и окружающих ее мезоолиготрофных топяных местообитаний, поскольку здесь среди топи сформировались небольшие выпуклые рямовые бугры (длиной 15–30 м), на которых произрастает сосна кедровая сибирская как древовидной «рямовой», так и «кустовидной» форм. Сосново-кустарничково-сфагновые бугры (островки) среди осоково-сфагновой топи сохранили ландшафтные признаки, присущие всем рямам – характерный напочвенный покров, волнисто-кочковатый микрорельеф и выпуклую форму поверхности. Вместе с тем, присутствие в древостое сосны кедровой сибирской, березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и содоминирование в моховом покрове сфагнумов бурого и магелланского (*Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. и *S. magellanicum* Brid.), указывает на сохранение в этих растительных сообществах переходных черт от рослого ряма к ряму.

На 6 рямовых островках нами было найдено 172 экземпляра сосны кедровой сибирской (возраст до 180 лет). Из них у 76 экземпляров в возрасте 10–55 лет с хорошо выраженным кустовидным или древовидным габитусом была проведена оценка кроны, ветвления и корневой системы. Проведено инструментальное нивелирование рямовых островков, вдоль линии нивелировки заложены трансекты 0,5 м шириной, на которых отмечали расположение разных морфологических форм *P. sibirica*. Определены годовые приросты сфагнума бурого за 20-летний период.

Основными особенностями развития древовидной рямовой *P. sibirica* f. *turfosa* оказались ортотропно ориентированная крона, расположенная высоко над поверхностью мохового покрова, доминирование ствола над боковыми осями и прекращение образования стеблеродных придаточных корней на стволе и ветвях к 40–50 годам (рис. 1). У кустовидной *P. sibirica* f. *pumila* крона состоит из тонких слаборазветвленных осей, частично погружена в моховую дернину и не имеет выраженного апикального доминирования. К 40–50 годам надземная часть распадается на отдельные функционально равноправные части, существующие авто-

номно за счет собственных придаточных корневых систем и связанные между собой на глубине лишь за счет отмерших побегов. Отличия особой кустовидной и древовидной форм по соотношению частей кроны, возвышающихся над сфагновым покровом и погребенных в моховой субстрат, очень резкие – до 24 % длины ствола и более 60 % соответственно (Велисевич и др., 2013).

При исследовании условий произрастания разных форм сосны кедровой сибирской в первую очередь обращает на себя внимание различие их топологической приуроченности к тем или иным участкам болотных массивов. Древовидная форма часто встречается в рослых рямах – широко распространенном на олиготрофных лесных болотах Западной Сибири типе ландшафта, но отмечается и на высоких грядах. В то же время кустовидная форма приурочена исключительно к комплексным болотным ландшафтам (грядово-мочажинным, клумбово-мочажинным (Платонов, 1963), грядово-озерным), где она встречается на повышенных элементах (грядах и буграх), окруженных обводненными (мочажинными или топяными) местообитаниями.

На рямовых буграх модельной площадки обе формы сосны кедровой сибирской произрастают совместно, формируя единую ценопопуляцию, но инструментальное нивелирование позволило выявить дифференциацию их распределения по высоте разных элементов микрорельефа. Исследованные нами рямовые островки имеют высоту от 50 до 100 см над уровнем окружающих топяных местообитаний и отличаются значительным перепадом высот между повышениями и понижениями (рис. 2). В их центре формируются наиболее высокие и большие по площади подушки из сфагнума бурого, к которым приурочены все найденные нами экземпляры сосны кедровой сибирской древовидной формы. Ближе к периферии высота положительных элементов микрорельефа снижается, в их составе постепенно увеличивается (до содоминирования и более) доля сфагнума магелланского. На этих положительных формах микрорельефа, а также по склонам микропонижений в центральной части, все особи имели ярко выраженный кустовидный габитус с признаками сильного угнетения. По периферии рямовых островков формируются наиболее низкие и плоские сфагновые подушки из сфагнума магелланского, на которых сосна отсутствует.

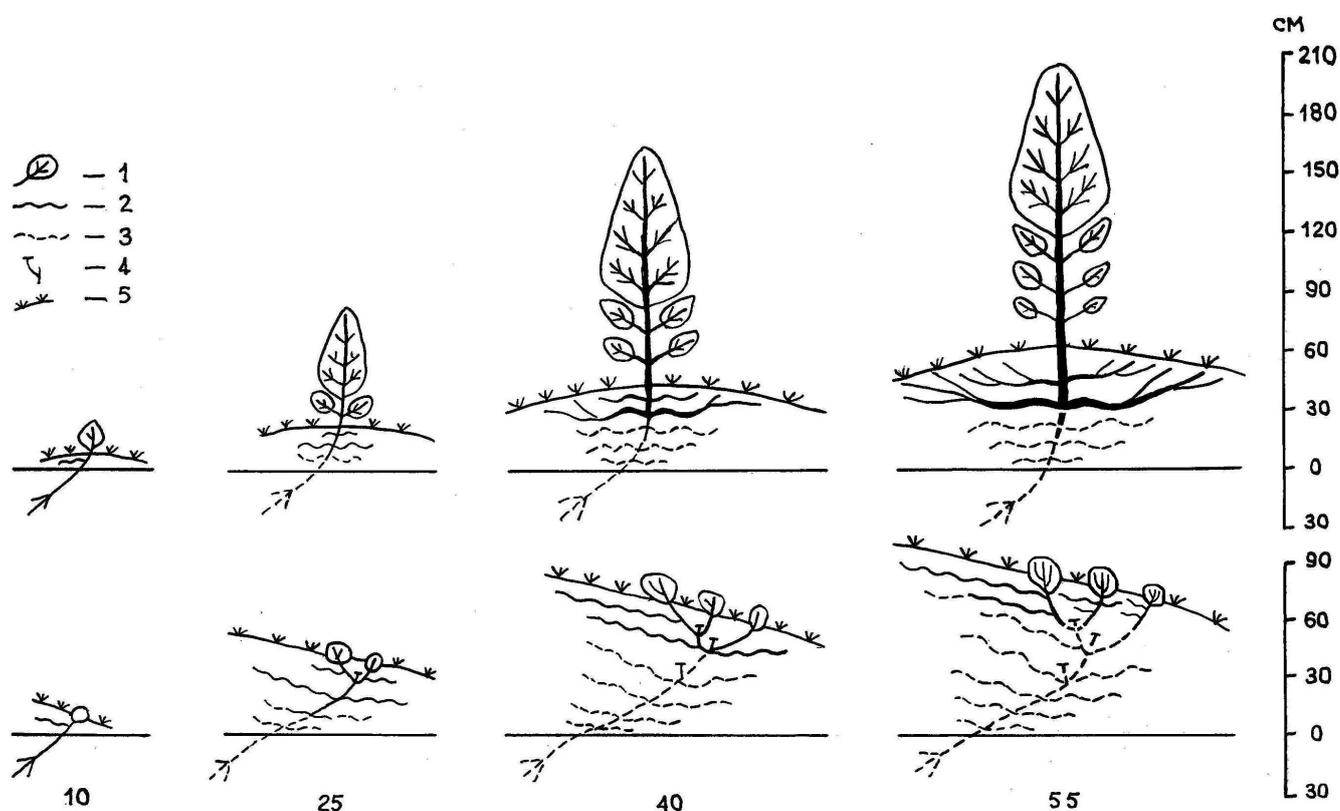


Рис. 1. Формирование кроны сосны кедровой сибирской древовидной (верхний ряд) и кустовидной (нижний ряд) форм: 1 – живые элементы кроны, 2 – живые корни, 3 – отмершие корни, 4 – места перевершиниваний, 5 – поверхность рямового бугра. По оси абсцисс – возраст (лет), по оси ординат – высота деревьев (см).

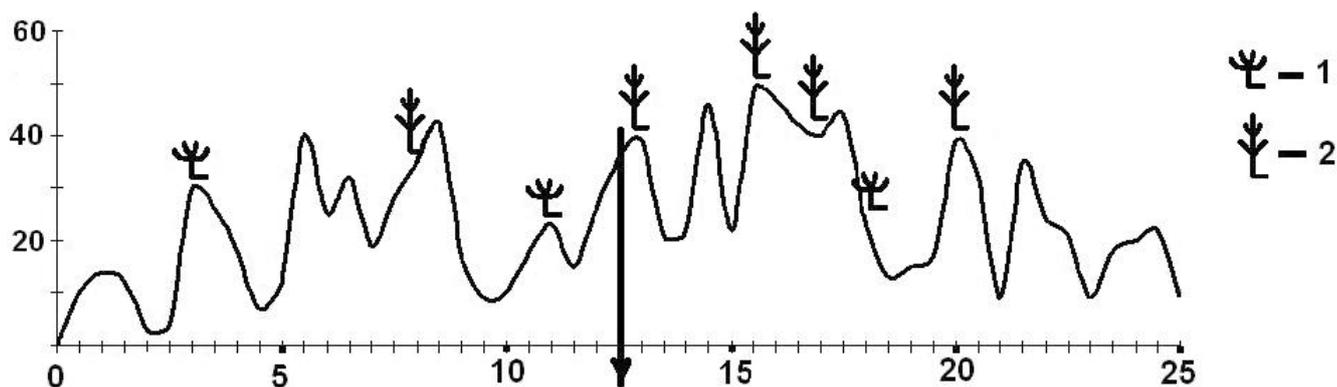


Рис. 2. Трансекта вдоль линии нивелирования рямового бугра. По оси абсцисс – длина (м), по оси ординат – высота элементов микрорельефа относительно уровня поверхности топи (см). Значками отмечено расположение особей кустовидной (1) и древовидной (2) форм сосны кедровой сибирской. Стрелкой обозначено место отбора сфагнового монолита для оценки приростов сфагнума бурого.

Такое распределение различных морфологических форм сосны кедровой сибирской обусловлено, в первую очередь разным гидрологическим режимом занятых ими экологических ниш. Древовидная форма произрастает на элементах микрорельефа, высота которых превышает уровень осоково-сфагнутовой топи на 35 см и более, где практически не сказывается ее влияние. Кустовидная форма приурочена к более низким сфагновым подушкам с диапазоном высот над уровнем топи 20–40 см. Небольшая высота этих положительных форм микрорельефа и, соответственно, небольшая мощность верхнего аэробного торфяного горизонта, способствует более сильному проявлению корневой гипоксии. Необходимость избежать чрезмерного кислородного голодания при попадании в анаэробный слой торфа привела у *P. sibirica* f. *pumila* к формированию корневой системы с отрицательной геотропической реакцией: корни нарастают параллельно поверхности болота или даже направлены вверх.

Несмотря на преобладание в современном напочвенном покрове вблизи кустовидных особей то гидрофилитического *Sphagnum fuscum*, то гигрофилитического *S. magellanicum*, с увеличением глубины в составе торфа доля последнего существенно повышается. Соответственно на уровне корневой шейки эдификатором (создификатором) становится более влаголюбивый сфагнум магелланский, а поскольку высота его подушек на момент прорастания семян была совсем небольшой относительно поверхности топяных местообитаний, изначально такие экземпляры оказывались в более пессимальных условиях произрастания.

Реконструкция приростов сосны кедровой сибирской за 40-летний период показала, что особи кустовидной формы имели почти нулевую ростовую тенденцию со среднемноголетней скоростью роста 1,9–2,5 см/год. У древовидной формы была выраженная положительная ростовая тенденция, с приростами 4,3–8,1 см/год. Оценка годовых приростов *S. fuscum* отобранного возле кустовидных особей, показала, что их величина в среднем составляет 1,7 см/год. Скорость роста сфагнума бурого оказалась близка с ежегодными приростами *P. sibirica* f. *pumila*, что является существенным фактором снижения жизнеспособности кедрового подростка и одной из причин формирования этой экологической формы.

Таким образом, полученные результаты показывают, что судьба семени и направленность морфогенеза по пути формирования древовидной или кустовидной формы зависит от первоначальных условий прорастания. Если кедровка – основной распространитель семян сосны кедровой сибирской, посеет семена в дернину сфагнума бурого на наиболее высоких элементах микрорельефа, велика вероятность формирования особей древовидного габитуса. При этом жизненное состояние сосны кедровой в значительной мере определяется соотношением скорости ее собственного линейного роста и ежегодных приростов моховой дернины.

ЛИТЕРАТУРА

- Городков Б.Н. Наблюдения над жизнью кедр (Pinus sibirica Mayr) в Западной Сибири // Труды ботанического музея Императорской академии наук, 1916. – Вып. 16. – С. 153–172.
- Велисевич С.Н., Хуторной О.В., Горошкевич С.Н. Морфогенез стелющихся и прямостоячих форм Pinus sibirica Du Tour (Pinaceae) на интразональных границах распространения // Журнал Сибирского федерального университета. Биология, 2011. – Т. 6, № 3. – С. 274–288.

Велисевич С.Н., Чернова Н.А. Морфогенез жизненных форм *Pinus sibirica* (Pinaceae) на олиготрофных болотах юга Западной Сибири // Ботанический журнал, 2014. – Т. 99, № 9. – С. 988–1001.

Платонов Г.М. Болота северной части междуречья Оби и Томи // Заболоченные леса и болота Сибири. – Москва: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 65–95.

Храмов А.А., Валуцкий В.И. Необычная форма *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr на верховом болоте // Ботанический журнал, 1970. – Т. 55, № 2. – С. 280–284.

SUMMARY

Topological distribution of individuals, height of sphagnum hammock above water level in fens and hollows, prevailing of different ecological groups of sphagnum mosses, and rate of sphagnum mosses growth effect on formation of *Pinus sibirica* f. *turfosa* and *P. sibirica* f. *pumila* life forms in plant communities of bogs.

УДК 581.9(571.6)

А.В. Шатохина

A.V. Shatokhina

ЭКОЛОГО–ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПОЗИЦИИ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ТЕХНОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ (ЕРКОВЕЦКИЙ УГОЛЬНЫЙ РАЗРЕЗ, АМУРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

ECOCENOTIC POSITION OF PLANTS SPECIES OF TECHNOGENIC LANDSCAPES (YERKOVETSKY COAL MINE, AMUR REGION)

Представлены результаты изучения таксономической структуры флоры техногенного ландшафта Ерковецкого угольного разреза. Проанализированы изменения фитоценотической активности (ФА) видов на разных этапах зарастания отвалов. В результате выделено 6 групп, среди которых отмечены две крупные группы: одна характеризуется непрерывным возрастанием ФА (33 вида), другую составляют виды, ФА которых постепенно возрастает на средних этапах и снижается на IV этапе (23 вида). Также показано изменение долевого участия видов растений с учетом их эколого-ценотических, экологических и географических характеристик.

В настоящее время не теряет своей актуальности проблема изучения процесса восстановления природных экосистем, нарушенных в ходе техногенной деятельности, в частности, в результате добычи угля открытым способом. Сукцессия при заселении новых территорий (в нашем случае – заселение техногенных отвалов) обычно начинается с несбалансированного сообщества, видовой состав которого непостоянен и во многом зависит от поступления диаспор растений из соседних фитоценозов. В формирующихся фитоценозах происходит отбор видов, способных произрастать в условиях данного экотопа совместно с другими видами растений (Миркин, 1971). Изучение динамики флоры и выявление эколого-ценотических позиций видов растений на отвалах угольного разреза – важнейшая задача, позволяющая осуществить один из вариантов биомониторинга, наблюдение за состоянием фитоценотического разнообразия нарушенных экосистем.

Объект нашего исследования – Ерковецкий буроголовый разрез, площадью 108000 га, находится в юго-западной части Амурской области, на Зейско-Буреинской равнине, для которой типична неморальная растительность, представленная сочетанием разного типа лугов с небольшим процентом (0,5 %) лесистости. Разработка Ерковецкого буроголового разреза ведется с 1987 года. Возраст отвалов определялся по маркшейдерским данным (карта горных работ, масштаб 1:5000). Исследование проводилось маршрутным методом, сопровождалось закладкой временных пробных площадей и геоботаническими описаниями, согласно общепринятым методикам (Корчагин, 1964; Воронов, 1973; Миркин и др., 2002, 2009). При анализе видового состава определялась фитоценотическая активность видов по методике В.П. Селедца (2000):

$$ФА = \frac{П \times В}{100},$$

где П – проективное покрытие (%), В – встречаемость (%). При установлении экологических групп использовались работы А.П. Шенникова (1950), Т.К. Горышиной (1979), А.П. Белавской (1994). Ранее нами было установлено, что формирование растительного покрова на отвалах Ерковецкого угольного разреза происходит через ряд последовательных этапов (I – пионерная группировка, II – простая группировка, III – сложная группировка, IV – замкнутый фитоценоз), каждый из которых характеризуется своим флористическим составом (Шатохина, 2005).

Проведенный таксономический анализ флоры отвалов Ерковецкого угольного разреза выявил 155 видов сосудистых растений из 119 родов и 42 семейств. Таксономическая структура флоры отвалов на различных этапах зарастания представлена на рисунке 1.

На первом этапе выявлено 36 видов растений из 29 родов и 14 семейств; на втором – 87 видов из 70 родов и 25 семейств; на третьем – 98 видов из 76 родов и 27 семейств. На четвертом этапе таксономическое разнообразие составило 120 видов из 93 родов и 37 семейств (рис.1). Полученные данные наглядно свидетельствуют об усложнении таксономического состава ценозов на разных этапах восстановления отвалов ЕУР.

Что касается конкретного распределения видов на разных этапах зарастания, интересно отметить: два вида – *Hibiscus trionum* и *Oenothera depressa* были зафиксированы только на первом этапе; четыре вида –

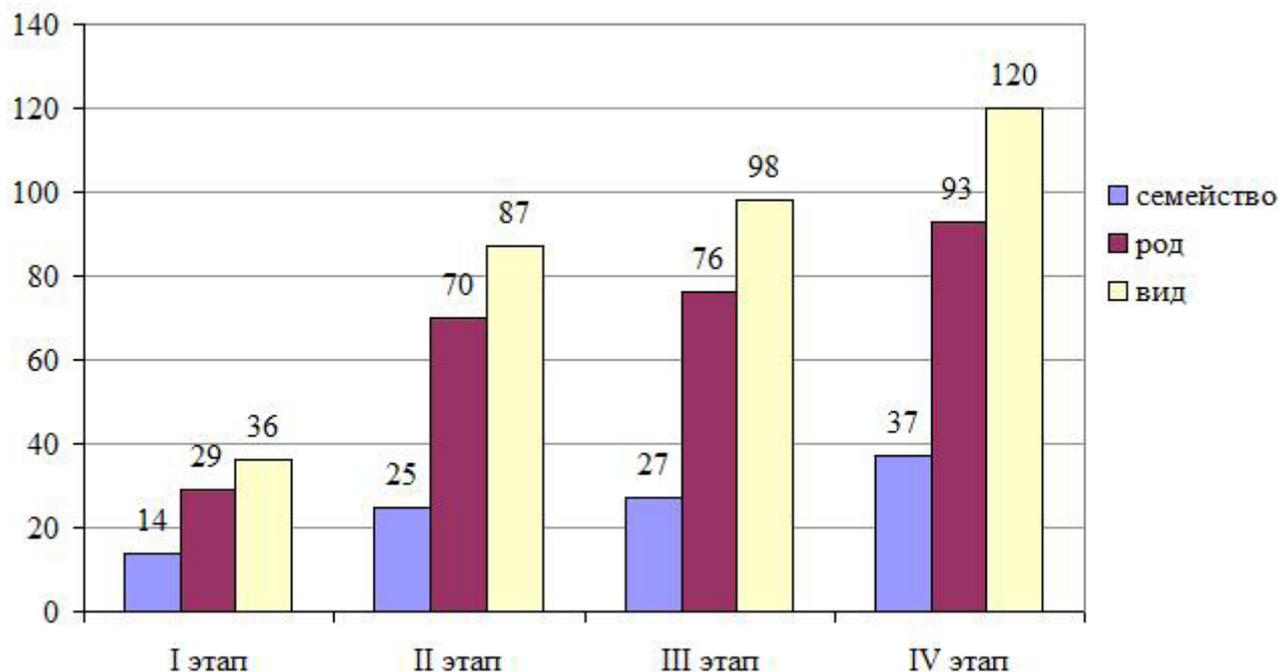


Рис. 1. Таксономическая структура флоры на различных этапах зарастания отвалов Ерковецкого угольного разреза.

Helianthus annuus, *Xanthium sibiricum*, *Corispermum elongatum*, *Digitaria ischaetum* являются общими для I и II этапов. Семь видов встречаются только на II этапе (*Lappula squarrosa*, *Acalypha australis*, *Scleranthus annuus* и др.). Почти все эти виды относятся к рудеральным, и для них характерен низкий процент встречаемости. Девять видов, отмеченных только на III этапе, являются случайными и имеют низкую ценоотическую значимость на техногенных местообитаниях (*Carex bohémica*, *Neslia paniculata*, *Persicaria amphibia* и др.). На III и IV этапах нами выявлено 17 общих видов: в основном, это растения, характерные для естественных местообитаний – *Allium senescens*, *Achillea millefolium*, *Artemisia desertorum*, *Moehringia lateriflora*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Rumex stenophyllus*. Только на IV этапе было встречено 35 видов, большая часть их относится к лугово–пойменному комплексу (*Lathyrus pilosus*, *Geranium wlassowianum*, *Odontites vulgaris*, *Aconitum kusnezoffii*, *Artemisia laciniata*, *Clematis fusca*). На трёх этапах зарастания (кроме первого) отмечено 37 общих видов. Наконец, на всех четырех этапах встречаются 23 вида (*Artemisia rubripes*, *Crepis tectorum*, *Glycine soja*, *Echinochloa crusgalli*, *Setaria pumila* и др.)

Проведенные исследования позволили распределить виды по группам в зависимости от их фитоценоотической активности (ФА) на разных этапах зарастания техногенных отвалов (сюда не вошли виды, которые были отмечены только на одном каком–либо этапе):

1. Эту группу составляют виды, у которых ФА максимальна на первом этапе, далее она непрерывно снижается (рис. 2). Это связано со способностью пионерных видов занимать освободившиеся территории, благодаря высокой энергии семенного размножения. Сюда вошли 9 видов: *Salsola collina*, *Chamaenerion angustifolium*, *Echinochloa crusgalli*, *Polygonum aviculare*, *Chenopodium album* и др. (рис. 2).

2. Наиболее обширная группа (33 вида), характеризуется непрерывным возрастанием ФА (рис. 3). Ее составляют доминанты и содоминанты естественных растительных сообществ: *Calamagrostis angustifolia*, *C. extremiorientalis*, *Elytrigia repens*, *Potentilla fragarioides*, *Lagedium sibiricum*, *Equisetum arvense* (рис. 3).

3. В эту группу входят 23 вида, ФА которых постепенно возрастает на средних этапах и снижается на четвертом (рис. 4). Максимум достигается на III, реже – на II этапе. Такое положение характерно для бобовых – *Glycine soja*, *Trifolium pratense*, *Vicia amoena*, *Vicia woroschilovii*, а также для некоторых видов сложноцветных *Artemisia rubripes*, *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis* и др.

4. Группа включает 3 вида с переменной ФА, где происходит повышение активности вида на II этапе, далее – снижение ее на III и возрастание – на IV этапе (*Commelina communis*, *Anemonidium dichotomum*, *Calystegia inflata*).

5. Группу составляют 4 вида, у которых ФА, увеличиваясь на III этапе, далее остается на одном уровне (*Taraxacum mongolicum*, *Poa palustris*, *Salix abscondita*, *Salix myrtilloides*).

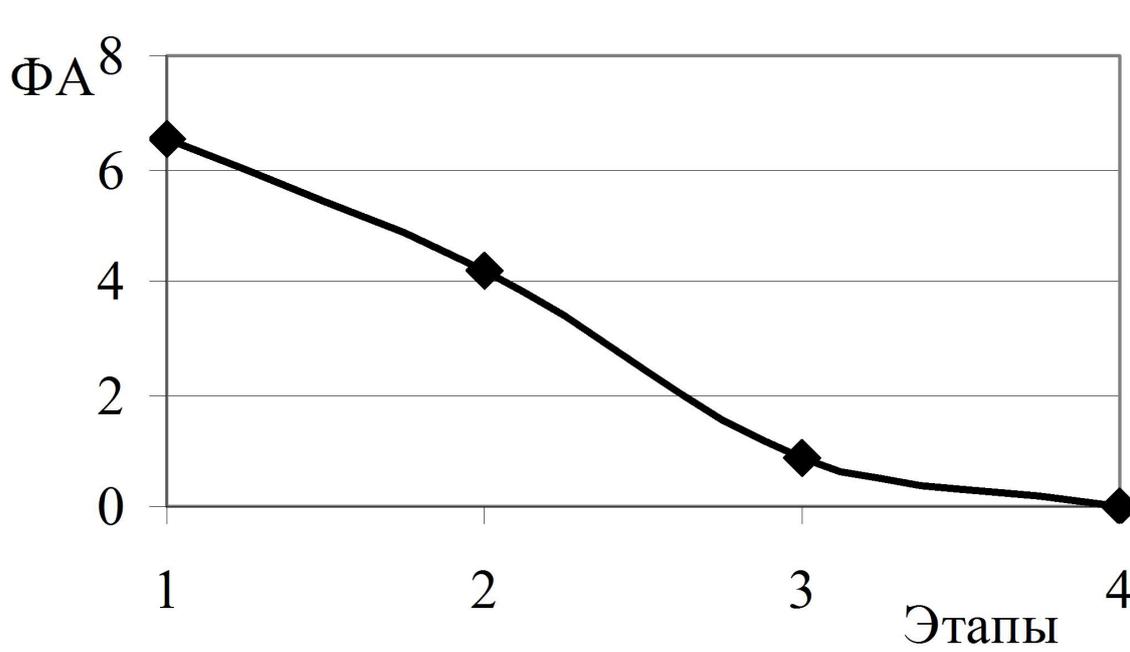


Рис. 2. Динамика фитоценотической активности *Chenopodium album*.

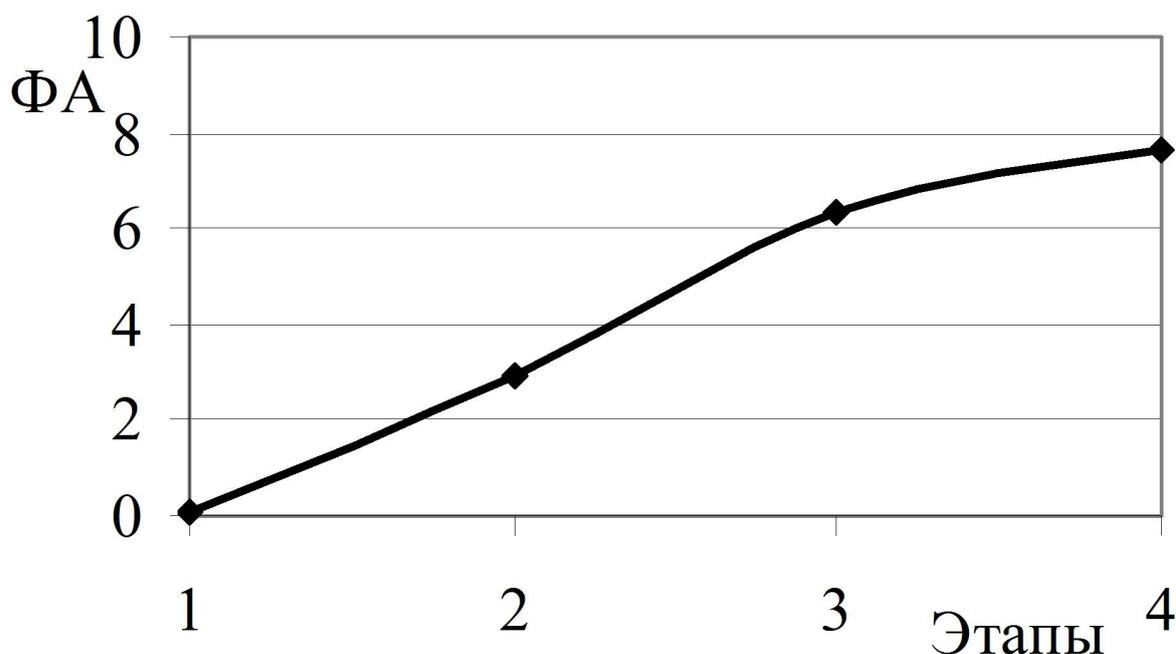


Рис. 3. Динамика фитоценотической активности *Equisetum arvense*.

6. Самая малочисленная группа (2 вида – *Angelica cincta* и *Stachys aspera*). Здесь происходит снижение ФА на III этапе и увеличение ФА на IV этапе.

На разных этапах зарастания отвалов ЕУР в ходе сукцессионных процессов меняется также долевое участие видов растений с учетом их эколого–ценотических, экологических и географических характеристик (табл. 1). 4. Группа включает 3 вида с переменной ФА, где происходит повышение активности вида на II этапе, далее – снижение ее на III и возрастание – на IV этапе (*Commelina communis*, *Anemonidium dichotomum*, *Calystegia inflata*).

5. Группу составляют 4 вида, у которых ФА, увеличиваясь на III этапе, далее остается на одном уровне (*Taraxacum mongolicum*, *Poa palustris*, *Salix abscondita*, *Salix myrtilloides*).

6. Самая малочисленная группа (2 вида – *Angelica cincta* и *Stachys aspera*). Здесь происходит снижение ФА на III этапе и увеличение ФА на IV этапе.

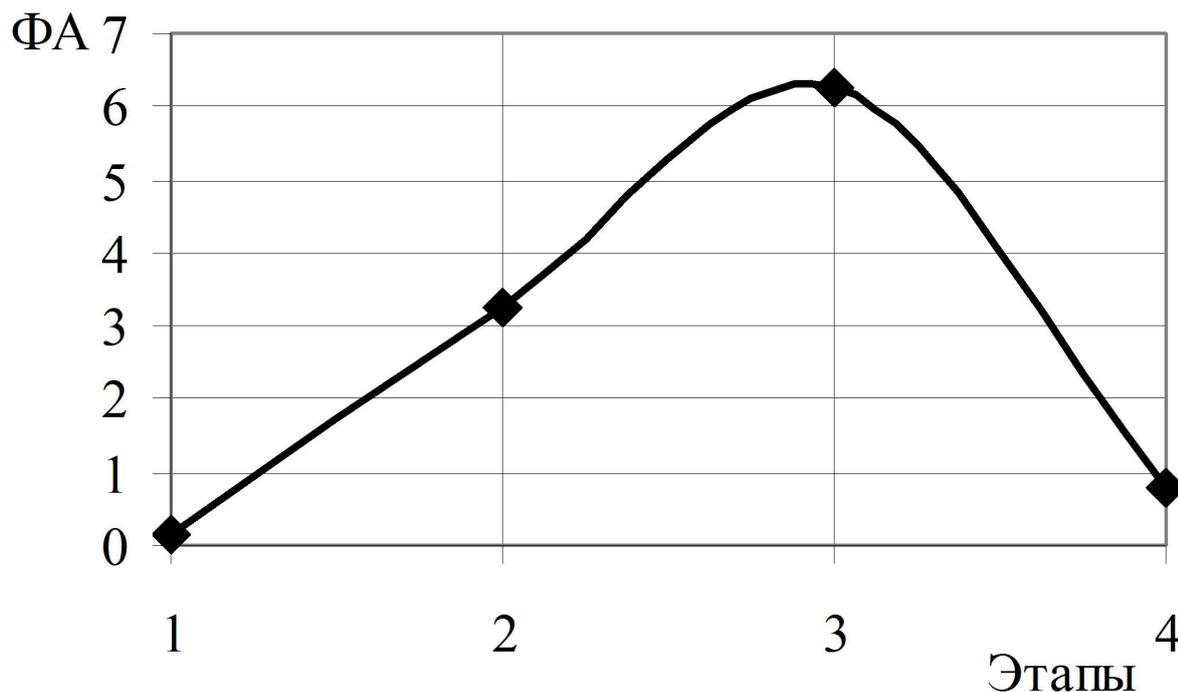


Рис. 4. Динамика фитоценотической активности *Glycine soja*.

На разных этапах зарастания отвалов ЕУР в ходе сукцессионных процессов меняется также долевое участие видов растений с учетом их эколого–ценотических, экологических и географических характеристик (табл. 1).

Таблица 1

Распределение видов растений по флористическим комплексам, экологическим и географическим показателям на разных этапах зарастания отвалов Ерковецкого угольного разреза

Вид классификации растений по группам видов	Этапы			
	I этап виды / (%)	II этап виды / (%)	III этап виды / (%)	IV этап виды / (%)
Флористические комплексы				
Лесной	2 (5,56)	18 (20,68)	19 (19,38)	33 (27,5)
Степной	3 (8,33)	12 (13,79)	18 (18,36)	19 (15,83)
Лугово–пойменный	18 (50,0)	37 (42,52)	43 (43,87)	54 (45,0)
Рудеральный	13 (36,11)	20 (22,98)	18 (18,36)	13 (10,83)
Экологическая группа				
Гелофиты	–	3 (3,45)	3 (3,06)	3 (2,5)
Гигрогелофиты	–	1 (1,15)	1 (1,02)	2 (1,67)
Гигромезофиты	3 (8,33)	6 (6,9)	10 (10,2)	13 (10,83)
Гидрогелофиты	–	–	1 (1,02)	–
Ксеромезофиты	4 (11,11)	11 (12,64)	13 (13,26)	14 (11,66)
Мезогигрофиты	3 (8,33)	5 (5,75)	8 (8,16)	5 (4,17)
Мезоксерофиты	2 (5,56)	6 (6,9)	9 (9,18)	7 (5,83)
Мезофиты	24 (66,67)	55 (63,22)	53 (54,08)	76 (63,33)
Хорологическая группа				
Космополитная	4 (11,11)	8 (9,2)	8 (8,2)	7 (5,83)
Голарктическая	12 (33,33)	24 (27,59)	23 (23,47)	22 (18,33)
Евразийская	9 (25,0)	13 (14,94)	17 (17,35)	21 (17,5)
Азиатская	4 (11,11)	20 (22,98)	28 (28,57)	35 (29,16)
Восточноазиатская	6 (16,66)	18 (20,68)	18 (18,36)	29 (24,16)
Азиатско–североамериканская	1 (2,77)	4 (4,59)	4 (4,08)	6 (5,0)

Полученный спектр видов во флористических комплексах на отвалах отражает особенности территории Ерковецкого угольного разреза. На I, II и III этапах зарастания отмечено значительное количество рудеральных видов растений, что указывает на сильное антропогенное влияние и несформированность флоры техногенного ландшафта. На IV этапе доля рудеральных видов уменьшается за счет возрастания лугово-пойменных и лесных видов. Появление в растительных сообществах этих видов говорит о том, что развитие растительного покрова происходит в направлении формирования луговых ценозов.

Экологический анализ показал, что на всех этапах зарастания доминировали мезофиты, второй по значимости группой выступают ксеромезофиты, третьей – гигромезофиты. Подобное распределение экологических групп аналогично таковому у флоры фоновых участков (Шатохина, 2013), что отражает географическую, климатическую, рельефную и господствующие типы растительности рассматриваемой территории.

Среди хорологических групп на первых двух этапах преобладают голарктические виды, на заключительном этапе наблюдается уменьшение доли голарктических видов и космополитов, тогда как азиатские, восточноазиатские, евразийские и азиатско-североамериканские виды увеличивали свою роль.

ЛИТЕРАТУРА

- Белавская А.П.** Водные растения России и сопредельных государств // Тр. БИН РАН. – Л.: Изд-во БИН РАН, 1994. – Вып. 11. – 63 с.
- Воронов А.Г.** Геоботаника. – М.: Высш. шк., 1973. – 385 с.
- Горышина Т.К.** Экология растений. – М.: Высш. школа, 1979. – С. 143–153.
- Корчагин А.А.** Видовой (флористический) состав сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника: В 5 т. – М.; Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 39–62.
- Миркин Б.М.** О месте антропогенных смен в классификации форм динамики растительного покрова // Экология, 1971. – № 5. – С. 31–36.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.** Современная наука о растительности – М.: Логос, 2002. – 262 с.
- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Баянов А.В., Наумова Л.Г.** Вклад метода Браун–Бланке в объяснение причин видового богатства растительных сообществ // Журнал общей биологии, 2009. – Т. 70, № 4. – С. 285–295.
- Селедец В.П.** Антропогенная динамика растительного покрова Российского Дальнего Востока. – Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2000. – 148 с.
- Шатохина А.В.** Этапы естественного зарастания отвалов открытой разработки бурогоугольных месторождений в Амурской области // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока: Материалы междунар. науч. конф. (12–16 октября 2004 г. Владивосток). – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2005. – С. 252–255.
- Шатохина А.В.** Структура флоры техногенного ландшафта Ерковецкого бурогоугольного разреза (Амурская область) // Известия Оренбургского государственного аграрного университета, 2013. – № 2 (40). – С. 225–228.
- Шенников А.П.** Экология растений. – М.: Наука, 1950. – 375 с.

