

	Название статьи	Страницы	Цит.
<input type="checkbox"/>	ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МИКСОМИЦЕТОВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЧАСТИ ВЕРХНЕГО ПРИОБЬЯ Власенко А.В., Новожилов Ю.К.	3-8	1
<input type="checkbox"/>	РОД POLYPORUS (POLYPORACEAE, BASIDIOMYCOTA) В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ Власенко В.А.	9-14	2
<input type="checkbox"/>	ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ОБ УЛЬТРАСКУЛЬПТУРЕ ПОВЕРХНОСТИ ВНЕШНЕЙ ОБОЛОЧКИ ООСПОРЫ CHARA ALTAICA (STREPTORHYZA: CHARALES) Романов Р.Е.	15-19	0
<input type="checkbox"/>	СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФИТОПЛАНКТОНА КРУПНЫХ РЕК ЦЕНТРАЛЬНО-ЯКУТСКОГО ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНА Ремигайло П.А.	20-27	1
<input type="checkbox"/>	ВОДОРОСЛИ СОЛОНОВАТОГО ОЗЕРА ЛИСТВЕНКИ (УЧАСТОК ПОДЗАПЛОТЫ, ЗАПОВЕДНИК ХАКАССКИЙ) Науменко Ю.В., Макеева Е.Г.	28-33	1
<input type="checkbox"/>	ПРОДУКТИВНОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ОРЛЯКА СОСНОВОГО (PTERIDIUM PINETORUM, HYPOLEPIDACEAE, PTERIDIOPHYTA) В КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ Пономарев А.В., Гордина Н.П.	34-38	1
<input type="checkbox"/>	СЕКЦИЯ CRYSTALLORHLOMIS РОДА PRIMULA (PRIMULACEAE) ВО ФЛОРЕ РОССИИ Ковтонюк Н.К.	39-48	0
<input type="checkbox"/>	ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ПОДКЛАССА LAMIIDAE В СИБИРИ. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ Годин В.Н.	49-53	3
<input type="checkbox"/>	ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ RHINACTINIDIA EREMOPHILA (ASTERACEAE) Черёмушкина В.А., Королюк Е.А., Королюк А.Ю.	54-60	0
<input type="checkbox"/>	ОБЩАЯ СТРУКТУРА РЕКОМБИНАЦИОННОГО ГЕНПУЛА ELYMUS CANINUS (TRITICEAE: POACEAE) ПО ДАННЫМ СКРЕЩИВАЕМОСТИ И ОЦЕНКИ НАСЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ В ТАКСОНОМИИ Агафонов А.В.	61-70	1
<input type="checkbox"/>	АНАЛИЗ ДОПОЛНЕНИЙ К ФЛОРЕ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ Клещева Е.А.	71-76	0
<input type="checkbox"/>	ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СТЕПНОГО ПОЯСА ИЮСО-ШИРИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ Макунина Н.И., Игай Н.В.	77-84	0
<input type="checkbox"/>	ЛАНДШАФТОБРАЗУЮЩАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ МЕЛАФИРОВОЙ ПОДКОВЫ (КЕМЕРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) Лашинский Н.Н., Макунина Н.И., Писаренко О.Ю., Гуляева А.Ф.	85-99	3
<input type="checkbox"/>	ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЕМЯЗАЧТКА ДВУХ ВИДОВ TROLLIUS (RANUNCULACEAE) Буглова Л.В.	100-103	0
<input type="checkbox"/>	ИССЛЕДОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТНОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ В ЗОНЕ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ Храмова Е.П., Боярских И.Г., Чанкина О.В., Куценогий К.П.	104-107	1
<input type="checkbox"/>	ФИТОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА NITRARIA (NITRARIACEAE) Высочина Г.И., Банаев Е.В., Кукушкина Т.А., Шалдаева Т.М., Ямтыров М.Б.	108-113	2
<input type="checkbox"/>	ИЗМЕНЕНИЕ МЕТАБОЛИЗМА LONICERA CAERULEA L. (CAPRIFOLIACEAE) В ТЕКТЕНИЧЕСКИ АКТИВНОЙ ЗОНЕ ГОРНОГО АЛТАЯ (СЕВЕРО-ЧУЙСКИЙ ХРЕБЕТ) Боярских И.Г., Васильев В.Г., Кукушкина Т.А.	114-119	1
<input type="checkbox"/>	ИССЛЕДОВАНИЕ СОСТАВА И СОДЕРЖАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА SPIRAEA (ROSACEAE) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА Серебрякова В.А., Высочина Г.И.	120-124	4
<input type="checkbox"/>	ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА СЕВЕРНОЙ АЗИИ И ЕГО ГЕНОФОНДА, ПОСВЯЩЕННАЯ 65-ЛЕТИЮ СО ДНЯ ОБРАЗОВАНИЯ ЦЕНТРАЛЬНОГО СИБИРСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА И 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ПРОФЕССОРОВ К.А. СОБОЛЕВСКОЙ И А.В. КУМИНОВОЙ (НОВОСИБИРСК, 23-25 АВГУСТА 2011 Г.) Науменко Ю.В., Байкова Е.В.	125-127	0



ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МИКСОМИЦЕТОВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЧАСТИ ВЕРХНЕГО ПРИОБЬЯ

А.В. Власенко¹, Ю.К. Новожилов²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: Anastasiamix81@mail.ru

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 2, e-mail: Yurinovozhilov@gmail.com

Выявлены фенологические особенности биоты миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья. Анализ включал 908 образцов миксомицетов, принадлежащих к 115 видам. В районе исследования пик спороношения большинства видов приходится на начало лета и середину осени.

Ключевые слова: миксомицеты, фенология, сосновые леса, Верхнее Приобье.

PHENOLOGICAL FEATURES OF MYXOMYCETES IN THE PINE FORESTS ON THE RIGHT-BANK PART OF THE UPPER OB' RIVER

A.V. Vlasenko¹, Yu.K. Novozhilov²

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: Anastasiamix81@mail.ru

²Komarov Botanical Institute, RAS,
197376, St. Petersburg, Popova str., 2, e-mail: Yurinovozhilov@gmail.com

The phenological feature of the myxomycetes in the pine forests on the right-bank part of the upper Ob' River was revealed. The analysis included 908 samples of the myxomycetes belonging to 115 species. The maturing peak lot of the majority species has in the research area on the beginning of summer and on the middle of autumn.

Key words: myxomycetes, phenology, pine forests, upper Ob' River.

ВВЕДЕНИЕ

Плазмодиальные миксомицеты (*Myxomycetes* = *Eumycetozoa*), или слизевики – наземные грибообразные спорообразующие амебоидные протисты, насчитывающие около 900 видов, объединенных в 5 порядков: *Echinosteliales*, *Trichiales*, *Stemonitales*, *Physarales* и *Liceales* (Martin, Alexopoulos, 1969; Olive, 1975). Порядок *Ceratiomyxales* большинство современных исследователей относят к другой крупной группе слизевиков – классу *Protosteliomycetes* (Olive, 1975). Поскольку один из его видов – *Ceratiomyxa fruticulosa* (Müll.) T. Macbr., во многом сходен с плазмодиальными миксомицетами по своей биологии и экологии, а также традиционно рассматривается в сводках, посвященных миксомицетам, поэтому сведения о нем были включены в настоящую работу.

Миксомицеты очень многочисленны в природе. Они относятся к одному из важных звеньев пищевых цепей, оказывая влияние на состав и численность бактерий и дрожжей в почве, листовой подстилке и гнилой древесине (Фефелов, 2006; Madelin, 1984). Слизевики выявлены во всех основных биомах Зем-

ли – от тундры до континентальных пустынь и высокогорий. В умеренных широтах спорофоры миксомицетов развиваются с начала весны до конца осени. Интересно отметить, что некоторые виды массово спороносят в течение всего вегетационного периода, тогда как другие имеют строгую приуроченность к определенным сезонам года. В тропических регионах слизевики могут развиваться круглогодично, но обилие отдельных видов может также быть тесно связано с микроклиматическими условиями конкретного района. Как известно, основные факторы, оказывающие воздействие на сезонную динамику спороношения миксомицетов, – это температурный режим и влажность (Martin, Alexopoulos, 1969). Температурный режим часто является лимитирующим фактором развития многих видов слизевиков даже при наличии оптимальной влажности, что подтверждено рядом исследователей. Например, М. Блеквелл и Р. Гильбертсон отмечают, что *Physarum stramineipes* Lister во влажных камерах более быстро и активно развивался при 20 °С, чем при 30 °С (Blackwell, Gilbertson, 1984).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Ранее специальных фенологических исследований данной группы организмов в России не проводилось, поэтому имеются только отдельные сведения в работах по экологии и таксономии слизевиков (Барсукова, 2001; Новожилов, 2005). Сроки спороношения в природе – важная характеристика биологии миксомицетов, но для их определения требуются специальные исследования в одном и том же районе и в разное время вегетационного периода. Для этого на протяжении нескольких лет нами проводились наблюдения с конца апреля (конец таяния снега) по начало ноября (установление постоянного снежного покрова) в ряде мест

сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья. Всего проанализировано порядка 920 образцов, но для анализа отобрано 908 образцов миксомицетов, принадлежащих к 115 видам. В апреле и ноябре обнаружено только несколько свежих образцов миксомицетов, соответственно данные по этим месяцам не вошли в общий анализ, но приводятся в таблице. Проведен анализ фенологии миксомицетов различных таксонов, отмечены фенологические особенности субстратных комплексов и выявлены различия в фенологии миксомицетов различных субформаций сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья.

Распределение по месяцам числа образцов миксомицетов, собранных в поле

Вид	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
<i>Arcyodes incarnata</i> (Alb. et Schwein.) O.F. Cook	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Arcyria affinis</i> Rostaf.	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>A. cinerea</i> (Bull.) Pers.	0	0	11	2	4	3	1	0
<i>A. denudata</i> (L.) Wettst.	0	0	8	1	2	2	5	0
<i>A. ferruginea</i> Saut.	0	1	0	0	0	0	2	0
<i>A. helvetica</i> (Meyl.) H. Neubert, Nowotny et K. Baumann	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>A. incarnata</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	0	3	7	1	5	1	0	0
<i>A. insignis</i> Kalchbr. et Cooke	0	0	2	1	1	0	0	0
<i>A. major</i> (G. Lister) Ing	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>A. minuta</i> Buchet	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>A. obvelata</i> (Oeder) Onsberg	0	0	3	1	3	0	0	0
<i>A. occidentalis</i> (T. Macbr.) G. Lister	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>A. oerstedii</i> Rostaf.	0	0	2	0	0	2	0	0
<i>A. pomiformis</i> (Leers) Rostaf.	0	0	2	1	2	0	3	0
<i>A. stipata</i> (Schwein.) Lister	0	6	1	0	2	6	7	0
<i>A. versicolor</i> W. Phillips	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Badhamia foliicola</i> Lister	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>B. macrocarpa</i> (Ces.) Rostaf.	0	0	0	0	0	0	3	0
* <i>B. melanospora</i> Speg.	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>B. utricularis</i> (Bull.) Berk.	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ceratiomyxa fruticulosa</i> (O.F. Mull.) T. Macbr.	0	0	11	0	2	0	0	0
<i>Clastoderma debaryanum</i> A. Blytt	0	7	1	0	0	2	8	0
<i>Collaria arcyriionema</i> (Rostaf.) Nann.-Bremek. ex Lado	0	0	10	1	0	1	2	0
<i>C. lurida</i> (Lister) Nann.-Bremek.	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Comatricha elegans</i> (Racib.) G. Lister	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>C. laxa</i> Rostaf.	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>C. nigra</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) J. Schrot.	0	5	3	1	3	0	0	0
<i>Craterium aureum</i> (Schumach.) Rostaf.	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. leucocephalum</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Ditmar	0	0	0	0	3	4	0	0
<i>Cribraria argillacea</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. aurantiaca</i> Schrad.	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>C. cancellata</i> (Batsch) Nann.-Bremek.	0	0	6	0	4	0	0	0
<i>C. intricata</i> Schrad.	0	0	6	0	3	0	0	0
<i>C. languescens</i> Rex	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. microcarpa</i> (Schrad.) Pers.	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>C. minutissima</i> Schwein.	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>C. purpurea</i> Schrad.	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>C. rufa</i> (Roth) Rostaf.	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Didymium clavus</i> (Alb. et Schwein.) Rabenh.	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>D. comatum</i> (Lister) Nann.-Bremek.	0	0	0	0	0	8	0	0
<i>D. iridis</i> (Ditmar) Fr.	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>D. melanospermum</i> (Pers.) T. Macbr.	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>D. minus</i> (Lister) Morgan	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>D. nigripes</i> (Link) Fr.	0	0	0	6	7	1	0	0
<i>D. squamulosum</i> (Alb. et Schwein.) Fr.	0	0	1	1	1	0	0	0
* <i>Diderma evelinae</i> (Meyl.) Kowalski	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. radiatum</i> (L.) Morgan	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Enerthenema papillatum</i> (Pers.) Rostaf.	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Fuligo leviderma</i> H. Neubert, Nowotny et K. Baumann	0	8	0	0	1	3	6	2
* <i>F. licentii</i> Buchet	0	0	0	0	0	0	1	0