SUMMARY

In this article results of the study of taxonomic structure of the flora of technogenic landscape of Yerkovetsky coal mine have been presented. We analysed changes of phytocenotic activity (FA) species at different stages of overgrowing dumps. There are 6 groups, including marked two major groups: one is characterized by a continuous increase in the FA (33 species), in other group FA gradually increases in the middle stages and reduced on the fourth stage (23 species). We presented distribution of the plants species for eco-cenotic, ecological and geographical characteristics in depending of stages of overgrowing.

УДК 581.823+581.132

П.К. Юдина, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина, Л.А. Иванов

P.K. Yudina, L.A. Ivanova, D.A. Ronzhina, L.A. Ivanov

ВНУТРИВИДОВОЕ ВАРЬИРОВАНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ МЕЗОСТРУКТУРЫ ЛИСТА СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ В ЗАПАДНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ

INTRASPECIFIC VARIATION OF LEAF MESOSTRUCTURE OF SOME SPECIES IN SEMI- ARID REGIONS IN WESTERN TRANSBAIKALIA.

Статья посвящена изучению варьирования показателей мезоструктуры листа для четырех видов растений в Западном Забайкалье в районах с разной степенью аридности климата: *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C. A. Mey, *Artemisia frigida* Willd. Каждый вид изучен в двух подзонах растительности – остепненные склоны таежной зоны северного побережья озера Байкал и настоящая степь Западного Забайкалья в районе Гусиноозерска. Исследования структуры мезофилла листа проводили в соответствии с методикой мезоструктуры фотосинтетического аппарата А.Т. Мокроносова. Выявлено, что у изученных видов толщина и удельная поверхностная плотность листа изменялись в пределах 10–30 %. Размеры клеток изменялись в большей степени у вида, обладающего крупными клетками, – *Ptilotrichum tenuifolium*. При этом размеры клеток мезофилла изученных видов изменялись разнонаправлено при увеличении аридности климата, что не подтверждает общепринятые представления об уменьшении размеров клеток листьев в более аридных условиях. Наибольшее значение для адаптации к климату имели интегральные показатели – у видов с изопалисадным и гомогенным (у злаков) строением мезофилла, наиболее типичных для степей, при усилении аридности климата происходило увеличение общей поверхности клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа. Варьирование значений внутренней ассимиляционной поверхности листа было больше, чем внешних листовых параметров – до 30–60 %. Сделан вывод, что адаптация фотосинтетического аппарата степных растений к аридному климату происходит, прежде всего, на уровне интегральных показателей мезофилла.

Растительность семиаридных территорий характеризуется рядом адаптаций к ограничению воды и питательных веществ, которые затрагивают физиологические, структурные и фенологические свойства растений (Galmes et al., 2012). Исследования внутривидовых изменений у степных растений вдоль градиента аридности – хорошо известный способ изучения механизмов адаптации растений к климату. Такой подход хорошо применим как на уровне вида (Назаров, 1978; Jelings, 1983; Иванова, Пьянков, 2002; Ackerly et al., 2002; Garnier et al., 2004; Moreno, Bertiller, 2015), так и сообщества, в котором они произрастают (Пьянков, Мокроносов, 1993; Воронин и др., 2003; Garnier et al., 2004; Castro-Diez, 2012). При этом изменчивость свойств отдельных видов вдоль климатических градиентов может носить индивидуальный характер и отличаться от общих изменений, происходящих на уровне сообщества (Essay, 1989; Ivanov et al., 2004, 2008; Castro-Diez, 2012; Moreno, Bertiller, 2015).

Одним из механизмов адаптации растений к аридному стрессу является изменение мезоструктуры листа (Мокроносов, 1981). Такие характеристики как плотность листа, его толщина, доля фотосинтетических и гетеротрофных тканей листа в степных и пустынных растительных сообществах были изучены вдоль широтного профиля Забайкалья и Монголии (Воронин и др., 2003, Юдина и др., 2013). Показано, что при усилении аридного стресса на уровне сообщества в среднем происходит увеличение толщины и плотности листа при снижении доли фотосинтетических тканей в листе. Исследования внутривидовой изменчивости параметров фотосинтетического аппарата в пределах одной климатической подзоны показали, что величина внутрилистовой ассимиляционной поверхности имеет максимальные значения в наиболее благоприятных для вида экологических условиях и может служить индикатором оптимального экологического режима обитания вида (Иванова, Пьянков, 2002). При этом анализ внутривидовых изменений мезоструктуры листа степных растений, произрастающих в разных климатических зонах не проводился.

Нами было проведено исследование внутривидовых изменений мезоструктуры фотосинтетического аппарата листьев у 4 видов степных растений Западном Забайкалье. Это *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C. A. Mey, *Artemisia frigida* Willd. (табл.). Изученные виды относились к разным систематическим группам и жизненным формам.

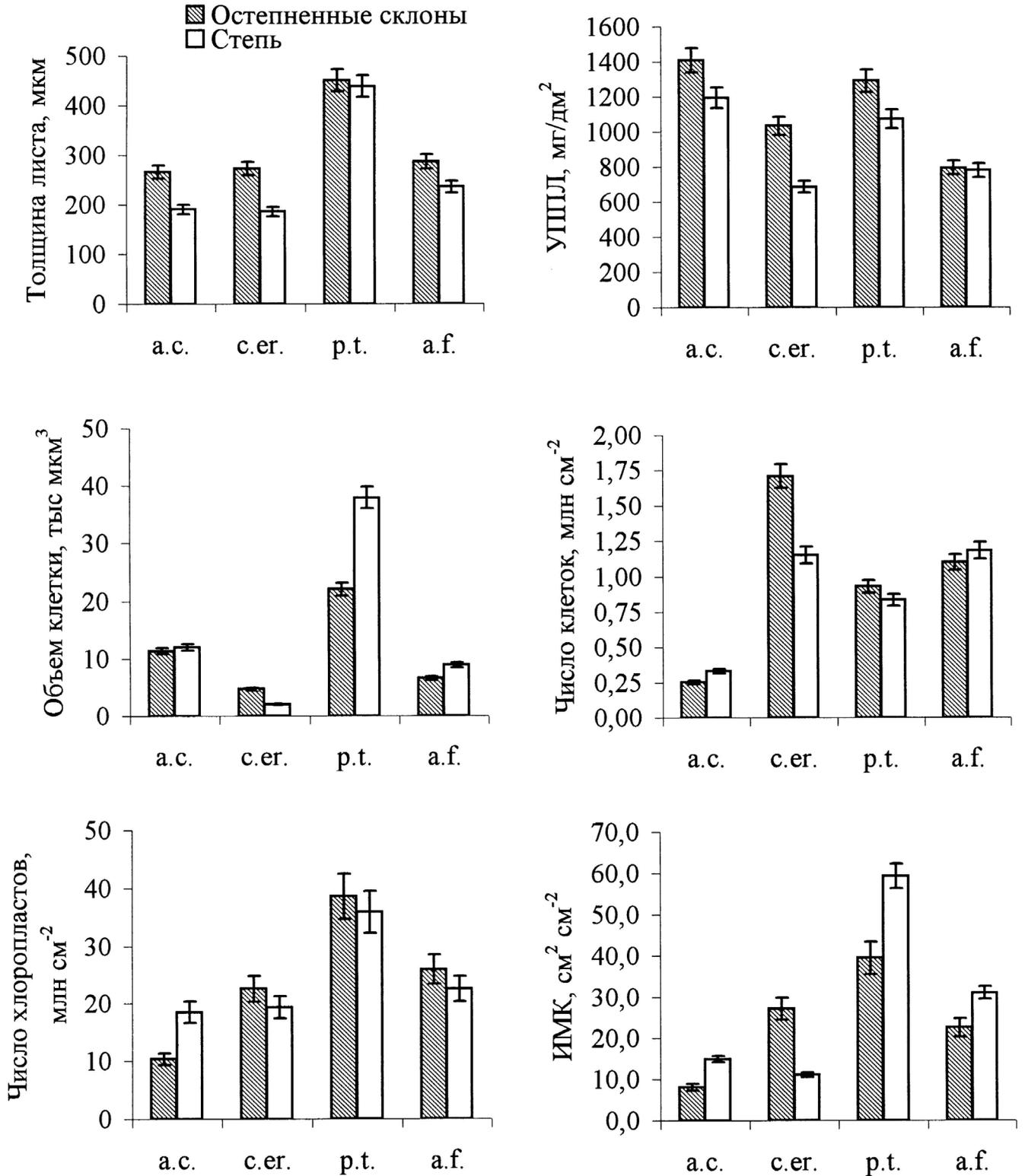


Рис. 1. Параметры мезоструктуры у *Agropyron cristatum* (a.c.); *Chamaerhodos erecta* (c.er.); *Ptilotrichum tenuifolium* (p.t.); *Artemisia frigida* (a.f.) в двух районах с разной степенью аридности климата.

Изученные виды относились к доминантным и наиболее характерным видам сообществ. Каждый вид был изучен в двух районах с разной степенью аридности климата: Республика Бурятия, г. Северобайкальск, 55°39' с. ш. 109°22' в. д., реликтовые участки луговой степи в лесной зоне, индекс аридности 47,2; Республика Бурятия, с. Тохой, 51°21' с. ш. 106°34' в. д., петрофитный вариант злаково-разнотравной настоящей степи, индекс аридности 28,0.

Таблица 1

Характеристика объектов исследования

Вид	Семейство	Жизненная форма	Тип мезофилла листа
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	Poaceae	Травянистый многолетник	Гомогенный злаков
<i>Chamaerhodos erecta</i> (L.) Bunge	Rosaceae	Травянистый двулетник	Дорзовентральный
<i>Ptilotrichum tenuifolium</i> (Stephan ex Willd.) C.A. Mey	Brassicaceae	Полукустарничек	Изопалисадный
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	Asteraceae	Полукустарничек	Изопалисадный

Параметры мезоструктуры определяли согласно методикам (Мокроносков, 1981; Иванова, Пьянков, 2002). Для исследования брали полностью сформированные листья среднего яруса в фазе бутонизации-цветения. Были определены анатомо-морфологические характеристики листа: площадь, толщина и удельная поверхностная 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, $\text{см}^2/\text{см}^2$) и хлоропластов (ИМХ, общая поверхность хлоропластов в расчете на единицу площади листа, $\text{см}^2/\text{см}^2$). Определение размеров клеток и хлоропластов проводили с помощью автоматизированного анализатора изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия).

На рисунке 1 показаны изменения параметров мезоструктуры листа у изученных видов при усилении аридности климата. Виды обладали небольшими размерами листовой пластинки, не превышающие 1 см^2 , толщина листа составила в среднем от 200 до 450 $\mu\text{м}$, а УППЛ – не менее 800 $\text{мг}/\text{дм}^2$, что является характерными значениями для степных растений (Зверева, 2000; Ivanov et al., 2004, 2008). При этом при переходе из лесной зоны в степную толщина листа и удельная поверхностная плотность листа уменьшалась у трех из четырех изученных видов. Изученные виды степных растений различались по размерам клеток. *P. tenuifolium* обладал крупными клетками объемом более 20 тыс. $\mu\text{м}^3$, *Ch. erecta* – мелкими, менее 5 тыс. $\mu\text{м}^3$. *A. cristatum* и *A. frigida* характеризовались промежуточными значениями объема клеток мезофилла. Объем клетки у изученных видов изменялся по-разному в зависимости от климата. У видов с изопалисадным строением мезофилла размеры клеток в условиях настоящей степи увеличивались, а у дорзовентрального вида – *Ch. erecta* – уменьшались, у злака *A. cristatum* – не изменялись.

Число клеток, в свою очередь, также значительно различалось между видами – оно было минимальным у *A. cristatum* и максимальным у *Ch. erecta*. При этом для каждого вида размах значений не превышал 10–30 %. При усилении аридности климата число клеток уменьшалось у *P. tenuifolium* и *Ch. erecta* и не изменялось у двух других видов. Число хлоропластов на единицу площади было максимальным у *P. tenuifolium* за счет большого количества хлоропластов в клетке и составило 37 млн./ см^2 . Интегральные показатели мезофилла, такие как индекс мембран клеток, или общая поверхность клеток в единице площади листа (ИМК) увеличивались при усилении аридности климата у видов с изопалисадным строением мезофилла и злаков, наиболее характерных для степи. У одного вида с дорзовентральным строением – *Ch. erecta* наблюдали уменьшение ИМК. Механизмы формирования ИМК были различными у изученных видов. У *P. tenuifolium* и *A. frigida* значение ИМК зависела от размеров клеток, у *A. cristatum* – от числа клеток, а уменьшение ИМК у *Ch. erecta* определялось как числом клеток, так и их размерами. Адаптация фотосинтетического аппарата степных растений к аридному климату происходит, прежде всего, на уровне интегральных показателей мезофилла.

Работа поддержана РФФИ №11-04-00435-а.

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.

Зверева Г.К. Экологические особенности ассимиляционного аппарата степных растений Центральной Тувы // Экология, 1986. – № 3. – С. 23–27.

Иванова Л.А., Юдина П.К., Ронжина Д.А., Иванов Л.А. Разнообразие параметров мезоструктуры листьев растений Поволжья в связи с аридностью климата // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. Вып. 9: V Все-

российская научно-практическая конференция «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий» (Оренбург, 7–11 июня 2010 г.): сборник статей. – Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2010. – С. 48–49.

Иванова Л.И., Пьянков В.И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений, 2002. – Т. 49. – С. 467–480.

Мокроносков А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 196 с.

Пьянков В.И., Мокроносков А.Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений, 1993. – Т. 40, Вып. 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. ст. по материалам XII междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул 28–30 октября 2013 г.) – Барнаул, 2013. – С. 246–249.

Castro-Diez P. Functional traits analyses: Scaling-up from species to community level // Plant Soil, 2012. – Vol. 357. – P. 9–12.

Galmes J., Flexas J., Medrano H., Niinemets Ü., Valladares F. Ecophysiology of photosynthesis in semi-arid environments // Terrestrial Photosynthesis in a Changing Environment: a Molecular, Physiological and Ecological Approach: Cambridge University Press, 2012. – P. 448–464.

Garnier E., Cortez J., Billes G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G.R., Blanchard A., Aubry D., Belmann A., Neill C., Toussaint J.-P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession // Ecology, 2004. – Vol. 85(9). – P. 2630–2637.

Givnish T.J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints // New Phytol., 1987. – V. 106. – P. 131–160.

Essay K. The leaf: variations in structure // Anatomy of seed plants, 1989. – P. 351–368.

Moreno L., Bertiller M.B. Phenotypic plasticity of morpho-chemical traits of perennial grasses from contrasting environments of arid Patagonia // Journal of Arid Environments, 2015. – Vol. 116. – P. 96–102.

Ivanov L.A., Ronzhina D.A., Ivanova L.A., Belousov I.V., Chechulin M.L., Gunin P.D., Pyankov V.I. Structural and functional basis of adaptation of Gobi plants to desertification // Arid ecosystems, 2004. – Vol. 10. – P. 91–102.

Ivanov L.A., Ronzhina D.A., Ivanova L.A. Changes in leaf characteristics as indicator of the alteration of functional types of steppe plants along the aridity gradient // Russian Journal of Plant Physiology, 2008. – Vol. 55, No. 3. – P. 301–307.

Jelings A.J., Usher M.B., Leech R.M. Variation in the chloroplast to cell area index in *Deschampsia antarctica* along a 16° latitudinal gradient // Brit. Antract. Surv. Bull., 1983. – No. 61. – P. 13–20.

SUMMARY

The article is devoted to the study of the variation of leaf mesostructure parameters for four species of plants in the Western Transbaikalia in areas with different degree of aridity of climate: *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey, *Artemisia frigida* Willd. Each of the species is studied in two subzones of vegetation – steppe slopes in a taiga zone on the northern coast of the lake Baikal and the true steppe of the Western Transbaikalia near Gusinoozersk. The structure of a leaf mesophyll was studied according to a method of mesostructure of the photosynthetic apparatus developed by A.T. Mokronosov. It was revealed that leaf thickness and specific leaf area changed within 10–30%. *Ptilotrichum tenuifolium* possessed the largest degree of mesophyll cell volume variation. At the same, mesophyll cell sizes of the studied species changed in different directions at the increase in aridity of climate, that did not confirm the standard ideas of reduction of the cell sizes of leaves in more arid conditions. The most important for the adaptation to climate were the integral parameters of mesophyll. Species with isopalisade and a homogeneous (Poaceae) mesophyll structure, which are more common for steppes, in more arid climate showed the increase in the general surface of cells of a mesophyll per leaf unit of area. The variation of values of an internal assimilation surface amounted for 30–60% that was more than of a leaf was more, than for leaf morphological parameters. It was concluded that the steppe plants photosynthetic tissue adapt of the to arid climate, first of all, at the level of integral parameters of mesophyll.

РОЛЬ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ В ИЗУЧЕНИИ И СОХРАНЕНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 635.92(571.16)

Т.Э. Куклина, И.Е. Мерзлякова

T.E. Kuklina, I.E. Merzlyakova

ДЕКОРАТИВНЫЕ ДЕРЕВЬЯ И КУСТАРНИКИ В ОЗЕЛЕНЕНИИ Г. ТОМСКА ORNAMENTAL TREES AND SHRUBS IN TOMSK LANDSCAPE GARDENING

В статье приведены результаты многолетнего изучения видового разнообразия древесных растений, используемых в озеленении г. Томска. Всего на территории г. Томска установлено 135 видов, форм и сортов древесных растений, используемых в озеленении. Выявленные виды и сорта относятся к 57 родам и 25 семействам. Проанализированы декоративные качества используемого ассортимента. Показаны тенденции его изменения за период с 2003 по 2012 гг.

Томск всегда был одним из самых зеленых городов Сибири. Особый сибирский колорит придают ему местные породы: ель, пихта, сосна, береза, рябина, лиственница. Главным направлением развития садово-паркового строительства в г. Томске был и остается ландшафтный стиль размещения растений, когда «свободно, живописно расположенные деревья и кустарники в скверах, парках внутри кварталов как бы вписываются в окрестный, лесной пейзаж и дополняют его красоту» (Морякина, Осипова, 1975: 3). Регулярным композициям традиционно отводится место у общественных зданий, в парадных, мемориальных частях парков и т. п.

История озеленения г. Томска неразрывно связана с историей интродукции. Первые посадки декоративных кустарников (чубушника, сирени обыкновенной) появились в небольших по площади садах купцов, золотопромышленников, духовенства в 60–70-е годы XIX столетия (Морякина, 1990). Тогда же на высоком плато в восточной части города на правом берегу р. Ушайки была устроена Михайловская роща. Названа она в честь золотопромышленника и купца П.В. Михайлова, много сделавшего для благополучия г. Томска и его жителей.

В 1881 г. в составе первого высшего учебного заведения Азиатской части России – Томского университета был основан первый ботанический сад. По планам и при непосредственном участии его директора и основоположника научной интродукции в Сибири профессора П.Н. Крылова были созданы Городской, Пушкинский (Буфф-сад), Лагерный сады, аллея из темнохвойных пород по ул. Бульварной (ныне проспект им. Кирова), а также Университетская роща (Морякина, 1980, 1990). Для этого периода (с конца XIX до середины XX столетия) характерно также развитие приусадебного «любительского» садоводства. «Ассортимент деревьев был небольшим: 5–6 самых декоративных видов из окрестных лесов (береза плакучая, черемуха обыкновенная, лиственница сибирская и темнохвойные)» (Морякина, 1990). Интродукционный материал в эти годы (1886–1920 гг.) привлекался главным образом из средней полосы Европы, немного с Дальнего Востока и единично из Северной Америки. В 1885 г. вокруг построенного здания университета на месте вырубленного березового леса начались посадки местных древесно-кустарниковых пород. Позднее в посадки стали привлекаться инорайонные породы. К 1930 г. в Университетской роще насчитывалось 22 вида инорайонных древесных пород (Морякина, 1970).

В 1960–1970-е годы в городе были проведены значительные работы по интродукции древесных растений в СибБС, расширению рекомендуемого ассортимента, особенно кустарников (в 10–15 раз) (Морякина, 1990). За период с 1957 по 1966 гг. было интродуцировано 209 видов, форм и сортов деревьев и кустарников, главным образом из Северной Америки и Восточной Азии, вывезенных из районов выращивания в культуре. В 1979 г. дендрологическая коллекция Сибирского ботанического сада состояла из 499 видов, 90 разновидностей, 44 сортов, объединенных в 93 рода и 34 семейства. В этот период разрабатывался научно обоснованный ассортимент деревьев и кустарников для зеленого строительства, давались рекомендации по использованию растений. В результате была дана декоративная оценка 260 видам и формам древесных растений с точки зрения их пригодности в зеленом строительстве. Окончательный список деревьев и кустар-

ников, рекомендованных ботаническим садом для озеленения г. Томска (Морякина и др., 1980), включал 20 местных и 18 интродуцированных видов для широкого применения в озеленении и 9 местных и 38 интродуцированных – для ограниченного. В этот период в городе были созданы и реконструированы многие скверы.

В конце XX в. создавались, преимущественно, линейные уличные посадки в новых микрорайонах города (на Каштаке, по Иркутскому тракту). В историко-культурной заповедной части города (Лагерный сад – берег Томи – Дальне-Ключевская – Красноармейская – Лагерный сад) озеленение почти не велось (Морякина, 1990). В этот период продолжались работы по воссозданию Университетской рощи и улучшению ее дендрологического состава. С 1980 по 1990 гг. в роще было высажено 2360 экземпляров растений 38 видов (Залина, 1990). В середине 90-х годов кафедрой лесоведения и зеленого строительства БПФ ТГУ в роще начаты работы по рубкам ухода и реконструкции партера. Созданы живые изгороди из ели сибирской в южной части рощи и около 5-го учебного корпуса, территория в значительной степени была очищена от клена ясенелистного и черемухи обыкновенной. Кроме того, в 1998 году около главного корпуса были высажены привезенные из ЦСБС интродуценты: бархат амурский, магония падуболистная, клен ясенелистный ‘Золотистый’, кизильник блестящий, жестер уссурийский, жимолость черная, жимолость сизая и др. Большинство из них успешно прижились, хорошо развиваются.

Современный этап развития города характеризуется сокращением площади городских зеленых насаждений, утратой отдельных участков озеленения, объективной необходимостью реконструкции существующих насаждений, уточнением рекомендованных ассортиментов.

Изменение социально-экономических условий в стране с 90-х годов XX века привело также к некоторому уменьшению масштабов интродукционных работ в ботанических садах, сокращению объемов выпуска в питомниках посадочного материала для городского озеленения. С другой стороны, появление частных садов и, как следствие этого, огромный спрос на саженцы декоративных древесных растений привели к тому, что в настоящее время специализированные магазины предлагают огромный ассортимент посадочного материала древесных растений, в том числе виды и культивары отечественной и зарубежной селекции, не прошедшие многолетних интродукционных испытаний в местных условиях. Не исключено попадание их на городские объекты озеленения. Важнейшими чертами современного этапа можно считать также ухудшение экологической ситуации в городах, повышение требований к декоративным и другим характеристикам посадочного материала. (Куклина, Асонов, 2010).

В Томске изучение видового разнообразия древесных растений проводилось в период с 2003 по 2009 гг. Основные результаты изучения дендрологической структуры внутригородских насаждений (соотношения местных и интродуцированных видов, характер размещения, встречаемость и удельный вес каждого таксона), а также сравнения полученных списков с конспектом флоры г. Томска (Пяк, Мерзлякова, 2000), рекомендациями СибБС разных лет и ассортиментом древесных растений, выращиваемых в основных на тот момент источниках посадочного материала – питомнике декоративных и плодово-ягодных культур ОАО «Томскзеленстрой» и СибБС, получены и частично опубликованы в 2004–2010 гг. (Куклина, 2004; Куклина, Рогозин, 2009; Куклина, Асонов, 2010). В этих работах была проанализирована динамика используемого ассортимента за семь лет по данным обследования насаждений и за прошлые годы по публикациям сотрудников СибБС. В 2011–2012 гг. списки вновь уточнялись. Данным исследованием не были охвачены частные сады (городские и пригородные), в которых давно и успешно культивируются многие редкие растения, а также коллекционные участки Заповедного парка СибБС, сад Шкроева, Игуменский парк.

Всего на территории г. Томска установлено 135 видов, форм и сортов древесных растений, используемых в озеленении в настоящее время. Выявленные виды и сорта относятся к 57 родам и 25 семействам (Куклина, Мерзлякова, 2013).

Наибольшее число таксонов зарегистрировано в семействах Rosaceae (36 видов и 6 форм), Salicaceae (13 и 8), меньше – в семействах Oleaceae (7 и 3), Pinaceae (6 и 1), Betulaceae (6 и 1), Berberidaceae (3 и 2), Caprifoliaceae (5), Aceraceae (4 и 1), Grossulariaceae (5), Fabaceae (4), Cupressaceae (2 и 2), Cornaceae (1 и 3), более половины (13 семейств) представлено 1–3 таксонами.

Среди зарегистрированных на объектах озеленения г. Томска растений преобладают кустарники (60 видов и 18 форм и сортов; 57,8 %), деревья составляют 37 % (42 вида и 8 сортов), полукустарники представлены 5 видами (3,7 %), лианы – 1 видом и 1 сортом (1,5 %).

При анализе ареалов естественного произрастания встреченных нами растений были выявлены следующие закономерности: наиболее представлены евразийские виды (37 или 27,4 %), в меньшей степени – азиатские (16 или 11,85 %), североамериканские (15 или 11,1 %), дальневосточные (13 или 9,63 %), европей-

ские (11 или 8,15 %). 28 сортов и форм (20,7 %) растений встречены нами только в культуре, поэтому они были отнесены в группу растений с искусственным типом ареала.

Уточнение списка в 2011–2013 гг. показало, что предположение о расширении ассортимента в основном за счет растений из группы встречающихся «редко» (преимущественно кустарников), оказалось верным (Рис. 1).

Однако данная группа является весьма изменчивой, так как в ее составе значительная часть видов и сортов представлена одним–двумя экземплярами: некоторые виды (*Miricaria bracteata* Royle, *Spiraea pachystachys* Zbl. и др.) за последние годы исчезли из озеленения, другие появились (*Swida alba* ‘Spaethii’, *Berberis thunbergii* ‘Атропургеа’, *Pinus mugo* Turra и др). Большинство редких видов и сортов обнаружено в городских скверах, на озелененных участках общественных зданий, в школьных дендрариях. Так, например, *Pinus mugo* Turra, *Euonymus europea* L. зарегистрированы только на территории сквера на площади Новособорной, *Phellodendron amurense* Rupr., *Lonicera dioica* L., *Swida alba* ‘Spaethii’, *Acer negundo* ‘Auratum’, *Corylus americana* Watt., *Rosa blanda* Ait и др. – в Университетской роще, *Amygdalus nana* L. – в сквере у Драматического театра, *Swida alba* ‘Argenteo-marginata’ – на территории школы № 40, *Rosa gallica* L. – на территории Заозерного лица.

В целом, для озеленения г. Томска характерны те же особенности, что и для озеленения других городов: достаточно широкий ассортимент, большую часть которого составляют виды, отмеченные на объектах озеленения редко, в том числе в количестве одного–двух экземпляров; преобладание в используемом ассортименте нескольких видов; большой удельный вес растений местной флоры (при незначительной доле в общем списке), особенно в парках и на территории жилой застройки, где они образуют крупные массивы насаждений; использование в озеленении школ, придомовых полос растений, дающих съедобные плоды (*Rubus idaeus* L., *Hippophaë rhamnoides* L., *Grossularia acicularis* Spach., *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall., *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott); единичные случаи вертикального озеленения с использованием древесных

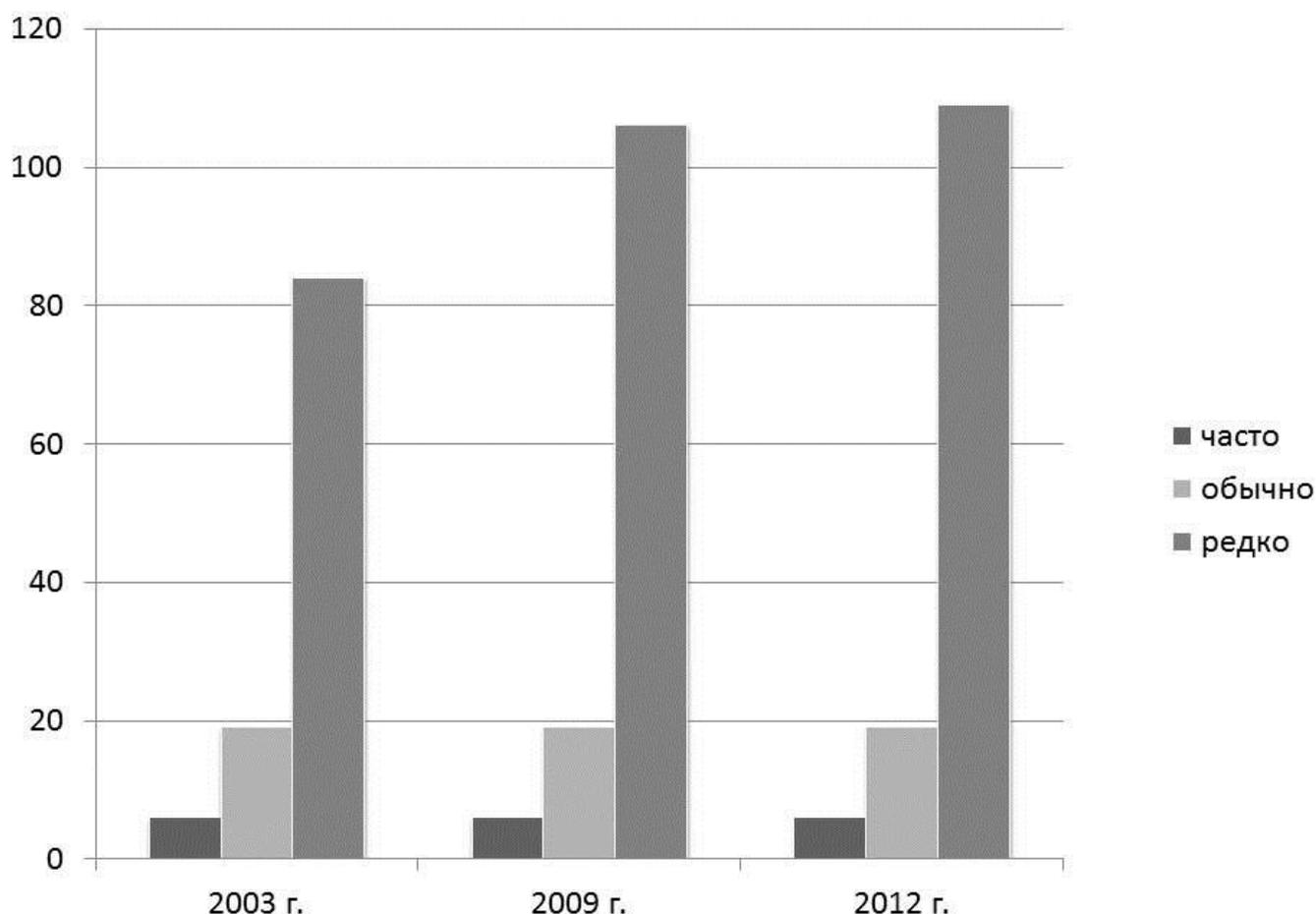


Рис. 1. Изменения в структуре ассортимента древесных растений, используемых в озеленении г. Томска.

лиан; редкое использование декоративных форм и сортов за исключением двух декоративных форм местной флоры (обычной в озеленении *Salix alba* 'Argentea' и *Swida alba* 'Sibirica', посадки которой в настоящее время расширяются); выращивание и посадка березы без разделения на виды; отсутствие в озеленении части видов, рекомендованных СибБС и, наоборот, использование отдельных видов, отсутствующих в рекомендуемом ассортименте. Таким образом, изменения в ассортименте древесных растений за последние 2–3 года в целом соответствуют сделанным ранее предположениям: постепенно сокращаются насаждения тополя за счет сноса старых экземпляров, ассортимент расширяется преимущественно за счет кустарников. Существенно расширились за последние годы посадки *Tilia cordata*. Теперь этот вид следует относить к группе встречающихся в озеленении «часто». К сожалению, не всегда используется посадочный материал с хорошо сформированным штамбом, много высажено многоствольных экземпляров. Нельзя также не отметить сокращение посадок березы (*Betula pendula* и *B. pubescens*), которую в настоящее время вообще не выращивают в питомниках. Определенную роль здесь играет и аллергенная опасность березовой пыльцы, на которую все больше внимания обращают специалисты. Много березы в настоящее время вырубается на территории детских садов. Между тем береза (оба местных вида) пока остается на первом месте по встречаемости и обилию в озеленении г. Томска. Для живых изгородей все чаще используются *Spiraea chamaedrifolia* L., *Ribes alpinum* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. и др.

До недавнего времени основным источником посадочного материала для городского озеленения был питомник декоративных и плодово-ягодных культур ОАО «Томскзеленстрой», однако в настоящее время утратил свои позиции в связи с переориентацией на выращивание овощных культур. Сейчас большая часть саженцев поступает в озеленение из питомника декоративных и плодово-ягодных культур, недавно созданного на базе Томского лесничества в с. Аникино. Здесь на площади в 33 га помимо хвойных (кедра, сосны и ели), предназначенных для лесовосстановления, выращивают более 15 видов декоративных кустарников. Посадочный материал питомника пользуется также спросом и у строительных организаций, обустривающих придомовые территории, у фирм, занимающихся ландшафтным дизайном, у владельцев коттеджей. Небольшие объемы посадочного материала поступают на городские объекты озеленения и из небольших частных питомников.

При изучении видового и формового разнообразия отмечался характер использования каждого таксона на объектах озеленения, в том числе и семенное возобновление. Самосев был обнаружен у двух видов, ранее не включенных в конспект флоры г. Томска. Так, массовое семенное возобновление *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. зарегистрировано на пересечении пр. Ленина и ул. Нижне-Луговой. В этом районе много старых экземпляров ясеня, ежегодно обильно плодоносящих. Семенное возобновление *Juglans mandshurica* наблюдается в настоящее время в Университетской роще. Кроме отмеченных видов на объектах озеленения города наблюдается семенное возобновление *Acer negundo*, *Malus baccata*, *Populus balsamifera*, *Syringa josikaea*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, а также многих местных видов. На крышах старых домов, заброшенных гаражей, складских помещений и т. п. построек кроме березы нередко поселяются *Populus balsamifera* и *Acer negundo*. Серьезной проблемой озеленения стало засорение живых изгородей самосевом *Acer negundo*, который нарушает их целостность не только за счет морфологических отличий от вида, используемого в изгороди, но и за счет значительного превышения его в скорости роста.

Проведенный анализ показал, что ассортимент древесных растений, используемых в озеленении г. Томска, в целом сложился. Возможности его расширения связаны, прежде всего, с продолжающимися в настоящее время интродукционными исследованиями, проводимыми сотрудниками СибБС (Морякина, Свиридова, 1995; Морякина, Баранова, 1993). Сибирский ботанический сад располагает богатой коллекцией декоративных форм и сортов, включающей в том числе и природные формы местной флоры (Баранова, 2010). На протяжении ряда лет в Томске ведутся селекционные работы с хвойными (Ямбуров, 2010). Исследования показали, что городские насаждения также могут служить ценным источником природных форм, представляющих интерес для селекционной работы (Куклина, 2010).

И местные виды, и интродуценты обладают различными декоративными качествами (табл. 1).

Весной и летом декоративность видов проявляется в обильном цветении с приятным ароматом (*Syringa josikaea* Jacq., *S. vulgaris* L., *Syringa amurensis* Rupr., *Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Philadelphus coronarius* L., *Rosa majalis* Herrm., *R. rugosa* Thunb., *Rubus odoratus* L., *Tilia cordata* Mill., *Crataegus sanguinea* Pallas, *Padus avium* Mill., *Spiraea media* F. Schmidt, *S. chamaedryfolia* L., *Sorbus sibirica* Hedl., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Salix caprea* L. и др.). Во время цветения ветроопыляемые виды образуют как бы легкую дымку: коричневато-серебристую (вязы), желтоватую, серебристо-зеленова-

Таблица 1

Декоративные качества древесных растений, используемых в озеленении г. Томска

Всего видов, форм и сортов	Деревьев 1-й величины	Деревьев 2-й величины	Деревьев 3-й величины	Деревьев, не достигших в городе предельной высоты	Деревья		Осенняя окраска			Рекомендованы СибБС
					Декоративных во время цветения	Декоративных во время плодоношения	Выражена	Выражена слабо	Не выражена (в том числе цветно-лиственные формы)	
50	13	14	18	5	33	20	36	7	7	24
Кустарники*										
Всего видов, форм и сортов	Высоких	Средней высоты	Низких	Декоративных во время цветения	Декоративных во время плодоношения	Осенняя окраска			Рекомендованы СибБС	
						Выражена	Выражена слабо	Не выражена (в том числе цветно-лиственные формы)		
83	27	36	20	71	42	65	9	9	40	
Лианы										
Всего видов, форм и сортов	Красивоцветущих				Декоративно-лиственных				Рекомендованы СибБС	
	2	2				-				-

Примечание. * – включая полукустарники.