Вид	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
<i>F. luteonitens</i> L.G. Krieglst. et Nowotny	0	2	0	0	0	0	2	1
<i>F. muscorum</i> Alb. et Schwein.	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>F. septica</i> (L.) F.H. Wigg.	0	1	0	0	2	2	1	0
<i>Hemitrichia abietina</i> (Wigand) G. Lister	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>H. calyculata</i> (Speg.) M.L. Farr	0	13	4	2	1	3	5	0
<i>H. clavata</i> (Pers.) Rostaf.	0	14	5	0	1	2	5	0
* <i>H. imperialis</i> G. Lister	0	2	0	0	1	3	3	0
<i>H. serpula</i> (Scop.) Rostaf. ex Lister	0	10	2	0	3	0	5	0
<i>Lamproderma arcyrioides</i> (Sommerf.) Rostaf.	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>L. columbinum</i> (Pers.) Rostaf.	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Leocarpus fragilis</i> (Dicks.) Rostaf.	0	0	2	2	6	0	2	0
<i>Lepidoderma trevelyanii</i> (Grev.) Poulain et Mar. Mey.	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Licea variabilis</i> Schrad.	0	0	0	0	1	0	0	0
* <i>Leptoderma iridescens</i> G. Lister	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Lycogala epidendrum</i> (L.) Fr.	0	19	13	1	2	12	11	0
<i>L. flavofuscum</i> (Ehrenb.) Rostaf.	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Metatrichia floriformis</i> (Schwein.) Nann.-Bremek.	0	7	0	0	1	0	4	0
<i>M. vesparia</i> (Batsch) Nann.-Bremek. ex G.W. Martin et Alexop.	0	44	11	1	7	7	9	2
<i>Mucilago crustacea</i> F.H. Wigg.	0	0	1	1	4	1	1	0
<i>Perichaena chrysoesperma</i> (Curr.) Lister	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. corticalis</i> (Batsch) Rostaf.	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Physarum album</i> (Bull.) Chevall.	0	1	2	1	2	3	1	0
<i>P. bethelii</i> T. Macbr. ex G. Lister	0	0	2	1	1	0	0	0
<i>P. bitectum</i> G. Lister	0	0	0	0	1	2	1	0
<i>P. bivalve</i> Pers.	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>P. cinereum</i> (Batsch) Pers.	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>P. conglomeratum</i> (Fr.) Rostaf.	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>P. compressum</i> Alb. et Schwein.	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>P. contextum</i> (Pers.) Pers.	0	0	0	1	2	0	0	0
<i>P. diderma</i> Rostaf.	0	0	0	0	1	0	1	0
* <i>P. dispersum</i> Nann.-Bremek. et Y. Yamam.	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>P. didermoides</i> (Pers.) Rostaf.	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>P. flavicomum</i> Berk.	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>P. globuliferum</i> (Bull.) Pers.	0	3	7	1	2	0	0	0
<i>P. leucopus</i> Link	0	4	3	0	1	0	1	0
<i>P. leucophaeum</i> Fr.	0	5	2	0	1	2	0	0
* <i>P. nigripodum</i> Nann.-Bremek. et Y. Yamam.	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. notabile</i> T. Macbr.	0	13	7	1	0	13	8	0
<i>P. psittacinum</i> Ditmar	0	0	0	0	6	0	0	0
<i>P. vernum</i> Sommerf.	0	0	8	2	0	0	0	0
<i>P. viride</i> (Bull.) Pers.	0	0	0	0	0	1	2	0
* <i>Reticularia jurana</i> Meyl.	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>R. lycoperdon</i> Bull.	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>R. splendens</i> Morgan	0	1	0	0	0	5	7	0
<i>Stemonaria irregularis</i> (Rex) Nann.-Bremek., R. Sharma et Y. Yamam.	0	0	2	0	0	0	4	0
<i>Stemonitis axifera</i> (Bull.) T. Macbr.	0	0	13	5	4	1	1	0
<i>S. fusca</i> Roth	0	0	5	0	2	6	3	0
<i>S. herbatica</i> Peck	0	0	3	1	1	0	0	0
* <i>S. inconspicua</i> Nann.-Bremek.	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>S. smithii</i> T. Macbr.	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>S. splendens</i> Rostaf.	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Stemonitopsis amoena</i> (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek.	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>S. gracilis</i> (G. Lister) Nann.-Bremek.	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>S. typhina</i> (F.H. Wigg.) Nann.-Bremek.	0	1	8	4	3	2	0	0
<i>Symphytocarpus amaurochaetoides</i> Nann.-Bremek.	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>S. flaccidus</i> (Lister) Ing et Nann.-Bremek.	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Trichia botrytis</i> (J.F. Gmel.) Pers.	0	4	0	0	1	3	0	0
<i>T. decipiens</i> (Pers.) T. Macbr.	0	7	3	0	0	0	7	2
<i>T. favoginea</i> (Batsch) Pers.	0	14	1	1	1	1	3	0
<i>T. lutescens</i> (Lister) Lister	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>T. persimilis</i> P. Karst.	0	5	1	0	3	0	2	0
<i>T. scabra</i> Rostaf.	0	29	3	1	4	2	9	0
<i>T. subfusca</i> Rex	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>T. varia</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	0	7	0	0	1	4	15	2
<i>Tubulifera arachnoidea</i> Jacq.	0	1	3	0	0	1	1	0
Всего:	2	246	205	52	118	119	168	10

* Отмечены виды, которые для территории России известны только из сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ показал, что в районе исследования пик спороношения большинства видов приходится на конец весны–начало лета и середину осени (см. таблицу). На территории Западной Сибири, включая и территорию Верхнего Приобья, самым жарким месяцем в году является июль со средней температурой воздуха 18–21 °С, а в отдельные годы температурный максимум может достигать 38–40 °С (Агроклиматические ресурсы..., 1971а,б). Нами отмечено, что в июле резко снижается спороношение большинства видов миксомицетов. Это связано с тем, что несмотря на пик относительной влажности, в июле наблюдается повышение температуры до 30 °С и выше, что неблагоприятно сказывается на развитии плазмодиев многих видов.

На рис. 1 показана динамика спороношения представителей разных порядков миксомицетов в течение года. В июле резко снижается спороношение миксомицетов всех порядков. Пик спороношения у представителей порядка *Trichiales* в районе исследования приходится на май и октябрь. Вероятно, это связано с преобладанием гигрофилов и криофилов, обитающих в местах с повышенной влажностью и спороносящими при относительно низких температурах (до 15 °С). Представители порядка *Physarales* массово развиваются в июне и октябре. Фенология видов порядков *Stemonitales* и *Liceales* во многом схожа, наблюдается три пика спороношения – май–июнь, август и октябрь. Интересно отметить, что у видов порядка *Stemonitales* некоторое снижение массового спороношения приходится на сентябрь. У представителей порядков *Ceratiomyxales* и *Echinosteliales* массовое спороношение отмечено в мае и августе, при этом с середины сентября идет постепенный спад. Такая тенденция, вероятно, связана с предпочтением достаточного увлажнения в сочетании с нерезким колебанием среднесуточных температур.

Пики спороношения часто встречающихся видов миксомицетов сосновых лесов правобережной части

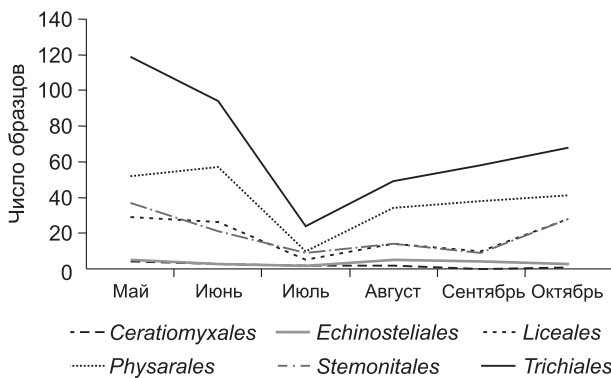


Рис. 1. Динамика спороношения представителей разных порядков миксомицетов в течение года.

Верхнего Приобья представлены на пиктограммах (рис. 2). Пик спороношения видов *Hemitrichia calyculata*, *H. clavata* (рис. 3, 2), *H. serpula* (см. рис. 3, 1), *Metatrichia vesparia* (см. рис. 3, 3) и *Trichia scabra* (см. рис. 3, 5) приходится на май, а у *Arcyria cinerea* и *Stemonitis axifera* – на июнь. У *Trichia varia* (см. рис. 3, 4) массовое спороношение наблюдается в октябре. У видов *Lycogala epidendrum* и *Physarum notabile* пики спороношения приходятся на июнь, май, сентябрь и октябрь.

Интересно отметить, что *Hemitrichia imperialis* (см. рис. 3, б) – новый вид для территории России, впервые найденный нами именно в сосновых лесах правобережной части Верхнего Приобья, чаще всего в районе исследования отмечается после первых заморозков. Возможно, у данного представителя понижение температуры воздуха вызывает переход трофической стадии к вегетативной.

Сравнение фенологических особенностей миксомицетов ксилобионтного и подстилочного субстратных комплексов показало, что с мая по июнь включительно наблюдается увеличение видового разнообразия, а в июле происходит резкий спад (рис. 4), что в целом отражает общие фенологические особенности миксомицетов в сосновых лесах Верхнего Приобья. Второй пик спороношения в ксилобионтном субстратном комплексе зафиксирован в августе и октябре, тогда как в подстилочном субстратном комплексе максимальное видовое разнообразие приходится на август–сентябрь, а в октябре происходит резкий спад.

При анализе фенологических особенностей миксомицетов в различных субформациях сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья отмечено, что в осиново-березово-сосновых лесах оптимальные условия для миксомицетов наблюдаются в течение всего вегетационного периода с мая по октябрь, за исключением июля (рис. 5). В березово-сосновых лесах в районе исследования выявлены два пика спороношения миксомицетов – июнь и август. Следует подчеркнуть, что в сухих сосновых лесах установлен только один пик спороношения в июне, с последующим постепенным спадом видового разнообразия в июле и почти полным прекращением развития миксомицетов в сентябре и октябре. Подобная тенденция связана с тем, что в балках, где произрастают осиново-березово-сосновые леса, создаются особые микроклиматические условия с почти постоянной влажностью и незначительными колебаниями температуры воздуха, что благоприятно сказывается на развитии миксомицетов. В сухих сосновых лесах, напротив, хвойная подстилка и валежные стволы (типичные местообитания миксомицетов ксилобионтного и подстилочного субстратных комплексов) почти

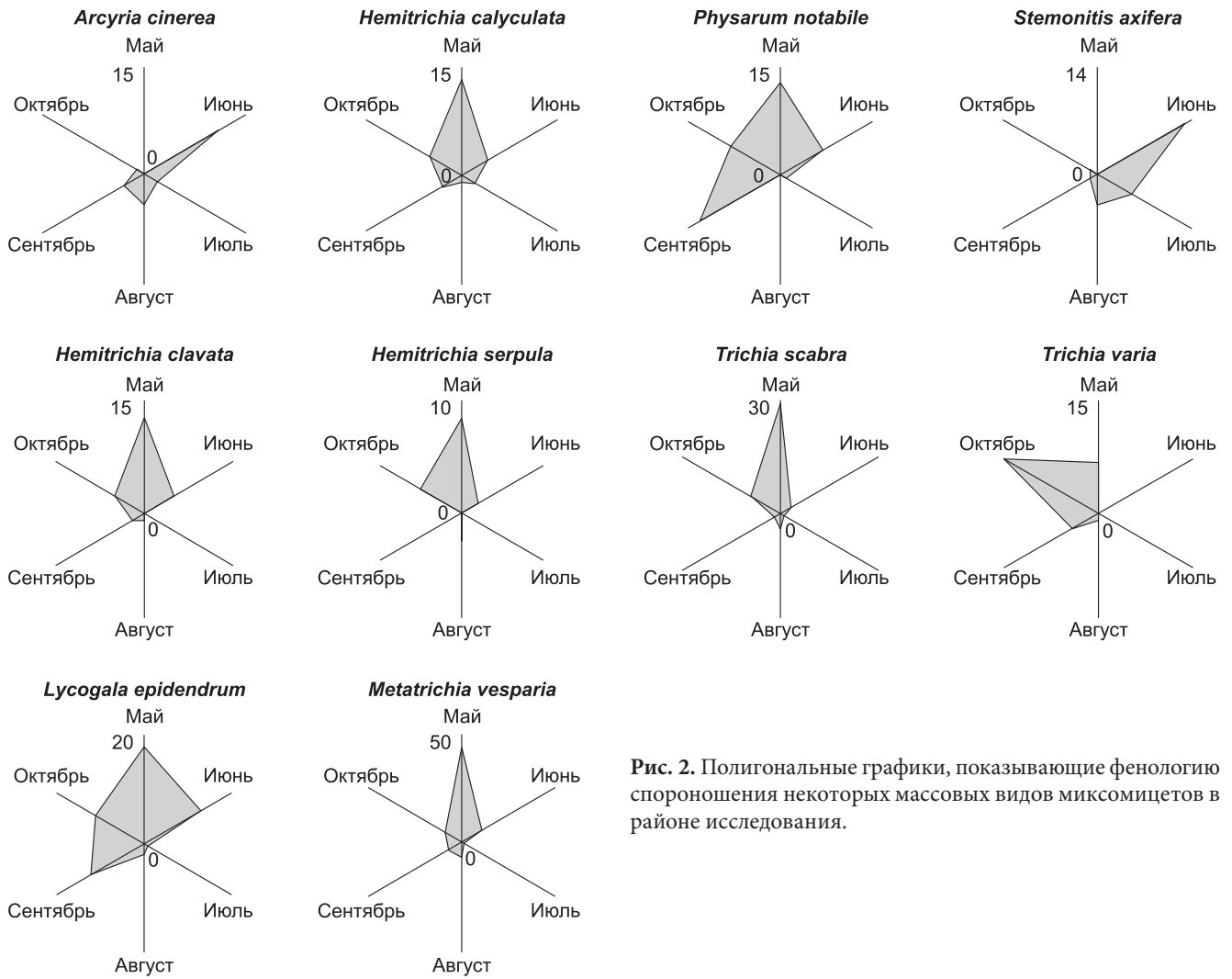


Рис. 2. Полигональные графики, показывающие фенологию спороношения некоторых массовых видов миксомицетов в районе исследования.

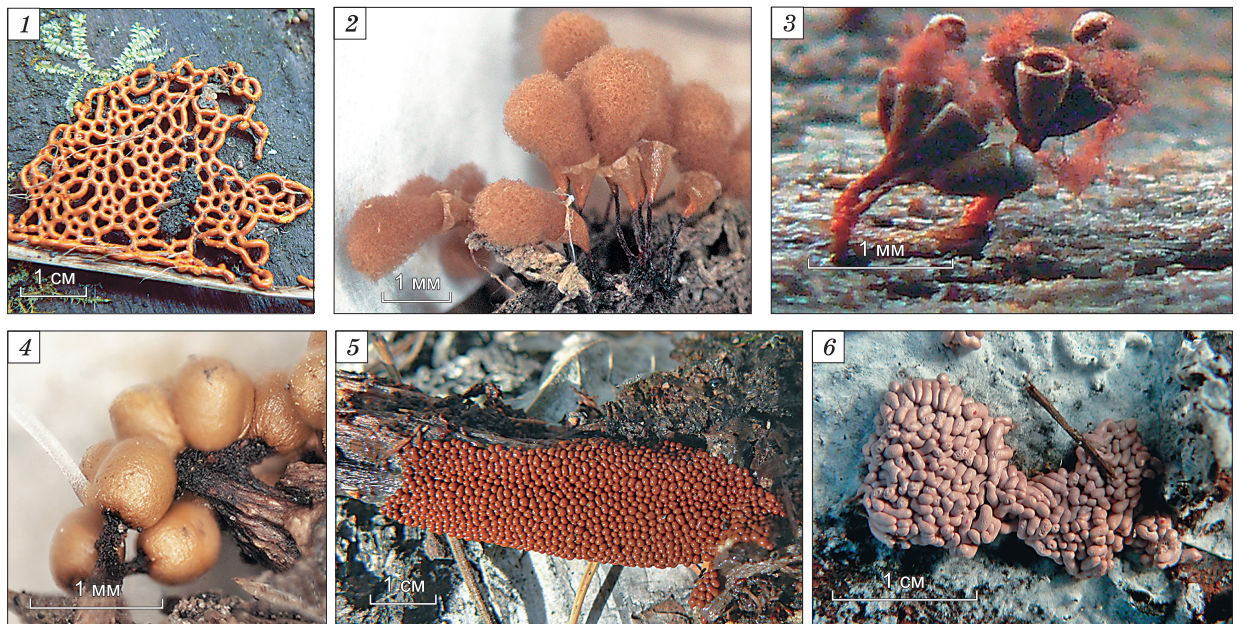


Рис. 3. Спороношение некоторых видов миксомицетов:

1 – *Hemitrichia serpula*; 2 – *Hemitrichia clavata*; 3 – *Metatrachia vesparia*; 4 – *Trichia varia*; 5 – *Trichia scabra*; 6 – *Hemitrichia imperialis*.

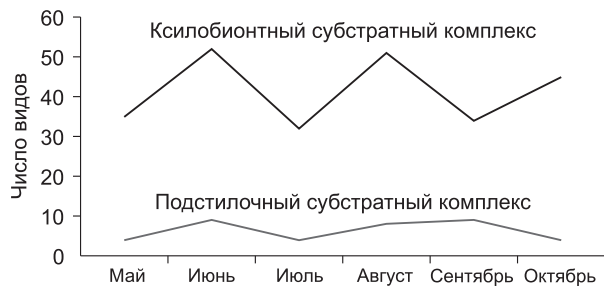


Рис. 4. Динамика спороношения представителей разных субстратных комплексов.

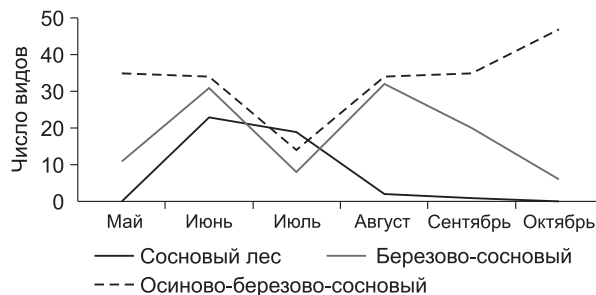


Рис. 5. Динамика спороношения миксомицетов в различных субформациях сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья.

не могут задерживать влагу и подвергаются резким перепадам температуры, что неблагоприятно сказывается на развитии слизевиков. В сухих сосновых ле-

сах наиболее часто представлены виды, жизненный цикл которых приурочен к периодам дождей – *Leocarpus fragilis*, *Mucilago crustacea* и др.

ВЫВОДЫ

Большинство выявленных видов массово развиваются во влажные периоды: с весны–начала лета и конца лета–начала осени, когда наблюдаются оптимальные условия температуры и влажности. К видам с ранней споруляцией можно отнести *Lamproderma arcyrioides*, образующую спорангии ранней весной на границе с тающим снегом. К позднеосенним видам в районе исследования относятся следующие: *Fuligo leviderma*, *F. luteonitens*, *Lamproderma columbinum*, *Metatrichia vesparia*, *Trichia decipiens*, *T. varia* (см. таблицу). Свежие плодовые тела всех вышеперечисленных видов мы неоднократно находили в балках сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья поздней осенью после неоднократного выпадения и таяния снега. В ноябре под крупными пова-

ленными стволами осин рядом со спорофорами был обнаружен плазмодий. Таким образом, некоторые виды миксомицетов способны продолжать свое развитие в достаточно холодный период года под корой мертвой древесины, где сохраняются достаточная влажность и положительная температура.

В целом миксомицеты относятся к мезофильным организмам. Оптимальными для них являются среда с умеренным увлажнением субстрата и климат с чередованием сухих и дождливых теплых периодов среди лета. Обилие разнообразных субстратов и биотопов, а также относительно благоприятные термические и гидрологические условия в летний период создают подходящую среду обитания для многих видов в сосновых лесах правобережной части Верхнего Приобья.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Алтайского края (без Горно-Алтайской автономной области). Л., 1971а. 153 с.
- Агроклиматические ресурсы Новосибирской области. Л., 1971б. 155 с.
- Барсукова Т.Н. Эколого-биологические особенности миксомицетов Звенигородской биологической станции // Тр. Звенигородской биологической станции. М., 2001. Т. 3. С. 90–91.
- Новожилов Ю.К. Миксомицеты (класс *Myxomycetes*) России: таксономический состав, экология, география: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2005. 377 с.
- Фефелов К.А. Миксомицеты (класс *Myxomycetes*) Урала: таксономический состав, экология, география: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 219 с.
- Blackwell M.M., Gilbertson R.L. Distribution and sporulation phenology of *Myxomycetes* in the Sonoran desert of Arizona // *Microb. Ecol.* 1984. V. 10. P. 369–377.
- Madelin M.F. *Myxomycetes*, microorganisms and animals: a model of diversity in animal-microbial interactions // *Invertebrate-Microbial Interactions*. Cambridge, 1984. P. 1–33.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J. *The Myxomycetes*. Iowa, 1969. 561 p.
- Olive L.S. *The Mycetozoans*. N.Y., 1975. 293 p.

**РОД POLYPORUS (POLYPORACEAE, BASIDIOMYCOTA)
В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

В.А. Власенко

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: vlasenkoMyces@mail.ru

В лесостепной зоне Западной Сибири выявлено 10 видов из рода *Polyporus* P. Micheli ex Adans. В статье представлены данные по распространению и оригинальный ключ для рода *Polyporus*.

Ключевые слова: полипорус, лесостепь, Западная Сибирь, Верхнее Приобье.

**THE GENUS POLYPORUS (POLYPORACEAE, BASIDIOMYCOTA)
FROM FOREST-STEPPE ZONE OF THE WESTERN SIBERIA**

V.A. Vlasenko

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: vlasenkoMyces@mail.ru

10 species of genus *Polyporus* P. Micheli ex Adans. were found in the forests-steppe zone of the Western Siberia. Data of the distribution and original key of the genus *Polyporus* present in the this article.

Key words: *Polyporus*, forest-steppe, Western Siberia, Upper Ob.

ВВЕДЕНИЕ

Обобщены данные по видовому разнообразию грибов рода *Polyporus* P. Micheli ex Adans. в лесостепной зоне Западной Сибири на основании собственных сборов, материалов гербариев и литературы.

Данные о грибах рода *Polyporus* изучаемой территории содержатся в немногочисленных публикациях ряда авторов (Ноздренко, 1964; Жуков, 1980; Бондарцева, 1998; Мерлушкина, Болотская, 2000; Горбунова, 2006а,б; Перова, Горбунова, 2006).

В настоящей работе представлены сведения о встречаемости видов рода *Polyporus* в Верхнеобской лесостепи, их трофической приуроченности и распространении. Для определения распространения видов в Западной Сибири использовалась отечествен-

ная литература (Бондарцева, 1973, 1998; Жуков, 1980; Мухин, 1993; Флора Салаирского края..., 1993, 2007; Барсукова, 1997, 1998, 1999; Горбунова, 1997, 2001, 2003; Красная книга..., 1997, 2003, 2004, 2007; Флора и растительность..., 2001; Ставишенко, Мухин, 2002; Ставишенко, 2003, 2007, 2009; Мухин и др., 2008; Власенко, 2010; Zhukov, 1995). Сокращения названий регионов идентичны используемым в издании "Флора Сибири" (2003). В примечании даны сведения о региональных особенностях экологии, распространении и встречаемости выявленных видов. Объем рода и внутривидовых таксонов принят в соответствии с монографией М. Ньюнез и Л. Риварден (Núñez, Ryvarden, 1995).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились маршрутным методом в Алтайском крае и Новосибирской области. Ввиду того что у грибов определить границы "особи" не представляется возможным, при подсчете встречаемости видов учетной единицей считался образец, представляющий собой всю совокупность плодовых тел, сформированных на единице древесного субстрата одним вегетативным телом гриба. Общее количество обнаруженных образцов грибов оценивалось по

числу субстратных единиц. Всего проанализировано 117 образцов, из которых 88 собраны автором с 2000 по 2010 г. в лесостепной зоне на территории Алтайского края и Новосибирской области. Для таксономической идентификации грибов применялись отечественные и иностранные определители, микроскоп МЛ-2А, стереомикроскоп Carl Zeiss Stemi DV4. Для фотографирования плодовых тел использовался фотоаппарат Panasonic-Lumix DFC-XZ7.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно монографии М. Ньюнез и Л. Риварден (Núñez, Ryvardeen, 1995), в мире насчитывается порядка 32 видов рода *Polyporus*. Для России известно 15–16 видов (Бондарцева, 1998), в Западной Сибири от-

мечены 14 из них (Власенко, 2010). Исследование показало, что в лесостепной зоне Западной Сибири, в пределах Верхнего Приобья, встречается 10 видов рода *Polyporus*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *POLYPORUS* P. MICHELI EX ADANS. В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (ВЕРХНЕЕ ПРИОБЬЕ)

1. Базидиокарпы мясистые 2
+ Базидиокарпы кожистые 4
2. Ножка центральная или боковая, споры крупные, более 10 × 4 мкм 3
+ Ножка латеральная, споры (6–9) × (2.5–3.5) мкм, на *Populus* *P. pseudobetulinus*
3. Ножка при основании покрыта толстой черной или бурой кутикулой, чешуйки на шляпке обычно прижатые, базидиокарпы большого размера, споры (10–16) × (4–6) мкм *P. squamosus*
+ Ножка без кутикулы, покрыта короткими щетинками, чешуйки на шляпке обычно приподнятые, поры низбегающие, споры (10–16) × (4–6) мкм *P. tuberaster*
4. Базидиокарпы кожистые, с толстой черной или бурой кутикулой при основании ножки или кутикула покрывает ее полностью 5
+ Базидиокарпы кожистые, кутикула на ножке гриба отсутствует (редко кутикула может быть на старых экземплярах) 7
5. Поверхность шляпки светлая, табачная, поры 7–9 на 1 мм, споры (7–10) × (3–3.5) мкм *P. varius*
+ Поверхность шляпки темная, коричневая, пурпурная до черной 6
6. Гифы с простыми перегородками, без пружек, поры 5–8 на 1 мм, кутикула покрывает ножку при основании, споры (5–9) × (3–5) мкм *P. badius*
+ Гифы с пружками, поры 3–5 на 1 мм, кутикула покрывает ножку полностью, споры (6.5–10) × (3–4) мкм *P. melanopus*
7. Поры мелкие, более 4 на 1 мм, споры (5–7) × (1.5–2.5) мкм *P. ciliatus*
+ Поры крупные, до 4 на 1 мм 8
8. Споры эллипсоидальные (7.5–11) × (3–4) мкм, гриб растет на корнях злаков *P. rhizophilus*
+ Споры цилиндрические, 2–3 мкм в ширину, гриб растет на древесине 9
9. Поры продолговатые, 1–4 на 1 мм, споры (5–7) × (1.5–3) мкм *P. brumalis*
+ Поры ромбовидные, 1–2 на 1 мм, споры (7–9) × (2.5–3) мкм *P. arcularius*

Polyporus P. Micheli ex Adans., 1763, Fam. Pl. 2: 10.