тую (ивы). Некоторые виды декоративны осенью, когда листва окрашена в желтые, красные, багровые тона (*Acer ginnala* Maxim., *A. platanoides* L., *A. tataricum* L., *Pyrus ussuriensis* Maxim., *Larix sibirica* Ledeb., *Berberis vulgaris* L., *Ulmus laevis* Pall. и др.), другие, не изменяя окраску листьев и хвои, создают контрастные сочетания с ними (*Alnus incana* (L.) Moench, *A. incana* 'Pinnatifida', *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *Abies sibirica* Ledeb., *Juniperus communis* L. и др.). Декоративность растений также проявляется в период их плодоношения, когда разные по форме и по окраске плоды украшают деревья и кустарники (*Sorbus sibirica* Hedl., *Symphoricarpos albus* (L.) Blake, *Ribes aureum* Pursh., *R. alpinum* L., *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Sambucus sibirica* L., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Lonicera tatarica* L., *L. xylosteum* L., *Viburnum opulus* L., *Euonymus europea* L., *Swida alba* (L.) Opiz, *Cotoneaster melanocarpus* Fischer ex Blytt, *Rubus idaeus* L., *Acer tataricum* L. и др.). *Juglans mandshurica* Maxim. декоративен своими крупными листьями и округлой кроной. *Populus alba* L. и *Salix alba* L. имеют бело-серебристую листву, которая очень красива на солнце. Ни один парк не обходится без берез – *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. Они придают особый колорит своей белоснежной корой и ажурной кроной.

Особую роль в озеленении играют декоративные формы и сорта древесных растений. Сибирский ботанический сад рекомендует 2 декоративные формы и три сорта древесных растений для ограниченного и одну форму – для широкого использования в озеленении (Морякина, Осипова, Орлова, 1980), однако в городских насаждениях выявлено значительно большее их число (табл. 2).

Следует отметить, что при обследовании городских объектов озеленения среди растений рода *Rosa* L. учитывались только формы и сорта из группы шиповников и парковых роз. Между тем в Томске давно и успешно используются в озеленении также и благородные розы (полиантовые, Флорибунда и др.). *Swida alba* 'Argenteo-marginata', *Swida alba* 'Spaethii', *Spiraea* × *bumalda* 'Golden Flame', *Phisocarpus opulifolius* 'Lutea' в таблице 2 условно отнесены к группе форм и сортов с необычным цветом или формой листовой пластинки, хотя они также декоративны и в период цветения. *Picea pungens* 'Glausa', привлекательная серебристо-голубоватой окраской хвои, давно используется в озеленении г. Томска. За последние годы на городских объектах озеленения появились молодые посадки этой формы.

Таблица 2

Декоративные формы и сорта древесных растений, используемые в озеленении г. Томска

Семейство	Род	Форм и сортов	Из них							
			деревьев	кустарников	лиан	С необычным цветом или формой листовой пластинки	красивоцветущих	Декоративных своей кроной (ветвлением)	С необычной корой	Рекомендованы СибБС ТГУ
Aceraceae	<i>Acer</i>	1	1	-	-	1	-	-	-	-
Berberidaceae	<i>Berberis</i>	2	-	2	-	2	-	-	-	1
Betulaceae	<i>Alnus</i>	1	1	-	-	1	-	-	-	-
Cornaceae	<i>Swida</i>	3	-	3	-	2	-	-	1	1
Cupressaceae	<i>Thuja</i>	2	-	2	-	1	-	1	-	-
Oleaceae	<i>Syringa</i>	3	-	3	-	-	3	-	-	1
Pinaceae	<i>Picea</i>	1	1	-	-	1	-	-	-	-
Ranunculaceae	<i>Clematis</i>	1	-	-	1	-	1	-	-	-
Rosaceae	<i>Phisocarpus</i>	1	-	1	-	1	-	-	-	-
	<i>Rosa</i>	2	-	2	-	-	2	-	-	-
	<i>Spiraea</i>	3	-	3	-	1	2	-	-	-
Salicaceae	<i>Populus</i>	3	3	-	-	-	-	3	-	1
	<i>Salix</i>	5	3	2	-	4	-	1	-	2

Известно, что зеленые насаждения смягчают летнюю жару и сухость, защищают от палящего солнца и сильных ветров. Многие древесные и кустарниковые породы выделяют в воздух летучие органические вещества – фитонциды, губительные для микробов. Растения снижают шум на улицах города, благодаря большой звукоотражательной способности листы деревьев. Городская растительность служит живым фильтром, поглощающим из воздуха пыль и всевозможные химические загрязнения. Присутствие растительности в городе способствует повышению комфортности среды обитания человека и улучшения его физического самочувствия. Роль основного «пылесборника» в Томске длительное время играл тополь. В настоящее время вырублена значительная часть старых экземпляров, более молодые и жизнеспособные подвергаются глубокой обрезке. Пока еще тополь продолжает оставаться одной из самых распространенных пород в озеленении, однако ведущую роль постепенно утрачивает.

В г. Томске немало уютных скверов, парков, каждый из которых характеризуется своей особой флорой, в состав которой входят деревья, кустарники и полукустарники.

Университетская роща не сравнима ни с одним из них по богатству видов. Согласно последним полевым исследованиям (2007–2008 гг.) на территории рощи, занимающей площадь в 6 га, выявлено 222 вида сосудистых растений, из которых 184 вида относятся к апофитам и адвентам и 38 видов являются интродуцентами (Прокопьев и др., 2009). Деревья этих пород подобраны так, чтобы в любое время стремительного сибирского лета какие-то из них непременно цвели. Университетская роща была и остается символом г. Томска. Роща отнесена к особо охраняемым объектам природы, еще в 1987 г. ей присвоен статус памятника природы областного значения.

Лагерный сад – одно из красивейших мест г. Томска, находится в черте города и расположен в начале проспекта Ленина, на правобережье р. Томи. Древесно-кустарниковый ярус представлен березой бородавчатой, ивой белой, рябиной сибирской, черемухой обыкновенной, боярышником кроваво-красным, калиной обыкновенной, рябинником рябинолистным и др.

В рамках муниципальной программы «Наш Томск» на территории Кировского района в ближайшее время появятся 4 новых общественных пространства. Будет основан Дендропарк (в с. Тимирязевское), создано 2 сквера и проведено благоустройство территории административного здания по ул. Красноармейской, 101. Самым крупным проектом можно назвать сквер на ул. Мокрушина. Согласно плану, его терри-

торию разделить на 3 зоны: спортивно-оздоровительную, культурно-массовую и информационно-историческую. В 2015 г. начнется работа по обустройству небольшого сквера, расположенного на пересечении пр. Кирова и ул. Красноармейской. Здесь установят клумбы, цветники, скамейки и обустроят пешеходные дорожки. В 2015 г. будут усовершенствованы уже существующие общественные пространства. Это Буфф-сад, которому требуются смена плиточного покрытия дорожек в сквере и ремонт наружного освещения. В аллее машиностроителей предполагается установить стелы с исторической справкой о предприятиях и провести обрезку зеленых насаждений. Продолжает свое развитие сквер Дворцовый по ул. Красноармейской, 122.

Сквер на Белом озере расположен на пл. Соляной, он был создан на основе естественной березовой рощи. Был дополнен посадками ореха маньчжурского, клена татарского, яблони ягодной и др. Доминантой древесного яруса является тополь. Кустарники представлены розой морщинистой, рябинником рябинолистным, смородиной альпийской, барбарисом обыкновенным и др. Посадки были дополнены ивой, рябиной, березой и сосной.

Михайловская роща издавна была известна своим садово-парковым ансамблем. После Университетской рощи этот парк считался вторым по редкости древесных насаждений. В годы Великой отечественной войны роща серьезно пострадала – лес рубили на дрова и фундаменты для станков, свозили в нее отходы. После никто не занимался восстановлением и, тем более, благоустройством рощи. Сейчас роща беспорядочно заросла кленами, черемухой и тополями, и хотя по статусу это ботанический памятник природы, состояние ее признается, к сожалению, неудовлетворительным. Этой проблемой более десяти лет назад занялся центр «Биоразнообразия», который обратился к коллективу архитекторов ТГАСУ с просьбой сделать проект размещения на территории Михайловской рощи зоопарка. По периметру территории планировалось высадить защитную полосу из хвойных деревьев, что позволило бы ограничить влияние городских факторов (прежде всего, близости к роще Комсомольского проспекта, одной из центральных магистралей города) на животных. Зеленые насаждения самой рощи, согласно этому проекту, предполагалось почти полностью сохранить. Проект творческой группы ТГАСУ получил одобрение городских властей, кроме того, во время проектирования зоопарка появились идеи по благоустройству всей Михайловки и использованию ее для круглогодичного отдыха томичей. В настоящее время сорок три гектара территории рощи не заняты фактически ничем, кроме бытовых отходов от прилегающих жилых районов.

В последнее время и чиновники, и представители бизнеса взялись обустраивать общественные пространства. В 2014 г. их было обустроено 14. Ленинский район – не самый большой в городе, но зато один из самых густонаселенных. Причем десятки тысяч томичей здесь живут как в новых микрорайонах, так и в огромном по территории частном секторе, поэтому и проблемы здесь самые разные, и решения их должны быть соответствующими. Бизнесмены предложили обустроить на улице Пролетарской небольшой сквер и сделали все за свой счет. Еще одно общественное пространство – Казачий сквер – появилось на ул. Блокпост. За 5 лет планируется еще обустроить почти 8 десятков объектов. В частности, в этом году пришел черед скверу на улице 5-й Армии и Березовой роще на Каштаке. Изначально был грандиозный проект по березовой роще, но, пообщавшись с местными жителями, руководство района решило отказаться от него и по максимуму сохранить саму рощу. Тропинки для прогулок там уже есть, осталось их только благоустроить. «Томтелу» был предоставлен участок в роще, а они на свои средства купили и установили там детскую площадку, очень востребованную. Планируется сделать еще спортивную площадку, а также обустроить место для пикников – по всем противопожарным нормам и правилам. Самый масштабный на данный момент проект – это обустройство общественного пространства на Кольцевом проезде. В этом готовы поучаствовать и коммерческие предприятия – «Мария-Ра» и «Антонов двор». Может получиться не просто сквер, а большой парк, причем в основном на средства бизнеса (Красное знамя, 2015. 20 марта).

Некоторые места планируется перевести в статус особо охраняемых природных территорий. Так, например, в 2015 году предполагается всерьез заняться Михайловской рощей, готовятся соглашения, проект благоустройства, реализация которого начнется с тотальной расчистки рощи.

В августе 2014 г. специалисты мэрии провели комплексное обследование зеленых насаждений на территориях 101 детсада, 42 школ, четырех учреждений допобразования и пяти спортшкол. Было установлено, что у 96 корпусов детсадов и на прилегающих к ним территориях находится 5430 аварийных сухих деревьев и кустарников, кроны 1530 деревьев подлежали обрезке. В итоге за 2014 год в Томске было спилено более 8000 деревьев, еще порядка 4800 деревьев и кустарников подрезали. Сейчас в мэрии есть обращения по 88 объектам соцсферы, в которых изложены просьбы снести или подрезать деревья и кусты. Эта работа запланирована на 2015 год. Летом планируется выполнить корчевку пней на территориях детсадов. Также в

рамках весенней и осенней акции «Озеленение» запланированы работы по посадке новых саженцев вблизи дошкольных учреждений.

Одной из задач комплексной программы муниципалитета «Наш Томск» является расширение информирования горожан по различным злободневным вопросам. Скоро в Интернете откроется площадка, посвященная развитию города в ближайшие пять лет. В последнее время поводом для общественной дискуссии стало строительство в Академгородке лыжероллерной трассы. Это спортивное сооружение сегодня очень востребовано томичами. Но строительство лыжероллерной трассы предполагает снос определенного количества деревьев. По мнению экологов, по всей длине трассы существуют участки леса, которые можно и нужно спасти. К совместной работе привлечены проектировщики, геодезисты и специалисты управления дорожной деятельности, благоустройства и транспорта. Главной задачей при проведении работ в Академгородке является сохранение полноценной рекреационной зоны для томичей (Красное знамя, 2015. 12 марта; Красное знамя, 2015. 19 марта).

В декабре 2014 г. в Москве проходил Урбанистический форум, где эксперты Высшей школы экономики дали оценку, что Томск среди региональных столиц входит в число лидеров по росту численности населения. По их данным, за период с 2002 по 2013 год население областного центра увеличилось больше, чем на 10 %. Официальная статистика утверждает, что в начале 2014 г. у нас проживали 578 тысяч человек. Но если учитывать миграционные потоки из Северска и Томского района, то днем в городе проводят время порядка 620 тысяч человек. А значит, вся инфраструктура должна быть «заточена» под эти параметры. Специалисты уже представили расчеты по прогнозной численности населения. По самому высокому варианту в 2035 г. в Томске будут проживать 820 тысяч жителей, по самому низкому – 690 тысяч. Мэрия предложила остановиться на среднем – 755 тысяч. Должна вырасти и жилищная обеспеченность (до 30 кв. м), которая сейчас в областном центре составляет 22 кв. м на человека (Красное знамя, 2015. 25 февраля).

В этих условиях зеленые насаждения, которых так не хватает Томску, должны быть по возможности максимально сохранены, а также организованы новые для обеспечения комфортной среды проживания населения.

ЛИТЕРАТУРА

- Залина А.И.** Декоративные деревья и кустарники Университетской роши // Университетская роша как составная часть ландшафтно-архитектурной структуры города. – Томск: Изд-во ТГУ, 1990. – С. 45–47.
- Куikliна Т.Э.** Внутривидовое разнообразие *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. в озеленении г. Томска // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: материалы Международной научной конференции. – Красноярск: СибГТУ, 2010. – С. 99–103.
- Куikliна Т.Э.** Древесные растения в озеленении г. Томска // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: материалы Международной научной конференции. – Красноярск: СибГТУ, 2004. – С. 99–103.
- Куikliна Т.Э., Асонов Д.Ю.** Дендрологическая структура насаждений г. Томска // Ландшафтная архитектура и садово-парковое строительство: современные тенденции: материалы Международной научно-практической конференции. Воронеж, 3–4 сентября 2010 г. / под ред. В.В. Кругляка. – Воронеж: ГОУ ВПО «ВГЛТА», 2010. – Т.1. – С. 170–175.
- Куikliна Т.Э., Мерзлякова И.Е.** Ассортимент древесных растений, используемых в озеленении г. Томска // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2013. – № 4(24). – С. 47–66.
- Куikliна Т.Э., Rogozin В.И.** Питомник декоративных и плодово-ягодных культур ОАО «Томскзеленстрой» – основной источник посадочного материала для озеленения г. Томска // Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири: материалы IV-го международного интернет-семинара (декабрь 2008 г.). – Томск: Томский государственный университет, 2009. – С. 138–144.
- Максимально сохранить // Красное знамя. – 2015. – 12 марта.
- Морякина В.А.** Дендро-ландшафтная архитектура как основа своеобразия городского ансамбля // Университетская роша как составная часть ландшафтно-архитектурной структуры города. – Томск: Изд-во ТГУ, 1990. – С. 7–11.
- Морякина В.А.** История и основные этапы интродукции растений в Томске // Бюл. Сиб. бот. сада. – Томск, 1970. – Вып. 7. – С. 3–18.
- Морякина В.А., Осипова В.Д., Орлова Е.Г.** Руководство по зеленому строительству в Томской области. – Томск, 1980. – 78 с.
- Морякина В.А., Малышева Р.М.** Сибирский ботанический сад // Бюл. Сиб. бот. сада, 1980. – Вып. 12. – С. 3–14.
- Морякина В.А., Баранова А.Л.** Интродукция древесных лиан как новой жизненной формы для Сибири // Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики: Материалы Международной научной конференции. – Краснодар, 1993. – Ч. II. – С. 540–543.

Морякина В.А., Осипова В.И. Основные принципы садово-паркового строительства в подтаежной зоне Западной Сибири // Озеленение городов и других населенных пунктов Западной Сибири. – Барнаул: Алтайское книжное изд-во, 1975. – С. 3–7.

Морякина В.А., Свиридова Т.П. Изучение интродуцентов как один из способов обогащения культурной флоры // Природокомплекс Томской области. – Томск: Изд-во ТГУ, 1995. – Т. II: Биологические и водные ресурсы. – С. 32–37.

Не рубить все подряд // Красное знамя. – 2015. – 19 марта.

От Пролетарской до Мостовой. Ленинский район избавляется от депрессии / Сергеев Н. // Красное знамя. – 2015. – 20 марта.

Прокотьев Е.П., Рыбина Т.А., Амельченко В.П., Мерзлякова И.Е. Современное состояние флоры и растительности Университетской роши и возможные пути ее реконструкции в будущем / Вестник Томского государственного университета. Биология, 2009. – №2 (6). – С. 29–41.

Пяк А.И., Мерзлякова И.Е. Сосудистые растения города Томска: учебное пособие. – Томск: Изд-во ТГУ, 2000. – 80 с.

Рост с удвоением. Тактика и стратегия городской жизни // Красное знамя. – 2015. – 25 февраля.

Ямбуров М.С. «Ведьмины метлы» мутационного типа у некоторых видов семейства Pinaceae: Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук (03.02.01). – Томск, 2010. – 21 с.

SUMMARY

This article presents the results of long-term studies of woody plants species diversity used for Tomsk landscape gardening. In the area of Tomsk there are 135 species, forms and sorts of woody plants used in landscape gardening. The revealed species and sorts belong to 57 genera and 27 families. The ornamental features of used assortment are analyzed. The tendencies of used assortment changes from 2000 to 2013 are shown.

УДК 58.006+58.084(470-25)

А.Н. Сорокин

A.N. Sorokin

ДРЕВЕСНЫЕ ПОРОДЫ ДЛЯ «БИБЛЕЙСКОГО САДА» В ОТКРЫТОМ ГРУНТЕ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ РОССИИ

TREES AND SHRUBS FOR «BIBLICAL GARDEN» IN THE OPEN GROUND IN CENTRAL RUSSIA

Резкое несовпадение климатических условий средней полосы России и Восточного Средиземноморья делает практически невозможным создание «библейского сада» в открытом грунте большей части территории нашей страны. В работе предлагается решение данной проблемы путем пополнения ассортимента растений «библейского сада» за счет аналогов растений, упоминаемых в библейских текстах. Рассматриваются критерии для максимально обоснованного отбора аналогов, а также приводится возможный список таких аналогов.

Главная проблема создания «библейского сада» на большей части территории нашей страны – резкое несовпадение климатических условий России и Восточного Средиземноморья. Очевидно, что ключевым вопросом создания такого сада становится подбор ассортимента растений, которые будут составлять экспозицию.

Одной из последних и фактически единственной научной попыткой создания полного списка растений Библии можно считать работу Z. Włodarczyk (2007). Основным материалом в этой работе представлен в виде сводной таблицы, где перечислены растения, упомянутые в пяти наиболее авторитетных сводках по растениям Библии второй половины XX века (Hareuveni, 1984; Maillat & Maillat, 1999; Moldenke & Moldenke, 1952; Nigel Hepper, 1992; Zohary, 1982). В указанных сводках число «библейских» растений колеблется от 230 до 128 видов. Проводя сравнительный анализ этих списков «библейских» растений с учетом современных представлений о таксономии, Z. Włodarczyk получает окончательный список объемом в 206 видов. Костяк этого списка – «общепризнанные библейские растения» – 95 видов. Критерием для выделения «общепризнанных библейских» растений послужило упоминание каждого из них во всех трех ключевых работах по растениям Библии конца XX века (Maillat & Maillat, 1999; Nigel Hepper, 1992; Zohary, 1982). На наш взгляд, эти два списка стоит дополнить данными из работы L.J. Musselman «A Dictionary of Bible plants» (2011), представляющей собой один из самых последних авторитетных источников по данной тематике. Именно такие, максимально проработанные и сформированные на основе результатов современных исследований списки «библейских» растений должны являться основой для подбора ассортимента растений «библейского сада».

В данной работе мы ограничимся рассмотрением лишь древесных пород, упоминаемых в библейских текстах. Древесные растения – это основа, своего рода «скелет» любого сада, поэтому подбору ассортимента деревьев и кустарников для экспозиции «библейский сад» следует уделить особое внимание. А, кроме того, даже теплолюбивые субтропические и тропические травянистые растения могут выращиваться в открытом грунте средней полосы России в качестве однолетников, тогда как для южных древесных пород не учитывать их зимостойкость при проектировании сада просто невозможно. Из полученного нами списка «общепризнанных библейских» растений порядка половины (46 видов) относится к древесным породам.

Рассмотрев этот список на предмет зимостойкости в условиях средней полосы России, мы обнаружили, что лишь крайне незначительная часть видов (*Populus alba* L., *Rosa canina* L., *Salix alba* L.) может без особых проблем культивироваться в условиях открытого грунта Средней полосы России. Кроме них 5 видов (*Ficus carica* L., *Juglans regia* L., *Morus nigra* L., *Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb, *Vitis vinifera* L.) могут переносить зимний период, при этом ежегодно подмерзая в различной степени. Очевидно, что столь скудный ассортимент древесных пород ставит под угрозу саму идею создания такой экспозиции в данных условиях. В качестве одного из возможных вариантов решения этой проблемы мы предлагаем использовать вместо реальных растений из библейских текстов их аналоги. Термином «аналог» мы предлагаем называть те устойчивые в условиях средней полосы России растения, которые могут так или иначе заменить «оригиналы», т. е. растения, которые принято идентифицировать, как «библейские». На наш взгляд, выбор аналогов не может быть спонтанным или исключительно субъективным. Мы предлагаем следующие критерии, которым

должны соответствовать аналогии «библейских» растений. Важно, на наш взгляд, чтобы как минимум один из этих критериев сработал при подборе аналога.

(1) Таксономический критерий. Этот критерий применим в случае, когда неустойчивое в данных условиях «библейское» растение может быть заменено более устойчивыми близкородственными видами. Чем ближе родство и чем ниже рангом объединяющий эти растения таксон, тем более предпочтителен выбор аналога. В идеале это должны быть растения, относящиеся к одному роду. Так, скажем, теплолюбивые виды дубов, распространенные в Палестине (например, *Quercus calliprinos* Webb) могут быть заменены более зимостойкими представителями этого же рода. Это может быть как нативный в данном регионе дуб черешчатый (*Q. robur* L.), так и, скажем, популярные в садоводстве и парковом строительстве американские красные дубы (*Q. rubra* L. aff.). Тем не менее, в некоторых случаях мы предлагаем аналоги, не принадлежащие к тому же самому роду, что и оригинал. Такова, например, скумпия кожевенная (*Cotinus coggygia* Scop.), представитель семейства Сумаховые (*Anacardiaceae*), к которому принадлежит «библейское» растение фисташка палестинская (*Pistacia palaestina* Boiss.) Такой выбор был сделан нами в связи с тем, что, к сожалению, ни один представитель обширного рода *Pistacia*, не способен расти в открытом грунте средней полосы России. Как нам кажется, именно таксономический критерий наиболее предпочтителен для выбора аналогов «библейских» растений. Именно на примере таких аналогов-родственников удобнее всего рассказывать посетителям о самих оригиналах, благодаря многочисленным общим чертам, характерным для близкородственных видов. Однако оказалось невозможным для всех «библейских» растений из ранее рассмотренного списка применить именно этот критерий.

(2) Языковой критерий. Может быть применен в случае, если традиционный перевод того или иного древнего фитонима не соответствует современному уровню знаний, однако хорошо знаком и привычен читателю. Так русскоязычному читателю лучше всего знаком Синодальный перевод Библии на русский язык, но в целом ряде мест он не точен в плане перевода названий растений. В ситуации, когда «общепринятое библейское» растение не может культивироваться в данных условиях, оно может быть заменено тем растением, которое мы имеем в Синодальном переводе. Так, например, малоустойчивый в условиях средней полосы России платан восточный *Platanus orientalis*, может быть, на наш взгляд, заменен в экспозиции «библейский сад» на явор или клен ложноплатановый (*Acer pseudoplatanus*), так как именно словом «явор» передается в Синодальном русском переводе Библии древнееврейский фитоним, идентифицируемый современными исследователями как платан восточный. Точно так же вместо *Ziziphus spina-christi* (L.) Desf. мы предлагаем разместить в библейском саду терновник *Prunus spinosa* L., так как в русских текстах Евангелий именно из «терна» сделан колючий венок, который надели на Иисуса в качестве орудия пытки. В случае применения этого критерия на информационных стендах удобно отразить те проблемы, которые возникают в работе переводчика древних текстов, а также те неточности, которые имеются в отношении передачи древних фитонимов в Синодальном переводе Библии.

(3) Габитуальный критерий. Незимостойкое «библейское» растение может быть заменено в экспозиции «библейский сад» на габитуально схожее растение, даже не родственное оригиналу. Габитуальный критерий нередко применим в комплексе с таксономическим критерием, так как зачастую (но далеко не всегда!) близкородственные виды имеют схожий облик. В чистом виде мы предлагаем применить этот критерий, скажем, в случае с маслиной европейской (*Olea europaea* L.), одним из самых часто упоминаемых в книгах Библии растением. На наш взгляд, некоторое габитуальное сходство с маслиной можно усмотреть в облике лоха узколистного (*Elaeagnus angustifolia* L.), который мы и предложили в качестве аналога. В качестве аналога кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens* L.), колонновидные формы которого культивируются с античных времен в Средиземноморье, могут служить схожие по форме кроны культивары туи западной (*Thuja occidentalis* L.) Применение этого критерия может позволить хотя бы отчасти реконструировать в библейском саду облик природных ландшафтов Ближнего Востока, что является практически невыполнимой задачей в условиях средней полосы России.

(4) Ассоциативный критерий. Неустойчивое в культуре в данном регионе «библейское» растение может вызывать прочные ассоциации у жителей этого региона с какими-либо иными, более знакомыми им растениями. Мы предлагаем применить этот критерий, например, в случае с кедром ливанским (*Cedrus libani* A. Rich.), который многократно упоминается в библейских текстах. В условиях открытого грунта сред-

ней полосы России не может нормально культивироваться ни один из четырех видов настоящих кедров (род *Cedrus*). Однако подавляющее большинство жителей средней России называют «кедрами» кедровые сосны, в особенности сосну сибирскую (*Pinus sibirica* Du Tour), семена которой называются в просторечии «кедровыми орешками». Разместив в экспозиции кедровые сосны, можно не только рассказать посетителям о настоящих кедрах, но и разъяснить ошибочность наименования «кедр» по отношению к сосне сибирской. По этому же критерию предлагается подбирать аналоги для широко распространенных на Ближнем Востоке представителей настоящих акаций (род *Acacia*), высаживая в экспозиции те растения, которые принято в просторечии и традиционном садоводстве называть акациями: «желтую акацию» (*Caragana arborescens* Lam.) и «белую акацию» (*Robinia pseudoacacia* L.) Очевидно, что применение данного критерия отнюдь не бесспорно, однако оно может служить хорошим материалом для научно-просветительской работы.

На наш взгляд, использование этих критериев позволит обоснованно формировать ассортимент растений библейского сада, сохраняя экспозицию в рамках научно-просветительского формата. Мы расположили эти критерии в порядке убывания их убедительности. Т. е. предпочтительнее, на наш взгляд, выбирать в качестве аналогов «библейских» растений близкородственные виды. Еще лучше, если в одном и том же случае работает сразу несколько из перечисленных критериев. Конечно, автор отдает себе отчет в том, что «метод аналогов» не идеален, что он может и должен обсуждаться специалистами. В качестве главного «минуса» предложенного метода формирования библейских садов можно назвать факт присутствия в экспозиции многочисленных «не-библейских» растений. Но на практике создать сад исключительно «библейских» растений в открытом грунте средней полосы России невозможно. Тогда как грамотный подбор аналогов, а также содержательные информационные стенды, рассказывающие о роли того или иного растения в библейском мире, могут компенсировать проблемы несоответствия климатических условий при создании библейского сада. Если информационные стенды будут в каждом случае отмечать «оригинал» перед нами или «аналог», а в случае «аналога» будут указаны основания для выбора именно этого растения, такой сад может стать прекрасной познавательной экспозицией.

Применив рассмотренные выше критерии по выбору аналогов растений Библии для формирования экспозиции «Библейский сад» в умеренной зоне, мы смогли пополнить весьма небогатый ассортимент оригиналов древесных пород не менее чем 20 таксонами аналогов.

Далее следует список «библейских» древесных растений, для которых мы предлагаем аналоги. Аналог указан в скобках после названия каждого «библейского» растения. Рядом с названием аналога прописной буквой указан критерий, по которому отбирался аналог (Т – таксономический, Я – языковой, Г – габи-туальный, А – ассоциативный).

Abies cilicica (Antoine & Kotschy) Carrière (Т+Г *Abies koreana* E. H. Wilson), *Acacia raddiana* Savi (А *Caragana arborescens* Lam., А *Robinia pseudoacacia* L.), *Artemisia herba-alba* Asso (Т+Г *Artemisia abrotanum* L.), *Cedrus libani* A. Rich. (Т+А *Pinus sibirica* Du Tour, Т+А *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.), *Ceratonia siliqua* L. (Т+Г *Gleditschia triacanthos* L.), *Cupressus sempervirens* L. (Т+Г *Thuja occidentalis* L. cvv.), *Ficus sycomorus* L. (Т *Morus alba* L.), *Juglans regia* L. (Т *Juglans cinerea* L., Т *Juglans mandshurica* Maxim.), *Nerium oleander* L. (Я *Rosa* spp.), *Olea europaea* L. (Г *Elaeagnus angustifolia* L.), *Pinus brutia* Ten. (Т+Г *Pinus* spp.), *Pinus halepensis* Mill. (Т+Г *Pinus* spp.), *Pinus pinea* L. (Т+Г *Pinus* spp.), *Pistacia palaestina* Boiss. (Т *Cotinus coggygria* Scop.), *Platanus orientalis* L. (Т+Г *Platanus occidentalis* L., Я *Acer pseudoplatanus* L.), *Populus euphratica* Oliv. (Я *Salix acutifolia* Willd.), *Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb (Т+Г *Prunus tenella* Batsch), *Quercus calliprinos* Webb (Т *Quercus* spp.), *Quercus ithaburensis* Decne. (Т *Quercus* spp.), *Retama raetam* (Forssk.) Webb (Т+Я *Genista tinctoria* L., Я *Juniperus* spp.), *Rosa phoenicia* Boiss. (Т+Г *Rosa* spp.), *Rubus sanguineus* Friv. (Я *Prunus spinosa* L.), *Salix actophylla* Boiss. (Т *Salix* spp.), *Styrax officinalis* L. (Я *Populus* spp.), *Tamarix aphylla* (L.) H. Karst. (Т+Г *Tamarix gracilis* Willd., Т+Г *Tamarix ramosissima* Ledeb.), *Ziziphus lotus* (L.) Lam. (Т+Г *Rhamnus* spp.), *Ziziphus spina-christi* (L.) Desf. (Я *Prunus spinosa* L.)

ЛИТЕРАТУРА

- Hareuveni N.** Tree and Shrub in Our Biblical Heritage. – Neot Kedumim, 1984. – 142 p.
Maillat J., Maillat S. Les plantes dans la Bible. – Méolans – Revel, Éditions DésIris, 1999. – 303 p.
Moldenke H.N., Moldenke A.L. Plants of the Bible. – New York, Ronald Press Co., 1952. – 364 p.
Musselman L.J. A Dictionary of Bible plants. – Cambridge University Press, 2011. – 173 p.
Nigel Hepper F. Illustrated encyclopedia of Bible plants. – London, 1992. – 149 p.
Włodarczyk Z. Review of plant species cited in the Bible // Folia Horticulturae, 2007. – Vol. 19, No. 1. – P. 67–85.

Zohary M. Plants of the Bible. – Cambridge University Press, 1982. – 224 p.

SUMMARY

The sharp discrepancy between the climatic conditions of central Russia and Eastern Mediterranean makes it almost impossible to create a «biblical garden» in the open ground of the most territory of our country. This paper proposes a solution to this problem by replenish the list of «biblical garden» plants by analogs of plants mentioned in the Bible. The article deals with the criteria for the most reasonable selection of Bible plants analogs, as well as a possible list of such analogs for the region.

УДК 631.525:635.9(574.20)

Е.И. Уварова

E.I. Uvarova

ИНТРОДУКЦИЯ И СОХРАНЕНИЕ ТЕНЕВЫНОСЛИВЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ НА ЮГО-ВОСТОКЕ КАЗАХСТАНА

INTRODUCTION AND CONSERVATION OF SHADE TOLERANT PERENNIALS IN THE SOUTH-EAST OF KAZAKHSTAN

Представлены результаты интродукционного изучения и сохранения декоративных теневыносливых многолетников на юго-востоке Казахстана.

Создание коллекции теневыносливых растений на юго-востоке Казахстана было начато в 70-ые годы прошлого столетия. Материал привлекался семенами, живыми растениями из других ботанических садов СНГ. За период наблюдений были выбракованы виды малодекоративные, не зимостойкие и слаботеневыносливые в нашей зоне. К настоящему времени сформировался комплекс красивоцветущих и декоративнолистных видов, насчитывающий 167 таксонов, относящихся к 74 родам, 30 семействам. Наиболее многочисленно представлено видовое разнообразие семейств Ranunculaceae Juss. – 25 и Liliaceae Juss. – 20 таксонов (рис. 1).

Кроме того, 5 семейств (Arosynaceae Juss., Granineae Juss., Leguminosae Juss., Scrophulariaceae Juss., Violaceae Batsch) представлено по 3 вида, 4 семейства (Busaceae Dum., Cruciferae Juss., Cyperaceae Juss., Euphorbiaceae Juss.) – по 2 вида, 9 семейств (Aristolochiaceae Juss. Caryophyllaceae Juss., Fumariaceae DC., Geraniaceae Juss., Onagraceae Juss., Papaveraceae Juss., Polemoniaceae Juss., Rubiaceae Juss., Valerianaceae Batsch) – по 1 виду.

На основании многолетних наблюдений установлено, что интродукция лесных экзотов затруднена специфическими климатическими условиями Алматы. Наиболее оптимальны для их выращивания ажурная тень и полутень (освещение после 12 часов дня).

По методике Р.А. Карписоновой (1978) в оптимальных условиях выращивания была оценена перспективность интродукции 64 видов (39 весенне-летне-зеленых, 25 зимне-весенне-летнезеленых) разного географического происхождения (рис. 2).

Как показано на рисунке 2, к группе очень перспективных (12–15 баллов) отнесено 60 видов, которые хорошо адаптировались к местным условиям и не требуют дополнительных агротехнических мер для их сохранения в культуре. Из них 8 видов имеют оценку интродукционного испытания 15 баллов. Они про-

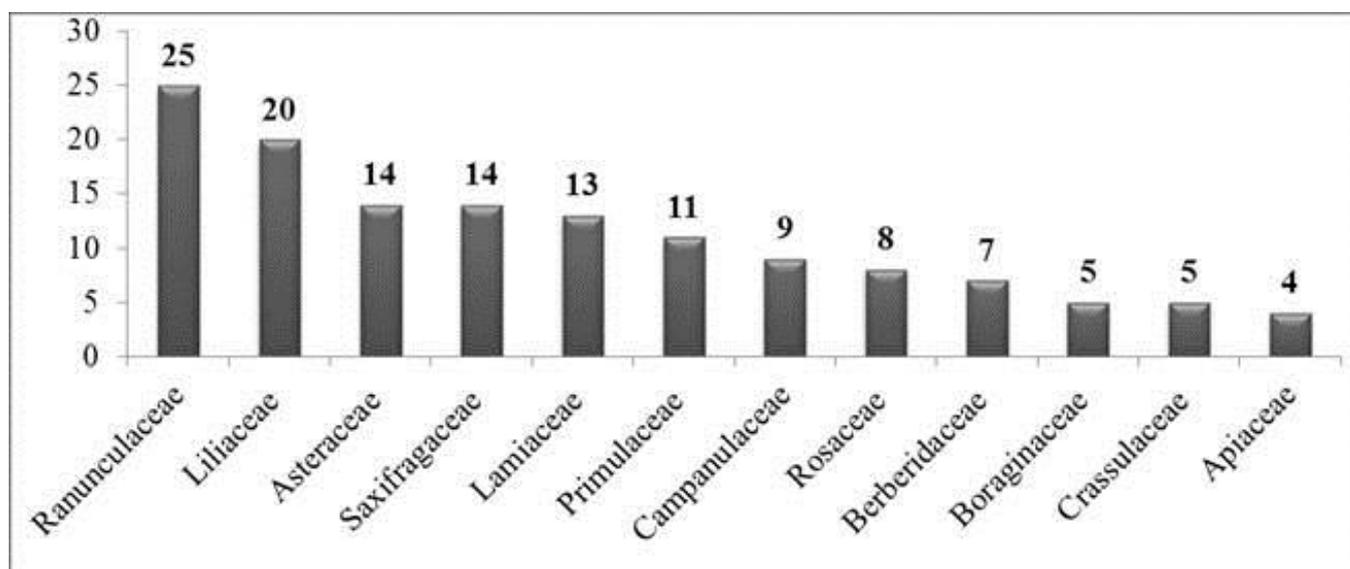


Рис. 1. Количество интродуцированных видов, форм, сортов теневыносливых многолетников.