Тип рода: *Polyporus tuberaster* (Jacq. ex Pers.) Fries, 1821, Syst. Mycol. 1: 347.

1. *P. arcularius* (Batsch) Fr., 1821, Syst. mycol. 1: 342. – *Полипорус ямчатый*.

На валеже и отпаде лиственных деревьев и кустарников (*Betula*, *Salix*, *Padus*), в Западной Сибири отмечена приуроченность к 7 родам древесных растений, включая также *Populus*, *Sorbus*, *Tilia*, *Alnus*.

Распр.: З. Сиб.: ТЮ–Хм, Тб, То, Ку, Ом, Но, Ке, Ал–Ба, Го.

Прим.: встречается в смешанных лесах ленточных и приобских боров, в березово-осиновых колках, пойменных местообитаниях.

2. *P. badius* (Pers.) Schwein., 1832, Trans. Am. phil. Soc. 4(2): 155. – *Royoporos badius* (Pers.) A.B. De, 1997, Mycotaxon, 65: 471. – *Polyporus durus* (Timm) Kreisel, 1984, Boletus 8: 30. – *Polyporus picipes* Fr., 1838, Epicr. syst. mycol.: 440. – *Полипорус каштановый*.

На валеже, пнях лиственных деревьев *Betula*, *Populus*, *Tilia*, *Malus*, в Западной Сибири отмечена приуроченность к 8 родам древесных растений, включая *Sorbus*, *Salix*, а также к хвойным *Picea*, *Abies*.

Распр.: З. Сиб.: ТЮ–Хм, Тб, То, Но, Ке, Ал–Ба, Го.

Прим.: для лесостепной зоны Алтайского края известен только по литературным данным (Жуков, 1980; Мерлушкина, Болотская, 2000), но в Новосибирской области встречается довольно часто, где растет во влажных смешанных лесах, максимум обилия наблюдается в биотопах балок, не встречается в пойменных местообитаниях. В посадках был обнаружен в ботаническом саду, на *Tilia*, по литературе известен случай его находжений на *Malus* (Ноздренко, 1964).

3. *P. brumalis* (Pers.) Fr., 1818, Observ. mycol. 2: 255. – *P. subarcularius* (Donk) Bondartsev, 1953, Трут. гриб. Европ. ч. СССР и Кавказа: 470. – *Полипорус зимний*.

На валеже, сухостое, отпаде лиственных деревьев и кустарников *Betula*, *Populus*, *Salix*, *Padus*, *Tilia*, в Западной Сибири отмечена приуроченность к 7 родам древесных растений, включая также *Sorbus*, *Alnus*.

Распр.: З. Сиб.: ТЮ–Хм, Тб, То, Ом, Но, Ке, Ал–Ба, Го.

Прим.: встречается в смешанных лесах ленточных и приобских боров, преимущественно закустаренных, в березово-осиновых колках. В посадках был обнаружен в ботаническом саду, на *Tilia* и на многочисленных *Salix*.

4. *P. ciliatus* Fr., 1815, Observ. mycol. 1: 123. – *P. lepidus* Fr., 1818, Observ. mycol. 2: 253. – *Полипорус реснитчатый*.

На валеже, отпаде, живых корнях лиственных деревьев и кустарников *Betula*, *Populus*, *Salix*, *Padus*, в Западной Сибири отмечена приуроченность к 5 родам древесных растений, включая также *Alnus*. Есть указание на приуроченность к древесине *Pinus sylvestris* (Агафонова и др., 2009).

Распр.: З. Сиб.: ТЮ–Хм, Т6, ТО, КУ, НО, АЛ–Ба, Го.

Прим.: встречается в смешанных лесах ленточных и приобских боров, преимущественно закус-таренных, в биотопах балок, в березово-осиновых колках.

5. *P. melanopus* (Pers.) Fr., 1821, Syst. mycol. 1: 347. – *Полипорус черноногий*.

На валеже, пнях, отпаде, живых корнях лиственных деревьев и кустарников *Betula*, *Salix*, в Западной Сибири отмечена приуроченность к 7 родам древесных растений, включая *Populus*, *Alnus*, а также к хвойным *Abies*, *Pinus* (*P. sibirica*, *P. sylvestris*), *Larix*.

Распр.: З. Сиб.: ТЮ–Ям, Хм, Т6, ОМ, ТО, КУ, НО, АЛ–Ба, Го.

Прим.: встречается в смешанных лесах ленточных и приобских боров, в березово-осиновых колках.

6. *P. pseudobetulinus* (Murashk. ex Pilát) Thorn, Kotir. et Niemelä, 1990, Mycologia, 82(5): 583. – *Piptoporus pseudobetulinus* (Murashk. ex Pilát) Pilát, 1937, Atlas Champ. Eur. Polypor. 3: 123. – *Royoporus pseudobetulinus* (Murashk. ex Pilát) A.B. De, 1998, Mycotaxon 69: 139. – *Полипорус ложноберезовый*.

На сухостое *Populus tremula*.

Распр.: З. Сиб.: ТЮ–Хм, Т6, ОМ, ТО, КУ, НО, КЕ, АЛ–Ба.

Прим.: для Алтайского края указан только по литературным данным (Бондарцева, 1998). Сборы в лесостепной зоне Новосибирской области подтверждены гербарными образцами: Сузунский р-н, на осине, А.М. Жуков, 07.1964, LE 30512. Вид отличается узкой трофической приуроченностью, встречаясь исключительно на *Populus tremula* в пойменных и прирусловых биотопах.

7. *P. rhizophilus* (Pat.) Sacc., 1894, J. Bot. 8: 219. – *Полипорус корнелюбивый*.

На корнях злаков в степях.

Распр.: З. Сиб.: НО, АЛ–Ба, Го.

Прим.: вид, характерный для степей, в лесостепной зоне отмечен в Новосибирской области в устье р. Алеус (Горбунова, 2006б).

8. *P. squamosus* (Huds.) Fr., 1821, Syst. Mycol. 1: 343. – *Полипорус чешуйчатый*.

На усыхающих стволах, пнях и валеже лиственных деревьев *Populus*, *Acer*, в Западной Сибири отмечена приуроченность к 7 родам древесных растений, включая также *Betula*, *Juglans*, *Alnus*, *Sorbus*, *Padus*.

Распр.: З. Сиб.: ТЮ–Ян, Хм, ТО, КУ, НО, АЛ–Го.

Прим.: часто встречается в парках и городских насаждениях, в посадках был обнаружен в Академгородке г. Новосибирска на пне *Acer*.

9. *P. tuberaster* (Jacq. ex Pers.) Fr., 1821, Syst. Mycol. 1: 347. – *Polyporus coronatus* Rostk., 1848, Deutschl. Fl., 3 Abt. (Die Pilze Deutschl.) (27–28): 33. – *Polyporus forquignonii* Quél., 1885, Compt. Rend. Assoc. Franç. Avancem. Sci. 13: 281. – *Polyporus lentus* Berk., 1836, The English Flora, Fungi 5–2: 134. – *Полипорус клубненосный*.

На валеже лиственных деревьев *Salix*, *Populus*, в Западной Сибири отмечена приуроченность к 6 родам древесных растений, включая *Betula*, *Alnus*, *Tilia*, *Caragana*.

Распр.: З. Сиб.: ОМ, ТО, НО, КЕ, АЛ–Ба, Го.

Прим.: вид характерен в большей степени для лесостепной зоны, встречается в смешанных лесах ленточных и приобских боров, в березово-осиновых колках.

10. *P. varius* (Pers.) Fr., 1821, Syst. Mycol. 1: 352. – *Polyporus leptoccephalus* (Jacq.) Fr., 1821, Syst. Mycol. 1: 349. – *Полипорус изменчивый*.

На отпаде и валеже лиственных деревьев *Betula*, *Populus*, *Padus*, в Западной Сибири отмечена приуроченность к 8 родам древесных растений, включая *Alnus*, *Salix*, *Tilia*, а также к хвойным *Abies*, *Larix*.

Распр.: З. Сиб.: ТЮ–Ям, Хм, Т6, ОМ, ТО, КУ, НО, КЕ, АЛ–Ба, Го.

Прим.: встречается в смешанных лесах ленточных и приобских боров, в биотопах балок, березово-осиновых колках.

Большинство видов, встречающихся в лесостепной зоне, широко распространены на территории Западной Сибири. Во всех ее природных зонах найден только *P. varius*, в лесотундровую зону заходит *P. melanopus*, в подзоне северной тайги можно обнаружить *P. arcularius* и *P. squamosus*. Виды *P. badius*, *P. brumalis*, *P. ciliatus* в распространении на севере доходят до средней тайги. К широко распространенным видам относится также *P. pseudobetulinus*, но он встречается только в прирусловых биотопах. Распространение *P. tuberaster* на север ограничивается подтаежными лесами. Основная черта видового состава грибов рода *Polyporus* в лесостепной зоне Западной Сибири – присутствие *P. rhizophilus*, ксеротолерантного вида, типичного только для аридных биомов равнинных и горных территорий, и отсутствие мезофитных видов, характерных (в большей степени) для прирусловых сообществ горно-таежных и южно-таежных лесов, таких как *P. alveolaris*, *P. chosoniae*, *P. umbellatus*, а также таежного вида *P. tubaeformis*.

Анализ встречаемости видов рода *Polyporus* в лесостепной зоне Западной Сибири основан на соотношении числа образцов каждого вида к общему числу образцов, равному 117. Виды, обладающие сходной величиной относительной встречаемости, объединены в группы. В микологии группы встречаемости исследователи часто выделяют в соответствии со шкалой Гааса, в которой категории встречаемости и обилия обозначены цифрами, но отнесение вида к той или иной категории при этом определяется субъективно. Более надежной является шкала Стефенсона “редко <0.5 % – изредка – 1.5 % – обычно – 3.0 % > часто” (Stephenson, Laursen, 1993), но при ее использовании группы выделяются только при большой выборке, в связи с чем данную шкалу целесообразно

применять при проведении анализа в масштабных микофлористических исследованиях. В нашем случае, когда рассматривается отдельный таксон низкого ранга с небольшим количеством входящих в него видов, что закономерно для трутовых грибов, категории встречаемости по шкале Стефенсона не могут быть выделены, так как значения менее 1 % соответствовали бы части учетной единицы.

В связи с этим для проведения анализа использована шкала, соответствующая шкале Стефенсона, но численные значения которой адаптированы под небольшую выборку, где редкие виды составляют в выборке <3 %, изредка встречающиеся 3–8 %, обычные виды 8–21 %, часто встречающиеся >21 %.

Наибольшей встречаемостью отличаются виды *P. varius* и *P. brumalis*, относительная встречаемость которых составила 29 и 28 % соответственно. К обычным видам относятся *P. ciliatus* (12), *P. badius* (9), *P. arcularius* (8 %). Группа изредка встречающихся видов включает в себя *P. tuberaster* (7) и *P. melanopus* (4 %). Редкой встречаемостью отличаются *P. pseudobetulinus*, *P. rhizophilus*, *P. squamosus*, с относительной встречаемостью по 1 %.

Дереворазрушающие грибы развиваются на древесине, поэтому главным фактором, лимитирующим их распространение, является субстрат.

На графике приуроченности видов рода *Polyporus* к субстратам (рис. 1) видно, что в Западной Сибири наиболее широкий субстратный спектр имеют виды *P. melanopus*, *P. arcularius*, *P. badius*, *P. brumalis*, *P. squamosus*, *P. varius*, развивающиеся на 8–9 субстратах. На 6 субстратах встречаются виды *P. ciliatus* и *P. tuberaster*.

В лесостепной зоне Западной Сибири среди грибов рода *Polyporus* наиболее широкий субстратный спектр имеют *P. brumalis*, *P. badius*, *P. ciliatus*, развивающийся на 4–5 породах древесных и кустарниковых растений. Виды *P. varius*, *P. arcularius*, *P. melanopus*, *P. squamosus*, *P. tuberaster* встречаются на 2–3 субстратах. Узкой трофической специализацией как во всей Западной Сибири, так и в ее лесостепной зоне отличаются *P. pseudobetulinus* и *P. rhizophilus*.

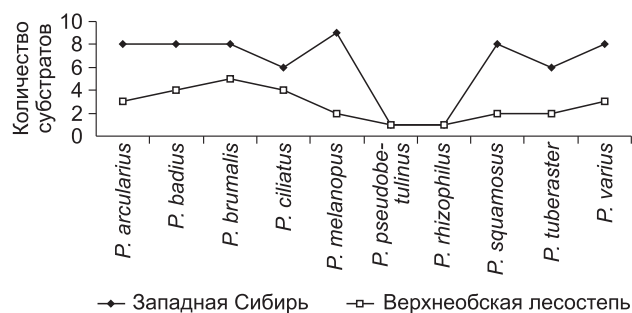


Рис. 1. Трофическая приуроченность видов рода *Polyporus* в Западной Сибири и Верхнеобской лесостепи.