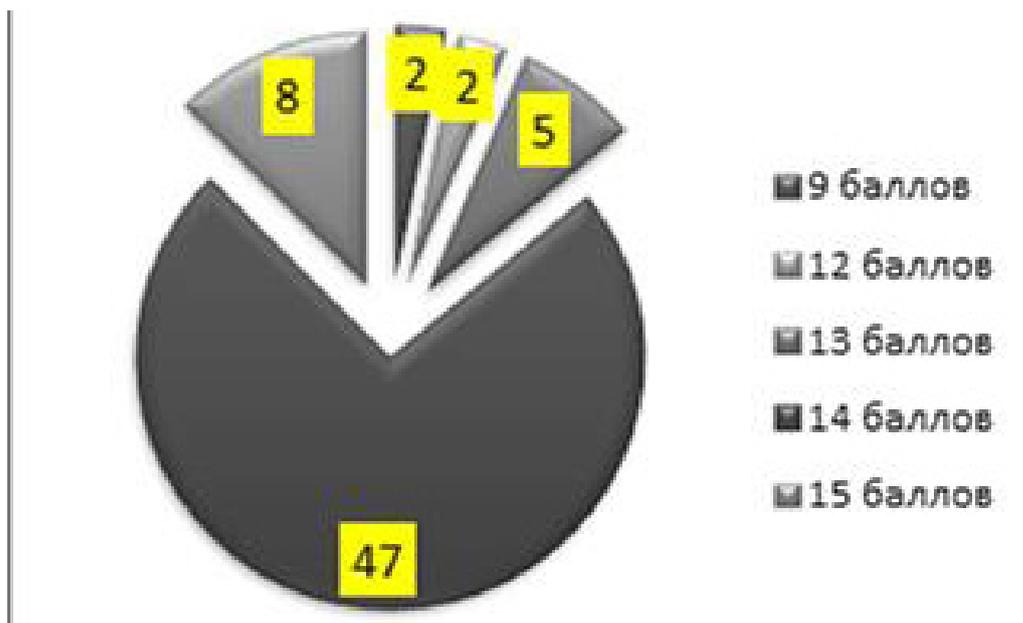


Рис. 2. Оценка перспективности интродукции некоторых теневыносливых многолетников.

ходят полный цикл развития, обильно цветут, имеют обильное устойчивое плодоношение с завершённым циклом созревания семян, устойчивы к неблагоприятным факторам среды, возможно их искусственное вегетативное размножение. Для 47 видов снижение оценки успешности интродукции до 14 баллов обусловлено либо слабым генеративным, либо слабым вегетативным размножением. У 7 видов (13–12 баллов) кроме того отмечена слабая устойчивость к неблагоприятным факторам среды. К группе перспективных (9 баллов) отнесено 2 вида – *Santolina virens* Mill. и *Acaena novae-zelandiae* Kirk. Средиземноморский вид сантолина зеленоватая формирует мощные, хорошо развитые кусты, не болеет. Декоративна в течение всего периода вегетации. Однако цветение не обильное, семена не завязываются, вегетативное размножение затруднено, 2/3 надземной части повреждается заморозками. Ацена новозеландская отличается слабым ростом, нерегулярным цветением, единичным плодоношением, повреждением до 2/3 надземной части заморозками, ежегодным выпадом кустов после перезимовки. Для сохранения этих видов в коллекционном фонде необходимо создание специфических условий выращивания (хорошо дренированная почва, приподнятые места, быстро прогреваемые весной).

Таблица 1

Фенология цветения перспективных сортов Астильбы в г. Алматы

Сорт	Июнь				Июль				
	23	25	28	30	08	10	13	15	18
<i>Hyacinth</i>			■	■	■	■	■	■	■
<i>Bergkristall</i>		■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Federsee</i>				■	■	■	■	■	■
<i>Frieda Klapp</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Kvele</i>				■	■	■	■	■	■
<i>Opal</i>		■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Rheinland</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Salland</i>			■	■	■	■	■	■	■
<i>Spartan</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Professor van der Wielen</i>		■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Straussenfeder</i>		■	■	■	■	■	■	■	■

Особое внимание было уделено сохранению ассортимента Астильбы гибридной, интродукция которой затруднена из-за низкой влажности воздуха в районе выращивания. Интродуцированные сорта в условиях юго-востока цветут, формируют хорошо развитые кусты, высокодекоративны во время и после цветения. К особенностям их развития в Алматы следует отнести смещение сроков цветения на более благоприятный период по температурному режиму и влажности воздуха (июнь – начало июля) (табл.).

Оптимальным вариантом сохранения сортов Астильбы в Алматы является выращивание на участках, защищенных от полуденного солнца, обильный еженедельный полив, а в самое жаркое время (июль–сентябрь) – 2-разовый в день, обязательное рыхление и мульчирование почвы.

Таким образом, интродуцированный комплекс теневыносливых растений представляет интерес для создания непрерывного декоративного эффекта в ландшафтных цветниках на юго-востоке Казахстана.

ЛИТЕРАТУРА

Карпионова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. – М.: Наука, 1985. – 203 с.

SUMMARY

Results of initial introductive study and conservation of decorative shade tolerant perennials in the south-east of Kazakhstan are presented in the article.

УДК 581.543:581.543(517.3-25)

Я. Гэрэлчулуун

Ya.Gerelchuluun

**РОСТ И РАЗВИТИЕ *SPIRAEA FLEXOUSA* FISCH.EX CAMBESS.
В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ МОНГОЛИИ**

**POSSIBILITY TO USE *SPIRAEA FLEXOUSA* FISCH.EX CAMBESS.
IN THE BOTANICAL GARDEN OF MONGOLIA**

Необходимо увеличить количество видов декоративных культур, которые выращиваются в городских зеленых сооружениях. В ходе данной работы проведено исследование культивирования спиреи извилистой (*Spiraea flexouosa* Fisch. ex Cambess.), являющейся кустарниковым растением, естественным для Монголии, и выявлены особенности роста и развития данного растения. Установлено, что в первые три года рост сеянцев шел интенсивно и их высота достигла 55 см, после чего интенсивность роста постепенно стабилизировалась и происходило разветвление кроны.

Корневая система растений рода таволга расположена в верхнем слое почвы, поэтому их можно легко пересадить (Дудин, 1965; Семенова, 1989). Продолжительность жизни таволги составляет от 15 до 20 лет, а если уход хороший, то 40 лет. Виды растений этого рода растут почти в любой почве. Образуют красивую и густую крону и цветут с трех лет (Александрова, 2000; Хессайон, 2003).

В Монголии распространены 11 видов из рода *Spiraea* L. – таволга. Исходя из этого, необходимо исследовать возможности интродукции растений этого рода, распространенных в Монголии, и возможности использования их в садово-парковой отрасли.

Исходный материал для интродукции в Ботаническом саду Института ботаники АН Монголии был собран из Центрального аймака и Хентийского, Селенгийского аймака в 2003, 2004, 2005, 2007, 2010 гг.

Фенологические фазы кустарников были определены согласно методике И.Н. Бейдемана (1954, 1974). Метод комплексной оценки П.И. Лапина, С.В. Сидневой (1973) использовался нами при оценке перспективности адаптации растений в данных условиях при акклиматизации.

***S. flexuosa* Fisch. ex Cambess. –Т. извилистая**

Кустарник, до 1,5 м выс. Зап. и Вост. Сибирь; Монголия – При-Хубс., Хэнт., Ханг., Монг.- Даур., При-хинг., Хобд., Ср. Халха., Гоби – Алт.

Вегетация с середины мая до середины сентября. Рост побегов со второй декады мая до конца августа. Цветет с третьей декады мая до середины июня. Плоды созревают в конце июля до первой декады августа.

Результаты исследований

Таволга, выращенная из семян, начинает цвести и ее побеги одревесневают с трех лет, а с четырех лет расцветает, образуются семена и начинают преобладать характеристики исходного растения, полностью проходит фенофаза.

Наблюдение за ростом и развитием спиреи (*S. flexouosa*) показало, что вегетационный период начинается в первой декаде мая, продолжается до конца сентября–начала октября и составляет 155 дней. Набухание почек происходит в третьей декаде апреля до первой декады мая, распускание почек происходит с первой до второй декады мая. Листья формируются со второй до третьей декады мая. Цветение начинается с конца июня и продолжается во второй декаде июля, а созревание семян начинается с конца июля и заканчивается в конце августа (рис. 1).

Наблюдения за ростом и развитием *Spiraea flexuosa* показали, что за вегетационный период сеянцы однолетнего растения достигали 15 см высоты, на второй год – 15–20 см, на третий год – 15–18 см, а взрослые растения достигали 55 см.

Динамика роста растений за трёхлетний период представлена с помощью коэффициента детерминации (Зайцев, 1981) (рис. 2).

При определении скорости роста сеянцев кустарниковых растений проведено измерение роста сеянцев возраста 3 лет, выращенных из семян, полученные количественные показатели сравнены с классификацией скоростей прироста, в результате чего установлено, что при среднем росте сеянцев от 11 до 20 см

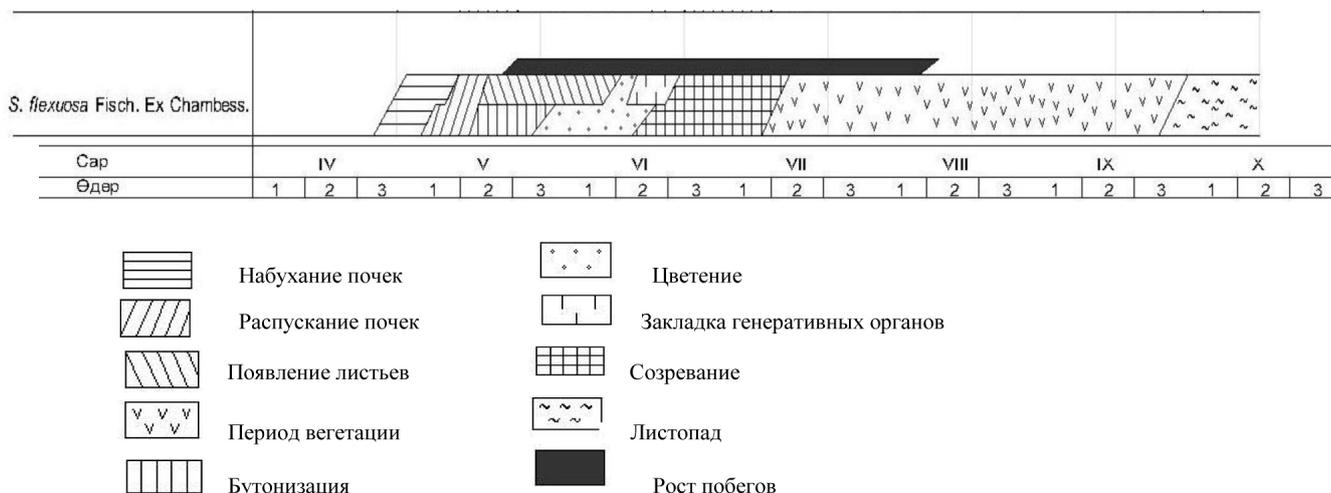


Рис. 1. Феноспектр *S. alexuosa* (2009–2014 гг.).

трехлетние сеянцы с высотой 55 см относятся ко II уровню по данной классификации, т.е. относятся к классу с медленным течением от 1 до 2 лет, после чего сеянцы в возрасте от 3 до 4 лет высаживаются в зеленые насаждения.

Сеянцы трехлетней таволги извилистой образуют 6–8 разветвленных побегов, достигают 50–55 см высоты, цветут, хорошо развиваются корни. У диких растений высотой 25–30 см полностью происходит одревеснение побегов и развиваются апикальные почки. Все эти показатели характеризуют то, что сеянцы трехлетней таволги извилистой способны произрастать в условиях г. Улан-Батор и их можно рекомендовать для озеленения города.

Из показателей роста *Spiraea flexuosa* видно, что период самого интенсивного роста данного вида начинается со второй декады июля и до конца третьей декады августа каждого года. Рост длины побегов в период активного прироста замедляется и останавливается (рис. 3.). Среднее количество осадков в этот период года составляет 60 мм, а средняя температура воздуха составляет 17–20 °С, что является самыми благоприятными условиями. Из показателей накопленного прироста видно, что с 8 лет прирост стабилизируется. С точки зрения биоморфологии высота трехлетних сеянцев составляет 50 см, и такие сеянцы образовали побеги в количестве от 6 до 8 шт. В возрасте от 5 до 6 лет началось разветвление побегов, и высота 10-летних растений составляла 140 см, количество цветущих побегов составляло от 30 до 35 шт., растения размножались корневищами.

При оценке возможности адаптации и интродукции таволги извилистой в условиях города Улан-Батора методом сравнительной оценки (Лапин, Сиднева, 1973) нами использованы показатели, полученные при наблюдениях ритма сезонного развития или биологических особенностей данного вида, проведенные в

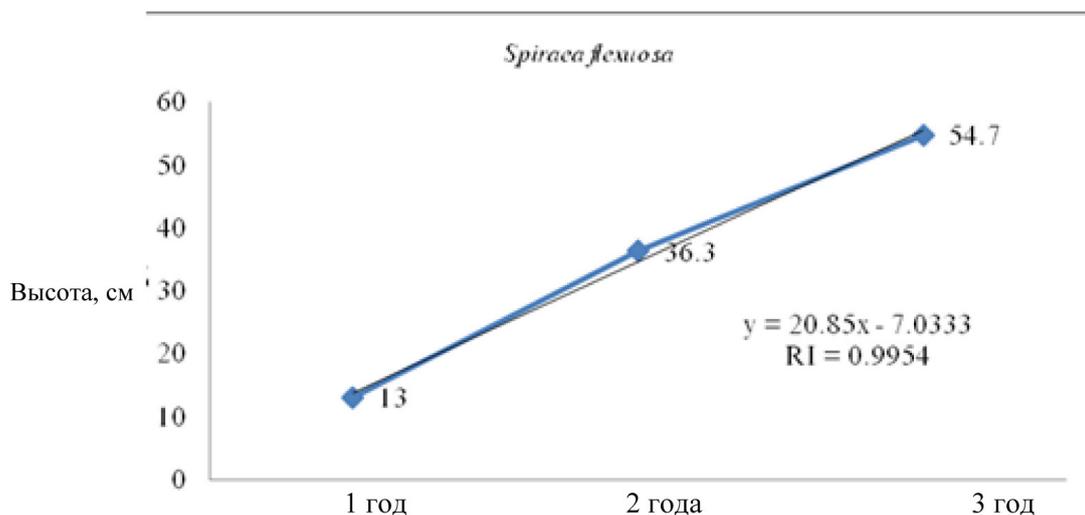


Рис. 2. График роста *Spiraea flexuosa*.

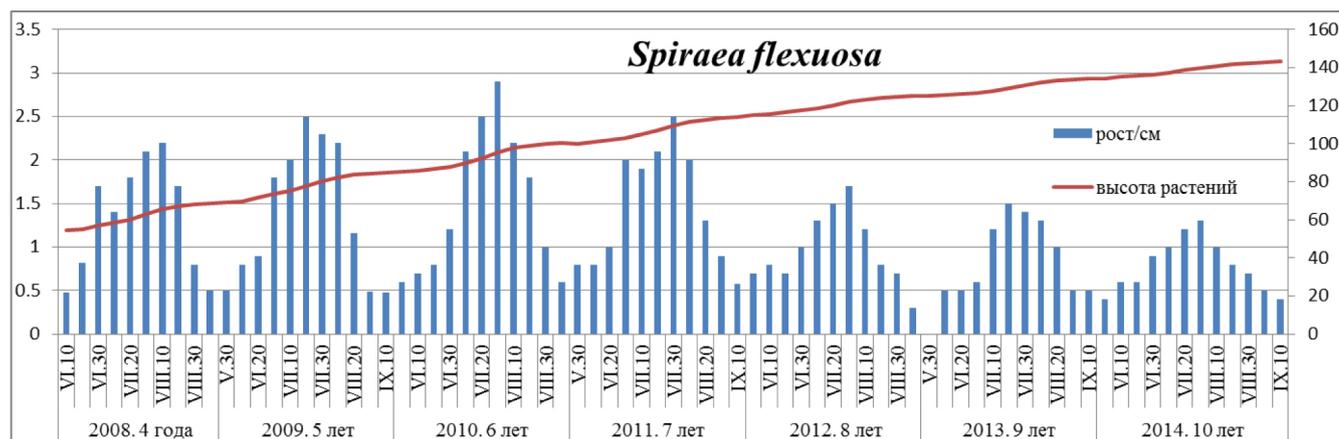


Рис. 3. Рост и высота *Spiraea flexuosa*.

каждом году, и по 7 основным показателям растения оценены по шкале 7 баллов. Чем больше общая сумма всех баллов, тем лучше возможность адаптации и интродукции растения.

Показатели интродуцированного растения: степень одревесненности – 20 баллов, зимостойкость – 25 баллов, сохранность формы растения – 10 баллов, способность образования побегов – 5 баллов, если идет прирост побегов в каждый год – 5 баллов, если дают семена и плоды – 25 баллов, если размножается – 10 баллов, в итоге растения получили 100 баллов. Общая сумма баллов составляла 100, и установлено, что данный вид относится к I категории стандарта и его можно выращивать в городских зеленых насаждениях.

Таким образом, этот вид кустарника следует использовать для целей озеленения города, населенных пунктов, а также для биологического восстановления разработок полезных ископаемых.

Заключение

У *Spiraea flexuosa* рост интенсивно идет в возрасте от 1 до 4 лет, разветвление идет интенсивно в возрасте 6 лет и затем рост стабилизируется.

При определении скорости прироста сеянцев кустарниковых растений проведено измерение прироста сеянцев возраста 3 лет, выращенных из семян, и полученные количественные показатели сравнены с классификацией скоростей прироста, в результате чего установлено, что при среднем росте сеянцев от 18 см трехлетние сеянцы с высотой 56 см относятся ко II уровню данной классификации, т.е. относятся к классу с медленным ростом.

В соответствии со стандартом Монголии MNS 6256:2011, сеянцы отвечают требованиям, предъявляемым к сеянцам I сорта, которые высаживаются в городских зеленых насаждениях.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова М.С.** Аристократы сада: Красивоцветущие кустарники. – М.: ЗАО «Фитон», 2000. – С. 138–148.
- Бейдеман. И.Н.** Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. – М.–Л., СССР, 1954. – 128 с.
- Гэрэлчулуун Я.** Эколого-биологические особенности при интродукции рода *Spiraea* L. – Дис... канд. биол. наук. – Улан-Батор, 2013 – 126 с.
- Дудин Ю.К.** Геоботаническая характеристика экотонов между лесом и степью на юго-востоке Европейской части СССР: Дис... канд. биол. наук. – М., 1965. – 220 с.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
- Семенова И.П.** Цветение спирей и других красивоцветущих кустарников в условиях Мичуринска / Сезонная ритмика декоративных древесных растений. – М.: Московский филиал Географического общества СССР, 1989. – С. 24–28.
- 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.
- Хессайон. Д.Г.** Все о декоративноцветущих кустарниках. – М.: Изд-во «Кладезь-Букс», 2003. – 123 с.

SUMMARY

It is important to increase variety of ornamental plants. We studied introduction of *Spiraea flexuosa* into Ulaanbaatar's botanical garden and its growth and development. In the first three years growth rate in height was high (average height = 55 cm) and then stabilized. After that canopy growth (shoot branching) became intense.

ОХРАНА РАСТЕНИЙ

УДК 502.73/75(571.51)

Е.Б. Андреева

Е.В. Andrejeva

«КРАСНОКНИЖНЫЕ» ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ»

THE VASCULAR PLANTS OF RED BOOKS OF THE NATURE RESERVE «STOLBY»

Для 50 видов, включенных в Красную книгу Красноярского края, и входящих в список флоры заповедника «Столбы», приводятся категории редкости, местонахождения видов по зонам ООПТ с различными режимами охраны, а также предложены рекомендации по организации мероприятий для сохранения рассматриваемых видов.

Специфика заповедника «Столбы» обусловлена его расположением на северо-западных отрогах Восточного Саяна вплотную к г. Красноярску на стыке трех ботанико-географических провинций: Средне-Сибирской, Западно-Сибирской и Алтае-Саянской (Шумилова, 1962). Наличие двух высотных поясов (низкогорный – в среднем 200–500 м над ур. м.; среднегорный – 500–800 м над ур. м.) (Козлов, 1958) с растительностью, представленной светловодной и темноводной тайгой, лиственными и смешанными лесами, степными и антропогенно трансформированными фрагментами, определяет флористическое разнообразие.

Заповедник «Столбы» площадью 47219 га окружен по периметру двухкилометровой охранной зоной, числящейся за разными землепользователями. Территория собственно заповедника также зонирована в соответствии с допускаемым уровнем природопользования: туристско-экскурсионный район (ТЭР), открытый для свободного посещения и организованного туризма; буферная зона ограниченного посещения только по разрешению администрации и зона абсолютной заповедности, полностью закрытая для туризма.

Всего на территории заповедника и его охранной зоны зарегистрировано 50 видов высших растений, включенных в Красную книгу Красноярского края, 9 из них входит в Красную книгу России.

В Красной книге Красноярского края (2012) к **категории 1** (находящиеся под угрозой исчезновения – таксоны и популяции, численность особей которых уменьшилась до критического уровня таким образом, что в ближайшее время они могут исчезнуть) отнесено два вида: *Camptosorus sibiricus* Rupr. и *Tilia nasczokinii* Stepanov.

Camptosorus sibiricus – кривокучник сибирский, найденный в заповеднике на влажных камнях, на сиенитовых скалах около избушки Музеевка и в тайге в среднем течении рч. Калтата, после 40-х гг. XX в. не отмечался.

Tilia nasczokinii – липа Нащокина. Два местонахождения: в заповеднике на склоне горы между ручьями Нелидовка и Столбовским Калтатом и в охранной зоне в сосняке урочища Каштак. Вид редкий, однако, в последние годы в охранной зоне численность ценопопуляции возрастает.

К категории 2 (сокращающиеся в численности – таксоны и популяции с неуклонно сокращающейся численностью, которые при дальнейшем воздействии факторов, снижающих численность, могут в короткие сроки перейти в первую категорию) относится 20 видов. Только на территории заповедника зарегистрировано 8 видов (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Cypripedium* × *ventricosum* Sw., *Epipogium aphyllum* Sw., *Orchis militaris* L., *Chrysosplenium sedakowii* Turcz., *Dactylorhiza russowii* (Klinge) Holub, *D. russowii* (Klinge) Holub, *Epilobium montanum* L., *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée), четыре первых включены также в Красную книгу России. Одинадцать видов (*Cypripedium calceolus* L., *C. macranthon* Sw., *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova, *Anemone osinovskiensis* (Stepanov) Stepanov, *Gagea altaica* Schischk. et Sumnev., *G. fedtschenkoana* Pasch., *G. longiscapa* Grossh., *Lilium pumilum* Redouté, *Myosotis krylovii* Serg., *Neottia krasnojaraica* Antipova, *Phlox sibirica* L.), среди которых первые три также входят в Красную книгу России, встречаются как в заповеднике, так и в его охранной зоне. Только в охранной зоне на остепненном склоне Голубой горки в долине р. Базаихи найден норичник многостебельный (*Scrophularia multicaulis* Turcz.).

Два вида из этой категории на территории ООПТ фактически можно оценить как «возможно исчезнувшие»: *Epipogium aphyllum* – надбородник безлистный, найденный единожды рядом с тропой около

руч. Нелидовка, и *Orchis militaris* – ятрышник шлемоносный, после находок в конце 30-х гг. XX в. на лужайках по руч. Лалетина ни разу не обнаружен.

Состояние популяций большинства видов, среди которых есть как обычные для нашей территории (*Cypripedium macranthon*, *Myosotis krylovii*, *Neottia krasnojarsica*), так и редкие или немногочисленные (*Cypripedium calceolus*, *Gagea* sp., *Lilium pumilum*, *Phlox sibirica*), мы оценивали как стабильное.

Для характеристики состояния ряда видов (*Cypripedium* × *ventricosum*, *Chrysosplenium sedakowii*, *Dactylorhiza* spp., *Anemone osinowskiensis*) требуются дополнительные исследования.

К категории 3 (редкие – таксоны и популяции, которые имеют малую численность и распределены на ограниченной территории (акватории) или спорадически распространены на значительных территориях) относится 28 видов. Только на территории заповедника отмечены *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., *Chimaphila umbellata* (L.) W. P. C. Barton, *Cystopteris sudetica* A. Braun et Milde, *Dactylorhiza cruenta* (O. F. Müll.) Soó, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Hieracium krylovii* Nevski ex Schljakov, *H. tuvinicum* Krasnob. et Schaulo, *Listera ovata* (L.) R. Br., *Lonicera xylosteum* L., *Woodsia pinnatifida* (Fomin) Schmakov, включенные в Красную книгу Красноярского края. За исключением щитовника мужского (*Dryopteris filix-mas*), обычно, хотя и немногочисленного в среднегорной темнохвойной тайге, эти виды, как правило, редкие, иногда встречающиеся локальными ценопопуляциями (*Listera ovata*, *Hieracium krylovii*).

Из 15 видов, обитающих как в заповеднике, так и в его охранной зоне, гнездоцветка клобучковая (*Neottianthe cucullata* (L.) Schlecht.) и ковыль перистый (*Stipa pennata* L.), будучи на этой территории обычными, а местами даже многочисленными, кроме регионального, занесены в список особо охраняемых видов России. Еще более часто встречаются хохлатка приенисейская (*Corydalis subjenisseensis* Antipova), венерин башмачок крапчатый (*Cypripedium guttatum* Sw.) и на остепненных склонах незабудочник гребенчатый (*Eritrichium pectinatum* (Pall.) DC.). Обычен, хотя и немногочислен, дремлик зимовниковый (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz). Нередко растет на осыпях по склонам южных румбов перловник трансильванский (*Melica transsilvanica* Schur). Обнаруженные немногие местообитания гроздовника виргинского (*Botrychium virginianum* (L.) Sw.) находятся в большинстве в охранной зоне. Немногочисленными видами являются красоднев малый (*Hemerocallis minor* Mill.), соссурея столбинская (*Saussurea stolbensis* Stepanov) и многоножка обыкновенная (*Polypodium vulgare* L.). Остепненными каменистыми склонами ограничено распространение таких редких видов, как незабудочник енисейский (*Eritrichium jenisseense* Turcz.), ирис низкий (*Iris humilis* Georgi), перловник высокий (*Melica altissima* L.), фиалка рассеченная (*Viola dissecta* Ledeb.).

Только в северной части охранной зоны зафиксированы единичные находки незабудки Буториной (*Myosotis butorinae* Stepanov) и тулотис бурейущей (*Tulotia fuscescens* (L.) Czer.).

К категории 4 (неопределенные по статусу – таксоны и популяции, которые, вероятно, относятся к одной из предыдущих категорий, но достаточных сведений об их состоянии в природе в настоящее время нет, либо они не в полной мере соответствуют критериям всех остальных категорий) относится только *Papaver chakassicum* Peschkova, 1994 – мак хакасский. Известно два местообитания в охранной зоне: степные каменистые склоны в долине рч. Бол. Слизневой и на Голубой горке в долине р. Базаихи.

В целом, на состояние популяции влияют как природные, естественные, так и антропогенные факторы. Действие последних, максимальное в охранной зоне, меняется в соответствии с зонированием территории заповедника и в закрытой зоне заповедника, за исключением техногенного загрязнения, практически сводится к нулю. То есть, если вид редкий, и численность его падает по естественным причинам, например вследствие климатических изменений, так тому и быть. Поэтому для заповедника, в чьи функции входит сохранение естественного хода процессов и наблюдение за ними, рекомендации по сохранению популяций редких видов могут разрабатываться только применительно к охранной и, при определенных условиях, к рекреационной зоне.

Таким образом, в первую очередь надо обратить внимание на виды, чье состояние в закрытой зоне заповедника нельзя охарактеризовать как стабильное, а численность и встречаемость как обильные и частые.

Кроме ведения традиционного мониторинга, принятия дополнительных мер на территории заказника по сохранению не требуют *Cypripedium guttatum*, *C. calceolus*, *C. macranthon*, *Dryopteris filix-mas*, *Epipactis helleborine*, *Hemerocallis minor*, *Lilium pumilum*, *Melica altissima*, *M. transsilvanica*, *Myosotis krylovii*, *Neottia krasnojarsica*, *Neottianthe cucullata*, *Stipa pennata*, *Botrychium multifidum*, *Calypso bulbosa*, *Chimaphila umbellata*, *Chrysosplenium sedakowii*, *Corydalis subjenisseensis*, *Cystopteris sudetica*, *Dactylorhiza baltica*, *D. cruenta*,

D. russowii, *Epilobium montanum*, *Hieracium tuvanicum*, так как отсутствуют признаки деградации, как самих популяций, так и растительных сообществ, в которых они обитают.

Для ряда видов, характеризующихся единичными находками или локусами (*Cypripedium × ventricosum*, *Epipogium aphyllum*, *Lonicera xylosteum*, *Scrophularia multicaulis*, *Tulotis fuscescens*) необходимо оценить современное состояние популяции, включая поиск новых местообитаний. *Botrychium virginianum*, *Papaver chakassicum* – редкие виды с немногочисленными известными местообитаниями, приуроченными, в основном, к охранной зоне, за которыми необходимо организовать контроль.

Anemone osinovskiensis – вид недавно описанный, поэтому не исключено, что ранее определялся как *Anemonoides reflexa* (Steph.) Holub, фактическое распространение по территории ООПТ нуждается в изучении.

Виды *Orchis militaris*, *Camptosorus sibiricus*, вероятно, следует отнести к возможно исчезнувшим, так как многолетние поиски в местах, указанных авторами находок, результатов не принесли. Учитывая, что их произрастание было зарегистрировано в зоне, подверженной рекреационным нагрузкам, при отсутствии выявления тенденций сокращения численности в других аналогичных местообитаниях, можно поставить вопрос о реинтродукции.

Eritrichium jenseense, *Gagea altaica*, *Gagea fedtschenkoana*, *Iris humilis*, *Phlox sibirica*, *Viola dissecta* – виды, встречающиеся редко, в экотопах, занимающих незначительные площади, а в охранной зоне, к тому же, подвергающихся антропо- и зоогенным нагрузкам, вследствие чего желательна наблюдение за состоянием популяции в зонах с разными режимами природопользования.

Polystichum braunii, *Woodsia pinnatifida* – тоже редкие виды, но так как их единичные местонахождения находятся в закрытой зоне заповедника, возможно лишь слежение за состоянием популяции.

Ценопопуляция *Tilia nasczokinii*, произрастающая в урочище Каштак в охранной зоне, последнее десятилетие значительно разрослась, для выяснения способствующих факторов и тенденций её динамики следует организовать специализированные исследования.

Таким образом, виды, внесенные в список особо охраняемых, в зависимости от предлагаемых мер по сохранению, можно условно разделить на три группы:

– традиционный мониторинг, специальных мер не требуется (*Cypripedium guttatum*, *Cypripedium calceolus*, *Cypripedium macranthon*, *Dryopteris filix-mas*, *Epipactis helleborine*, *Hemerocallis minor*, *Lilium pumilum*, *Melica altissima*, *Melica transsilvanica*, *Myosotis krylovii*, *Neottia krasnojaraica*, *Neottianthe cucullata*, *Stipa pennata*, *Botrychium multifidum*, *Calypso bulbosa*, *Chimaphila umbellata*, *Chrysosplenium sedakowii*, *Corydalis subjenisseensis*, *Cystopteris sudetica*, *Dactylorhiza baltica*, *Dactylorhiza cruenta*, *Dactylorhiza russowii*, *Epilobium montanum*, *Hieracium tuvanicum*, *Tilia nasczokinii*);

– специальные исследования состояния популяции и распространения на территории для определения необходимых мер охраны (*Cypripedium × ventricosum*, *Lonicera xylosteum*, *Scrophularia multicaulis*, *Tulotis fuscescens*, *Botrychium virginianum*, *Papaver chakassicum*, *Eritrichium jenseense*, *Gagea altaica*, *Gagea fedtschenkoana*, *Iris humilis*, *Phlox sibirica*, *Viola dissecta*, *Anemone osinovskiensis*, *Polystichum braunii*, *Woodsia pinnatifida*);

– оценка необходимости и возможности реинтродукции (*Orchis militaris*, *Epipogium aphyllum*, *Camptosorus sibiricus*).

Параллельно с научными задачами, учитывая то, что ряд видов находится в охранной зоне заповедника, местами в городской черте, следует обратить особое внимание на ведение эколого-просветительской работы как в школах, детских садах, так и среди взрослого населения.

ЛИТЕРАТУРА

Козлов В.В. Государственный природный заповедник «Столбы» // Тр. госзап. «Столбы». – Вып. II. – Красноярск, 1958. – С. 5–33.

Красная книга Красноярского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 3-е изд., перераб. и доп. – Красноярск: СФУ, 2012. – 205 с.

Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. – Томск: изд-во Томского ун-та, 1962. – 439 с.

SUMMARY

The categories of rarity for 50 species listed in the Red Book of Krasnoyarsk Krai and included into the flora list of the reserve «Stolby», their locations in zones of protected areas with different protection regimes, as well as recommendations on the organization of activities for the species conservation are given in the article.

УДК 631.529+581.16(571.56)

Е.А. Афанасьева, Н.С. Данилова, Т.Ю. Рогожина

E.A. Afanasieva, N.S. Danilova, T.Yu. Rogozhina

ИНТРОДУКЦИЯ СЕМЕЙСТВ LILIACEAE И IRIDACEAE В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ СВФУ

INTRODUCTION LILIACEAE AND IRIDACEAE IN THE BOTANICAL GARDEN OF NEFU

Статья представляет результаты интродукционного изучения видов сем. Liliaceae и Iridaceae в Ботаническом саду Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. Описаны характеристики видов и результаты интродукционной оценки. Даны рекомендации по использованию их в декоративном садоводстве в условиях Центральной Якутии.

Испытание и отбор наиболее перспективных декоративных растений для расширения ассортимента красивоцветущих растений в суровых условиях Якутии является одной из основных задач интродукционной деятельности ботанического сада СВФУ им. М.К. Аммосова. Растения сем. Liliaceae и Iridaceae – богатейшие источники декоративных растений. Но природная флора Якутии не располагает богатым видовым разнообразием этих семейств. Согласно последним данным, во флоре высших сосудистых растений Якутии зарегистрированы 10 видов и 1 подвид сем. Liliaceae и Iridaceae, относящихся к 4 родам (Конспект флоры Якутии..., 2012). В составе коллекции Ботанического сада произрастают 70 видо- и сортообразцов местной и инорайонной флоры. Ниже приводятся характеристики некоторых представителей семейств Liliaceae и Iridaceae, произрастающих в коллекциях Ботанического сада СВФУ.

Семейство Liliaceae

Fritillaria camschatcensis (L.) Ker-Gawl. – рябчик камчатский. В пределах России в естественных условиях встречается в Уссурийском крае, на полуострове Камчатка, на острове Сахалин, на Курильских островах. Вне РФ в Японии (острова Хоккайдо и Хонсю), в западном побережье США и Канады. Произрастает по приморским лугам, пойменным террасам и горам (Баранова, 2013).

Луковичный геофит. В Центральной Якутии высота цветоносного побега 7–10 см, с 1–3 цветками. Околоцветник 2,5–3,0 см в диаметре, темно-бурого цвета. Цветет в конце первой декады июня. Цветет ежегодно, но не обильно. Редко образует коробочку, семена не успевают вызреть. Размножается делением луковицы. В отдельные годы отмечается сильный выпад. Зимует с укрытием. Вредителей и болезней не отмечено. В культуре слабоустойчив. Рекомендуются для групповых посадок на каменистых горках.

F. pallidiflora Schrenk – р. бледноцветковый. Произрастает в Средней Азии по горным склонам субальпийского пояса (Баранова, 2013).