Для большинства видов рода *Polyporus* в лесостепи спектр субстратов, к которым они приурочены, характерен для Западной Сибири в целом, но с различного рода преферендами.

Наибольшие различия в субстратном спектре выражены у видов *P. melanopus* и *P. squamosus*. В Западной Сибири *P. melanopus* встречается на 4 видах хвойных растений, но его приуроченность к хвойным в лесостепи не отмечена, а из лиственных деревьев здесь он найден лишь на двух субстратах, на *Betula* и *Salix*. Вид *P. squamosus*, растущий главным образом на широколиственных деревьях, часто обнаруживаемый в парках и городских насаждениях, в естественных лесах в Западной Сибири встречается преимущественно на *Populus*. Он также растет на многочисленных мелколиственных деревьях и кустарниках, но его приуроченность к ним в лесостепи не отмечена. Это можно сказать также о *P. tuberaster*, встречающемся в лесостепи лишь на *Populus* и *Salix*. У узкоспециализированных видов различий в субстратном спектре не наблюдается. Таким образом, трофическая специализация видов и их приуроченность к определенным типам субстрата варьирует в зависимости от природной зоны, характера биотопов и обусловлена особенностями биологии видов, проявляющейся в приуроченности к субстратообразующим растениям.

Сопоставив данные по трофической приуроченности видов с данными по их относительной встречаемости, можно сделать вывод о том, что виды, заселяющие большой спектр субстратов, широко распространены и часто встречаются, а узкоспециализированные, наоборот, приурочены к определенным биотопам, например, *P. rhizophilus* к степям или *P. pseudobetulinus* к прирусловым (с осинной) лесам. Вид *P. pseudobetulinus* встречается как в лесостепи, так и на всем протяжении Западной Сибири, исключительно на *Populus*. Наиболее специализированным видом является *P. rhizophilus*, приспособившийся к обитанию на корнях степных злаков и некоторых растений, объем биомассы которых может дать грибу для роста и развития доста-

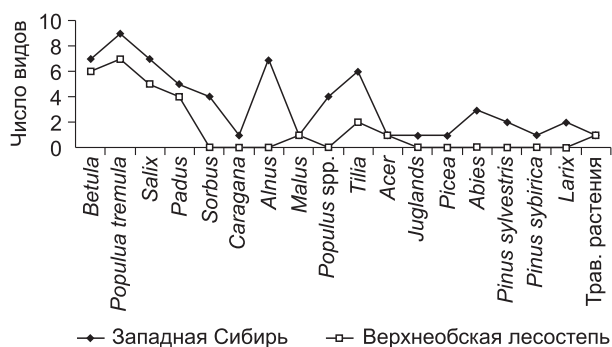


Рис. 2. Распределение числа видов рода *Polyporus* по субстратам в Западной Сибири и Верхнеобской лесостепи.

точно питательных веществ. Так, например, имеются сведения о нахождении данного вида на корнях растений из семейства зонтичных (Горбунова, 2006б).

Анализ распределения видов по субстратам (рис. 2) показывает, что наибольшее число видов рода *Polyporus* в Западной Сибири развивается на древесине осины, березы, ольхи, ив, липы, черемухи и составляет 5–9 видов. По 2–4 вида встречается на древесине рябины, тополя, пихты, сосны обыкновенной, лиственницы. По одному виду растет на карагане, яблоне,

клене, орехе, ели, сосне сибирской и травянистых растениях.

Распределение видов по субстратам в лесостепной зоне отличается некоторыми особенностями. Наибольшее число видов (4–7), как и в Западной Сибири в целом, развивается на древесине осины, березы, ив, черемухи. Наименьшее число видов (1–2) отмечено на липе, яблоне, клене и травянистых растениях. На рябине, карагане, ольхе, тополе, орехе и на всех хвойных деревьях видов грибов рода *Polyporus* в лесостепной зоне не обнаружено.

ВЫВОДЫ

Природные условия Западно-Сибирской лесостепи, определяя состав субстратообразующих растений, влияют на видовой состав грибов, развивающихся на их древесине.

В Верхнеобской лесостепи встречаются 10 видов рода *Polyporus* из 14, отмеченных в Западной Сибири. Виды *P. arcularius* (Batsch) Fr. и *P. tuberaster* (Jacq. ex Pers.) Fr. впервые выявлены для лесостепной зоны Алтайского края, *P. ciliatus* Fr. и *P. melanopus* (Pers.) Fr. – для лесостепной зоны Новосибирской области. Самые распространенные – виды *P. varius* и *P. brumalis*, отличающиеся наибольшей относительной встречаемостью. Широкий субстратный спектр

имеют виды *P. brumalis*, *P. badius*, *P. ciliatus*, узкой трофической специализацией отличаются *P. pseudobetulinus* и *P. rhizophilus*. Характерной чертой видового состава грибов рода *Polyporus* лесостепной зоны Западной Сибири является присутствие ксеротолерантного вида *P. rhizophilus*, типичного для аридных биомов равнинных и горных территорий, а также отсутствие многих мезофитных видов из прирусловых сообществ горных таежных и южно-таежных лесов. Отмечена высокая, по сравнению с другими биомами, относительная встречаемость *P. tuberaster*, проявляющего в распространении семиаридные черты.

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонова Н.Н., Кутафьева Н.П., Гашков С.И. Новые для Томской области виды макромицетов // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26, № 1. С. 146–150.
- Барсукова Т.Н. Ксилотрофные грибы и миксомицеты Алтайского заповедника по сборам 1995 г. // Тр. Центрально-Черноземного государственного заповедника. М., 1997. Вып. 15. С. 203–208.
- Барсукова Т.Н. Ксилотрофные базидиомицеты Алтайского государственного заповедника // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32, вып. 5. С. 11–17.
- Барсукова Т.Н. Дополнение к флоре ксилотрофных базидиомицетов Алтайского государственного заповедника // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33, вып. 5. С. 319–321.
- Бондарцева М.А. К флоре трутовых грибов Сибири. Трутовики Алтая // Новости систематики низших растений. 1973. Т. 10. С. 127–133.
- Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. СПб., 1998. Вып. 2. 391 с.
- Власенко В.А. Новинки рода *Polyporus* (*Polyporaceae*, *Basidiomycota*) для микобиоты Алтая // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 1 (5). С. 29–32.
- Горбунова И.А. Макромицеты лесных фитоценозов севера Алтая // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31, вып. 3. С. 14–21.
- Горбунова И.А. Шляпочные грибы Катунского заповедника // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 1. С. 19–27.
- Горбунова И.А. Макромицеты плато Укок (Горный Алтай) // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 1. С. 42–49.
- Горбунова И.А. Макромицеты сосновых лесов в условиях городской среды // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: Материалы I Междунар. конф. Кемерово, 2006а. С. 137–142.
- Горбунова И.А. Макромицеты степей юга Западной Сибири // Микология и фитопатология. 2006б. Т. 40, вып. 5. С. 361–369.
- Жуков А.М. Дереворазрушающие грибы Приобья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. Новосибирск, 1980. С. 144–183.
- Красная книга Республики Алтай (растения). Горно-Алтайск, 2007. 271 с.
- Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2004. 496 с.
- Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа. Екатеринбург, 2003. 376 с.
- Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. Екатеринбург, 1997. 240 с.
- Мерлушкина М.А., Болотская Ю.А. Макромицеты Барнаульского ленточного соснового бора // Река Барнаул, экология, флора и фауна бассейна. Барнаул, 2000. С. 39–46.
- Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, 1993. 232 с.

- Мухин В.А., Кнудсен Х., Ушакова Н.В., Корфиксен П. Трутовые грибы Горного Алтая // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: Материалы. Междунар. конф. Горно-Алтайск, 2008. Ч. 1. С. 259–263.
- Ноздренко М.В. Грибы зеленых насаждений городов Новосибирской области // Водоросли и грибы Западной Сибири. Новосибирск, 1964. Ч. 1. С. 196–203.
- Перова Н.В., Горбунова И.А. Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск, 2001. 158 с.
- Перова Н.В., Горбунова И.А. Макромицеты Алтайского края // Новости систематики низших растений. 2006. Т. 40. С. 99–120.
- Ставишенко И.В. Ксилотрофные макромицеты южной части территории заповедно-природного парка “Сибирские Увалы” // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов: Сб. науч. тр. ЗПП “Сибирские Увалы”. Нижневартовск, 2003. Вып. 2. С. 26–35.
- Ставишенко И.В. Материалы к видовому разнообразию афиллофороидных грибов заповедника “Малая Сосьва” // Биологические ресурсы и природопользование: Сб. науч. тр. Сургут, 2007. Вып. 10. С. 116–127.
- Ставишенко И.В. Редкие виды афиллофороидных грибов охраняемых территорий Уральского федерального округа // Человек и север: Антропология, археология, экология: Материалы Всерос. конф. Тюмень, 2009. Вып. 1. С. 285–288.
- Ставишенко И.В., Мухин В.А. Ксилотрофные макромицеты Юганского заповедника. Екатеринбург, 2002. 176 с.
- Флора и растительность Катунского заповедника. Новосибирск, 2001. С. 278–309.
- Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 1993. 78 с.
- Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 2007. 252 с.
- Флора Сибири. Новосибирск, 2003. Т. 14. 188 с.
- Núñez M., Ryvarden L. *Polyporus (Basidiomycotina) and Related Genera*. Oslo, 1995. 85 p.
- Stephenson S.L., Laursen G.A. A preliminary report on the distribution and ecology of Myxomycetes in Alaskan tundra // *Arc. Alp. Mycol.* 1993. V. 150. P. 251–257.
- Zhukov E.A. *Aphyllophorales (Basidiomycetes) from Central Siberia* // *Mycotaxon.* 1995. V. 53. P. 437–445.

**ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ОБ УЛЬТРАСКУЛЬПТУРЕ ПОВЕРХНОСТИ
ВНЕШНЕЙ ОБОЛОЧКИ ООСПОРЫ *CHARA ALTAICA* (STREPTOPHYTA: CHARALES)**

Р.Е. Романов

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: romanov_r_e@ngs.ru

Охарактеризована ультраскульптура поверхности ооспор *Chara altaica* по данным сканирующей электронной микроскопии по образцам с юга Западной Сибири. Поверхность фоссы очень неравномерно рассеянно гранулированная, гранулы неправильные по форме, их размеры и плотность сильно варьируют, преобладают мелкие гранулы. Ребра ооспоры неравномерно рассеянно гранулированные или почти гладкие.

Ключевые слова: *Chara altaica*, внешняя поверхность ооспоры, ультраскульптура, Западная Сибирь.

**THE PRELIMINARY DATA ABOUT ULTRASCULPTURE OF WALL EXTERNAL SURFACE
OF THE OOSPORE OF *CHARA ALTAICA* (STREPTOPHYTA: CHARALES)**

R.E. Romanov

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: romanov_r_e@ngs.ru

The ultrasculpture of surface of the *Chara altaica* oospores by scanning electron microscopy was described from specimens collected in south of Western Siberia. The fossa surface is very irregularly sparsely granulated, the granules are irregular by shape, its dimensions and density are highly variable, and the small ones are prevailed. The wall surface between granules is smooth. The oospore ribs are irregularly sparsely granulated of nearly smooth.

Key words: *Chara altaica*, wall external surface of the oospore, ultrasculpture, Western Siberia.

ВВЕДЕНИЕ

Женские гаметангии харовых водорослей (оогонии) являются высокоорганизованными многоклеточными структурами, которые не имеют аналогов среди других водорослей¹. Зрелые ооспоры окружены восемью оболочками, в том числе двумя первичными и шестью вторичными, которые формируются после оплодотворения. Внешняя оболочка, сформированная внутренним слоем клеточной стенки спиральных клеток, окружающих зиготу, у всех современных видов несет почти параллельные друг другу спиральные ребра и нередко является орнаментированной (Leitch, 1989).

Зрелые ооспоры очень устойчивы к неблагоприятным условиям окружающей среды и, по-видимому, способны оставаться жизнеспособными в донных отложениях высохших водоемов (Soulié-Märsche, 2008). Инкрустированные карбонатом кальция оогонии нередко хорошо сохраняются длительное время. Оогонии (гирогониты) и ооспоры харовых водорослей в осадочных горных породах и донных отложениях во-

доемов используют для биостратиграфии и их корреляции, а также для палеоэкологических реконструкций (Kröpelin, Soulié-Märsche, 1991; García, 1994; Soulié-Märsche, 2008; и др.). К настоящему времени составлены ключи для определения ооспор современных видов для Средней Европы и Балтийского моря по данным световой микроскопии (Haas, 1994; Krause, 1997; Vedder, 2004) и Новой Зеландии – по результатам исследования с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии (de Winton et al., 2007). Данные по ультраскульптуре внешней и внутренней поверхностей оболочки позволяют уточнить идентификацию ооспор современных видов харовых водорослей в четвертичных осадках.

Ооспоры, почти идентичные по скульптуре внешней поверхности оболочки по данным световой микроскопии, могут сильно различаться по этой характеристике по результатам исследования с помощью СЭМ (John, Moore, 1987). Морфология ооспор харовых водорослей (внешний вид, количество спи-

¹ Оогонии харовых водорослей можно сопоставить лишь с оогониями представителей рода *Coleochaete* (Streptophyta: Charophyceae, Coleochaetales), которые после оплодотворения обрастают вегетативными клетками таллома, формирующими псевдопаренхиму (Leitch, 1989; van den Hoek et al., 1995); при этом не формируется отдельная структура.

ральных ребер и особенно орнаментация) используется как стабильный таксономический признак (John, Moore, 1987; Nozaki et al., 1998; García, Chivas, 2004; Sakayama et al., 2005). Комплексный анализ этих данных и молекулярной филогении оказался пригоден для разграничения видов внутри рода *Nitella* (Sakayama et al., 2005), позволил описать новый для науки вид *Chara leptospora* Sakayama по материалам из Японии (Sakayama et al., 2009). Орнаментация внешней поверхности оболочки оказалась частично пригодной для разграничения ооспор новозеландских видов *Nitella*, тогда как для других родов были полезны другие признаки (de Winton et al., 2007).

Ультраскульптура внешней поверхности ооспор по данным СЭМ описана у многих видов харовых водорослей (John, Moore, 1987; John et al., 1990; Nozaki et al., 1998; Elkhiti et al., 2002; Mandal et al., 2002; García, Chivas, 2004; Mandal, Ray, 2004; Mann, Nambudiri, 2005; Sakayama et al., 2005, 2009; Chou et al., 2007; Urbaniak, 2007; Boszke, Cociag, 2008; Boszke et al., 2008; Hutorowicz, 2008; Kato et al., 2010). До недавнего времени такие данные отсутствовали для *Chara altaica* A. Br. in A. Br. et Nordst. 1882 emend. Hollerb. 1949. Ареал этого вида охватывает Среднюю Азию, Северный Казахстан, восточный макросклон Южного Урала, юг Западной Сибири, Хакасию, Тыву, Монголию, Китай и Японию (Голлербах, Красавина, 1983; Сафонова, 2003; Свири-

денко Б.Ф., Свириденко Т.В., 2005; Свириденко и др., 2007; Kato et al., 2010; оригинальные данные). Подробное описание морфологии ооспор *C. altaica* было выполнено по данным световой микроскопии (Голлербах, Красавина, 1983: 125): “ооспоры темно-коричневые, почти черные, овальные, на вершине с небольшим острием, при основании с небольшой выемкой, 554–660 мкм дл., 337–400 мкм шир., с 9–12 невысокими, но отчетливыми ребрами, без известковой обертки; наружная оболочка ооспор тонкая, коричневая, почти гладкая, с едва намечающейся неясной бугорчатостью”. Оболочка ооспор изотипа *C. altaica* “гранулированная или с мелкими рассеянными папиллами” (Wood, Imahori, 1964: icon and description 46). Ультраскульптуру поверхности ооспор типового образца из Горного Алтая и ряда других образцов *C. altaica* с помощью СЭМ исследовала Л.В. Жакова (личное сообщение), однако, к сожалению, они не были опубликованы. Недавно опубликованы результаты исследования ультраскульптуры ооспор этого вида по данным световой и электронной микроскопии по образцам из Японии (Kato et al., 2010).

Цель данной работы – охарактеризовать ультраскульптуру внешней поверхности оболочки ооспор *Chara altaica* по данным сканирующей электронной микроскопии по образцам с юга Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованные образцы (рис. 1) были отобраны в литоральной зоне степного озера Золотое в



Рис. 1. Внешний вид талломов *Chara altaica*. Видны зрелые ооспоры черного цвета.

окр. с. Усть-Волчиха Волчихинского района Алтайского края (бассейн внутреннего стока юга Обь-Иртышского междуречья, Западная Сибирь), на мелководном участке, подверженном волноприбойному воздействию с песчаного грунта 25 июля 2000 г. *Chara altaica* вегетировала вместе с *C. canescens* Desv. et Lois. in Lois. и *C. aspera* Willd. Талломы фиксировали 4%-м формалином. Собранные растения были слабо инкрустированы известью, их длительное хранение (более 8 лет) в слабом растворе формальдегида привело к полному растворению карбоната кальция в клеточных стенках растений. Зрелые ооспоры с наиболее темной оболочкой очищали от обволакивающих спиральных клеток вручную с помощью тонких препаровальных игл под микроскопом МБС-9. Очищенные ооспоры переносили в 40%-й раствор спирта, помещали на предметный столик, после высушивания напыляли сплавом золота и палладия и изучали при помощи сканирующего электронного микроскопа Hitachi H-3400N (Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул) 9 июня 2009 г. при ускоряющем напряжении 30 кВ. Ширину фоссы – углубления между ребрами, измеряли как расстояние между вершинами двух соседних ребер в экваториальной области ооспоры.

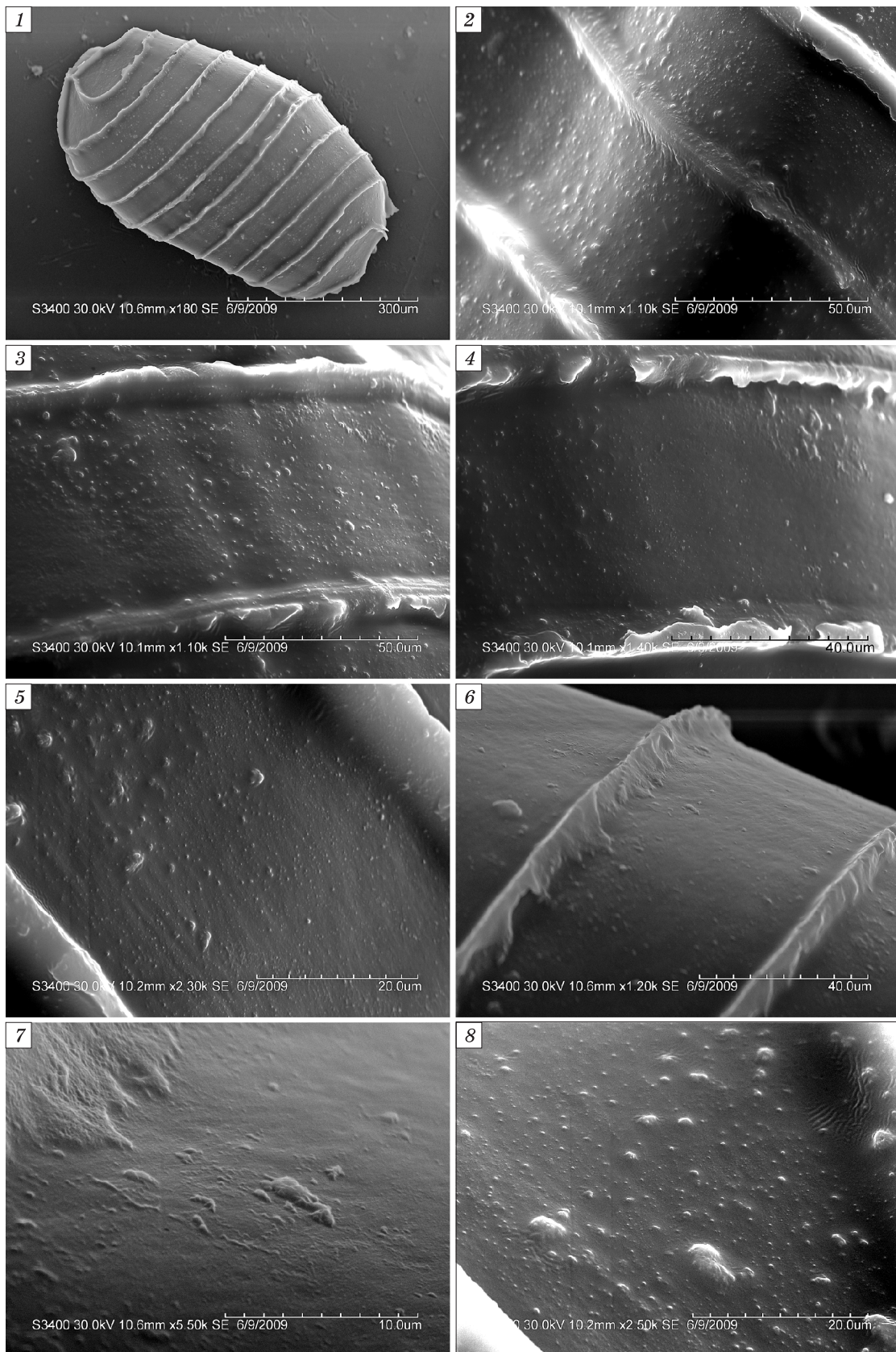


Рис. 2. Форма (1) и скульптура поверхности оболочки ооспора *C. altaica* (2–8).

Цена деления масштабной линейки: 1 – 30 мкм; 2, 3 – 5 мкм; 4, 6 – 4 мкм; 5, 8 – 2 мкм; 7 – 1 мкм.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Зрелые ооспоры *Chara altaica* черные в отраженном свете, эллипсоидные; их размеры: (472–741) × (243–378) мкм. Число спиральных ребер от 8 до 10 (рис. 2, 1), они невысокие и переходят в основании ооспоры в короткие конические шипы, окружающие пятигранное основание. Ширина фоссы составляет 40.8–82.3 мкм, среднее арифметическое – 56.6 ± 11.6 мкм, мода – 53.2 мкм.

Поверхность внешней оболочки фоссы неравномерно рассеянно гранулированная вплоть до почти гладкой (см. рис. 2, 2–8). Гранулы неправильные по форме, их размеры и плотность сильно варьируют с выраженным преобладанием мелких. Оболочка между гранулами гладкая. Ребра также неравномерно рассеянно гранулированные или практически гладкие.

Сравнительно-морфологическое исследование образцов ооспор из Японии и юга Западной Сибири показало, что в первом случае орнаментация поверхности оболочки ооспоры была представлена мелкими папиллами, рассеянными по фоссе (Kato et al., 2010). Ооспоры *C. altaica* с юга Западной Сибири отличались от ооспор из Японии по ультраскульптуре внешней поверхности, а именно, в последнем случае гранулы существенно не различались по размерам и были расположены очень редко (Kato et al., 2010). Образцы вида *C. altaica* из Японии и с юга Западной Сибири существенно отличаются от близкого к нему однодомного североамериканского вида *C. evoluta* T.F. Allen (Kato et al., 2010), у которого поверхность фоссы рав-

номерно неотчетливо мелко гранулированная (Mann, Nambudiri, 2005).

М.М. Голлербах и Л.К. Красавина (1983) предполагают гибридное происхождение двух однодомных видов – азиатского *C. altaica* и североамериканского *C. evoluta*, от очень близкого к ним двудомного *C. canescens*, ареал которого расположен в Северном полушарии² (Blindow, Schubert, 2004). В большинстве случаев *C. altaica* и *C. canescens* произрастают совместно в одном и том же местообитании, что также известно для *C. evoluta* и *C. canescens* (Голлербах, Красавина, 1983; Mann, Nambudiri, 2005). Можно предполагать, что ультраскульптура поверхности ооспор этих видов не имеет существенных различий или может послужить дополнительным дифференцирующим признаком. Литературные данные о результатах исследования морфологии поверхности ооспор *C. canescens* в световом микроскопе противоречивы: наружная оболочка сильно тонко гранулированная (Голлербах, Красавина, 1983: 121) или гладкая (Wood, Imahori, 1965: 158). По данным СЭМ у образцов этого вида из Северной Америки с о. Ньюфаундленд внешняя поверхность фоссы равномерно неотчетливо мелкогранулированная (Mann, Nambudiri, 2005), так же как и у близкого к нему однодомного вида *C. evoluta*. Окончательный вывод о сходстве или различиях сравниваемых видов по морфологическим признакам ооспор можно сделать только после сравнительного исследования большого количества материала, собранного из разных местонахождений с разными экологическими условиями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные уточняют характеристику скульптуры поверхности ооспоры *C. altaica* по данным световой микроскопии (Голлербах, Красавина, 1983; Wood, Imahori, 1964; Kato et al., 2010). Скульптуру поверхности ооспоры можно использовать для систематики и идентификации представителей этого рода, но она менее разнообразна по сравнению с видами рода *Nitella* (Голлербах, Краси-

на, 1983; John et al., 1990; Mandal, Ray, 2004; Huttorowicz, 2008).

Автор благодарен В.В. Кириллову (ИВЭП СО РАН) за возможность работы со сканирующим электронным микроскопом, особая благодарность Е.Ю. Митрофановой и А.В. Дьяченко (ИВЭП СО РАН) за помощь в подготовке и электронно-микроскопическом анализе материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Голлербах М.М., Красавина Л.К. Харовые водоросли – *Charophyta*. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Л., 1983. 190 с.
- Сафонова Т.А. Харовые водоросли (*Charophyta*) в водоемах Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы II Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2003. С. 87–89.
- Свириденко Б.Ф., Пяк А.И., Свириденко Т.В. Находки харовых водорослей (*Charophyta*) в Монголии, Тыве и

Хакасии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы VI Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2007. С. 299–302.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. Макроскопические водоросли оз. Толбо-Нуур (Западная Монголия) // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: Материалы VII Междунар. конф. Кызыл, 2005. Т. 1. С. 283–286.

² Если не учитывать единственную недавнюю находку *C. canescens* в Южном полушарии, а именно, в Южной Австралии (Casanova, Nicol, 2009); жизнеспособные ооспоры этого вида, по предположению авторов, могли принести перелетные водоплавающие птицы с территории Сибири, Монголии и Северного Китая.