Луковичный геофит. Высота цветоносного побега в условиях Якутии 25–40 см. Листья сизовато-зеленые, голые. Цветки поникающие в короткой кисти в числе 2–5 (максимум до 7). Околоцветник колокольчатый, бледно-желтый, до 4 см в диаметре. Цветет с конца мая до середины июня, массовое цветение отмечается в начале июня. Распускание цветков происходит постепенно (акропетальное). Средняя продолжительность цветения вида 15–20 дней, длительность цветения отдельного побега зависит от числа цветков. Хорошо размножается семенами и делением луковицы. Семена созревают в конце июля. С созреванием семян растение заканчивает вегетацию. Зимует без укрытия. К вредителям и болезням устойчив. В условиях интродукции устойчив. Пригоден для посадки на каменистых горках, в групповых посадках в миксбордерах и цветниках, для оформления цветочных пятен на газонах.

Tulipa tarda Stapf – тюльпан поздний. Эндемик Средней Азии (северные районы Тянь-Шаня). В природе встречается редко. Произрастает по каменистым и щебнистым горным склонам (Баранова, 2013).

Луковичный геофит. В условиях Центральной Якутии цветоносный побег достигает до 15 см длины, с одним цветком. Листья в числе двух-трех, обычно зеленовато-бурые. Околоцветник звездчатый желтый

с белыми верхушками околоцветника. Отрастает в начале второй декады мая. Цветет с конца мая до начала июня. Семена завязывает в конце июня. После созревания семян заканчивает свою вегетацию. Самосева не дает. Размножается делением луковицы. В интродукции устойчив. Пригоден для посадки на каменистых горках.

Кроме вышеперечисленных видов семейства Liliaceae в Ботаническом саду успешно интродуцируются местные (*Lilium pensylvanicum* Ker.-Gawl., *L. martagon* L.) и инорайонные (*L. callosum* Siebold et Zucc., *L. lancifolium* Thunb., *L. pumilum* Delile) виды лилий (Афанасьева, Игнатьева, 2013). *L. pensylvanicum*, *L. martagon* и *L. pumilum* в условиях культуры ежегодно проходят полный цикл развития побегов с образованием зрелых полноценных семян. У *L. callosum* и *L. lancifolium* семена не успевают вызреть, лимитирующий фактор – первые заморозки в начале сентября. *L. lancifolium* хорошо размножается воздушными почкочлениками. Все видовые лилии рекомендуются для зеленого строительства в Центральной Якутии, для создания групповых посадок в цветниках, пятен на газонах, для срезки.

Многолетнемерзлый грунт, высокая температура в летние месяцы, сильная инсоляция воздуха и другие климатические особенности Центральной Якутии ограничивают применение в озеленении многих инорайонных декоративных растений. Благодаря морозоустойчивости, высоким декоративным качествам и продолжительному цветению азиатские гибриды лилий являются весьма перспективными для использования в ландшафтном озеленении и срезке. В настоящее время интродукционное испытание в Ботаническом саду прошли более 70 сортов, из которых более 30 цветут ежегодно (Игнатьева, 2011, 2013).

Семейство Iridaceae

Iris bloudowii Ledeb. – касатик Блудова. В естественных условиях на территории РФ произрастает в Западной и Средней Сибири. За пределами России встречается в Китае, Монголии, Северо-Восточном Казахстане. Предпочитает альпийские луга, нижние зоны альпийской области гор. В лесной области – луга, склоны, окраины лесов и долины горных речек. В Забайкалье имеются популяции, обитающие на сухих, песчаных грунтах южных склонов (Алексеева, 2009).

Корневищный геофит. Весеннее отрастание в Якутии отмечается в конце первой декады мая. Цветение с конца мая в течение двух недель. Цветки желтые, 1–2 на цветоносе 25–30 см. Листья зеленые, равны или ниже цветоносов. Завязывание семян интенсивное, созревают в конце июля. Наблюдается устойчивый самосев, сорничает на территории Ботанического сада. Прекрасно размножается семенами и делением куста. Зимует без укрытия. Высокоустойчив. К вредителям и болезням тоже устойчив. Рекомендуется почти во все типы ландшафтного озеленения. Пригоден для посадки на каменистых горках, оформления водоемов, как бордюрное растение в миксбордерах и цветниках, создания цветочных пятен на газонах.

I. laevigata Fisch. et С.А. Меу. – к. сглаженный. Встречается в Восточной Сибири, на юге российского Дальнего Востока, северо-восточном Китае, Корее, Японии (Доронькин, 1987). В Якутии произрастает в низовьях р. Вилюй, в долине средней Лены, бассейнах рек Алдан, Олекма, по долине р. Пилка, правого притока р. Лена. Образует заросли по сырым лугам, илистым берегам стариц, озер и рек, на травянистых болотах (Красная книга..., 2000).

Корневищный геофит. Восстановленная популяция *I. laevigata* находится на территории Ботанического сада, на затопляемом берегу озера. Цветение начинается во второй – третьей декаде июня, раскрытие цветков идет довольно интенсивно и через 3–5 дней отмечается массовое цветение. Продолжительность цветения одного цветка 3–4 дня, популяции – 14–18 дней. Прикорневые листья широкие мечевидные, к основанию фиолетово-красноватые. Семена созревают в конце августа. Самоподдержание в основном вегетативное. В культуре размножается семенами и делением куста. Устойчив. Болезней и вредителей не отмечено. Рекомендуется для оформления водоемов.

I. potaninii Maxim. – к. Потанина. В России встречается в Сибири (на Алтае и Забайкалье). За пределами РФ – в Монголии и Китае. Произрастает в каменистых степях, по скалистым и щебнистым склонам гор (Алексеева, 2009).

Корневищный геофит. Весеннее отрастание в условиях Центральной Якутии начинается во второй декаде мая. Цветет в конце мая в течение 2-х недель. Цветонос короткий с одним цветком, вместе с околоцветником достигает длины 10–15 см. Листья короткие в момент цветения достигают длины равной цвето-

носу. Листья после цветения продолжают расти. В теплую и продолжительную осень отмечается вторичное цветение. Размножается семенами и делением куста. Устойчив. Болезней и вредителей не отмечено. Рекомендуется для посадки на каменистых горках, как бордюрное растение в миксбордерах и цветниках.

I. sanguinea Donn ex Hornem. – к. кроваво-красный. Сибирско-дальневосточный вид, широко распространен на территории России – в Восточной Сибири, Приморском крае. За пределами РФ произрастает с Северо-Востоком Китая, Японии, Монголии и Кореи (Алексеева, 2009). По территории Якутии проходит северная граница. Редкий вид. Встречается в бассейне среднего течения р. Алдан. Произрастает по прибрежным сырым лугам и болотам (Красная книга..., 2000; Конспект флоры Якутии..., 2012).

Корневищный геофит. В условиях Ботсада СВФУ образует плотную дернину с остатками старых листьев. Листья линейные, нежесткие, в начале вегетации бордовые. Длина цветоноса 75–90 см, с 1–3 цветками. Околоцветник сине-фиолетовый. Цветение наступает во второй половине июня, в течение двух недель, очень обильное. Созревание семян в конце августа. Размножается делением куста и семенами. В условиях культуры устойчив. Вредителей и болезней не отмечено. Рекомендуется для обрамления древесных групп, создания цветочных пятен на газонах и обсады водоемов.

I. scariosa Willd. ex Link – к. кожистый. Эндемичный европейско-кавказский (прикаспийский) вид. Растет на солонцеватых почвах по откосам, на сухих плато, среди пустынно-степного разнотравья (Алексеева, 2009).

Корневищный геофит. Листья жесткие, сизые, серповидно изогнутые. В условиях Якутии цветков 2 (редко 1) на цветоносе 15–20 см. Цветки фиолетовые. Цветет в конце мая (на два-три дня раньше, чем *Iris bloudowii*) в течение двух недель. Семена созревают в конце июля. Образует устойчивый самосев в умеренных количествах. Размножается семенами и делением корневища. Зимует с зелеными листьями без укрытия. Устойчив. Вредителей и болезней не отмечено. Пригоден для посадки на каменистых горках, как бордюрное растение в миксбордерах и цветниках.

I. setosa Pall. ex Link – к. щетиновидный. Восточносибирско-североамериканский вид. В естественных условиях произрастает в Средней и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. За пределами России в Японии, Северо-Востоке Китая, Кореи, Северной Америке (Алексеева, 2009). В Якутии встречается во всех районах, кроме тундровой зоны. Растет на сырых лугах, выгонах, в березняках, по берегам водоемов, в сырых кустарниках, на кочковатых болотах (Конспект флоры Якутии..., 2012).

Корневищный геофит. В условиях Якутии образует рыхлую дернину. Длина цветоноса 60–80 см. Количество цветков 4–8, темно-синие или синие. Цветет с середины до конца июня. Созревание семян в начале августа. Размножение делением куста и семенами. Высокоустойчив. Вредителей и болезней не отмечено. Рекомендуется в групповых посадках на цветниках и миксбордерах, для обрамления древесных пород, а также для оформления водоемов.

В результате можно отметить высокую интродукционную устойчивость и перспективность видов семейства Liliaceae и Iridaceae, как местной, так и инорайонной флоры по шкале устойчивости травянистых растений флоры Якутии (Данилова, 2000). Из 14 испытанных видов высокоустойчивы – 5, устойчивы – 7 и 2 вида слабоустойчивы.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Н.Б. Иридариум Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Коллекция растений семейства Касатиковых). – СПб.: Изд-во «Анатолия», 2009. – 144 с.
- Афанасьева Е.А., Игнатьева М.П. Интродукция лилий в условиях Якутии // Биоразнообразие и культуроценозы в экстремальных условиях. – Апатиты: «К&М», 2013. – С. 12–15.
- Баранова М.В. Многолетние травянистые растения класса однодольные в коллекции открытого грунта ботанического сада Петра Великого БИН РАН. – СПб.: Изд-во «Росток», 2013. – 320 с.
- Данилова Н.С. Основные закономерности интродукции травянистых растений месной флоры в Центральной Якутии // Бюлл. ГБС, 2000. – Вып. 179. – С. 3–8.
- Доронькин В.М. Семейство Iridaceae – Касатиковые // Флора Сибири. *Araceae – Orchidaceae*. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 113–125.
- Игнатьева М.П. Изучение Азиатских гибридов лилий в Центральной Якутии на примере сорта 'Руфина' // Вестник Северо-Восточного федерального университета, 2011. – Т. 8, №4. – С. 23–27.

Игнатьева М.П. Сроки цветения азиатских гибридов лилий в условиях Центральной Якутии // Цветоводство: традиции и современность. – Белгород: ИД «Белгород» НИУ «БелГУ», 2013. – С. 214–216.

Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения / сост. Л.В. Кузнецова, В.И. Захарова. – Новосибирск: Наука, 2012. – 272 с.

Красная книга Республики Саха (Якутия). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Якутск: НИПК «Сахаполиграфиздат», 2000. – Т. 1. – 256 с.

SUMMARY

The article shows the study of representatives of *Liliaceae* and *Iridaceae* in the Botanical garden of M.K. Ammosov North-Eastern federal university. The biological features and results of introductions estimate are described. All species are recommended for use in decorative gardening in Central Yakutia conditions.

УДК 582.681.26:58:502.75(571.15+571.151)

Т.В. Елисафенко

T.V. Elisafenko

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВИДОВ РОДА *VIOLA* L. В АЛТАЙСКОМ КРАЕ И РЕСПУБЛИКЕ АЛТАЙ

CONSERVATION OF BIODIVERSITY OF *VIOLA* L. SPECIES IN ALTAI KRAI AND ALTAI REPUBLIC

Представлены способы сохранения видового разнообразия рода *Viola* L. в Алтайском крае и Республике Алтай в трех направлениях: сохранение в естественных условиях, в искусственных резерватах и восстановление природных популяций.

Сохранение биоразнообразия проводится в двух основных направлениях: в естественных сообществах и в искусственных резерватах. В первом случае естественные сообщества находятся на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), или редкие и исчезающие виды включены в списки Красных книг. Наиболее эффективными мерами охраны являются заповедники, национальные и природные парки, заказники, где имеются штатные сотрудники. Наименее эффективны – памятники природы. Второе направление – сохранение в искусственных резерватах (ботанические сады и питомники), т. е. интродукция и выращивание растений в условиях культуры, представляет определенные трудности. Реализация основной проблемы, сохранение биоразнообразия, в этом случае подразумевает подбор микроэкологических условий (часто в климатической зоне, несвойственной для произрастания вида в природе), определение возможности размножения в условиях культуры, подбор агротехнических мероприятий и создание устойчивых интродукционных популяций. Нередко для редких и исчезающих видов, эндемиков, экологически специализированных видов, исследования растягиваются на длительное время. Одним из вариантов ускорения размножения проблемных видов в условиях культуры могут служить биотехнологические методы.

В настоящее время все более актуальным в рамках сохранения биоразнообразия становятся синтетическое направление – мероприятия по восстановлению природных популяций (реконструкция), в основном с использованием интродукционного материала. Данные работы трудоемки и требуют длительного подготовительного этапа как для поиска территории для восстановления природных популяций, накопления материала, так и для определения совместимости генотипа для восстановления и генофонда природной популяции (Елисафенко и др., 2013). Подобная совместимость определяется на молекулярно-генетическом уровне. Цель данной работы – анализ возможных мер по сохранению биоразнообразия видов рода *Viola* L. на территории Алтайского края и Республики Алтай.

Род *Viola* широко распространен по земному шару и включает в себя 450 видов (Тахтаджян, 1966). Систематика видов рода *Viola* сложна в связи с их полиморфностью. Во флоре Сибири насчитывают от 35 видов (Юзепчук, 1949; Клоков, 1949) до 57 таксонов (47 видов, четыре подвида, 8 гибридов) (Зуев, 2012; Никитин, Силантьева, 2006). На территории Алтайского края отмечено 29 видов, 4 подвида, 5 гибридов (Елисафенко, 2015; Никитин, Силантьева, 2006; Черных, 2012), в Республике Алтай – 27 видов (Зуев, 1996; Шауло, 2012; Эбель, 2012), причем 24 вида общие для Алтайского края и Республики Алтай (табл.). В Алтайском крае найдено одно местонахождение *V. dactyloides*, самая западная точка ареала (Черных, 2012), и новый редкий вид *V. taunensis*, единственный столонообразующий вид фиалок в Сибири (Елисафенко, 2015). В Республике Алтай отмечен вид *V. epipsiloides*, который не встречается в Алтайском крае. Род *Viola* в данных регионах представлен 4 подвидами и 8 секций. Из российской флоры на Алтае не встречаются виды двух секций (*Arction*, *Bilobatae*) подрода *Nomimium*, у представителей которых в Восточной Сибири проходит западная граница ареала.

В данных регионах расположены три заповедника: биосферный Катунский и Алтайский (Республика Алтай) и Тигирекский (Алтайский край). На территории заповедников произрастают 13 видов, т. е. почти 50% от общей флоры рода этих регионов (Артемов, 2006; Золотухин, Золотухина, Марина, 1986; Смирнов, Уварова, Шмаков, 2005). Причем, так как в пределах всех заповедников располагаются высокогорные сообщества, то и почти все высокогорные виды, кроме *V. fischeri* и *V. atrovioleacea*, находятся под охраной.

Одним из способов регламентирования антропогенной деятельности относительно растений явля-

Таблица

Род *Viola* L. В Алтайском крае и Республике Алтай

Вид	АК	РА	Заповедники	КК	БС
Подрод <i>Nomimum</i>					
Секция <i>Viola</i>					
<i>V. collina</i> Bess.	+	+	Тигирекский		*
<i>V. hirta</i> L.	+	+	Катунский, Тигирекский		+ *
<i>V. taynensis</i> T. Elisafenko.	+				*
<i>V. thomasi</i> Song. et Perr.	+	+			
Секция <i>Mirabiles</i>					
<i>V. mirabilis</i> L.	+	+	Тигирекский		+ *
Секция <i>Rosulantes</i>					
<i>V. mauritii</i> Tepl.,	+	+			*
<i>V. rupestris</i> F. W. Schmidt	+	+	Катунский, Алтайский, Тигирекский		*
Секция <i>Arosulatae</i>					
<i>V. accrescens</i> Klok.	+	+			+
<i>V. canina</i> L.	+	+			+ *
<i>V. elatior</i> Fries	+	+	Тигирекский		+ *
<i>V. nemoralis</i> Kütz.	+	+	Алтайский, как <i>V. montana</i> Тигирекский, как <i>V. canina</i>	+(1)	*
<i>V. persicifolia</i> Schreb	+	+		+(1)	*
<i>V. vadimii</i> Vl. Nikit.	+				
Секция <i>Plagiostigma</i>					
<i>V. epipsiloides</i> A. et D. Löve		+	Катунский, Алтайский		*
Секция <i>Violidum</i>					
<i>V. dactyloides</i> Schultes	+			+(3)	+ *
<i>V. dissecta</i> Ledeb.	+	+	Алтайский, Тигирекский	+(3)	+ *
<i>V. incisa</i> Turcz.	+	+		+(9)	+ *
<i>V. irinae</i> N. Zolot. (<i>V. prionantha</i> Bunge)	+	+		+(1)	*
<i>V. macroceras</i> Bunge	+	+			*
<i>V. milanae</i> Vl. Nikit.	+	+		+(1)	*
<i>V. selkirkii</i> Pursh.	+	+		+(2)	*
Подрод <i>Dischidium</i> Ging.					
<i>V. biflora</i> L.	+	+	Катунский, Алтайский, Тигирекский		+ *
Подрод <i>Chamaemelanium</i>					
<i>V. fischeri</i> W. Becker	+				
<i>V. uniflora</i> L.	+	+	Тигирекский	+(1)	+ *
Подрод <i>Melanium</i>					
Секция <i>Novercula</i>					
<i>V. arvensis</i> Murray	+	+			+ *
<i>V. atrovioleacea</i> W. Becker	+	+		+(1)	
<i>V. disjuncta</i> Becker	+	+	Катунский, Алтайский, Тигирекский		
<i>V. tricolor</i> L.		+			+ *
<i>V. tigreikika</i> Vl. Nikit.	+	+	Тигирекский		
Секция <i>Caudicales</i>					
<i>V. altaica</i> Ker-Gaw.	+	+	Катунский, Алтайский, Тигирекский		+ *

Примечание: АК – Алтайский край, РА – Республика Алтай, КК – Красные книги, в скобках указано, число региональных Красных книг, БС – ботанические сады, * – интродукционные популяции в ЦСБС СО РАН.

еся включение видов в списки Красных книг. Десять видов фиалок, произрастающих на территории Алтайского края и Республики Алтай включены в региональные Красные книги. *V. incisa* включен в Красную книгу Российской Федерации (2008) и вместе с *V. dactyloides* в список «Редкие и исчезающие растения Си-

бири» (1980). «Наибольшее число алтайских видов включено в Красную книгу Республики Саха (2000) (*V. dactyloides*, *V. selkirkii*, *V. stagnina*, *V. uniflora*), Республики Хакасия (2012) (*V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. milanae*, *V. selkirkii*), Красноярского края (2012) (*V. dactyloides*, *V. atroviolacea*, *V. dissecta*, *V. incisa*). В Красную книгу Алтайского края (2006) внесено 3 вида *V. fischeri*, *V. incisa*, *V. tigirekika*. В Красную книгу Республики Алтай (2007) включен один вид – *V. incisa*.

Несомненно, биологические особенности фиалок (низкая конкурентная способность, расположение почек возобновления в подстилке или у поверхности почвы, преобладание автогамии над ксеногамией) способствуют уязвимости популяций при нарастающей активности антропогенного фактора и изменении абиотических и биотических факторов. Наличие автогамии (клеистогамное цветение в подроде *Nomimium* и *Dischidium*, самоопыление в бутоне в подроде *Melanium*, секция *Novercula*) может привести к вырождению генофонда популяции. Это определяет уязвимость видов при смене гидротермического режима, изменении климата.

Как отмечалось выше, род *Viola* сложен для систематики и до сих пор корректируется. Яркий пример – *V. incisa*, вид описанный Турчаниновым из Прибайкалья. Как уже указывалось в ряде работ (Елисафенко, 2009; Елисафенко, Жмудь, 2011; Елисафенко и др., 2013), под этим названием включены несколько таксонов, часть из них гибридные формы. В частности популяция *V. incisa* в окр. г. Горно-Алтайска и окр. г. Белокуриха, вероятно, являлись гибридными формами и в настоящее время исчезли из данных сообществ. Работа в этом направлении продолжается, в том числе проводятся молекулярно-генетические исследования.

Сохранение в условиях искусственных резерватов – один из самых действенных методов сохранения биоразнообразия растений. Виды рода *Viola* не являются сильными конкурентами в природе. В условиях культуры у многих видов проявляется модификационная изменчивость, которая выражается в смене жизненной формы, изменении ритма цветения (повторное цветение у ряда видов), значительное увеличение числа листьев и цветков, при этом значительно сокращается прегенеративный период (Елисафенко, 2012а, 2012б). И, таким образом, у фиалок в условиях культуры проявляются декоративные свойства. Однако, в этих условиях растения становятся малолетниками (*V. hirta*, *V. collina*), а виды с узкой экологической приуроченностью не всегда являются устойчивыми в культуре. Например, представители высокогорных сообществ (*V. disjuncta*, *V. altaica*), гигромезофиты (*V. selkirkii*) являются неустойчивыми или слабо устойчивыми в условиях интродукции. Такие виды можно сохранять только в естественных сообществах.

Нами были проанализированы списки Index seminum ботанических садов России и европейских стран с 2002–2012 гг. Выявлено, что успешное культивирование видов данного рода, которое можно определить по наличию семенного фонда, характерно только для видов секции *Novercula* подрода *Melanium* (*V. arvensis*, *V. tricolor*; *V. × wittrockiana*). Причем, последний вид (Анютины глазки) имеет сорта, и успешно и широко культивируется. В условиях ЦСБС были интродуцированы 26 видов фиалок флоры Алтая. Только *V. disjuncta* не растет в культуре больше одного вегетационного сезона. Два алтайских вида *V. altaica*, *V. biflora* являются неустойчивыми в условиях Центрального сибирского ботанического сада, но имеют широкий ареал, интродуцированы в некоторых ботанических садах России, в Германии и Италии. В целом 14 видов алтайских фиалок культивируются в ботанических садах России и в европейских странах, кроме них еще 11 видов в Центральном сибирском ботаническом саду в коллекции «*Violaceae*». Таким образом, из 31 вида алтайских фиалок для 21 вида принимаются меры охраны в естественных условиях (заповедники и Красные книги), для 25 видов – в искусственных резерватах.

Третье направление сохранения биоразнообразия растений – реконструкция требует значительных ресурсов (материальных, трудовых, времени). Нами начаты работы в этом направлении по трем видам фиалок: *V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. taynensis*. Во всех случаях исходный материал для интродукции был получен из восстанавливаемых популяций.

V. dactyloides. В 2011 г. в ЦСБС интродуцированы живые особи из окр. г. Бийска, сотрудниками Бийского педагогического госуниверситета им. В. М. Шукшина (Т.И. Важовой и О.А. Черных) собраны семена. За 3 года создана интродукционная популяция в коллекции «*Violaceae*» на территории ЦСБС СО РАН, сформирован семенной фонд. В 2014 г. был проведен весенний посев 400 семян и в июле высажены 60 растений (рассада выращена в ЦСБС).

V. incisa. Изучалась популяция в окр. г. Горно-Алтайска, вероятно, это гибрид *V. dissecta* × *V. irinae*. С 2010 г. наблюдалось понижение численности популяции. С 2012 г. растения этого вида в сообществе не находили. В 2009 г. был получен материал (живые особи) от сотрудников Горно-Алтайского ботанического сада (п. Камлак). Растения были стерильны, но в условиях культуры ЦСБС образовывали мощные особи

за счет реализации роста почек возобновления. В 2011 г. две особи были разделены на 17 вегетативных частей и посажены ленточным способом в гряды в лесопарке, откуда был взят исходный материал. В 2013 г. на участке реконструкции было обнаружено 10 особей.

V. taynensis. В конце 20 века растения этого вида были найдены в сообществах с пихтой в окр. с. Тайна. В настоящее время на месте вырубленного пихтового леса растет осинник. Нами обнаружены два локуса популяции, находящиеся на расстоянии 20 м, один площадью 6 м², второй – 1 м². При подробном обследовании прилегающей территории в пределах нескольких километров этот вид не был обнаружен. Популяция находится в сообществе с третичными реликтами. Это единственный столонообразующий вид фиалок в Сибири. Нами в 2011 г. проведена интродукция живыми растениями этого вида в ЦСБС. Материал получен вегетативным размножением для работ по восстановлению природной популяции. В 2014 г. был заложен участок реконструкции в сообществе с пихтами на берегу р. Иша, на расстоянии 3 км от основной популяции данного вида, высажено 50 особей.

Таким образом, для 2 видов алтайских фиалок не применяются меры по их сохранению. В целом, можно считать, что направления по сохранению разнообразия видов рода *Viola* Алтайского края и Республики Алтай охватывают все секции рода, представленные в этих регионах. Необходимо в дальнейшем расширять культивируемый ареал рода за счет обмена интродукционным материалом. Мы считаем, что необходимо включить в Красную книгу Алтайского края *V. dactyloides* и *V. taynensis*.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 13-04-00351.

ЛИТЕРАТУРА

- Артемов И.А.** Флора // Катунский биосферный заповедник: Труды ФГУ «Заповедник Катунский». Вып. 2. – Барнаул, 2006. – С. 22–50.
- Елисафенко Т.В.** К вопросу о гибридизации в роде *Viola* L. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы VIII междунар. науч.-практ. конф. (19–22 октября 2009 г., Барнаул). – Барнаул, 2009. – С. 289–291.
- Елисафенко Т.В.** Новый вид рода *Viola* (*Violaceae*) из Сибири // Растительный мир Азиатской России, 2015. – № 1. – С. 20–25.
- Елисафенко Т.В.** Разнообразие жизненных форм у сибирских видов рода *Viola* L. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XI междунар. науч.-практ. конф. (28–31 августа 2012 г., Барнаул). – Барнаул, 2012а. – С. 83–85.
- Елисафенко Т.В.** Устойчивость популяций некоторых видов рода *Viola* L. в природе и культуре // Растительный мир и его охрана: Матер. междунар. науч. конф., посвящ. 80-летию Института ботаники и фитоинтродукции. – Алматы, 2012б. – С. 248–251.
- Елисафенко Т.В., Дорогина О.В., Ачимова А.А., Ямтыров М.Б.** Проблемы реинтродукции и реставрации на примере видов рода *Hedysarum* L. и *Viola* L. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XII междунар. науч.-практ. конф. (28–30 октября 2013 г., Барнаул). – Барнаул, 2013. – С. 232–234.
- Елисафенко Т.В., Жмудь Е.В.** Состояние природных популяций *Viola incisa* (*Violaceae*) в Южной Сибири // Бот. журн., 2011. – Т. 96, № 5. – С. 622–633.
- Золотухин Н.И., Золотухина И.Б., Марина Л.В.** Флора высокогорий Алтайского заповедника // Новое о флоре Сибири. – Новосибирск, 1986. – С. 190–209.
- Зуев В.В.** Семейство *Violaceae* Batsch // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. – Новосибирск, 2012. – С. 147–151.
- Зуев В.В.** Семейство *Violaceae* // Флора Сибири. – Новосибирск, 1996. – С. 82–99.
- Клоков М.В.** Семейство *Violaceae* // Флора СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 15. – С. 452–479.
- Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. – Барнаул, 2006. – 262 с.
- Красная книга Красноярского края. Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. – Красноярск, 2012. – 572 с.
- Красная книга Республики Алтай. Растения. – Горно-Алтайск, 2007. – 272 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Якутск, 2000. – 256 с.
- Красная книга Республики Хакасия. – Новосибирск, 2012. – 287 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М., 2008. – 885 с.
- Никитин В.В., Силантьева М.М.** Фиалки (*Viola* L., *Violaceae*) Алтайского края // Новости систематики высших растений, 2006. – Т. 38. – С. 165–201.
- Редкие и исчезающие растения Сибири. – Новосибирск, 1980. – 223 с.

Смирнов С.В., Уварова О.В., Шмаков А.И. Конспект флоры ГПЗ «Тигирекский» // Флора и растительность Алтая: Труды Южно-Сиб. ботан. сада. – Барнаул, 2005. – С. 73–166.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.–Л., 1966. – 612 с.

Черных О.А. Флора города Бийска и его окрестностей: автореф. дис. канд. биол. наук. – Барнаул, 2012. – 16 с.

Шауло Д.Н. Фиалковые – Violaceae // Определитель растений Республики Алтай. – Новосибирск, 2012. – С. 173–178.

Эбель А.Л. Конспект флоры северо-западной части Алтае-саянской провинции. – Кемерово, 2012. – 568 с.

Юзенчук С.В. Семейство Violaceae // Флора СССР. – М.–Л., 1949. – Т. 15. – С. 350–452.

SUMMARY

Methods of the conservation of species diversity of the genus *Viola* L. in Altai krai and Altai Republic were discussed. Three directions of plants conservation were considered: under nature conditions, in artificial reserves, by the recovery of natural populations.

УДК 574.3

Л.Н. Ковригина, А.В. Филиппова, Н.Г. Романова, И.В. Тарасова

L.N. Kovrigina, A.V. Filippova, N.G. Romanova, I.V. Tarasova

**ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СОЛОДКИ УРАЛЬСКОЙ
(*GLYCYRRHIZA URALENSIS* FISCHER) В КУЗНЕЦКОЙ КОТЛОВИНЕ**

**FEATURES OF THE STRUCTURE OF *GLYCYRRHIZA URALENSIS* COENOPOPULATIONS
IN THE TERRITORY OF THE KUZNETSK BASIN**

Приводятся сведения о структуре и состоянии ценопопуляций охраняемого вида *Glycyrrhiza uralensis* на территории Кузнецкой котловины. Характеризуются плотность, характер пространственного размещения побегов и их виталитет.

Солодка уральская – многолетнее поликарпическое длиннокорневищно-стержнекорневое травянистое растение семейства бобовые, включенное в список охраняемых на территории Кемеровской области (Красная книга..., 2012). Азиатский вид: встречается в Монголии, Японии, Северном Китае, Средней Азии, на Урале, в Западной и Восточной Сибири (Ареалы..., 1978).

Солодка растет в степной зоне на солонцеватых и степных лугах, по берегам рек, озер, в оврагах, по склонам, в понижениях. Оптимальные для вида условия увлажнения – мезофильные, при котором формируется больше побегов на единицу площади, увеличиваются их размеры (Кузьмин и др., 2013). Хорошо развитая корневая система позволяет переносить почвенную и атмосферную засуху, при застойном увлажнении корни и корневища загнивают.

Это светолюбивое растение, плохо переносящее затенение, в условиях которого побеги вытягиваются, снижается густота стояния и доля генеративных побегов. Аналогичное влияние оказывает высокая влажность и повышенное плодородие почв.

Солодка встречается на почвах разного гранулометрического состава, не выносит кислых почв, оказывает мелиорирующее воздействие на засоленные почвы.

Экологические условия определяют структуру подземных органов и мощность растений солодки уральской. В условиях дефицита влаги и сильного засоления уменьшаются размеры побегов (Кузьмин и др., 2013).

Благоприятные условия для вегетативного и семенного размножения складываются в поймах рек, на опушках березовых колков, а также в местообитаниях, не подвергавшихся интенсивному выпасу. Оптимальные для прорастания семян и развития проростков экотопы – обнаженные, хорошо увлажненные субстраты пойм. Однако длительное переувлажнение приводит к массовой гибели проростков. На сильнозасоленных почвах всходы отсутствуют. От степени антропогенной трансформации и гетерогенности природных местообитаний зависит разобщенность популяционных ареалов, размеры и число куртин. При выпасе уменьшаются размеры побегов, плотность куртины, особенно на повышенных участках. Сенокосение несущественно влияет на развитие растений (Беляев, Васфилова, 2010, 2011).

Места произрастания солодки в Кемеровской области сосредоточены в наиболее остепненной части Кузнецкой котловины, относящейся к Центральному лесостепному району по А.В. Куминовой (1949). Характерной особенностью данной территории является развитие засоленных почв по понижениям. Наиболее распространенные ценозы засоленных мест – злаковые или разнотравно-злаковые солончаковые луга с присутствием видов-галофитов: *Glycyrrhiza uralensis*, *Astragalus sulcatus* L., *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze, *Plantago cornuti* Gouan, *Plantago salsa* Pall., *Salicornia perennans* Willd., *Triglochin maritimum* L., *Glaux maritima* L., *Asparagus pallasii* Misch.

Летом 2014 г. было проведено обследование вышеназванной территории с целью выявления новых местонахождений, изучения структуры и состояния ценопопуляций (ЦП) солодки уральской. Всего было обнаружено 12 ценопопуляций (10 в Промышленновском и 2 в Ленинск-Кузнецком районах), приуроченных преимущественно к засоленным низинным лугам, три из них отмечены на остепненных лугах (ЦП 1, 5, 8). Местообитания солодки отличались по степени увлажнения, засоления и по характеру антропогенного воздействия.

Большинство лугов, в состав которых входит солодка, используются в качестве сенокосов, поэтому в середине лета от них остались фрагменты площадью от 40,0 до 500,0 м² (ЦП 2, 8–10, 12). ЦП 11 сохранилась в виде фрагментов после распашки. Популяции, расположенные в окрестностях населенных пунктов, подвергаются интенсивному выпасу (ЦП 1).

Обнаруженные ценопопуляции представлены куртинами-клонами, особей семенного происхождения в них не обнаружено. Преобладание вегетативного размножения характерно для вида и связано как с особенностями семян (низкой всхожестью, твердосемянностью), так и с отсутствием условий для их произрастания (Беляев, Васфилова, 2010). В нашем регионе к таковым относятся сильное засоление и задернение почвы, выпас. Площади куртин составляли от 15,1 до 1075500 м². Ценопопуляции состояли из одной или нескольких куртин. В связи с невозможностью выделения границ особей и отсутствием в ценопопуляции кустов, счетной единицей при исследованиях служил парциальный побег.

Определение плотности и характера пространственного размещения побегов проводили на площадках размером 1 м², закладываемых регулярным способом. На фрагментах популяций оценивали среднюю плотность и высоту побегов (таблица).

Популяционная плотность варьировала от 0,8 до 14,7 побегов/м². Минимальные значения показателя (0,8–2,3) отмечено в ЦП 1, 3, 6, расположенных в зоне выпаса и сильного засоления.

Значение индекса Одума ($I_{\text{Од}}$), с помощью которого характеризовали пространственную структуру ЦП, во всех случаях был больше 1,0, что свидетельствует о групповом размещении побегов. Причем увеличение коэффициента агрегации сопровождается повышением плотности популяций ($r_{0,05} = 0,88$). В фитоценозах, сформировавшихся в зоне повышенного засоления, индекс Одума был самым низким ($I_{\text{Од}} < 2$).

Соотношение вегетативных и генеративных побегов солодки уральской зависит от погодных условий, уровня затенения и задерненности фитоценоза, богатства и влажности почвы (Беляев, Васфилова, 2010). В большинстве обследованных ЦП генеративные побеги отсутствовали, в пяти их доля составляла от 1,1% до 28% (таблица). Значимых корреляций между данным показателем, высотой травостоя, проективным покрытием фитоценоза, а также зависимости от характера хозяйственного использования и уровня засоления почвы не выявлено. Судя по проведенным ранее (2012 г.) наблюдениям, низкая интенсивность цветения в 2014 г. связана с погодными условиями, т. к. у солодки уральской доля генеративных побегов увеличивается в теплые сухие годы.

Виталитет особей определялся по высоте побегов: генеративных в ЦП 2,3,4; вегетативных – в остальных. Высота генеративных побегов варьировала от 50 до 80,2 см, вегетативных – от 39,9 до 89,6. Уровень виталитета оценивали по соотношению количества особей низшего, среднего и высшего классов жизненности (Злобин и др., 2013). По виталитетному составу пять из семи ценопопуляций характеризуются как процветающие, т. к. значения индекса их виталитета превышали 1,0.

Характеристики одной из депрессивных ценопопуляций (ЦП 1), расположенной на остепненном лугу, деградированном в результате перевыпаса, сравнили с ЦП 5, сформировавшейся в сходных условиях, но не подвергающейся антропогенному влиянию. Полученные результаты свидетельствуют о снижении плотности (в 3,0 раза) и средней высоты побегов (в 2,0 раза) солодки уральской при регулярном выпасе, что не противоречит литературным данным.

Вторая угнетенная ценопопуляция солодки уральской (ЦП 3) была обнаружена на сильно засоленном низинном лугу, граничащем с солончаком. При сравнении ее параметров с ЦП 4, сформировавшейся на засоленном лугу в пойме реки, отмечали снижение плотности стеблестоя, доли генеративных побегов, высоты и жизненности растений, коэффициента агрегации в условиях высокого уровня засоления.