- Blindow I., Schubert H. *Chara canescens* Desv. and Loisel. in Loisel. 1810 // Charophytes of the Baltic Sea. Rugell, 2004. P. 70–81. (The Baltic Marine Biologist Publication; N 19).
- Boszke P., Bociąg K. Morphological variation of oospores in the population of *Chara rudis* A. Braun in a mesotrophic lake // Polish J. Ecol. 2008. V. 56, N 1. P. 139–147.
- Boszke P., Pelechaty M., Pukacz A. Oospore dimensions and wall ornamentation in *Chara braunii* // Biologia. 2008. V. 63, N 4. P. 457–460.
- Casanova M.T., Nicol J.M. *Chara canescens* (Characeae, Charophyceae) in the Southern Hemisphere // Charophytes. 2009. V. 1. P. 55–60.
- Chou J.-Yu, Wang W.-L., Chang J.-Sh. Three new members of Characeae (Charales, Chlorophyta) from Taiwan, including one endangered monospecific genus // Bot. Studies. 2007. V. 48. P. 117–126.
- Elkhiati N., Soulié-Märsche I., Ramdani M., Flower R. A study of the subfossil oospores of *Nitella opaca* (Charophyceae) from Megene Chitane (Tunisia) // Cryptogamie, Algologie. 2002. V. 23. P. 65–73.
- García A. Charophyta: their use in paleolimnology // J. Paleolimnol. 1994. V. 10, N 1. P. 43–52.
- García A., Chivas A.R. Quarternary and extant euryhaline *Lamprothamnium* Groves (Charales) from Australia: Gyrogonite morphology and paleolimnological significance // J. Paleolimnol. 2004. V. 31. P. 321–341.
- Haas J.N. First identification key for charophyte oospores from Central Europe // Europ. J. Phycol. 1994. V. 29. P. 227–235.
- Hutorowicz A. Oospores of *Chara tomentosa* from Holocene sediments of Lake Zeribar (Iran) // Biologia. 2008. V. 63, N 2. P. 162–166.
- John D.M., Moore J.A. An SEM study of the oospore of some *Nitella* species (Charales, Chlorophyta) with descriptions of wall ornamentation and an assessment of its taxonomic importance // Phycologia. 1987. V. 26, N 3. P. 334–355.
- John D.M., Moore J.A., Green D.R. Preliminary observations on the structure and ornamentation of the oosporangial wall in *Chara* (Charales, Chlorophyta) // British Phycolog. J. 1990. V. 25, N 1. P. 1–24.
- Kato S., Sakayama H., Morishima H., Sano S., Oomori Y., Kato N., Ito M., Kasai F., Watanabe M.M., Nozaki H. Morphology and molecular phylogeny of *Chara altaica* (Charales, Charophyceae), a monoecious species of the section *Desvauxia* // Cytologia. 2010. V. 75. P. 211–220.
- Kröpelin S., Soulié-Märsche I. Charophyte remains from Wadi Howar as evidence for deep mid-holocene freshwater lakes in the Eastern Sahara of Northwest Sudan // Quarternary Res. 1991. V. 36. P. 210–223.
- Krause W. Charales (Charophyceae). Jena: Elsevier, Spectrum Akademischer Verlag, 1997. 202 s. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; B. 18).
- Leitch A.R. Formation and ultrastructure of a complex, multilayered wall around the oospore of *Chara* and *Lamprothamnium* (Characeae) // Europ. J. Phycol. (British Phycolog. J. till 1993). 1989. V. 24, N 3. P. 229–236.
- Mandal D.K., Blaženčić J., Ray S. SEM study of compound oospore wall ornamentation of some members of Charales from Yugoslavia, Croatia and Slovenia // Archives of Biological Sciences. Belgrade, 2002. V. 54, N 1–2. P. 24–39.
- Mandal D.K., Ray S. Taxonomic significance of micromorphology and dimensions of oospores in the genus *Chara* L. (Charales, Chlorophyta) // Archives of Biological Science. Belgrade, 2004. V. 56, N 3–4. P. 131–138.
- Mann H., Nambudiri E.M.V. Charophytes of Insular Newfoundland II: *Chara evoluta* and *Chara canescens* // Can. Field-Naturalist. 2005. V. 119, N 1. P. 26–37.
- Nozaki H., Kodo M., Miyaji K., Kato M., Watanabe M.M., Kasaki H. Observations on the morphology and oospore wall ornamentation in culture of the rediscovered Japanese endemic *Nitella gracilens* (Charales, Chlorophyta) // Europ. J. Phycol. 1998. V. 33. P. 357–359.
- Sakayama H., Kasai F., Nozaki H., Watanabe M.M., Kawachi M., Shigyo M., Nishihiro J., Washitani I., Krienitz L., Ito M. Taxonomic reexamination of *Chara globularis* (Charales, Charophyceae) from Japan based on oospore morphology and rbcL gene sequences, and the description of *C. leptospora* sp. nov. // J. Phycology. 2009. V. 45. P. 917–927.
- Sakayama H., Miyaji K., Nagumo T., Kato M., Hara Y., Nozaki H. Taxonomic reexamination of 17 species of *Nitella* subgenus *Tieffallenia* (Charales, Charophyceae) based on internal morphology of the oospore wall and multiple DNA marker sequences // J. Phycology. 2005. V. 41. P. 195–211.
- Soulié-Märsche I. Charophytes, indicators for low salinity phases in North African sebkhet // J. African Earth Sci. 2008. V. 51, N 2. P. 69–76.
- Urbaniak J. Distribution of *Chara braunii* Gmelin 1826 (Charophyta) in Poland // Acta Soc. Bot. Pol. 2007. V. 76, N 4. P. 313–320.
- Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M. Algae. An introduction to phycology. Cambridge, 1995. 700 p.
- Vedder F. Morphologie und Taxonomie rezenter und subfossiler Characeen-Oosporen aus der Ostsee // Rostocker Meeresbiologische Beiträge. 2004. V. 13. S. 43–54.
- De Winton M.D., Dugdale T.M., Clayton J.S. An identification key for oospores of the extant charophytes of New Zealand // New Zealand J. Bot. 2007. V. 45. P. 463–476.
- Wood R.D., Imahori K. A revision of the Characeae. Second part. Iconograph of the Characeae. Weinheim, 1964. Icon. 1–395.
- Wood R.D., Imahori K. A revision of the Characeae. First part. Monograph of the Characeae. Weinheim, 1965. 904 p.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФИТОПЛАНКТОНА КРУПНЫХ РЕК ЦЕНТРАЛЬНО-ЯКУТСКОГО ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНА

П.А. Ремигайло

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН,
677980, Якутск, просп. Ленина, 41, e-mail: p.a.remigailo@ibpc.ysn.ru*

Приводится анализ таксономической структуры и особенностей развития фитопланктона Средней Лены и ее притоков – рек Вилюй, Алдан, Амга. Выявлено широкое видовое разнообразие и богатство альгофлоры изученных северных водоемов, насчитывающие 738 таксонов.

Ключевые слова: *таксономическая структура, фитопланктон, реки Центральной Якутии.*

PHYTOPLANKTON SYSTEMATIC STRUCTURE OF LARGE RIVERS OF CENTRAL YAKUTIA FLORAL REGION

P.A. Remigailo

*Institute for Biological Problems of Cryolithozone, SB RAS,
677980, Yakutsk, Republic of Sakha (Yakutia), Lenin ave., 41, e-mail: p.a.remigailo@ibpc.ysn.ru*

Analysis of taxonomic structure and peculiarities of phytoplankton development in middle course of Lena River and her tributaries – Viluy, Aldan, Amga has been presented in the paper. Wide species diversity and reach algoflora (738 taxons) has been revealed in studied northern basins.

Key words: *taxonomic structure, phytoplankton, rivers of Central Yakutia.*

Гидрографическая сеть основных водотоков Центрально-Якутской равнины представлена средним течением р. Лены и наиболее ее крупными притоками – реками Вилюй, Алдан и Амга, являющимися главной транспортной артерией региона, источником водоснабжения городов и поселков, средой обитания промысловых пород рыб. Располагаясь в зоне сибирской тайги, основная бассейновая часть р. Лены характеризуется в настоящее время для данной широты относительно низкой плотностью населения и слабой степенью освоения. Обладая большими запасами минеральных и гидроэнергетических ресурсов, пока еще недостаточно используемых, территории Центральной и Южной Якутии в ближайшие годы определены как перспективные для их комплексного освоения. В условиях нарастания темпов антропогенной нагрузки, происходящих климатических изменений, учитывая неустойчивость и ранимость наземных и водных северных экосистем, все больше внимания уделяется получению информации по фоновым показателям биологического разнообразия и изучению его антропогенной динамики. Наиболее информативное звено

состояния трофических цепей – водные и почвенные водоросли, имеющие высокую скорость воспроизводства. Их экологические группировки обладают относительно высокой чувствительностью к уровню загрязнений, что позволяет им быстро реагировать на изменяющиеся условия среды. Биоиндикационные оценки состояния экосистем по нижним трофическим уровням используются довольно широко (Макрушин, 1974; Унифицированные методы..., 1977; Барина, Медведева, 2006). Метод основан на определении сапробности – способности индикаторных организмов выживать в загрязненной органикой среде. При применении этой методики основными показателями являются видовой состав, структура и обилие сообществ водорослей, позволяющие оперативно оценить трофический статус водоема, его экологическое состояние и направления происходящих изменений. Несмотря на то что реки Центральной Якутии в альгологическом отношении наиболее изучены в регионе, более детальные систематические исследования последних лет значительно дополнили имеющиеся сведения по их альгофлоре.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа основана на результатах многолетних стационарных и маршрутных исследований фитопланктона среднего течения р. Лены и ее основных прито-

ков – рек Алдан и Вилюй. В связи со строительством каскада гидроэлектростанций на р. Вилюй проведена оценка ее фонового состояния фитопланктона до за-

регулирования стока и мониторинговые исследования за состоянием экосистем Вилюйского и Светлинского водохранилищ в периоды их заполнения, формирования гидробиологического режима и нормальной эксплуатации. Сбор и обработка материалов

проведены по общепринятым унифицированным методикам сбора и обработки альгологического материала (Голлербах, Полянский, 1951; Киселев, 1969; Федоров, 1979; Методические рекомендации..., 1981; Водоросли, 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

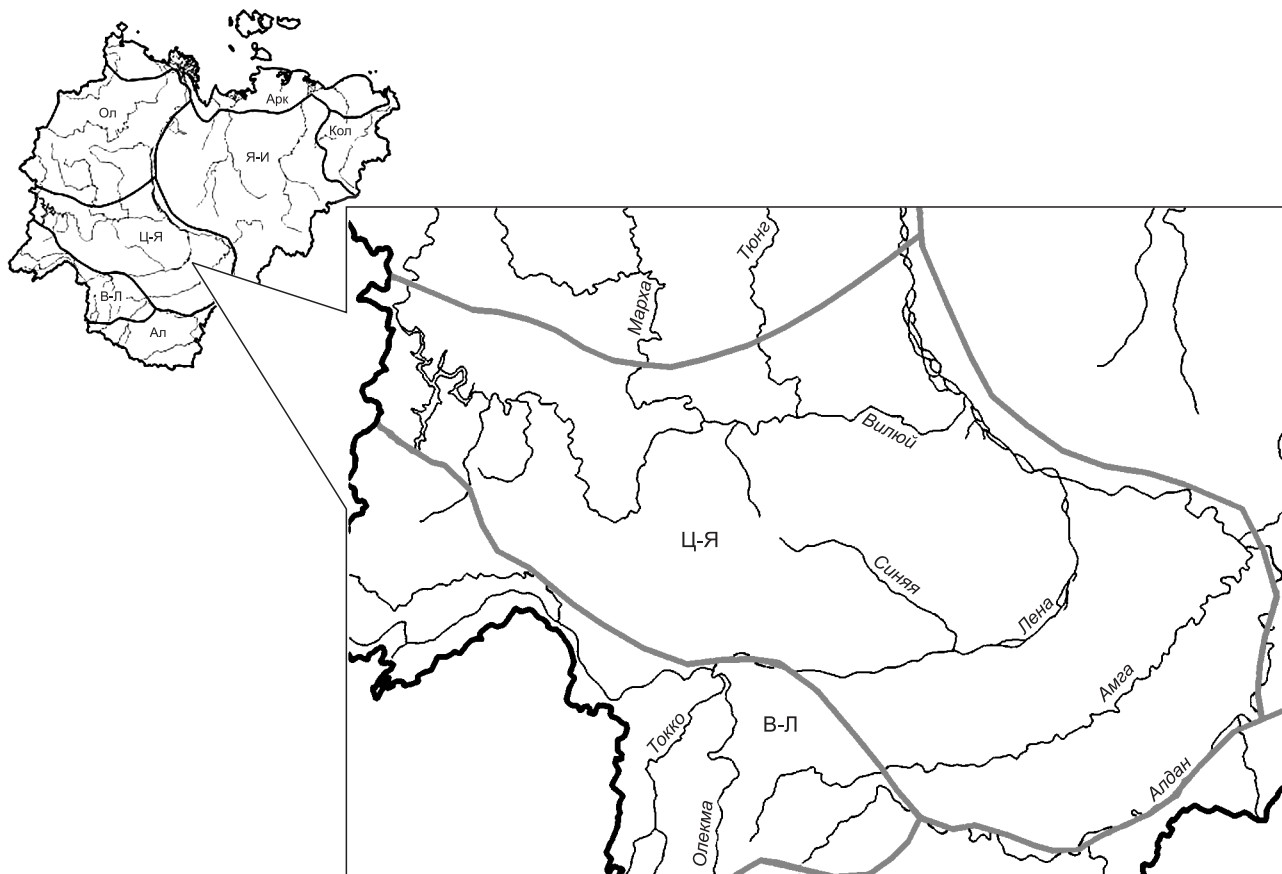
Основное русло р. Лены протекает по направлению с юга на север, исключение составляют отдельные участки ее среднего течения – р. Вилюй и два участка Алдана, имеющие широтное направление (см. рисунок). В пределах Лено-Алданского плоскогорья р. Лена протекает по широкой, хорошо разработанной долине. Ширина ее варьирует в пределах 1–3 км. Выше устья р. Буотамы долина Лены в пределах Центрально-Якутской низменности расширяется до 5–10 км. Для русла реки характерны многочисленные острова, косы и осередки. Перед впадением Алдана правый борт долины постепенно снижается, террасовый уступ исчезает (Водные пути..., 1995).