Выявлена сильная корреляционная зависимость между высотой побегов, индексом жизненности ЦП солодки и признаками фитоценозов: высотой травостоя ($r_{0,05} = 0,74$) и проективным покрытием ($r_{0,05} = 0,85$).

Таким образом, в ходе экспедиционных исследований были обнаружены три не отмеченные ранее в Кузнецкой котловине ценопопуляции солодки уральской: в долине рек Солоновка и Каменка (Промышленновский район).

Ценопопуляции солодки уральской в Кузнецкой котловине сложены клоном-куртинами, в них отсутствуют особи семенного происхождения, пространственная структура характеризуется групповым расположением побегов. Большая их часть выкашивается, некоторые перепахиваются или используются в качестве пастбища. Выпас и высокий уровень засоления – причины депрессивного состояния ряда ценопопуляций.

Таблица

Структурные признаки ценопопуляций солодки уральской в условиях Кузнецкой котловины

№ ЦП	Плотность, поб./м ²	Доля генер. побегов, %	Индекс Одума	Средняя высота побегов, см	Индекс виталитета
1	1,9±0,24	0	2,3	39,9±1,16	0,7
2	21±1,47	1,1	2,57	550,0	-
3	2,26±0,35	15,1	1,68	71,1±2,01	0,8
4	7,07±0,99	28,0	2,11	80,2±1,54	2,6
5	5,7±0,88	0	2,8	80,2±1,54	1,4
6	0,8±0,25	0	1,5	89,6±3,25	1,3
7	14,7±1,62	0	3,27	76,8±1,62	1,4
8	7,0	0	-	55	-
9	7,0	5	-	75	-
10	12,5	10	-	70	-
11	7,0	0	-	60	-
12	8,5	0	-	65	-

ЛИТЕРАТУРА

Ареалы растений флоры СССР. Вып. 3. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. – С. 96–98.

Беляев А.Ю., Васфилова Е.С. Особенности клоновой структуры и некоторые характеристики куртин-клонов солодки в популяциях на Южном Урале и в Приуралье // Вестн. ОГУ, 2010. – № 5 (111). – С. 87–94.

Беляев А.Ю., Васфилова Е.С. Экологические основы сохранения биоразнообразия солодки на Южном Урале и прилегающих территориях // Вестн. ОГУ, 2011. – № 12 (131). – С. 170–172.

Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.

Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Кемерово: Азия принт, 2012. – 206 с.

Кузьмин Э.В., Гемеджиева Н.Г., Утеулин К.Р. Влияние эколого-ценотических факторов на морфоструктуру надземных и подземных органов солодки уральской // Изв. НАН Респ. Казахстан, 2013. – С. 121–126.

Куминова А.В. Растительность Кемеровской области. Ботанико-географическое районирование – Новосибирск, Зап.-Сиб. филиал АН СССР. Биол. ин-т, 1949. – 169 с.

SUMMARY

The information about the structure and status of populations of protected species *Glycyrrhiza uralensis* in the territory of the Kuznetsk basin are provided in the article. We characterize the density, the nature of the spatial distribution of shoots and their vitality.

УДК 574.3:582.949.27:502.753(470.61)

В.В. Федяева, А.Н. Шмараева, Ж.Н. Шишлова

V.V. Fedyaeva, A.N. Shmaraeva, J.N. Shishlova

НОВАЯ ПОПУЛЯЦИЯ *SALVIA AUSTRICA* JACQ. В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

THE NEW POPULATION OF *SALVIA AUSTRICA* JACQ. IN ROSTOV-ON-DON PROVINCE

В статье представлены результаты изучения новой популяции *Salvia austriaca* Jacq. в бассейне реки Самбек на территории Северного Приазовья в Ростовской области. *S. austriaca* – монокарпик, степной гемиземероид, охраняемый на территории области. Описаны две ценопопуляции вида в приазовской степи. Ценопопуляция в составе каменистой степи характеризуется левосторонним возрастным спектром с максимумом, приходящимся на группу ювенильных особей (35,5 %). Ценопопуляция в составе разнотравно-дерновиннозлаковой степи принадлежит к нормальным, зрелым с максимумом возрастного спектра, приходящимся на группу генеративных особей (63,4 %). Обе ценопопуляции достаточно стабильны, обладают большой численностью, высокой плотностью и интенсивным семенным возобновлением.

Паннонско-причерноморский вид шалфей австрийский (*Salvia austriaca* Jacq.) в России встречается на восточной границе своего ареала – на территории Крыма, юго-запада Ростовской обл. и северо-запада Краснодарского кр. (Перегрим, Федяева, Шмараева, 2012). *S. austriaca* занесен в Красную книгу Ростовской обл. (2014) как вид, сокращающийся в численности в результате изменения условий существования или разрушения местообитаний. Часть его местонахождений достоверно утрачена при распашке степных целин, расширении городских территорий, дачном строительстве. В области он спорадически распространён в Приазовье (известно 19 локалитетов), где растёт в приазовских разнотравно-дерновиннозлаковых целинных степях на высококарбонатных чернозёмах, в каменистых степях на карбонатных породах (чаще на рыхлом известняке-ракушечнике), на склонах балок, среди низкорослых степных кустарников (Карасёва, Федяева, 2014). Будучи неустойчивым к выпасу растением, *S. austriaca* может массово развиваться на степных залежах.

S. austriaca является малолетним монокарпиком, самоподдержание его популяций происходит только за счёт семенного размножения. Семена отличаются хорошей всхожестью. Они созревают в июне (цветёт *S. austriaca* в мае), и прорастают в августе–сентябре, то есть через 1–2 месяца после созревания; только незначительная их часть прорастает весной следующего года. Как у всякого малолетника, численность и возрастная структура популяций подвержены заметным колебаниям в зависимости от интенсивности семенного возобновления в отдельные годы и степени антропогенного влияния; в отдельные годы возможны вспышки его численности. Большинство же популяций *S. austriaca* в области характеризуются малой численностью (20–500 особей) и небольшой площадью (15–1000 кв. м), немногие крупные популяции занимают площадь от 0,3 до 2 га при средней плотности 3 (1–7) особи на 1 кв. м; в возрастном спектре обычно преобладают прегенеративные особи (их количество достигает 70–80 %) (Карасёва, Федяева, 2014). В благоприятных условиях популяции имеют полночленную возрастную структуру и способны к длительному существованию.

Одна из новых и, вероятно, наиболее крупных из известных в настоящее время в Ростовской обл. популяций *S. austriaca* была выявлена в 2013 г. в Северном Приазовье в окрестностях хут. Сужено Неклиновского р-на. Она размещается в низовьях протяжённых балок Бузиновой, Бирючьей и Сухой Самбек, которые, сливаясь, образуют реку Самбек (рис. 1).

Новое местонахождение расположено в пределах Приазовского ботанико-географического района, где в зональных условиях господствуют приазовские степи (ксерофитный вариант разнотравно-типчакково-ковыльных степей), а на каменистых почвах склонов речных долин и балок – их эдафические петрофитные варианты (Федяева, 2002). *S. austriaca* произрастает в составе сообществ каменистой приазовской степи на выходах известняка-ракушечника, где доминируют *Stipa lessingiana*, *S. pulcherrima*, *Festuca valesiaca* и *Galatella villosa*, а содоминирует ксерофильное разнотравье, включая такие виды как *Salvia nutans*, *Thymus dimorphus*, *Inula aspera*, *Linum austriacum* и др. Популяция *Salvia austriaca* в бассейне р. Самбек состоит из четырёх ценопопуляций (далее ЦП), из которых две, наиболее многочисленные, расположены в низовьях

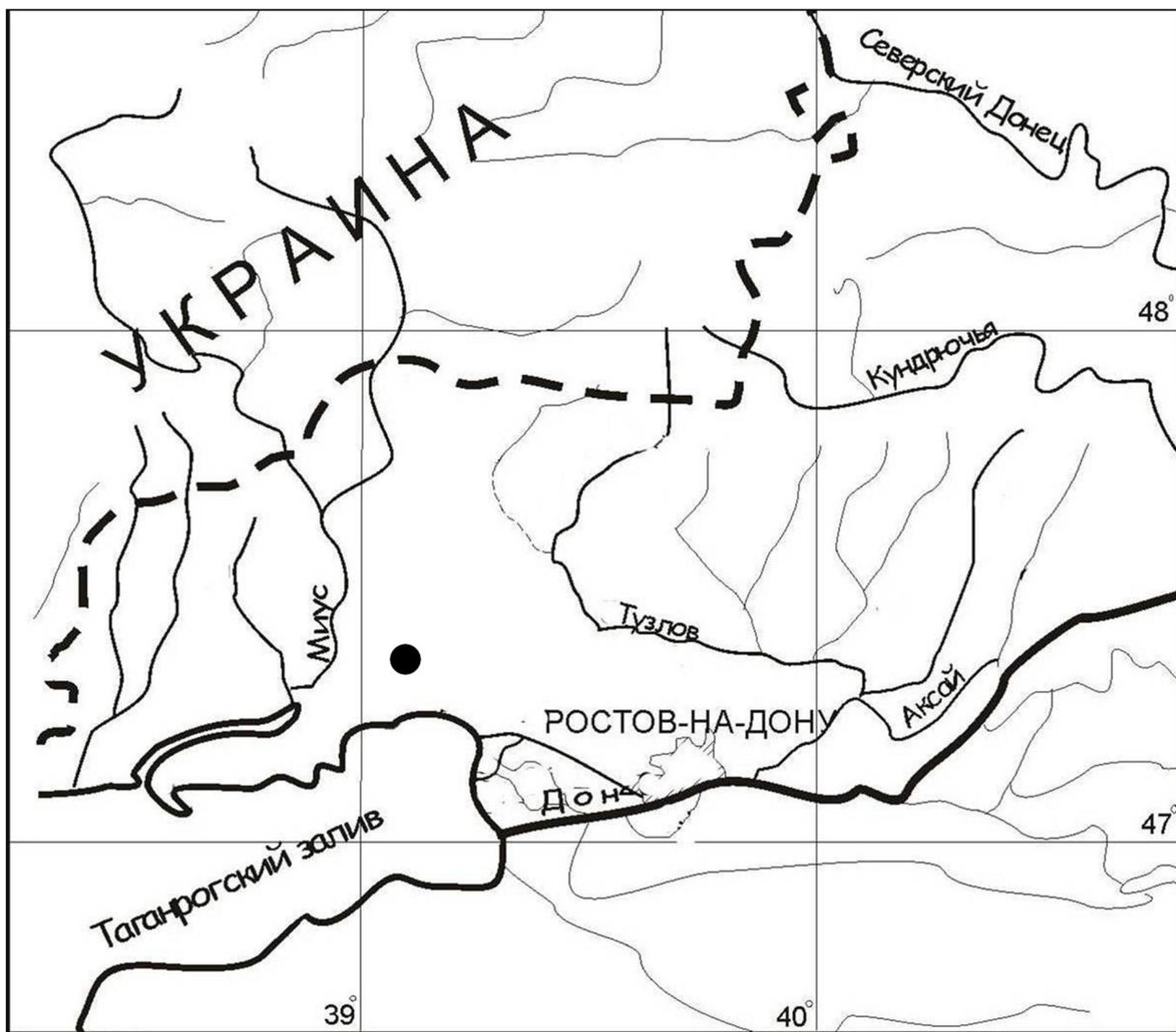


Рис. 1. Местонахождение новой популяции *Salvia austriaca* Jacq. в Ростовской обл.

балки Бузиновой. Их описание приводится ниже, а видовой состав сообществ, включающих эти ЦП, представлен в таблице.

ЦП № 1 находится в 5 км к северо-востоку от хут. Сужено на пологом приводораздельном склоне правого коренного борта балки Бирючей в составе ассоциации *Stipa lessingiana* – *Galatella villosa* + петрофитно-степное разнотравье обеднённой каменистой ксерофитной разнотравно-дерновиннозлаковой степи, развитой на маломощном чернозёме, сформированном на известняке-ракушечнике. Видовой состав сообщества в момент наблюдения (конец мая) включает 47 видов покрытосеменных растений. Вертикальная структура растительного покрова трёхъярусная. Первый ярус (до 95 см) образован, в основном, *Salvia nutans*; второй ярус (до 60 см) – *Stipa lessingiana*, *Salvia austriaca*, *S. tesquicola* и др.; третий ярус (до 40 см) – *Galatella villosa*, *Thymus dimorphus* и др. Напочвенный мохово-лишайниковый покров слабо развит. Общее проективное покрытие травостоя – около 80 %.

ЦП № 1 шалфея австрийского в балке Бирючей характеризуется групповым (контагиозным) размещением особей и представлена 11 более или менее равнозначными скоплениями общей площадью более 2 тыс. кв. м. Средняя плотность ценопопуляции на 1 кв. м составляет 10,7 (3–23) разновозрастных особей. Отмечено, что плотность ценопопуляции в пределах данной ассоциации выше на участках с относительно разреженным растительным покровом. Это свидетельствует о низкой конкурентоспособности вида и объясняет его присутствие на степных залежах.

Таблица

Флористический состав сообществ разнотравно-дерновиннозлаковой приазовской степи с участием ценопопуляций *Salvia austriaca* Jacq.

№ п/п	Название вида	Обилие по шкале Друде	
		ЦП № 1	ЦП № 2
1	<i>Achillea nobilis</i> L.	–	sp1
2	<i>A. setacea</i> Waldst. & Kit.	sp3	sp3
3	<i>Adonanthe volgensis</i> (Stev. ex DC.) Chrtek & Slaviková	sp1	–
4	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	–	sp2
5	<i>Ajuga laxmannii</i> L.	–	sp3
6	<i>Allium decipiens</i> Fisch. ex Schult. & Schult. fil.	sp2	–
7	<i>Amygdalus nana</i> L.	sp3	sp3
8	<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	–	sp3
9	<i>Artemisia marschalliana</i> Spreng.	sp1	–
10	<i>Asparagus officinalis</i> L.	–	sp2
11	<i>Astragalus austriacus</i> Jacq.	sp2	sp3
12	<i>A. onobrychis</i> L.	–	sp2
13	<i>A. ucrainicus</i> M. Pop. & Klok.	sp2	–
14	<i>Bellevia sarmatica</i> (Georgi) Woronow	sp1	sp3
15	<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	sp3	sp3
16	<i>Camelina sylvestris</i> Wallr.	–	sp1
17	<i>Caragana frutex</i> (L.) K. Koch	sp2	sp3
18	<i>Carduus thoermeri</i> Weinm.	–	sp2
19	<i>Centaurea adpressa</i> Ledeb.	–	sp1
20	<i>C. diffusa</i> Lam.	–	sp3
21	<i>C. orientalis</i> L.	sp3	sp3
22	<i>C. pseudomaculosa</i> Dobrocz.	–	sp1
23	<i>C. trinervia</i> Stephan	sp1	–
24	<i>Consolida paniculata</i> (Host) Schur	–	sp3
25	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	sp2	sp3
26	<i>Echium vulgare</i> L.	–	sol
27	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	–	sp3
28	<i>Eryngium campestre</i> L.	sp3	sp3
29	<i>Erysimum canescens</i> Roth	–	sp2
30	<i>Euphorbia stepposa</i> Zoz	–	sp3
31	<i>E. virgultosa</i> Klok.	–	sp3
32	<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	sp3	sp3
33	<i>Ferulago galbanifera</i> (Mill.) Koch	–	sp1
34	<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	sp3	cop3
35	<i>Galatella villosa</i> (L.) Reichenb. fil.	cop3	sp3
36	<i>Galium humifusum</i> Bieb.	sp2	–
37	<i>Gypsophila paniculata</i> L.	–	sp3
38	<i>Hyacinthella pallasiana</i> (Stev.) Losinsk.	sp3	sp3
39	<i>Hypericum perforatum</i> L.	–	sp1
40	<i>Inula aspera</i> Poir.	–	cop1
41	<i>I. germanica</i> L.	–	sp3
42	<i>I. oculus-christi</i> L.	–	sp3
43	<i>Iris pumila</i> L.	sp3	sp3
44	<i>Jurinea arachnoidea</i> Bunge	sp3	sp3
45	<i>Lathyrus tuberosus</i> L.	–	sp2
46	<i>Linum austriacum</i> L.	–	cop1
47	<i>L. czerniaevii</i> Klok.	sp2	sp3

Окончание таблицы

№ п/п	Название вида	Обилие по шкале Друде	
		ЦП № 1	ЦП № 2
48	<i>Marrubium praecox</i> Janka	sp3	sp3
49	<i>Medicago romanica</i> Prod.	sp3	sp3
50	<i>Melandrium latifolium</i> (Poir.) Maire	–	sp2
51	<i>Nepeta parviflora</i> Bieb.	sp3	sp3
52	<i>Nonea rossica</i> Stev.	–	sp3
53	<i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC.	–	sp3
54	<i>Origanum vulgare</i> L.	–	sp3
55	<i>Oxytropis pilosa</i> (L.) DC.	–	sp2
56	<i>Phlomis pungens</i> Willd.	sp3	sp3
57	<i>Pimpinella titanophila</i> Woronow	sp2	–
58	<i>Plantago urvillei</i> Opiz	sp3	sp3
59	<i>Potentilla argentea</i> L.	–	sp1
60	<i>P. astracanic</i> Jacq.	–	sp3
61	<i>P. humifusa</i> Willd. ex Schlecht.	sp2	–
62	<i>P. obscura</i> Willd.	sp1	sp1
63	<i>Reseda lutea</i> L.	–	sp1
64	<i>Rosa</i> sp.	–	sol
65	<i>Salvia austriaca</i> Jacq.	sp3	sp3
66	<i>S. nutans</i> L.	cop1	cop1
67	<i>S. tesquicola</i> Klok. & Pobed.	sp3	cop1
68	<i>S. verticillata</i> L.	–	sp3
69	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	sp2	sp3
70	<i>Senecio jacobaea</i> L.	sp2	sp3
71	<i>Seseli tortuosum</i> L.	sp3	sp3
72	<i>Silene densiflora</i> D'Urv.	–	sp2
73	<i>Stachys atherocalyx</i> K. Koch	sp3	sp3
74	<i>Stipa capillata</i> L.	sp2	–
75	<i>S. lessingiana</i> Trin. & Rupr.	cop3	cop1
76	<i>S. pulcherrima</i> K. Koch	–	cop3
77	<i>S. ucrainica</i> P. Smirn.	–	sp3
78	<i>Tanacetum millefolium</i> (L.) Tzvel.	sp2	sp2
79	<i>Teucrium polium</i> L.	sp3	sp3
80	<i>Thalictrum minus</i> L.	sp3	sp3
81	<i>Thesium arvense</i> Horvatovszky	–	sp3
82	<i>Thlaspi perfoliatum</i> L.	–	sp3
83	<i>Thymus dimorphus</i> Klok. & Shost.	cop1	sp3
84	<i>T. marschallianus</i> Willd.	–	sp3
85	<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	–	sp3
86	<i>Trinia hispida</i> Hoffm.	–	sp3
87	<i>Tulipa biebersteiniana</i> Schult. & Schult. fil.	sp1	–
88	<i>Verbascum orientale</i> Bieb.	–	sp2
89	<i>V. ovalifolium</i> Donn ex Sims	–	sp1
90	<i>Veronica jacquinii</i> Baumg.	–	sp3
91	<i>V. spicata</i> L.	–	sp3
92	<i>Vinca herbacea</i> Waldst. & Kit.	sp2	–
93	<i>Vincetoxicum maeoticum</i> (Kleop.) Barbar.	sp2	sp2
94	<i>Viola ambigua</i> Waldst. & Kit.	sp3	sp3
	Всего видов:	47	82

В конце мая в возрастном спектре ЦП № 1 преобладали прегенеративные особи. Их суммарная доля составляла 83,2 %, в т. ч.: ювенильные – 35,5 %, имматурные и виргинильные – 47,7 %. Доля генеративных особей составляла 16,8 %. Они отличаются несколько меньшими, сравнительно со средними для вида, размерами: средняя высота – 49 (23–87) см, средний диаметр розетки листьев – 26,6 (20–41) см, однако обильно цветут и плодоносят. Как указано выше, семена у шалфея австрийского созревают в июне и массово прорастают в августе или сентябре текущего года. Таким образом, проростки в составе ЦП возможно регистрировать только в августе или сентябре. Продолжительность состояния проростков длится около месяца, после чего растения переходят в ювенильное состояние. В конце мая ЦП № 1 характеризовалась левосторонним возрастным спектром, соответственно, принадлежит к молодым, нормальным (способным к самоподдержанию). Её семенное возобновление происходит довольно интенсивно, о чём свидетельствуют большое количество прегенеративных растений. По таким признакам, как многочисленность, относительно высокая плотность, разнообразие возрастных состояний, интенсивное семенное возобновление, данная ЦП может характеризоваться как достаточно стабильная.

ЦП № 2 находится в 2 км к северу от хут. Сужено на пологом приводораздельном склоне балки Бузиновой в составе ассоциации *Stipa pulcherrima* – *Festuca valesiaca* + степное разнотравье разнотравно-дерновиннозлаковой степи, развитой на слабосмытом чернозёме, сформированном на известняке-ракушечнике. Видовой состав сообщества в момент наблюдения (конец мая) включает 82 вида покрытосеменных растений. Вертикальная структура растительного покрова трёхъярусная. Первый ярус (до 100 см) образован *Salvia nutans*, *S. austriaca*, *Silene densiflora*, *Onobrychis arenaria* и др.; второй ярус (до 65 см) – *Stipa pulcherrima*, *S. lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Salvia tesquicola* и др.; третий ярус (до 45 см) – *Galatella villosa*, *Teucrium polium*, *Inula aspera*, *I. germanica*, *Veronica jacquinii* и др. Напочвенный мохово-лишайниковый покров слабо развит. Общее проективное покрытие травостоя – около 90 %.

Растительная ассоциация, в пределах которой обитает ЦП № 2 шалфея австрийского, занимает очень пологую приводораздельную часть склона северной экспозиции одного из отрогов балки Бузиновой в месте её слияния с балками Бирючьей и Сухой Самбек. Флора сообщества богата и разнообразна, что объясняется экологическими условиями, благоприятными для обитания не только ксерофитных, но и ксеромезофитных степных видов. В частности, одним из доминантов сообщества является крупнодерновинный *Stipa pulcherrima*, а в составе флоры отмечаются такие виды как *Hypericum perforatum*, *Lathyrus tuberosus*, *Onobrychis arenaria*, *Origanum vulgare* и др., которые могут служить индикаторами более или менее благоприятных условий почвенного увлажнения. Данная ассоциация является также местообитанием ценопопуляций ряда видов, занесенных в Красные книги Ростовской обл. (2014) и Российской Федерации (2008), виды из федеральной Красной книги отмечены символом *: *Bellevalia sarmatica*, *Hyacinthella pallasiana*, *Iris pumila*, *Salvia austriaca*, **Stipa pulcherrima*, *S. ucrainica*.

ЦП № 2 шалфея австрийского в балке Бузиновой также характеризуется групповым (контагиозным) размещением особей. Общая площадь ценопопуляции составляет примерно 1800 кв. м; она состоит из нескольких скоплений площадью по 100–150 кв. м. Плотность ЦП составляет 10,1 (8–12) разновозрастных особей на 1 кв. м. В возрастном спектре преобладают генеративные растения (63,4 %), а суммарная доля прегенеративных растений (ювенильных, имматурных, виргинильных) составляет 36,6 %. Таким образом, ЦП № 2 относится к нормальным, зрелым. Такая возрастная структура объясняется загущенностью травостоя в пределах ассоциации, что затрудняет прорастание и развитие проростков шалфея австрийского, который принадлежит к низко конкурентоспособным видам. Немалое же количество генеративных растений в составе ЦП обеспечивает пополнение естественного почвенного банка большим количеством семян, создавая предпосылки для неопределенно долгого существования вида в данном экотопе.

Таким образом, обе ЦП *Salvia austriaca* в бассейне р. Самбек обитают в более или менее благоприятных для данного вида экологических и фитоценологических условиях и имеют реальные перспективы для продолжительного стабильного развития. С учётом того, что степень охраны местообитаний вида в Ростовской обл. крайне недостаточна (он охраняется только на территории памятника природы «Чулукская балка» в Мясниковском р-не и на территории Ботанического сада ЮФУ) было бы целесообразно создание ООПТ в низовьях балок Бирючьей и Бузиновой. Перспективным способом восстановления численности популяций шалфея австрийского является его репатриация на ООПТ в пределах Северного Приазовья. Успешный опыт репатриации *S. austriaca* к настоящему времени получен в Ботаническом саду ЮФУ, где создана ценопопуляция этого вида в составе искусственного степного сообщества на экспозиции «Приазовская степь».

ЛИТЕРАТУРА

- Карасёва Т.А., Федяева В.В.** Шалфей австрийский – *Salvia austriaca* Jacq. // Красная книга Ростовской области: в 2 т. – Изд-е 2-е. – Ростов-на-Дону: Минприроды Ростовской области, 2014. – Т. 2. Растения и грибы. – С. 202.
- Красная книга Ростовской области: в 2 т. – Изд-е 2-е. – Ростов-на-Дону: Минприроды Ростовской обл., 2014. – Т. 2. Растения и грибы. – 344 с.
- Перегрим Н.Н., Федяева В.В., Шмараева А.Н.** *Salvia austriaca* Jacq. – Шалфей австрийский, Шавлія австрійська // Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения. – Киев: Альтерпрес, 2012. – С. 217–218.
- Федяева В.В.** Растительный покров // Природные условия и естественные ресурсы Ростовской области. – Ростов-на-Дону: Батайское книжное изд-во, 2002. – С. 226–282.

SUMMARY

The results of studying the new population of *Salvia austriaca* Jacq. in river Sambek's Basin on the territory of the North Azov region in the Rostov-on-Don Province are presented in the article. *S. austriaca* is a monocarpic steppe herb-hemiefemeroid, protected on the territory of the Province. Two species cenopopulations are described on the Azov steppe. Cenopopulation in composition of the stony steppe is characterized by the left-side age-related spectrum with the maximum, which falls to the group of juvenile specimens (35,5 %). Cenopopulation in composition of the herb-bunchgrass steppe belongs to the normal, the ripe with the maximum of the age-related spectrum, which falls to the group of the generative specimens (63,4 %). Both cenopopulations are rather stable, possess a large number and high density and intensive seed renewal.

УДК 502.7

О.Ж. Цырендоржиева

O.Zh. Tsyrendorzhiyeva

ДЕРЕВЯНИСТЫЕ ЛИАНЫ ОСТРОВА САХАЛИН, НУЖДАЮЩИЕСЯ В ОХРАНЕ

THE LIGNEOUS LIANAS OF SAKHALIN ISLAND, NEEDING PROTECTION

Статья о редких видах древесных лиан Сахалина, нуждающихся в защите.

Древесные растения составляют особую группу огромного растительного царства планеты. Среди них особое внимание привлекает такая жизненная форма растений, как лианы. Это весьма своеобразные, широко распространенные деревянистые и травянистые растения, относящиеся к самым различным систематическим группам, представляющие ряд разнообразных жизненных форм, имеющие существенное значение в жизни природы и человека. Деревянистые лианы имеют народно-хозяйственное значение, так как плоды некоторых видов являются ценным пищевым продуктом, с высоким содержанием микроэлементов и биологически активных веществ. Эти лианы являются природной сырьевой базой для пищевой промышленности (Красикова и др., 1999). Значительна роль лиан в качестве ценнейшего селекционно-генетического фонда для выведения новых сортов, так как виды обладают важными наследственными свойствами: высокой морозостойкостью, урожайностью и иммунитетом против ряда грибковых заболеваний.

Согласно А.Л. Тахтаджяну (1987), деревянистые лианы острова Сахалин относятся к Восточноазиатской флористической области. Видовой состав деревянистых лиан Сахалина разнообразен и представлен в таблице 1. Видовая принадлежность их определена с помощью Определителя... (Воробьев, 1974).

Деревянистые лианы представлены 12 видами, объединенными в 9 родов и 7 семейств. Семейство Актинидиевые включает 3 вида, Бересклетовые, Гортензиевые, Лютиковые и Виноградовые – по 2 вида, а Фисташковые и Лимонниковые – по 1 виду (Еремин, Цырендоржиева, 2007).

Общеизвестно, что для оптимального развития общества необходимо научно обоснованное рациональное использование естественных биологических ресурсов, в том числе и в районах с относительно благополучным состоянием окружающей среды. Важнейшими условиями предотвращения экологической катастрофы, надвигающейся на человечество, являются сохранение и воспроизводство этих ресурсов, всего флористического генофонда. Охрана генетического фонда осуществляется на различных уровнях: международном (на основе конвенций, межправительственных соглашений), национальном (на основе государственного законодательства) и местном (на основе законов и решений, применяемых органами власти административных областей и краев). Если международной охране подлежат семейства, роды и виды растений, находящиеся на грани вымирания, то государственной – очень редкие, реликтовые, едва заходящие своим ареалом на территорию страны, узкие эндемики, растения, у которых происходит интенсивное сокращение численности популяций на основной части ареала в пределах государства. Местной охране подлежат виды, обычные на основном ареале в пределах страны, но быстро сокращающие численность или очень редкие в административном регионе, а также находящиеся на границе ареала реликтовые растения и эндемичные для местности таксоны видового и внутри видового ранга (подвиды и разновидности) (Сабилов, 1997).

Стратегия охраны флоры и растительности предусматривает комплекс мероприятий: создание списка видов, нуждающихся в охране, выявление этих видов в естественных обитаниях, изучение особенностей их местообитаний, определение методов охраны. Большое значение придается характеру и типу ареалов этих видов, определению оптимального режима их сохранения, выявлению причин редкости, разработке форм охраны, изучению фитоценологического фактора, влияющего на возобновление видов.

Категории редкости деревянистых лиан

Категория 1 – исчезающие виды (на грани исчезновения), к ней относятся виды (таксоны) растений, находящиеся в природе в условиях крайне высокой степени риска исчезновения в ближайшем будущем (*Actinidia arguta*, *Actinidia polygama*, *Toxicodendron orientale*, *Clematis fusca*, *Ampelopsis heterophylla*).

Категория 2 – редкие виды (угрожаемые) – это виды растений, еще не находящиеся на грани исчезновения, но степень риска их исчезновения в природе в недалеком будущем очень высока (*Celastrus orbiculata*, *Celastrus strigillosa*, *Hydrangea petiolaris*).

Таблица 1

Систематическое положение деревянистых лиан Сахалинской области

Семейство	Род	Вид
Отдел Покрытосеменные (Angiospermae)		
Класс Двудольные (Dicotyledoneae)		
Подкласс Магнолииды (Magnoliidae)		
Актинидиевые (Actinidiaceae Hutch.)	Актинидия (<i>Actinidia</i>)	Актинидия коломикта (<i>Actinidia kolomikta</i> (Maxim.) Maxim.)
		Актинидия аргута (<i>Actinidia arguta</i> (Siebold et Zucc.) Planch ex Miq.)
		Актинидия полигамная (<i>Actinidia polygama</i> (Siebold et Zucc.) Miq.)
Фисташковые (Anacardiaceae)	Ипритка (<i>Toxicodendron</i>)	Ипритка восточная (<i>Toxicodendron orientale</i> Greene)
Бересклетовые (Celastraceae)	Древогубец (<i>Celastrus</i>)	Древогубец круглолистный (<i>Celastrus orbiculata</i> Thunb.)
		Древогубец щетковидный (<i>Celastrus strigillosa</i> Nakai)
Гортензиевые (Hydrangeaceae)	Гортензия (<i>Hydrangea</i>)	Гортензия черешчатая (<i>Hydrangea petiolaris</i> Siebold et Zucc.)
Лютиковые (Ranunculaceae)	Княжик (<i>Atragene</i>)	Княжик охотский (<i>Atragene koreana</i> (Kom.) Kom.)
	Ломонос (<i>Clematis</i>)	Ломонос бурый (<i>Clematis fusca</i> Turcz.)
Лимонниковые (Schisandraceae)	Лимонник (<i>Schisandra</i>)	Лимонник китайский (<i>Schisandra chinensis</i> (Turcz.) Baill.)
Виноградовые (Vitaceae)	Виноградовник (<i>Ampelopsis</i>)	Виноградовник разнолистный (<i>Ampelopsis heterophylla</i> (Thunb.) Siebold et Zucc.)
	Виноград (<i>Vitis</i>)	Виноград Конье (<i>Vitis cignetiae</i> Pulliat ex Planch.)

Категория 3 – сокращающиеся виды (уязвимые), к категории относятся виды растений, не находящиеся на грани исчезновения и не угрожаемые, но риск их исчезновения в природе в более или менее отдаленном будущем высок (*Actinidia kolomikta*, *Vitis cignetiae*, *Schisandra chinensis*).

Категория 4 – неопределенные виды (низкая степень риска), в нее входят виды растений, не включенные в предыдущие категории – «На грани исчезновения», «Угрожаемые», «Уязвимые» (*Atragene koreana*).

Заповедники являются наиболее эффективной формой охраны растений в природных условиях, позволяющей надежно предотвратить исчезновение отдельных видов и фитоценозов.

Заказник Томаринский (Томаринский район, западные отроги Западно-Сахалинских гор от п. Пензинское (на севере), до п. Новоселово (на юге)) включает следующие объекты охраны – *Schisandra chinensis*, *Actinidia kolomikta*, *Vitis cignetiae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Воробьев Д.П.** Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов – Л.: Наука, 1974. – 372 с.
 Дикорастущие пищевые растения острова Сахалина / В.И. Красикова, Л.М. Алексеева и др. – Южно-Сахалинск: Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, 1999. – 259 с.
Еремин В.М., Цырендоржиева О.Ж. Сравнительная анатомия стебля лиан Сахалина и Курил. – Южно-Сахалинск, 2007. – 173 с.
 Красная книга Сахалинской области: Растения / Отв. ред. В.М. Еремин. – Южно-Сахалинск: Сахалинское книжное издательство, 2005. – 348 с.
Сабиров Р.Н. Некоторые проблемы заповедного дела в Сахалинской области // III Дальневост. конф. по заповедному делу. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – С. 98–99.
Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.

SUMMARY

The article is about the rare species of ligneous lianas of Sakhalin island needing protection.

УДК 58.002:087(571.17)

М.Н. Шурупова, И.И. Гуреева, Н.А. Некратова

M.N. Shurupova, I.I. Gureeva, N.A. Nekratova

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ РЕДКИХ ВИДОВ *SAUSSUREA* НА КУЗНЕЦКОМ АЛАТАУ

POPULATION BIOLOGY OF RARE *SAUSSUREA* SPECIES IN THE KUZNETSK ALATAU

Методы изучения демографии популяций редких растений в России и за рубежом значительно различаются: в западной ботанической школе наибольшее применение нашел метод PVA, отечественные исследователи предпочитают изучение онтогенетической структуры популяций. Методы, разработанные в рамках этих направлений, не предназначены для сравнения популяций редких видов и выявления среди них наиболее уязвимых. На примере исследования 17 популяций 3 редких видов *Saussurea* на Кузнецком Алатау предложен сравнительный подход к анализу данных, полученных при помощи классических методов изучения онтогенетической структуры популяций. Плотности особей каждого возрастного состояния использовались для построения матрицы сходства-различия, на основе которой в результате процедуры многомерного шкалирования были получены координаты проекций популяций в двумерном Евклидовом пространстве. Популяции *S. frolowii* характеризуются сравнительно высокой экологической плотностью. 6 из 7 изученных популяций можно рассматривать как стабильные, и 4 популяции произрастают в благоприятных условиях окружающей среды. Из 5 популяций *S. salicifolia* только 1 можно рассматривать как процветающую, остальные 4 популяции в разной степени угнетены под воздействием неблагоприятных условий окружающей среды и вытаптывания. *S. schanginiana* характеризуется самой низкой экологической плотностью популяций среди изученных видов, при этом 1 популяция произрастает в более благоприятных для вида условиях, остальные 4 популяции угнетены. Среди популяций *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау мало процветающих, они разрежены, и участие в них молодых особей слабое или вообще отсутствует. Поэтому эти виды являются уязвимыми на Кузнецком Алатау.

Исследование редких видов растений на практике сводится к изучению их популяций в природе (Злобин и др., 2013). При этом часто используются демографические исследования, при которых строение популяций изучается с точки зрения соотношения в ней числа особей в разных стадиях развития (Köfner, 2013). В отечественной и западной ботанике демографические методы существенно различаются. Западные исследователи, как правило, акцентируют свое внимание на прогнозировании возможности исчезновения популяции редкого вида (Sieg et al., 2003). Прогноз осуществляется методом PVA (Population Viability Analysis), суть которого состоит в оценке вероятности вымирания путем анализа, объединяющего все идентифицируемые угрозы для выживания популяции в модель процесса ее исчезновения (Lacy, 1993). Моделирование является качественным только при аккуратной регистрации связей между популяцией и окружающей средой, влияния этого взаимодействия на повозрастное размножение и выживаемость, генетической изменчивости и эффектов инбридинга (Ralls et al., 2002). Сбор необходимых данных для PVA требует значительных затрат времени и усилий, что делает его применимым лишь для маленьких популяций ограниченного числа видов, как правило, уже имеющих статус охраны согласно критериям МСОП. Поскольку PVA является попыткой максимально приближенно отразить реальность, этот метод хорош для анализа факторов, влияющих на вымирание популяции, но не для диагностических целей (Van Dyke, 2008). В отечественной ботанике разработаны методы изучения онтогенетической структуры популяций (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Достоинство этих методов заключается в том, что они позволяют работать с популяциями любой численности и интерпретировать данные, полученные при разовой регистрации в поле. Однако онтогенетическая структура, будучи автономной характеристикой популяций, не зависит от их пространственных типов, численности и распределения по площади (Малиновский и др., 1998). Фактически информация об онтогенетической структуре, рассматриваемая отдельно от других показателей, не связана с динамическим статусом популяции (Кияк и др., 1988). Критически разреженные малочисленные и плотные многочисленные популяции нередко оказываются в равной степени полно- и неполночленными, обладают право- или левосторонними онтогенетическими спектрами (Злобин и др., 2013). Л.А. Животовский (2001) разработал понятие

Географическая и экологическая характеристика популяций
Saussurea frolowii, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* на Кузнецком Алатау

Популяция	Высота над уровнем моря, м	GPS-координаты	Экологическая плотность	Антропогенное воздействие
<i>S. frolowii</i>				
1	1330	N 54°18' E 89°13'	4,5	–
2	1272	N 53°44' E 89°32'	3,9	–
3	1310	N 54°18' E 89°13'	3,4	–
4	1350	N 53°57' E 89°15'	3,1	выпас лошадей
5	1250	N 54°18' E 89°13'	2,4	–
6	1290	N 54°18' E 89°13'	1,7	–
7	1200	N 54°38' E 88°36'	0,9	–
<i>S. salicifolia</i>				
1 (2013)	600	N 54°26' E 89°28'	3	–
1 (2014)	600	N 54°26' E 89°28'	2,6	–
2	590	N 54°26' E 89°28'	2,3	вытаптывание
3 (2012)	590	N 54°26' E 89°28'	2	вытаптывание
3 (2013)	590	N 54°26' E 89°28'	1,8	–
3 (2014)	590	N 54°26' E 89°28'	1,6	–
4	600	N 54°26' E 89°28'	1,1	–
5	700	N 54°26' E 89°28'	0,6	–
<i>S. schanginiana</i>				
1	870	N 54°26' E 89°28'	1,8	–
2 (2013)	600	N 54°26' E 89°28'	1,3	вытаптывание
2 (2014)	600	N 54°26' E 89°28'	0,6	–
3	820	N 54°26' E 89°28'	0,9	–
4	700	N 54°26' E 89°28'	0,5	–
5	1540	N 53°44' E 89°32'	0,5	–

«эффективной плотности» популяции, но оно не отразилось на известной классификации «дельта–омега», основанной на индексе возрастности А.А. Уранова (1975) и индексе эффективности Л.А. Животовского.

В нашей работе предлагается подход к анализу данных, полученных классическими методами исследования онтогенетической структуры популяций, который делает их более информативными для сравнения состояния популяций редких видов и выявления наиболее уязвимых. Его особенность заключается в том, что одновременно с онтогенетической структурой популяции оценивается плотность особей каждого онтогенетического состояния, а полученные данные анализируются при помощи многомерного шкалирования. Плотность популяции является отражением качества окружающей среды, которая влияет на закрепление проростков и смертность взрослых особей (Kunin, 1992; Roll et al., 1997). Поэтому плотность и онтогенетическая структура популяции, анализируемые вместе, несут информацию о том, процветает ли популяция или находится в угнетенном состоянии. Мы использовали первоначальные признаки популяции, т. е. плотности особей каждого онтогенетического состояния, для построения матрицы сходства-различия. В результате процедуры многомерного шкалирования были получены координаты в двумерном Евклидовом пространстве. Вклад каждого признака в шкалы оценивали по его коэффициентам корреляции с каждой шкалой, поэтому информация о признаках не теряется, и результаты анализа легко поддаются интерпретации (Ефимов, Ковалева, 2008).

Подход был применен для анализа состояния популяций 3 редких видов *Saussurea* на Кузнецком Алатау – *S. frolowii* Ledeb. (7 популяций), *S. salicifolia* (L.) DC. (5 популяций) и *S. schanginiana* (Wydł.) Fisch. ex Serg. (5 популяций). Все 3 вида характеризуются обширным дизъюнктивным ареалом, в пределах которого в ряде регионов довольно обычны, однако на Кузнецком Алатау являются редкими (Шурупова, Гуреева, 2012; Шурупова и др., 2015). *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* являются травянистыми многолет-

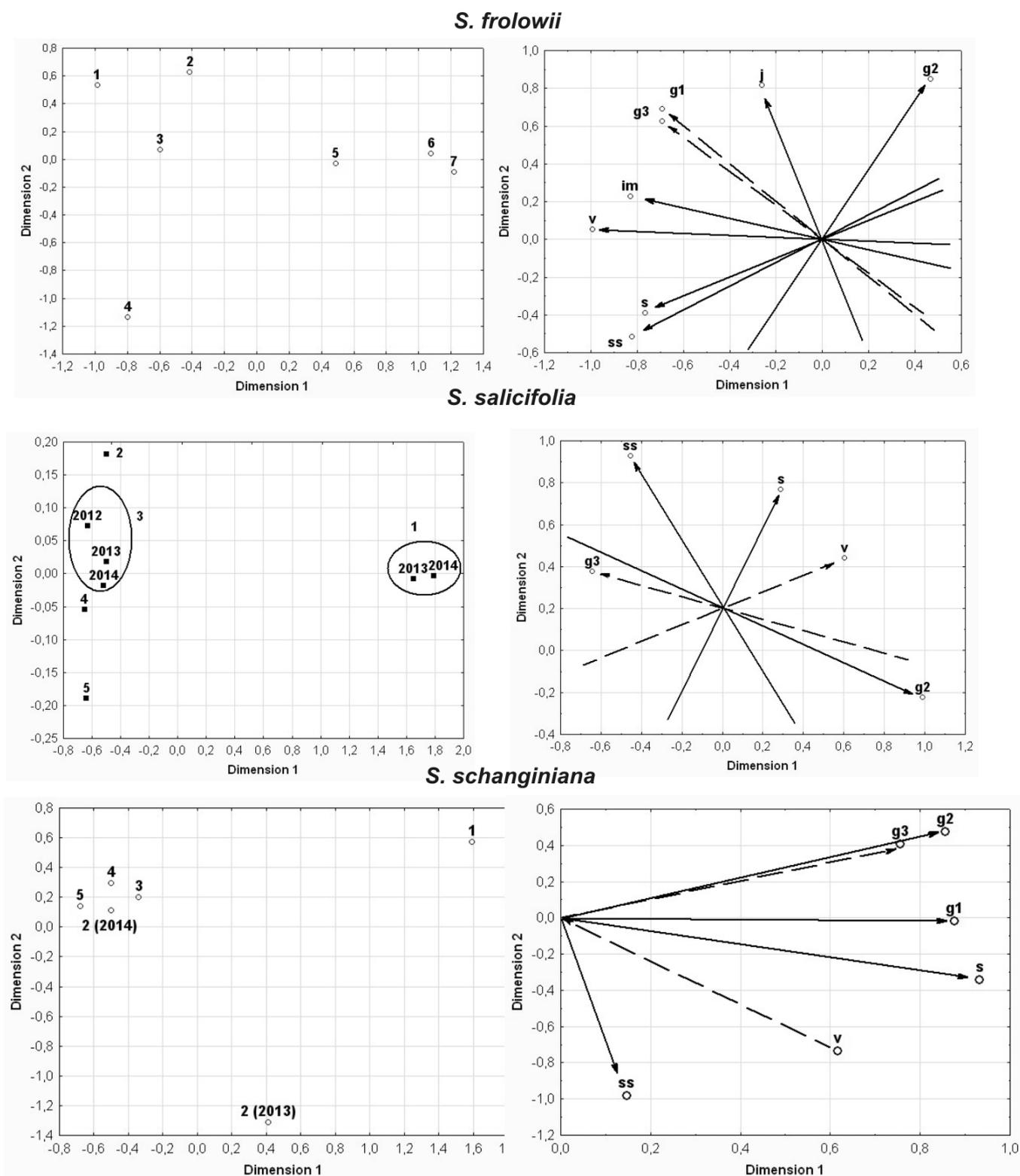


Рис. 1. Проекция популяций в двумерном Евклидовом пространстве (слева) и вклады признаков в шкалы (справа). Примечания: 1) Онтогенетические состояния: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное. 2) Вклады признаков в шкалы обозначены стрелками: сплошные при $r > 0.7$ ($p < 0.05$), пунктирные при $0.6 < r < 0.7$ ($p > 0.05$).

ними стержнекорневыми каудексными поликарпиками (Шурупова, 2013; Шурупова и др., 2014; Шурупова, Гуреева, 2014). Возобновление популяций происходит только семенным путем. В 2012–2014 гг. проведено исследование онтогенетической структуры популяций видов классическими методами в разных местообитаниях (табл.).

В результате были получены проекции популяций в 2-мерном Евклидовом пространстве (рис. 1).

Многомерное шкалирование демографических показателей популяций растений позволяет выявить существенные различия между их онтогенетической структурой. Например, легко выявляются популяции, произрастающие в наиболее благоприятных условиях и подверженные антропогенному воздействию. Что касается *S. frolowii*, произрастание в наиболее благоприятных условиях сопровождается высокой плотностью иматурных и виргинильных особей. Субсенильные и сенильные особи в таких условиях способны дольше выживать, и, следовательно, их плотность тоже значительно больше. Чем ниже экологическая плотность популяции, тем выше плотность средневозрастных генеративных особей в популяции. Это отражается на расположении проекций популяций *S. frolowii* вдоль шкалы Dimension 1. Нестабильное состояние популяции связано с плотностью ювенильных и зрелых генеративных особей, что сказалось на размещении проекций популяций вдоль шкалы Dimension 2. Проекция популяции 4 располагается обособленно от проекций остальных популяций. Выпас лошадей приводит к тому, что молодые генеративные особи не достигают пика своего развития в средневозрастном генеративном состоянии, подвержены процессам некроза и преждевременно переходят в старое генеративное состояние, т. е. наблюдается сокращенный цикл онтогенеза. Кроме того, наблюдается полное отсутствие ювенильных особей при том, что плотность иматурных и виргинильных довольно высока. Это свидетельствует о том, что ювенильные особи наиболее чувствительны к негативному влиянию выпаса. В целом популяции *S. frolowii* характеризуются сравнительно высокой экологической плотностью. 6 популяций (за исключением популяции 4) можно рассматривать как стабильные, и популяции 1–4 произрастают в более благоприятных условиях окружающей среды, но популяция 4 является нестабильной вследствие выпаса.

В случае с *S. salicifolia* наблюдается совсем другая картина. Только популяцию 1 можно рассматривать как относительно благополучную. Она характеризуется самой высокой экологической плотностью и высокой плотностью средневозрастных генеративных особей. Оставшиеся популяции в разной степени угнетены. Популяция 2, расположенная рядом с популярной туристической тропой, подвержена более сильному вытаптыванию и выглядит наименее стабильной, поскольку в ней высока плотность особей, вышедших из репродуктивного возраста. Это происходит вследствие того, что при вытаптывании генеративные особи травмируются, переходят в постгенеративный период и затем погибают. Этот процесс хорошо иллюстрирован проекциями популяции 3, в которой наблюдается постепенное уменьшение плотности особей постгенеративного периода и экологической плотности в течение 2012–2014 гг. Популяции 4 и 5 можно рассматривать как стабильные, но разреженные, при этом в популяции 5 присутствуют только генеративные особи. Очевидно, что успешное закрепление проростков редко случается в условиях произрастания этой популяции, а гибель старых особей в ней происходит быстрее, чем в остальных популяциях.

S. schanginiana характеризуется самой низкой экологической плотностью популяций среди изученных видов. Молодые особи играют незначительную роль в популяциях этого вида, которые существенно варьируют по плотности генеративных и старых особей. Популяция 1 рассматривается нами как наиболее благополучная. Популяция 2, оказавшаяся в зоне популярного рекреационного объекта, резко сократила свою плотность вследствие гибели всех особей в зоне вытаптывания, и к 2014 г. сохранилась только на нетронутых фрагментах популяционного поля. Это отразилось на значительном изменении положения ее проекции в Евклидовом пространстве.

Онтогенетическая структура популяций *S. frolowii*, *S. salicifolia* и *S. schanginiana* отражает специфические особенности этих видов, но есть некоторые черты, которые позволяют выявить популяции процветающие и угнетенные, стабильные и нестабильные. Высокая плотность средневозрастных генеративных особей является показателем благополучия и для всех изучаемых видов; плотность старых особей, высокая по сравнению с плотностью особей других онтогенетических состояний, является индикатором нестабильной популяции, сокращающей в данный момент свою плотность. Молодые особи играют значительную роль только в популяциях *S. frolowii*. Следовательно, популяции этого вида успешно и регулярно возобновляются. Популяции *S. salicifolia* и *S. schanginiana* представляются нам уязвимыми, поскольку вклад в них молодых особей очень мал или вообще отсутствует. Низкая экологическая плотность популяций этих видов является следствием слабого выживания проростков.

ЛИТЕРАТУРА

- Животовский Л.А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. – № 1. – С. 3–7.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 431 с.
- Кияк В.Г., Кобив Ю.И., Сварник Н.И.** Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенеза горных растений Карпат // Тезисы докладов докл. Всесоюзного совещания. – М., 1988. – С. 227–229.
- Малиновский К.А., Царик Й.В., Жиляева Г.Г.** Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. – Киев.: Наукова думка, 1998. – 175 с.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. – № 2. – С. 7–34.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. – М., 1988. – 184 с.
- Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
- Шурупова М.Н.** Эколого-биологические особенности *Saussurea frolovii* Ledeb. на Кузнецком Алатау // Биоразнообразие Алтае-Саянского экорегиона: изучение и сохранение в системе ООПТ: материалы межрег. науч.-практ. конф., 2013. – Кызыл, 2013. – С. 107–111.
- Шурупова М.Н., Гуреева И.И.** К ботанико-географическому изучению редких видов рода *Saussurea* DC. на Кузнецком Алатау // Биогеоценология и ландшафтная экология: материалы IV Международной Междунар. конференции-конф., посвященной посвящ. памяти Ю.А. Львова. 28–30 ноября 2012. – Томск: Изд-во ТГУ, 2012. – С. 309–312.
- Шурупова М.Н., Гуреева И.И.** Онтогенез и структура ценопопуляций *Saussurea schanginiana* (ASTERACEAE) в окрестностях с. Ефремкино (Республика Хакасия) // Труды Тр. IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посв. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М., 2014. – Т. 2 – С. 476–479.
- Шурупова М.Н., Гуреева И.И., Некратова Н.А.** Онтогенез и структура ценопопуляций *Saussurea salicifolia* (Asteraceae) в Кузнецком Алатау // Раст. ресурсы, 2014. – Т. 50, №2. – С. 205–215.
- Шурупова М.Н., Гуреева И.И., Некратова Н.А.** Особенности размножения редких видов *Saussurea* (Asteraceae) на Кузнецком Алатау // Вестник Том. гос. ун-та. Биология, 2015. – Т. 29, № 1. – С. 86–102.
- Körner C.** Ecology of Populations and Vegetation / Bresinsky A., Körner C., Kadereit J.W., Neuhaus G., Sonnewald U. Strasburger's Plant Sciences Including Prokaryotes and Fungi. – Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2013. – Pp. 1167–1215.
- Kunin W.E.** Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis erucoides* (Brassicaceae) // Oecologia, 1992. – Vol. 91. – P. 129–133.
- Lacy R.C.** VORTEX: a computer simulation model for population viability analysis // Wildlife Research, 1993. – Vol. 20. – Pp. 45–65.
- Ralls K., Beissinger S.R., Cochrane, J.F.** Guidelines for using population viability analysis in endangered species management / S.R. Beissinger, D.R. McCullough (eds), Population viability analysis. – Chicago: University of Chicago Press, 2002. – Pp. 521–550.
- Roll J., Mitchell R.J., Cabin R.J., Marshall D.L.** Reproductive success increases with local density of conspecifics in the desert mustard *Lesquerella fendleri* // Conserv Biol, 1997. – Vol. 11. – P. 738–746.
- Sieg C.H., King R.M., Van Dyke F.** Creating a stage-based deterministic PVA model- the western prairie fringed orchid / F. Van Dyke and contributors, A workbook in conservation biology: solving practical problems in conservation. – New York: McGraw-Hill, 2003. – Pp. 91–99.
- Van Dyke F.** Conservation Biology. Foundations, Concepts, Applications. – 2nd ed. – Springer Netherlands, 2008. – 477 p.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю.** Многомерный анализ биологических данных: учебное пособие. 2-е изд. – СПб.: ВИЗР, RIZO-печать, 2008. – 102 с.

SUMMARY

Methods of studying the demography of rare plants' populations in Russia and abroad vary greatly: researchers of the western botanical school prefer the PVA method is the most widely used, Russian researchers prefer to study the ontogenetic structure of populations. The methods developed within these areas are not designed to compare the populations of rare species and to identify more vulnerable among them. For example, the study of 17 populations of 3 rare *Saussurea* species in the Kuznetsk Alatau proposed comparative approach to the analysis of data obtained using classical methods of studying the ontogenetic structure of populations. The densities of individuals of each ontogenetic stage were used for calculation of the difference matrix, based on which the final configurations of the population projections were obtained in two-dimensional Euclidean space as the result of the procedure of the multidimensional scaling. Populations of *S. frolovii* are characterized by the relatively high total density. 6 of the 7 studied populations can be regarded as stable, and

4 populations grow in a favorable environment. Only 1 of the 5 *S. salicifolia*'s populations is considered as a prosperous, the other 4 populations are depressed to varying degrees under the influence of adverse environmental conditions and trampling. *S. schanginiana* is characterized by the lowest total population density among studied species with one population grows in more favorable conditions for the species; the remaining 4 populations are depressed. Few populations of *S. salicifolia* and *S. schanginiana* prosper in the Kuznetsk Alatau, they are sparse, and the participation of young individuals is weak or absent. Therefore, these species are vulnerable in the Kuznetsky Alatau.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Абдурзакова Аминат Султановна, ЧГПИ, г. Грозный, Anna-grozny@mail.ru

Аверьянова Елена Анатольевна, Сочинское отделение Русского Географического общества, г. Сочи, geo@opensochi.org

Агафонов Александр Викторович, д. б. н., в. н. с., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, agalex@mail.ru

Андреева Елена Борисовна, к. б. н., н. с., Государственный заповедник «Столбы», г. Красноярск, elan56789@gmail.com

Ануфриева Ольга Александровна, к. б. н., с. н. с., РГП «Алтайский ботанический сад» комитета науки МОН Республики Казахстан, Восточно-Казахстанская область, г. Риддер, altai_bs@mail.ru

Асбаганов Сергей Валентинович, к. б. н., н. с., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, sryopus@mail.ru

Астамирова Маржан Абдул-Межидовна, к. б. н., с. н. с. отдела биологии и экологии АН Чеченской Республики, г. Грозный, astamirova@bk.ru

Афанасьева Екатерина Александровна, к. б. н., начальник отдела природной флоры, «Северо-Восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова», Ботанический сад, Республика Саха (Якутия), г. Якутск, botsad_nefu@mail.ru

Банаев Евгений Викторович, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, alnus2005@mail.ru

Барсукова Ирина Николаевна, ассистент, Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова, Республика Хакасия, г. Абакан, saphronovairina@mail.ru

Белкин Денис Леонидович, к. б. н., агроном Южно-Сибирского ботанического сада ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, bot@asu.ru

Белоконь Марьяна Михайловна, к. б. н., с. н. с., ИОГен РАН, г. Москва, belokon@vigg.ru

Белоус Виктор Николаевич, доц. кафедры ботаники, зоологии и общей биологии, ФГАОУ ВПО «Северо-Кавказский федеральный университет», г. Ставрополь, viktor_belous@bk.ru

Беляев Александр Юрьевич, к. б. н., с. н. с., ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, belyaev@ipae.uran.ru

Бондаревич Евгений Александрович, к. б. н., доц. кафедры химии и биохимии, руководитель Центра довузовской подготовки, ГБОУ ВПО Читинский государственная медицинская академия Минздрава России, г. Чита, bondarevich84@mail.ru

Бочаров Анатолий Юрьевич, к. б. н., м. н. с., Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, bochar74@mail.ru

Боярских Ирина Георгиевна, к. б. н., с. н. с., доц., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, irina_2302@mail.ru

Валиулина Альбина Фаритовна, аспирант «Сибирский федеральный университет» (СФУ), г. Красноярск, valiulina1988@mail.ru

Варченко Лариса Ивановна, н. с. лаборатории биогеографии и экологии, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН (ТИГ ДВО РАН), г. Владивосток, semkin@tig.dvo.ru

Велисевич Светлана Николаевна, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск

Высочина Галина Ивановна, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, vysochina_galina@mail.ru

Гаевский Н.А. проф. кафедры водных и наземных экосистем ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет», г. Красноярск

Гальцова Татьяна Валерьевна, магистрант биологического факультета ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, galtsovaTW@yandex.ru

Гемеджиева Надежда Геннадьевна, д. б. н., член-корреспондент Российской Академии естествознания, зав. лаб. растительных ресурсов, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, ngemed58@mail.ru

Глазырина Маргарита Александровна, доц. кафедры экологии, Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, puma2531@mail.ru

Гнутиков Александр Александрович, м. н. с. лаборатории растительности Крайнего Севера, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург; Всероссийский институт генетических ресурсов им. Н.И. Вавилова, г. Санкт-Петербург, alexandr2911@yandex.ru

Голованова Тамара Ивановна, д. б. н., проф. «Сибирский федеральный университет» (СФУ), г. Красноярск, valiulina1988@mail.ru

Гревцова Анна Терентьевна, д. б. н., проф., Ботанический сад им. акад. А. В. Фомина Киевского национального университета им. Тараса Шевченко, Украина, г. Киев grevtsova_1940@ukr.net

Гуреева Ирина Ивановна, д. б. н., проф. каф. ботаники, зав. Гербарием им. П.Н. Крылова Национального исследовательского Томского государственного университета, г. Томск, gureyeva@yandex.ru

Гусева Александра Алексеевна, м. н. с., аспирант ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск, guseva.sc@list.ru

Гэрэлчулуун Ядамсүрэн, к. б. н., н. с., Институт Ботаники АН Монголии, г. Улан-Батор, Gerelech_77@yahoo.com

Данилова Алевтина Николаевна, к. б. н., в. н. с., РГП «Алтайский ботанический сад» комитета науки МОН Республики Казахстан, Восточно-Казахстанская область, г. Риддер, altai_bs@mail.ru

Данилова Надежда Сафроновна, Якутский ботанический сад Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, Botsad_nefu@mail.ru

Джетигенова Улдай Конуровна, к. б. н., вед. н. с. лаборатории микологии и альгологии, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, uldai7@mail.ru

Димеева Лилия Аминовна, д. б. н., зав. лаб. геоботаники, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, l.dimeyeva@mail.ru

Диркс Марина Николаевна, к. б. н., м. н. с., Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Marina_dirks@mail.ru

Добрякова Ксения Сергеевна, аспирант, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, kdobryakova@mail.ru

Донцов Александр Андреевич, аспирант кафедры радиофизики и теоретической физики, ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, dontsov@theory.asu.ru

Дымшакова Ольга Сергеевна, к. б. н., н. с., Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, dymshakova@rambler.ru

Евдокимов Иван Юрьевич, магистр кафедры ботаники ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, ivan.evdokimov.92@mail.ru

Елесова Наталья Владимировна, к. б. н., доц. каф. ботаники, ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, elesovanv@mail.ru

Елисафенко Татьяна Валерьевна, к. б. н., с. н. с., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, tveli@ngs.ru

Ермекова Бигатша Дуйсенбаевна, д. б. н., гл. н. с. лаборатории микологии и альгологии, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, evrakhim@mail.ru

Есенгулова Бекен Жалмурзаевна, н. с. лаборатории микологии и альгологии, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы

Ефимов Денис Юрьевич, Институт леса им. В.Н. Сукачева, г. Красноярск, dnsfmv@gmail.com

Жапова Оксана Ивановна, к. б. н., учитель биологии, МОУ «Цаган-Челутайская средняя общеобразовательная школа», Забайкальский край, Могойтуйский район, с. Цаган-Челутай, minor_68@mail.ru

Жахан Нуржанар, ст. лаборант лаборатории микологии и альгологии, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы

Жмудь Елена Викторовна, с. н. с., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, elenazhmu@ngs.ru

Зарубина Евгения Юрьевна, к. б. н., с. н. с., Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Новосибирск, zeur11@mail.ru

Зверев Андрей Анатольевич, к. б. н., доц. каф. ботаники, Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, ibiss@rambler.ru

Зверева Галина Кимовна, д. б. н., проф. кафедры ботаники и экологии, Новосибирский гос. пед. университет, с. н. с. ИЕСЭН, г. Новосибирск, labsp@ngs.ru

Зоёо Дамдинжав, доктор (PhD), с. н. с., Институт Ботаники АН Монголии, г. Улаанбаатар (Улан-Батор), zooyo_d@yahoo.com

Иванова Мария Сергеевна, к. б. н., вед. агроном Южно-Сибирского ботанического сада ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, iv.mar.serg@mail.ru

Исраилова Сацита Аднановна, доц., зав. кафедрой экологии и БЖД, ЧГПИ, г. Грозный, s.israilova@yandex.ru

Камынина Надежда Александровна, аспирант, Кемеровский государственный университет, г. Кемерово, ptichka072@bk.ru

Кердяшкин Александр Викторович, с. н. с., РГП «Институт ботаники и фитонтопродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, atamo@mail.ru

Кечайкин Алексей Анатольевич, аспирант кафедры ботаники ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, alekseikechaikin@mail.ru

Кечайкин Алексей Анатольевич, ассистент каф. ботаники, агроном Южно-Сибирского ботанического сада ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, alekseikechaikin@mail.ru

Киселева Дарья Сергеевна, аспирант, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Самарская обл., г. Тольятти, repelisa@ya.ru

Киселева Татьяна Ивановна, н. с., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, tk552008@yandex.ru

Китаева Татьяна Юрьевна, аспирант, ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет», г. Красноярск, t_kitayeva@mail.ru

Кобозева Елена Валерьевна, к. б. н., м. н. с., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, ekobozeva87@mail.ru

Ковригина Любовь Никифоровна, к. б. н., доц., Кемеровский государственный университет, г. Кемерово, lnkovrigina@mail.ru

Кокорева Ирина Ивановна, д. б. н., зав. лабораторией экологической морфологии, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, kokoreva_bot@mail.ru

Конорова Людмила Александровна, к. б. н., н. с., Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН, Мурманская обл., г. Апатиты; Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, ajdarzapov@yandex.ru

Королькова Елена Эдгаровна, к. г. н., н. с., Институт географии им. Б.В. Сочавы СО РАН, г. Иркутск, elainefisher@yandex.ru

Косачёв Пётр Алексеевич, к. б. н., доц. кафедры ботаники ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, pakosachev@yandex.ru

Костиков Дмитрий Константинович, аспирант, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, dim.kostickov@yandex.ru

Костикова Вера Андреевна, к. б. н., м. н. с., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН; г. Новосибирск, serebryakovava@mail.ru

Котухов Юрий Андреевич, в. н. с., РГП «Алтайский ботанический сад» КН МОН Республики Казахстан, г. Риддер, altai_bs@mail.ru

Коцеруба Виолетта Владимировна, к. б. н., с. н. с. лаб. биосистематики и цитологии, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, VKotseruba@binran.ru

Коцинян А.Р., лаб. биосистематики и цитологии, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Коцюржинская Наталья Николаевна, к. б. н., доц., зав. каф. кафедрой химии и биохимии, ГБОУ ВПО «Читинская государственная медицинская академия» Минздрава России, г. Чита, nata_nik_k@mail.ru

Крамина Татьяна Евгеньевна, к. б. н., доц. кафедры высших растений. Биологический факультет, Московский госуниверситет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, tkramina@yandex.ru

Кривенко Денис Александрович, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск, krivenko.irk@gmail.com

Кривобокков Леонид Владиленович, к. б. н., н. с., Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, leo_kr@mail.ru

Кубентаев Серик Аргынбекович, м. н. с., РГП «Алтайский ботанический сад» комитета науки МОН Республики Казахстан, Восточно-Казахстанская область, г. Риддер, kubserik@mail.ru

Куклина Татьяна Эдуардовна, доцент кафедры лесоведения и ландшафтного строительства, Национальный Исследовательский Томский госуниверситет, г. Томск, imerz@mail.ru

Кукушкина Татьяна Абдулхаиловна, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, kukushkina-phyto@yandex.ru

Куликова Алена Игоревна, м. н. с., аспирант, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, kulikovaai@ngs.ru

Куприянов Андрей Николаевич, д. б. н., Институт экологии человека СО РАН, г. Кемерово, kupr-42@yandex.ru

Куприянов Олег Андреевич, м. н. с. лаборатории промышленной ботаники, Институт экологии человека СО РАН, г. Кемерово, kuproa@gmail.com

Кутлунина Наталья Анатольевна, доц. Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, nakutlunina@mail.ru

Куцев Максим Геннадьевич, к. б. н., зав. лабораторией биоинженерии Южно-Сибирского ботанического сада ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, bot@asu.ru

Лагунова Елена Геннадьевна, к. б. н., доц., Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова, институт естественных наук и математики, г. Абакан.

Лобанов Анатолий Иванович, к. б. н., с. н. с. лаборатории лесных культур, микологии и фитопатологии, ФГБУН Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, anatoly-lobanov@ksc.krasn.ru

Лукина Наталия Валентиновна, доц. кафедры экологии, Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, natalia.lukina@urfu.ru

Любарский Евгений Леонидович, д. б. н., проф. каф. ботаники, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, evgeny.lyubarsky@kpfu.ru

Лях Елена Михайловна, к. б. н., с. н. с., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, llyakh@gambler.ru

Манакон Юрий Александрович, к. б. н., Институт экологии человека СО РАН, г. Кемерово, jm515@yandex.ru

Мандах Уртнасан, аспирант кафедры ботаники, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, m.urtnasan@yahoo.com

Манзий Дарья Дмитриевна, Иркутский госуниверситет, г. Иркутск, negrochka7@gmail.com

Мартынова Марина Александровна, к. б. н., с. н. с., ФГБНУ «Научно-исследовательский институт аграрных проблем Хакасии», Республика Хакасия, Усть-Абаканский район, с. Зеленое, artemisiadracun61@mail.ru

Мерзлякова Ирина Евгеньевна, к. б. н., доц. кафедры ботаники Биологического Института, Национальный Исследовательский Томский госуниверситет, г. Томск, imerz@mail.ru

Мещерский Илья Григорьевич, к. б. н., с. н. с., ИПЭЭ РАН, г. Москва, meschersky@gambler.ru

Митрофанова Елена Юрьевна, к. б. н., с. н. с., Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул, emit@iwer.ru

Митус Анна Юрьевна, студентка кафедры ботаники ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, 060193-93@mail.ru

Мунхуу Ундраа, м. н. с., Институт Ботаники АН Монголии, г. Улаанбаатар (Улан-Батор), zuunnast_2004@yahoo.com

Мякошина Юлия Анатольевна, к. б. н., м. н. с. лаб. биосистематики и цитологии, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, julia_myakoshina@yahoo.com

Нам Галина Алексеевна, к. б. н., гл. н. с. лаборатории микологии и альгологии, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, namg@mail.ru

Некратова Наталья Алексеевна, д. б. н., с. н. с., зав. лабораторией флоры и растительных ресурсов, «Национальный исследовательский Томский государственный университет», г. Томск, nnekrat@gmail.com

Нефедова Ольга Владимировна, кафедра водных и наземных экосистем, Институт фундаментальной биологии и биотехнологии Сибирского федерального университета (ИФБиБ СФУ), г. Красноярск, iyamskikh@mail.ru

Николаева Светлана Александровна, к. б. н., с. н. с., Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск

Носов Николай Николаевич, к. б. н., н. с. лаб. биосистематики и цитологии, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, nnosov2004@mail.ru

Нурашов Сатбай Бакытбаевич, к. б. н., зав. лаб. микологии и альгологии РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, nurashs@mail.ru

Овчарова Наталья Владимировна, к. б. н., ст. преподаватель кафедры ботаники, ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, ovcharova_n_w@mail.ru

Окорокова Елена Сергеевна, магистрант кафедры экологии, Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, elena.meteli@mail.ru

Олонова Марина Владимировна, д. б. н., проф. кафедры ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский госуниверситет, г. Томск, olonova@list.ru

Омархаджиева Фатима Сагудиновна, к. б. н., доц. каф. физического воспитания ЧГПИ, г. Грозный, fatima.sintem@gmail.com

Отрадных Ирина Геннадьевна, н. с., лаборатории экологической морфологии, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы

Пермитина Валерия Николаевна, к. б. н., в. н. с., РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, v.permitina@mail.ru

Петрук Анастасия Андреевна, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, pet.a@mail.ru

Полякова Татьяна Александровна, к. б. н., с. н. с., доц., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова, г. Москва, tat-polyakova@yandex.ru

Потемкина Олеся Валерьевна, к. б. н., м. н. с. лаборатории дендрологии, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, ol.potemkina@mail.ru

Прохоренко Нина Борисовна, к. б. н., доц. кафедры ботаники, Казанский госуниверситет, г. Казань, nbprokhorenko@mail.ru

Пунина Елизавета Ольгердовна, к. б. н., с. н. с. лаб. биосистематики и цитологии, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, elizaveta_punina@mail.ru

Райхерт Анна Ивановна, Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова, институт естественных наук и математики, г. Абакан, anna.rajxert@mail.ru

Рахимова Елена Владимировна, д. б. н., гл. н. с. лаборатории микологии и альгологии, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, evrakhim@mail.ru

Реут Антонина Анатольевна, к. б. н., н. с., ФГБУН Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, г. Уфа, Республика Башкортостан, svetok.79@mail.ru

Рогожина Татьяна Юрьевна, Якутский ботанический сад Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, Botsad_nefu@mail.ru

Родионов Александр Викентьевич, д. б. н., проф., зав. лаб. биосистематики и цитологии, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, каф. цитологии и гистологии Санкт-Петербургского государственного университета, г. Санкт-Петербург, avrodionov@binran.ru

Романова Наталья Геннадьевна, к. б. н., доц. каф. ботаники ГОУ ВПО «Кемеровский государственный университет», Кемерово, chatn@yandex.ru

Савчук Дмитрий Анатольевич, к. б. н., Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, savchuk@imces.ru

Саметова Эльмира Сайлаухановна, к. б. н., Ученый секретарь Института ботаники и фитоинтродукции КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы.

Санданов Денис Викторович, к. б. н., с. н. с. лаборатории флористики и геоботаники, ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, sdenis1178@mail.ru

Сведения об авторах

Селиверстова Алена Сергеевна, ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет», г. Красноярск, alenka1992@list.ru

Силантьева Марина Михайловна, д. б. н., проф., декан биологического факультета, зав. каф. ботаники ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, msilan@mail.ru

Скапцов Михаил Викторович, аспирант каф. ботаники, агроном Южно-Сибирского ботанического сада ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, mr.skaptsov@mail.ru

Соколова Галина Геннадьевна, д. б. н., проф., зав. кафедры экологии, биохимии и биотехнологии ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, sokolovagg@email.asu.ru

Соколова Мария Ивановна, м. н. с., Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул, msokolova@iwer.ru

Соломонова Марина Юрьевна, аспирант кафедры ботаники ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, mmarischca@mail.ru

Сорокин Алексей Николаевич, к. б. н., с. н. с., Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва, a_n_sorokin@mail.ru

Сперанская Наталья Юрьевна, к. б. н., старший преподаватель кафедры ботаники ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, speranskaj@mail.ru

Степанов Николай Витальевич, к. б. н., доц., ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет», г. Красноярск, stepanov-nik@mail.ru

Степанюк Галина Ямгудиновна, к. б. н., доц., Кемеровский государственный университет, г. Кемерово, gstepanjuk@mail.ru

Стрельникова Татьяна Олеговна, к. б. н., с. н. с. лаборатории промышленной ботаники, Институт экологии человека СО РАН, г. Кемерово, strelnikova21@yandex.ru

Сьедина Ирина Анатольевна, н. с., лаборатории экологической морфологии, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы

Тайсумов Муса Анасович, д. б. н., проф., гл. н. с. отдела биологии и экологии АН Чеченской Республики, г. Грозный, musa_taisumov@mail.ru

Таловская Евгения Борисовна, к. б. н., н. с., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, kolegova_e@mail.ru

Тарасова Ирина Викторовна, ведущий инженер, Кемеровский государственный университет, г. Кемерово, pauchny-gerbary@yandex.ru

Терентьева Лариса Юрьевна, старший лаборант-исследователь лаборатории биосистематики и цитологии, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, LTerentyeva@binran.ru

Терехина Татьяна Александровна, д. б. н., проф. кафедры ботаники ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, kafbotasu@mail.ru

Трошкина Виктория Игоревна, аспирант, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, victoria_ivleva@rambler.ru

Тупицына Наталья Николаевна, д. б. н., проф. кафедры биологии и экологии Красноярского государственного педагогического университета им. В.П. Астафьева, flora@krasmail.ru

Тушигмаа Жаргалсайхан, к. б. н. (PhD), н. с., Институт Ботаники АН Монголии, г. Улаанбаатар (Улан-Батор), tushig_j@yahoo.com

Уварова Елена Ивановна, к. б. н., в. н. с., Институт ботаники и фитоинтродукции МО и Н РК, г. Алматы, e.uvarova.almaty@gmail.com

Улзийхутаг Энхмаа, с. н. с., Институт Ботаники АН Монголии, г. Уланбатор, enkhmaa_nu@yahoo.com

Умаров Мухади Умарович, д. б. н., доц., зав. отделом биологии и экологии, экологии АН Чеченской Республики, г. Грозный, umarovbiolog@mail.ru

Урусов Виктор Михайлович, д. б. н., проф. кафедры экологии, школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет, г. Владивосток, semkin@tig.dvo.ru

Усен Капар, к. б. н., с. н. с. лаборатории геоботаники, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КН МОН Республики Казахстан, г. Алматы, ussen.kapar@mail.ru

Уфимцев Владимир Иванович, Институт экологии человека СО РАН, г. Кемерово, uwy2079@gmail.com

Федорова Светлана Владиславовна, старший лаборант, Казанский Федеральный университет, г. Казань, S.V.Fedorova@inbox.ru

Федяева Валентина Васильевна, зав. кафедрой ботаники, доц., Академия биологии и биотехнологии «Южный федеральный университет», г. Ростов-на-Дону, vfedyaeva@gmail.com

Филимонова Елена Олеговна, инженер, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, smelena82@mail.ru

Хайретдинов Савган Сулейманович, к. б. н., доц., Башкирский государственный университет, г. Уфа, savgan54@mail.ru

Харитонцев Борис Степанович, д. б. н., проф., Тобольская государственная социально-педагогическая академия им. Д.И. Менделеева, г. Тобольск, харитонcev52@mail.ru

Хрусталева Ирина Артуровна, к. б. н., с. н. с. интродукции растений, Институт экологии человека СО РАН, г. Кемерово, atriplex@rambler.ru

Цырендоржиева Ольга Жундуевна, к. б. н., доц., Сахалинский государственный университет, г. Южно-Сахалинск, liana_sakh@rambler.ru

Чернова Наталья Александровна, к. б. н., Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томский государственный университет, г. Томск, naitina@rambler.ru

Чупов Владимир Степанович, д. б. н., в. н. с., Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, nika-egida@mail.ru

Шалимов Александр Петрович, агроном Южно-Сибирского ботанического сада ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, man_biol@mail.ru

Шанцер Иван Алексеевич, д. б. н., с. н. с., ГБС РАН, г. Москва, ischanzer@gmail.com

Шарафутдинова Маулиха Сабировна, аспирант, Тюменский госуниверситет, г. Тюмень, mauliha@yandex.ru

Шатохина Анна Валерьевна, к. б. н., с. н. с., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, г. Москва, shatokhina78@mail.ru

Шереметова Светлана Анатольевна, к. б. н., с. н. с., доц., Институт экологии человека СО РАН, г. Кемерово, ssheremetova@rambler.ru

Ширманов Максим Вячеславович, аспирант каф. ботаники, агроном Южно-Сибирского ботанического сада ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, maks-shirmanov@mail.ru

Шишлова Жанна Николаевна, с. н. с., Ботанический сад «Южный федеральный университет», г. Ростов-на-Дону, shishlova@sfedu.ru

Шмаков Александр Иванович, д. б. н., проф. кафедры ботаники, директор Южно-Сибирского ботанического сада ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул, ssbgbot@mail.ru

Шмаков Николай Александрович, аспирант, Институт цитологии и СО РАН, г. Новосибирск, saweron@inbox.ru

Шмараева Антонина Николаевна, с. н. с., Ботанический сад «Южный федеральный университет», г. Ростов-на-Дону, anshmaraeva@sfedu.ru

Шурупова Маргарита Николаевна, аспирант, «Национальный исследовательский Томский государственный университет», г. Томск, rita.shurupova@inbox.ru

Юдина Полина Константиновна, м. н. с., Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, polina.yudina@botgard.uran.ru

Юзефович Филипп Сергеевич, аспирант, Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева, г. Красноярск, garmaline@ro.ru

Ямских Ирина Евгеньевна, к. б. н., доц. кафедры водных и наземных экосистем, Сибирский федеральный университет, г. Красноярск, iyamskikh@mail.ru

Magsar Urgamal, Head of Department of the Botany, Institute of General and Experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences, urgaa2007@gmail.com

СОДЕРЖАНИЕ

Флора Южной Сибири, Монголии и сопредельных территорий

Белоус В.Н. Раритетное сообщество Воровсколесских высот (Ставропольская возвышенность)	5
Бондаревич Е.А., Коцюржинская Н.Н. Новые местонахождения <i>Tripogon chinensis</i> (Franch.) Hack. (Poaceae) в Восточном Забайкалье	12
Лагунова Е.Г., Райхерт А.И. Анализ флоры заказника «Краснотуранский бор»	17
Нурашов С.Б., Саметова Э.С. Водоросли Рахмановского озера (Казахстанский Алтай)	20
Рахимова Е.В., Нам Г.А., Ермакова Б.Д., Джетигенова У.К., Есенгулова Б.Ж., Жахан Н. Инвентаризация микобиоты Юго-Западного Алтая (в пределах Казахстана)	22
Селиверстова А.С., Степанов Н.В. Сравнение ценопопуляций <i>Achillea millefolium</i> L. sensu lato в Енисейско-Чунском фрагменте ареала	36
Терёхина Т.А. Карантинные сорные растения Южной Сибири	41
Урусов В.М., Варченко Л.И. Зоны контакта глобального и регионального уровня: видообразование, эндемизм	47
Харитонцев Б.С. Анатомические признаки гибридов <i>Equisetum</i> и интерпретация их местонахождений на юге Тюменской области	57
Хрусталева И.А. Флора боров дельт ложбин древнего стока	60
Хрусталева И.А., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А. Находки редких видов в Алтайском крае	64
Шереметова С.А. Особенности поясно-зональной структуры флоры бассейна реки Томи	66
Улзийхутаг Энхмаа Таксономическая структура флоры хребта Богдхан Монголии	71

Изучение растительного покрова Алтая, Сибири и Монголии

Елесова Н.В., Силантьева М.М. Растительный покров планируемого памятника природы «Скальный каньон на реке Кизиха (Каменная речка)»	79
Зарубина Е.Ю., Соколова М.И. Флористическое разнообразие и особенности зарастания водоема-охладителя Беловской ГРЭС (Кемеровская область)	82
Кердяшкин А.В., Котухов Ю.А. Состав флоры и растительности Бакырчикского месторождения	86
Кривобоков Л.В., Зверев А.А. Классификация растительности и особенности ценофлоры лиственничных лесов криолитозоны Средней Сибири (бассейн р. Нижняя Тунгуска)	99
Потемкина О.В. Морфологическая изменчивость <i>Juniperus sabina</i> L. (Cupressaceae) юга Западной Сибири	105
Стрельникова Т.О., Манаков Ю.А., Куприянов А.Н., Уфимцев В.И., Куприянов О.А. Растительный покров Караканского хребта и его изучение	110
Уртнасан М., Любарский Е.Л. Пастбищная дигрессия в сухих степях Северной части Центральной Монголии	115
Шарафутдинова М.С. Участие <i>Actaea spicata</i> и <i>Actaea erythrocarpa</i> в формировании травянистого яруса липняков юга Тюменской области	118
Юзефович Ф.С., Тупицына Н.Н. История исследования растительного покрова Ангаро-Чунского междуречья (Богучанский район Красноярского края)	121

Систематика отдельных таксонов

Magsar Urgamal, Chinbat Sanchir Plants of the family Apiaceae to the flora of Mongolia	125
Гревцова А.Т. Кизильник Логгинова – новый вид <i>Cotoneaster</i> для флоры Южной Сибири	135
Евдокимов И.Ю. Обзор систем семейства Ranunculaceae Juss. в хронологической последовательности	140
Кечайкин А.А. Заметки о лапчатках Алтая (<i>Potentilla</i> , Rosaceae). 3. Три редких эндемика Западной Монголии	145
Конорева Л.А. Род <i>Micarea</i> Fr. в России: распространение отдельных таксонов	148
Пунина Е.О., Носов Н.Н., Мякошина Ю.А., Гнутиков А.А., Шмаков А.И., Олонова М.В., Родионов	

А.В. О роде <i>Catabrosa</i> на Алтае	152
Трошкина В.И. Диагностические признаки чашечки цветка в систематике рода <i>Geranium</i> L. (Geraniaceae Juss.)	157
Шалимов А.П. Морфологии спорангиев в систематике рода <i>Polypodium</i> L.	168

Геоботаника и ресурсование

Гемеджиева Н.Г. Анализ видового и ресурсного потенциала лекарственной флоры Казахстана	173
Зоёо Д., Ундраа М. Динамика фитоценозов после рубки ухода в псевдотаежных лиственничных молодняках	182
Димеева Л.А., Усен К. Высотно-поясная дифференциация растительного покрова Киргизского хребта в пределах Казахстана	185
Королькова Е.Э., Манзий Д.Д. Проблема классификации функциональной организации степной растительности Западного Прибайкалья	190
Костикова В.А., Высочина Г.И., Кукушкина Т.А., Петрук А.А. Биологически активные вещества <i>Rheum compactum</i> L.	194
Котухов Ю.А., Данилова А.Н., Ануфриева О.А., Кубентаев С.А. Фитоценотическая характеристика и ресурсная оценка <i>Allium nutans</i> L. на хребте Калбинском в Казахском Алтае	198
Мартынова М.А., Лобанов А.И. Сукцессионные процессы на стихийно законсервированных землях на юге Средней Сибири	205
Некратова Н.А., Шурупова М.Н. Расчет периодичности заготовок лекарственного сырья в целях рационального использования растительных ресурсов	209
Овчарова Н.В., Донцов А.А. Использование данных дистанционного зондирования земли для геоботанического мониторинга травяных сообществ Алтайского края	214
Санданов Д.В. Оценка фитоценотической приуроченности восточноазиатских степных растений в связи с демографическими характеристиками популяций	219
Соколова Г.Г. Влияние опаживания на видовой состав и структуру березовых колков Алтайского края	225
Соколова Г.Г. Пространственная дифференциация травянистых растений на склонах разной экспозиции ..	228
Тушигмаа Ж. Естественное заселение степных участков сосной обыкновенной на Западном Хэнтэе в Монголии	232
Хайретдинов С.С. Дикорастущие пищевые растения в быту у горных башкир и народов Южной Сибири ..	236

Морфология и биология отдельных видов

Аверьянова Е.А. Особенности биологии и экологии <i>Ophrys oestriifera</i> Vieb. (Orchidaceae) в Сочинском Причерноморье	240
Барсукова И.Н. Краткие итоги развития <i>Prunella vulgaris</i> L. в условиях интродукции в Красноярском крае	250
Гальцова Т.В., Силантьева М.М. Изучение видов рода <i>Astragalus</i> в качестве кормовых трав для сухостепной зоны Кулунды	253
Гусева А.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Scutellaria grandiflora</i> Sims. (Lamiaceae)	257
Жапова О.И., Анцупова Т.П. Морфология и анатомия <i>Allium senescens</i> L., произрастающего на территории юго-восточного Забайкалья	259
Ковригина Л.Н., Степанюк Г.Я., Камынина Н.А. Строение стебля ячменя гривастого (<i>Hordeum Jubatum</i> L.)	265
Киселева Т.И. Рост и развитие годичного побега <i>Amygdalus nana</i> L.	269
Кокорева И.И., Оградных И.Г., Съедина И.А. Современное распространение видов рода <i>Allium</i> L. в Зайлиском Алатау (Северный Тянь-Шань)	273
Костиков Д.К., Банаев Е.В. Фенотипическая изменчивость <i>Atraphaxis frutescens</i> (L.) C. Koch в Сибири	276

Отрадных И.Г., Съедина И.А., Кокорева И.И. Популяционные и морфологические особенности редкого вида <i>Adonis tianschanica</i> (Adolf) Lipsch. (Ranunculaceae)	280
Прохоренко Н.Б., Зайнуллина А.М. Структурные, биологические и экологические особенности <i>Centaurium erythraea</i> Rafn на территории Татарстана	284
Реут А.А., Миронова Л.Н. Изучение морфологии плодов и семян некоторых представителей рода <i>Paeonia</i> L. в Башкортостане	288
Романова Н.Г. Структура ценопопуляций <i>Fragaria vesca</i> L. в различных местообитаниях	291
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	295
Тайсумов М.А., Умаров М.У., Астамирова М.А.-М., Абдурзакова А.С., Исраилова С.А., Омархаджиева Ф.С. Некоторые вопросы генезиса морфологических признаков семян семейства Caryophyllaceae Juss.	301
Федорова С.В. <i>Asarum europaeum</i> L. (Aristolochiaceae): полицентрическая модель строения организма, морфометрия, продуктивность	308

Молекулярные методы в исследовании растений и хемосистематика

Агафонов А.В., Кобозева Е.В., Асбаганов С.В., Шмаков Н.А. Современные достижения и перспективы в построении филогенетически ориентированной системы таксонов рода <i>Elymus</i> (Poaceae: Triticeae)	314
Асбаганов С.В., Кобозева Е.В., Агафонов А.В. Анализ нуклеотидных последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 rDNA <i>Sorbocotoneaster pozdnjakovii</i> Rojark. в сравнении с видами из родов <i>Cotoneaster</i> Medik. и <i>Sorbus</i> L. ..	323
Добрякова К.С. Изменчивость последовательностей ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 и TRNL-TRNF видов рода <i>Elymus</i> L. секции <i>Turczaninovia</i> (Nevski) Tzvel.	328
Дымшакова О.С., Кривенко Д.А., Жмудь Е.В. Анализ генетического родства полулуноплодных астрагалов (Fabaceae> <i>Astragalus</i> > <i>Cenantrum</i> > <i>Semilunaria</i>) методом AFLP	332
Косачёв П.А., Иванова М.С., Скапцов М.В. Содержание ДНК и уровни пloidности мытников Алтая	336
Крамина Т.Е., Мещерский И.Г., Белоконь М.М., Шанцер И.А. Генетическая изменчивость видов секции <i>Lotus</i> рода <i>Lotus</i> (Leguminosae) в азиатской части России и на сопредельных территориях по данным ядерных микросателлитных маркеров и последовательностей <i>trnL-trnF</i> хп ДНК	341
Кутлунина Н.А., Мамаева П.О., Беляев А.Ю. Генетическая изменчивость тюльпана поникающего (<i>Tulipa patens</i>) в Уральской части ареала по аллозимным маркерам	348
Лях Е.М. Изменение методики экстракции геномной ДНК для сортов <i>Syringa vulgaris</i> L.	351
Полякова Т.А., Шатохина А.В., Ширманов М.В., Бондаренко Г.Н. Оценка таксономических отношений у сибирских представителей секции <i>Chamaedryon</i> Ser. рода <i>Spiraea</i> L. (Rosaceae Juss.) на основе анализа нуклеотидного полиморфизма ITS-региона	353
Родионов А.В., Носов Н.Н., Коцинян А.Р., Коцербуба В.В., Пунина Е.О., Гнутиков А.А., Терентьева Л.А. Межвидовая гибридизация в эволюции Poaceae	359
Скапцов М.В., Белкин Д.Л., Кечайкин А.А., Куцев М.Г., Шмаков А.И. Полиморфизмы горных и горно-равнинных популяций некоторых представителей флоры АГС и перспективы их сохранения в культуре <i>in vitro</i>	375
Чупов В.С. Анализ межродовых границ в филогенетических последовательностях <i>Mahonia</i> – <i>Berberis</i> и <i>Vancouveria</i> – <i>Epimedium</i>	380
Ямских И.Е., Нефедова О.В. Полиморфизм популяций <i>Stachys sylvatica</i> в горах Южной Сибири	393

Экология растений и фитоиндикация

Бочаров А.Ю., Савчук Д.А. Динамика радиального роста и плодоношения деревьев кедра и лиственницы на Южно-Чуйском хребте (Горный Алтай)	398
Боярских И.Г. Изменение вторичного метаболизма растений в зонах активных сейсмоструктурных проявлений Горного Алтая	403

Глазырина М.А., Лукина Н.В., Огорокова Е.С. <i>Potentilla bifurca</i> L. на техногенных субстратах	407
Валиулина А.Ф., Голованова Т.И. <i>Trichoderma</i> как агент защиты растений в условиях стресса	415
Ефимов Д.Ю. Структура растительных сообществ Бородинского угольного разреза (Красноярский край, Рыбинский район) при рекультивации	418
Зверева Г.К. Структурная организация хлоренхимы хвои у видов родов <i>Picea</i> A. Dietr. и <i>Pinus</i> L. (Pinaceae)	421
Китаева Т.Ю., Гаевский Н.А. Особенности фотосинтеза внелистных пигментов в побегах некоторых представителей древесных и кустарниковых форм растений Юга Сибири при переходе от активной вегетации к покою	426
Куликова А.И. Состояние пыльцы <i>Lonicera caerulea</i> в локальной зоне геолого-геофизической неоднородности Горного Алтая	429
Митрофанова Е.Ю. Особенности состава и количества диатомовых водорослей в донных отложениях мелководного озера (на примере Манжерокского озера, Алтай)	433
Николаева С.А., Филимонова Е.О., Диркс М.Н. Реакция растительности на сход селей и лавин в горно-ледниковом бассейне Актру	438
Пермитина В.Н. Посттехногенное формирование растительного покрова нефтепромыслов Прикаспийского региона.....	445
Таловская Е.Б. Онтогенетическая структура ценопопуляций вегетативно-подвижных видов из рода <i>Thymus</i> L.	450
Филимонова Е.О., Диркс М.Н. Изучение естественного возобновления <i>Pinus sibirica</i> Du Tour и <i>Larix sibirica</i> Ledeb. на верхней границе распространения на Южно-Чуйском хребте	453
Чернова Н.А., Велисевич С.Н. Структура болотных фаций как фактор морфогенеза жизненных форм сосны кедровой сибирской	457
Шатохина А.В. Эколого-ценотические позиции видов растений техногенных ландшафтов (Ерковецкий угольный разрез, Амурская область)	461
Юдина П.К., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Иванов Л.А. Внутривидовое варьирование показателей мезоструктуры листа степных растений в Западном Забайкалье	466

Роль ботанических садов в изучении и сохранении биоразнообразия растений

Куклина Т.Э., Мерзлякова И.Е. Декоративные деревья и кустарники в озеленении г. Томска	470
Сорокин А.Н. Древесные породы для «Библейского сада» в открытом грунте средней полосы России	479
Уварова Е.И. Интродукция и сохранение теневыносливых многолетников на юго-востоке Казахстана	483
Гэрэлчулуун Я. Рост и развитие <i>Spiraea flexouosa</i> Fisch. ex Cambess. в Ботаническом саду Монголии	486

Охрана растений

Андреева Е.Б. «Краснокнижные» виды сосудистых растений заповедника «Столбы»	489
Афанасьева Е.А., Данилова Н.С., Рогожина Т.Ю. Интродукция семейств <i>Liliaceae</i> и <i>Iridaceae</i> в Ботаническом саду СВФУ	492
Елисафенко Т.В. Сохранение биоразнообразия видов рода <i>Viola</i> в Алтайском крае и Республике Алтай	496
Ковригина Л.Н., Филиппова А.В., Романова Н.Г., Тарасова И.В. Особенности структуры ценопопуляций солодки уральской (<i>Glycyrrhiza uralensis</i> Fischer) в Кузнецкой котловине	501
Федяева В.В., Шмаряева А.Н., Шишлова Ж.Н. Новая популяция <i>Salvia austriaca</i> Jacq. в Ростовской области	504
Цырендоржиева О.Ж. Деревянистые лианы острова Сахалин, нуждающиеся в охране	510
Шурупова М.Н., Гуреева И.И., Некратова Н.А. Популяционная биология редких видов <i>Saussurea</i> на Кузнецком Алатау	512

Информация об авторах	518
-----------------------------	-----

CONTENTS

Flora of South Siberia, Mongolia and adjacent areas

Belous V.N. Rare community of Vorovskolesskyye Heights (Stavropol Upland)	5
Bondarevich E.A., Kotsyurzhinskaya N.N. New locations of <i>Tripogon chinensis</i> (Franch.) Hack. (Poaceae) in East Transbaikalia	12
Lagunova E.G., Raichert A.I. Analysis of flora of the wildlife area «Krasnoturanskyi bor»	17
Nurashov S.B., Sametova E.S. Algae of Rakhmanovsk lake (Kazakhstan Altai)	20
Rakhimova Y.V., Nam G.A., Yermekova B.D., Jetigenova U.K., Yessengulova B. Zh., Zhakhan N. Inventory of mycobiota in South-West Altai (Within Kazakhstan)	22
Seliverstova A.S., Stepanov N.V. Comparison of cenopopulations of <i>Achillea millefolium</i> L. sensu lato in Yenisey-Chunsky part of its area	36
Terekhina T.A. Quarantine weeds of Southern Siberia	41
Urusov V.M., Varchenko L.I. The contact area of the global and regional level: speciation, endemism	47
Kharitonov B.S. Anatomical characteristics of <i>Equisetum</i> hybrids and interpretation of their localities in the South of the Tyumen region	57
Khrustaleva I.A. Flora of the pine forests deltas ancient ravines	60
Khrustaleva I.A., Strelnikova T.O., Kuprijanov O.A. Finds of rare species in the Altai Region	64
Sheremetova S.A. Features of belt-zonal structure of flora of Tom' river basin	66
Uziikhutag Enkhmaa Taxonomic structure of the flora of Bogdkhan mountain in Mongolia	71

Study of vegetation of Altai, Siberia and Mongolia

Elesova N.V., Silantjeva M.M. The vegetation of proposed nature monument «Rocky canyon on the river Kiziha (Stone river)»	79
Zarubina E. Yu., Sokolova M.I. Floristic diversity and peculiarities of overgro wing the cooling pond of Belovskaya state district power station (Kemerovo region)	82
Kerdyashkin A.V., Kotukhov Yu.A. Composition of flora and vegetation of Bakyrchik field	86
Krivobokov L.V., Zverev A.A. Classification of plant community and traits of coenoflora of larch forests of Middle Siberia permafrost zone (Nizhnyaya Tunguska River basin)	99
Potemkina O.V. Morphological variation in <i>Juniperus sabina</i> L. (Cupressaceae) from the south of West Siberia	105
Strelnikova T., Manakov Y., Kuprijanov A., Ufimtsev V., Kuprijanov O. Vegetation cover of Karakan ridge and its research	110
Urtnasan M., Lyubarsky E.L. The dry steppes pasture degradation at the North part of Central Mongolia	115
Sharafutdinova M.S. Participation of <i>Actaea spicata</i> L. and <i>Actaea erhytrocarpa</i> L. in forming of herbaceous tier lime-tree on south of the Tyumen region	118
Yuzefovich F.S., Tupitsyna N.N. The history of the reseach of vegetation cover in the Angara-Chunsky interfluve (Boguchansky district of Krasnoyarsk territory)	121

Systematics of different taxa

Magsar Urgamal, Chinbat Sanchir Plants of the family Apiaceae to the flora of Mongolia	125
Grevtsova A.T. <i>Cotoneaster logginovii</i> – new species of <i>Cotoneaster</i> from the flora of South Siberia	135
Yevdokimov I. Yu. The system review of family Ranunculaceae Juss. in chronological order	140
Kechaykin A.A. Notes on <i>Potentilla</i> (Rosaceae) of Altai. 3. Three rare endemics of Western Mongolia	145
Konoreva L.A. Lichen genus <i>Micarea</i> Fr. in Russia: the distribution of some taxa	148
Punina E.O., Nosov N.N., Myakoshina Yu.A., Gnutikov A.A., Shmakov A.I., Oloнова M.V., Rodionov A.V. About <i>Catabrosa</i> genus in the Altai	152
Troshkina V.I. The diagnostic features of the flo wer calyx in taxonomy of the genus <i>Geranium</i> L. (Geraniaceae Juss.)	157
Shalimov A.P. The morphology of sporangia in the taxonomy of the genus <i>Polypodium</i> L.	168

Geobotany and resource science

Gemejiyeva N.G. Analysis of specific and resource potential of the medicinal flora of Kazakhstan	173
Zoyo D., Undraa M. Plant community dynamic after selective cutting in young growth pseudotaiga larch stand	182
Dimeyeva L.A., Ussen K. Altitudinal differentiation of vegetation cover of Kyrgyz mountain range in the borders of Kazakhstan	185
Korolkova E.E., Manziy D.D. The problem of classification of the functional organization of steppe vegetation in the Western Cisbaikalia	190
Kostikova V.A., Vysochina G.I., Kukushkina T.A., Petruk A.A. Biologically active substances of <i>Rheum compactum</i> L.	194
Kotukhov Y.A., Danilova A.N., Anufrieva O.A., Kubentaev S.A. Phytocenotic specification and resource evaluation of <i>Allium nutans</i> L. on the Kalba mountain range in Kazakhstan Altai	198
Martynova M.A., Lobanov A.I. Plant succession processes on spontaneously preserved lands in the south of Central Siberia	205
Nekratova N.A., Shurupova M.N. Harvesting periodicity of medicinal plants: calculation for sustainable use of plant resources	209
Ovcharova N.V., Dontsov A.A. The use of remote sensing data for geobotanical monitoring of the grass communities in Altai krai	214
Sandanov D.V. The assessment of phytocoenotic confinement of East-Asian steppe plants in connection with population demography	219
Sokolova G.G. The effect of ploughing on the species composition and structure of birch groves of the Altai territory	225
Sokolova G.G. Spatial differentiation of herbaceous plants on the slopes of different exposition	228
Tushigmaa J. Natural settlement of steppe areas by <i>Pinus sylvestris</i> in western khentei of Mongolia	232
Khayretdinov S.S. Wild food plants for mountain bashkirs and peoples of Southern Siberia	236

Morphology and biology of different species

Averyanova E.A. Features of biology and ecology of <i>Ophrys oestriifera</i> Bieb. (Orchida ceae) in Sochi Black Sea Coast.	240
Barsukova I.N. Brief summary of development of <i>Prunella vulgaris</i> L. under the introduction conditions in Krasnoyarsk krai	250
Galtsova T.V., Silantyeva M.M. The study of <i>Astragalus</i> species as forage grasses for dry steppe zone of Kulunda	253
Guseva A.A. Ontogenetic structure of <i>Scutellaria grandiflora</i> Sims. (Lamiaceae) coenopopulations	257
Zhapova O.I., Antsupova T.P. Morphology and anatomy of <i>Allium senescens</i> L. growing in the South-Eastern Transbaikalia	259
Kovrigina L.N., Stepanuk G.Ya., Kamynina N.A. The structure of the stem bearded barley (<i>Hordeum jubatum</i> L.)	265
Kiseleva T.I. Growth and development of <i>Amygdalus nana</i> L. annual shoot	269
Kokoreva I.I., Otradnykh I.G., S'edyna I.A. Modern allocation <i>Allium</i> L. species in Trans Ili Alatau (the Northern Tien Shan)	273
Kostikov D.K., Banaev E.V. Phenotypic variability of <i>Atraphaxis frutescens</i> (L.) C. Koch in Siberia	276
Otradnykh I.G., S'edina I.A., Kokoreva I.I. Populational and morphological peculiarities of the rare species <i>Adonis tianschanica</i> (Adolf) Lipsch. (Ranunculaceae)	280
Prokhorenko N.B., Zainullina A.M. The structural, biological and ecological features of <i>Centaurium erythraea</i> Rafn in Tatarstan	284
Reut A.A., Mironova L.N. Study of fruits and seeds morphology of some <i>Paeonia</i> L. species introduced in Bashkortostan	288
Romanova N.G. The <i>Fragaria vesca</i> L. coenopopulations structure in different habitats	291
Solomonova M.Yu., Speranskaya N.Yu., Silantyeva M.M., Mitus A.A. Incidence of phytoliths at form trapeziform short cells of grasses of different ecological groups in the south of Western Siberia	295

Taisumov M.A., Umarov M.U., Astamirova, M.A.-M., Abdurzakova A.S., Israilov S.A., Omarhadzhieva F.S. Some questions the genesis of morphological characters of seeds Caryophyllaceae Juss. family	301
Fedorova S.V. <i>Asarum europaeum</i> L. (Aristolochiaceae): polycentric structure model of the organism, morphometric, productivity	308

Molecular methods in the study of plants and chemosystematics

Agafonov A.V., Kobozeva E.V., Asbaganov S.V., Shmakov N.A. Current achievements and perspective view for construction of a phylogenetically oriented system of taxa in the genus <i>Elymus</i> (Poaceae: <i>Triticeae</i>)	314
Asbaganov S.V., Kobozeva E.V., Agafonov A.V. The analysis of ITS1-5.8S-ITS2 rDNA nucleotide sequences of <i>Sorbocotoneaster pozdnjakovii</i> Pojark. in comparison with species from the genera <i>Cotoneaster</i> Medik. and <i>Sorbus</i> L.	323
Dobryakova K.S. The ITS1-gene 5.8S rRNA-ITS2 and TRNL-TRNF sequences variability of <i>Elymus</i> L. species of the section <i>Turczaninovia</i> (Nevski) Tzvel.	328
Dymshakova O.S., Krivenko D.A., Zhmud E.V. Analysis of genetic relationship among semilunar fruit <i>Astragalus</i> (<i>Fabaceae</i> > <i>Astragalus</i> > <i>Cenantrum</i> > <i>Semilunaria</i>) by AFLP	332
Kosachev P.A., Ivanova M.S., Skaptsov M.V. The DNA content and ploidy level of <i>Pedicularis</i> L. Altai	336
Kramina T.E., Meschersky I.G., Belokon M.M., Schanzer I.A. Genetic variability of species of the genus <i>Lotus</i> section <i>Lotus</i> (Leguminosae) in Asian part of Russia and adjacent territories as inferred from nuclear microsatellite markers and plastid <i>trnL-trnF</i> DNA markers	341
Kutlunina N.A., Mamaeva P.O., Belyaev A.Yu. Genetic variation of <i>Tulipa patens</i> based on the allozyme markers in the Ural part of the area	348
Lyakh E.M. Changes in methods of extracting genomic DNA for <i>Syringa vulgaris</i> L. cultivars	351
Polyakova T.A., Shatokhina A.V., Shirmanov M.V., Bondarenko G.N. Taxonomy relationships evaluation of the siberian representatives of <i>Spiraea</i> L. (section <i>Chamaedryon</i> Ser., Rosaceae Juss.) based on the ITS sequences polymorphism	353
Rodionov A.V., Nosov N.N., Kotsinyan A.R., Kotseruba V.V., Punina E.O., Gnutikov A.A., Terent'eva L.A. Interspecies hybridization in grass evolution	359
Skaptsov M.V., Belkin D.L., Kechaikin A.A., Kutsev M.G., Shmakov A.I. Polymorphism of mountain and mountain plain populations of some species of flora AMC and perspectives their conservation <i>in vitro</i>	375
Chupov V.S. Analysis of intergeneric boundaries in phylogenetic sequences <i>Mahonia</i> – <i>Berberis</i> and <i>Vancouveria</i> – <i>Epimedium</i> (Berberidaceae, Angiospermae)	380
Yamskikh I.E., Nefedova O.V. Polymorphism of <i>Stachys sylvatica</i> L. populations in the mountains of Southern Siberia	393

Plant ecology and phytoindication

Bocharov A.Yu., Savchuk D.A. Radial increment and seed cone production of Siberian stone pine and Siberian larch trees in Yuzhno-Chuisky Range (the Altai Mountains)	398
Boyarskikh I.G. Change of plants secondary metabolism in areas of active seismotectonic manifestations of the Altai Mountains	403
Glazyrina M.A., Lukina N.V., Okorokova E.S. <i>Potentilla bifurca</i> L. on anthropogenic substrates	407
Valiulina A.F., Golovanova T.I. Trichoderma as an agent of plant protection under stress	415
Efimov D.Yu. Structure of plant communities of Borodino coal heap (Krasnoyarsk krai, Rybinsk district) during reclamation	418
Zvereva G.K. Structural organization of chlorenchyma in the needles of genera <i>Picea</i> A. Dietr. and <i>Pinus</i> L. (Pinales) species	421
Kitayeva T.Y., Gaevsky N.A. Characteristics of photosynthetic pigments in the stem of some tree and shrub forms of plants in the South of Siberia in autumn, between the growing season and winter dormancy	426
Kulikova A.I. Condition of <i>Lonicera caerulea</i> pollen in the local area of geological and geophysical heterogeneity of Altai Mountains	429
Mitrofanova E.Yu. Features of composition and abundance of diatom algae in bottom sediments of a shallow lake (lake Manzherokskoye as a case study, Altai)	433

Nikolaeva S.A., Filimonova E.O., Dirks M.N. Response of vegetation on debris flows and avalanches in the mountain glacial basin Aktru	438
Permitina V.N. Post-technogenic formation of the natural vegetation of the oil fields in Caspian region	445
Talovskaya E.B. Ontogenetic structure of coenopopulations of vegetatively mobile <i>Thymus</i> species	450
Filimonova E.O., Dirks M.N. Study of reproduction of <i>Pinus sibirica</i> Du Tour and <i>Larix sibirica</i> Ledeb. on the tree line on the Yuzhno-Chuisky Range	453
Chernova N.A., Velisevich S.N. Structure of bog habitats as a factor of the Siberian stone pine life forms formation	457
Shatokhina A.V. Ecocenotic position of plants species of technogenic landscapes (Yerkovetsky coal mine, Amur region)	461
Yudina P.K., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Ivanov L.A. Intracpecific variation of leaf mesostructure of some species in semi-arid regions in Western Transbaikalia	466

The role of botanical gardens in the study and conservation of plant diversity

Kuklina T.E., Merzlyakova I.E. Ornamental trees and shrubs in Tomsk landscape gardening	470
Sorokin A.N. Trees and shrubs for «biblical garden» in the open ground in central Russia	481
Uvarova E.I. Introduction and conservation of shade tolerant perennials in the south-east of Kazakhstan	483
Gerelchuluun Ya. Possibility to use <i>Spiraea flexousa</i> Fisch. ex Cambess. in the botanical garden of Mongolia	486

Plant protection

Andrejeva E.B. The vascular plants of Red books of thenature reserve «Stolby»	489
Afanasieva E.A., Danilova N.S., Rogozhina T.Yu. Introduction Liliaceae and Iridaceae in the Botanical garden of NEFU	492
Elisafenko T.V. Conservation of biodiversity of <i>Viola</i> L. species in Altai krai and Altai Republic	496
Kovrigina L.N., Filippova A.V., Romanova N.G., Tarasova I.V. Features of the structure of <i>Glycyrrhiza uralensis</i> coenopopulations in the territory of the Kuznetsk basin	501
Fedyayeva V.V., Shmaraeva A.N., Shishlova J.N. The new population of <i>Salvia austriaca</i> Jacq. in Rostov-on-Don province	504
Tsyrendorzhiev O.Zh. The ligneous lianas of Sakhalin island, needing protection	510
Shurupova M.N., Gureeva I.I., Nekratova N.A. Population biology of rare <i>Saussurea</i> species in the Kuznetsk Alatau	512
Information about authors	518

Научное издание

Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии

Сборник научных статей по материалам
Четырнадцатой международной научно-практической конференции
(Барнаул, 25–29 мая 2015 г.)

Ответственные редакторы: А.И. Шмаков, Т.М. Копытина
Технический редактор: А.В. Волынкин
Корректоры: Т.М. Копытина, Т.А. Сеницына, М.С. Иванова
Верстка оригинал-макета: А.В. Волынкин, П.А. Косачев

Фото на обложке из коллекции П.А. Косачева

Подписано в печать 07.09.2015 г.
Объем 33 уч.-изд. л. Формат 1/8. Бумага офсетная.
Гарнитура Times New Roman. Тираж 100 экз. Заказ № 271
Отпечатано в типографии Алтайского госуниверситета
656049, г. Барнаул, ул. Димитрова, 66