В фитопланктоне исследуемого участка реки выявлено 456 видов водорослей, представленных 565 внутривидовыми таксонами (здесь и далее в понятие “внутривидовые таксоны” включены таксоны, содержащие номенклатурный тип вида) (табл. 1).

Основу видового состава составляют представители отделов *Bacillariophyta*, *Chlorophyta* и *Cyanophyta*, менее разнообразны *Chrysophyta* и *Xanthophyta*, беден состав *Dinophyta*, *Euglenophyta* и *Rhodophyta*.

На уровне классов выделяется *Pennatophyceae* (42.5 % видового состава), *Chlorophyceae* (18.4), *Hormogoniophyceae* (12.7 %), на уровне порядков – *Raphales* (34.0 %), *Chlorococcales* (16.2) и *Araphales* (8.6 %).

Условия обитания водорослей, обусловленные географическим положением исследуемого водоема, определяют порядок расположения головного спектра семейств по числу зарегистрированных таксонов. Самые высокие позиции в спектре семейств принадлежат *Naviculaceae* (10.7 % видового состава), *Oscillatoriaceae* (7.0), *Fragilariaceae* (6.8), *Nitzschiaceae* (5.7), *Cymbellaceae* и *Scenedesmaceae* (по 4.8 %). К ведущим родам относятся *Navicula*, *Nitzschia*, *Oscillatoria*,



Карта-схема речной сети Центрально-Якутского флористического района:

Арх – Арктический; Ол – Оленекский; Кол – Колымский; Я-И – Яно-Индибирский; Ц-Я – Центрально-Якутский; В-Л – Верхне-Ленский; Ал – Алданский.

Таксономическая структура фитопланктона Средней Лены

Отдел	Число						Процент от общего числа видов (456)
	классов	порядков	семейств	родов	видов	видов и разновидностей	
<i>Cyanophyta</i>	3	4	15	21	77	85	16.9
<i>Dinophyta</i>	1	2	2	3	4	4	0.9
<i>Chrysophyta</i>	1	2	4	8	29	34	6.4
<i>Xanthophyta</i>	2	2	6	6	15	15	3.3
<i>Bacillariophyta</i>	2	6	18	36	211	299	46.3
<i>Euglenophyta</i>	1	1	1	2	3	3	0.7
<i>Rhodophyta</i>	1	1	1	1	1	1	0.2
<i>Chlorophyta</i>	2	7	22	46	116	124	25.4
<i>Всего:</i>	13	25	69	123	456	565	100.0

Cymbella, *Synedra*, *Anabaena* (табл. 2). Одно- и двувидовых семейств – 27 (39.1 % от их общего количества). Одно- и двувидовые роды составляют 63.4 % списка родов, на их долю приходится 23.5 % от общего видового состава. В целом состав семейств и их роль в систематической структуре фитопланктона водотока соответствуют таксономическому спектру водорослей планктона проточных водоемов высоких широт и отражают голарктические черты флор Северного полушария (Кожова, Кобанова, 1973; Ермолаев, 1981; Харитонов, 1981; Сафонова, 1984; Гецен, 1985; Науменко, 1985; Васильева, 1989; Воробьева, 1995). Одиннадцать наиболее крупных по числу видов семейств объединяют 259 видов (56.7 % от всего количества видов водорослей), принадлежащих к отделам диатомовых, зеленых и синезеленых. На долю диатомовых из их числа приходится 158 видов (34.6 % от всего количества видов водорослей), зеленых – 53 (11.6 %), синезеленых – 48 видов (10.5 %).

По два вида представлены шесть семейств: диатомовые – *Rhizosoleniaceae* и *Rhopalodiaceae*, зеленые – *Chlorococcaceae*, синезеленые – *Scytonemataceae*, золотистые – *Chrysococcaceae*, желтозеленые – *Sciadaceae*.

Для северных флор характерно увеличение числа семейств с одним представителем флоры (Гецен, 1985).

Таблица 2

Ведущие по числу видов роды фитопланктона рек Центральной Якутии

Лена	Алдан	Вилуй
<i>Navicula</i> (25)	<i>Cymbella</i> (17)	<i>Closterium</i> (27)
<i>Nitzschia</i> (24)	<i>Navicula</i> (13)	<i>Cosmarium</i> (23)
<i>Oscillatoria</i> (23)	<i>Achnanthes</i> (9)	<i>Scenedesmus</i> (19)
<i>Cymbella</i> (20)	<i>Nitzschia</i> (7)	<i>Staurastrum</i> (17)
<i>Synedra</i> (18)	<i>Gomphonema</i> (7)	<i>Eunotia</i> (12)
<i>Anabaena</i> (16)	<i>Cosmarium</i> (6)	<i>Nitzschia</i> (12)
<i>Gomphonema</i> (14)	<i>Fragilaria</i> (6)	<i>Cymbella</i> (12)
<i>Scenedesmus</i> (13)	<i>Eunotia</i> (6)	<i>Staurodesmus</i> (10)
<i>Pinnularia</i> (12)	<i>Synedra</i> (5)	<i>Pinnularia</i> (10)
<i>Achnanthes</i> (12)	<i>Closterium</i> (5)	<i>Synedra</i> (10)
<i>Всего</i> (177)	<i>Всего</i> (81)	<i>Всего</i> (152)

В фитопланктоне Средней Лены зарегистрировано 21 одновидовое семейство: синезеленые – *Gomphosphaeriaceae*, *Coelosphaeriaceae*, *Chamaesiphonaceae*, *Nostocaceae*, *Aphanizomenonaceae*, *Nodulariaceae*, *Rivulariaceae*; зеленые – *Volvocaceae*, *Sphaerocystidaceae*, *Characiaceae*, *Golenkiniaceae*, *Gonatozygaceae*, *Zygnemataceae*; желтозеленые – *Pleurochloridaceae*, *Characiopsidaceae*, *Botryochloridaceae*, *Heterotrichaceae*; диатомовые – *Hemiaulaceae*, *Rhoicospheniaceae*; динофитовые и красные – *Gymnodiniaceae*, *Acrochaetiaceae*.

На долю 10 ведущих по видовому богатству родов фитопланктона данного участка р. Лены приходится 151 вид (38.8 % от общего состава водорослей). Первые 3 ранговых места, как и на уровне семейств, занимают представители диатомовых и синезеленых водорослей: *Navicula* (5.5 %), *Nitzschia* (5.3), *Oscillatoria* (5.0 %). Наличие среди ведущих родов *Nitzschia* обусловлено влиянием антропогенных факторов. На долю господствующих родов из отдела диатомовых приходится 125 видов (27.4 % от всего количества видов водорослей), синезеленых – 39 видов (8.6 %), а также вошел род *Scenedesmus* (2.9 %) из отдела зеленых водорослей.

Отмечено преобладание в альгофлоре реки 49 одновидовых родов. Из зеленых водорослей – 20 родов: *Characium*, *Chlorococcum*, *Coenochloris*, *Coenocystis*, *Dactylosphaerium*, *Desmidium*, *Draparnaldia*, *Golenkinia*, *Gonatozygon*, *Hyaloraphidium*, *Nephrochlamis*, *Pandorina*, *Pleurotaenium*, *Quadricoccus*, *Siderocystopsis*, *Staurodesmus*, *Trebouxia*, *Trochiscia*, *Uronema*, *Zygnema*; из диатомовых 9 – *Attheya*, *Cymatopleura*, *Denticula*, *Didymosphenia*, *Hannaea*, *Meridion*, *Opephora*, *Rhoicosphenia*, *Stephanodiscus*; из синезеленых 9 – *Aphanizomenon*, *Calothrix*, *Chamaesiphon*, *Coelosphaerium*, *Eucapsis*, *Gomphosphaeria*, *Nodularia*, *Nostoc*, *Synechococcus*; из желтозеленых 4 – *Bumilleria*, *Chlorellidium*, *Chloridella*, *Chlorokoryne*; из золотистых 3 – *Epipyxis*, *Stokesiella*, *Synura*; из динофитовых 2 – *Ceratium*, *Gymnodinium*; из эвгленовых и красных – по одному соответственно *Euglena* и *Chantransia*. Двувидовых родов отмечено 29, в том числе: зеленых 10 – *Closteriopsis*, *Coelastrum*, *Co-*

nococcus, Cosmoastrum, Crucigenia, Crucigeniella, Gloeotila, Lagerheimia, Selenastrum, Stigeoclonium; диатомовых 8 – *Amphora, Asterionella, Caloneis, Hantzschia, Neidium, Pleurosigma, Rhizosolenia, Rhopalodia*; синезеленых 6 – *Aphanothece, Dactylococcopsis, Gloeocapsa, Lyngbya, Spirulina, Tolypothrix*; золотистых 2 – *Kephyrion, Pseudokephyrion*; динофитовых, эвгленовых и желтозеленых по одному соответственно – *Peridinium, Trachelomonas, Bumilleriopsis*.

Анализ родового спектра фитопланктона указывает на неравномерность распределения видов по родам. Так, 11 ведущих родов, составляющих лишь около 8.1 % всего родового спектра, охватывают более трети общего числа видов. Почти 63.4 % всех родов фитопланктона являются одно- и двувидовыми, охватываемыми лишь 23.5 % всех видов фитопланктона. В целом в фитопланктоне участка р. Лены четко просматривается концентрация видов в сравнительно небольшом числе родов и семейств, что, по мнению ряда исследователей, указывает на автохтонное развитие альгофлоры (Малышев, Пешкова, 1984).

Пропорции флоры 1.0 : 1.8 : 6.6 : 8.2 (относительное число семейств, принятое за 1 : среднее число родов в семействе : среднее число видов в семействе : среднее число внутривидовых таксонов, включая номенклатурный тип вида, в семействе). Родовая насыщенность 3.7. Вариабельность вида 1.2. Лимитирующие факторы среды обитания (высокие скорости течения, слабая прогреваемость вод, низкая минерализация и бедный состав биогенов) обуславливают развитие в планктоне реки стенотермных, холодолюбивых диатомей: *Aulacoseira distans*, *A. distans* var. *alpigena*, *A. islandica*, *A. italica*, *Diatoma anceps*, *D. hiemale*, *D. hiemale* var. *mesodon*, *Gyrosigma acuminatum*, *Eunotia praeurupta* и *Gomphonema ventricosum*. Для участка реки выявлено 28 таксонов водорослей, доминирующих в сообществе по биомассе, – представителей отделов диатомовых, зеленых, синезеленых и золотистых: *Anabaena aequalis*, *Asterionella formosa*, *A. gracillima*, *Aulacoseira distans*, *A. granulata*, *A. italica*, *Chlorococccum infusionum*, *Closterium parvulum*, *C. peracerosum*, *Cosmoastrum punctulatum*, *Cyclotella kuetzingiana*, *C. meneghiniana*, *Dinobryon divergens*, *D. sertularia*, *D. sociale*, *Fragilaria crotonensis*, *Hannaea arcus*, *Melosira varians*, *Monoraphidium arcuatum*, *Synedra tabulata*, *S. ulna*, *Tabellaria fenestrata*, *T. fenestrata* var. *intermedia*, *T. flocculosa*. По отношению к скорости течения в фитопланктоне реки преобладают индифференты (18.4 % от общего числа таксонов).

По уровню количественного развития фитопланктона р. Лена характеризуется как северный олиготрофный водоем. По системе Сладчека исследованный участок этой реки оценивается как слабозагрязненный. На локальных участках отмечается незначительное повышение концентрации биогенных элементов и общей биомассы фитопланктона. Уровень самоочищения воды в реке высокий (Габышев,

1998, 1999; Ремигайло, Габышев, 1999; Ремигайло и др., 2010).

Река Вилюй – крупный левый приток Лены, длиной 2650 км, одна из немногих рек Восточной Сибири, протекающая в широтном направлении по Среднесибирскому плоскогорью, в нижнем течении – по Центрально-Якутской равнине. Бассейн реки объединяет около 15 000 водотоков, свыше 68 000 озер. Для энергоснабжения алмазодобывающей промышленности, перспективной добычи и переработки других полезных ископаемых Якутии было создано Вилюйское водохранилище – крупный по площади и объему водоем на территории Якутии и одно из крупнейших водохранилищ Сибири, а в 1986 году по каскаду – Светлинское водохранилище – проточный искусственный водоем горно-речного типа. Зарегулирование стока привело к нарушению равновесия между природными процессами непосредственно в р. Вилюй и его бассейне. При анализе результатов многолетних наблюдений за составом и динамикой развития альгофлоры в р. Вилюй и образовавшемся каскаде водохранилищ особое внимание уделялось выявлению смены качественного состава реофильных комплексов на лимнофильные, произошедшей при понижении скоростей течения. Кроме того, наблюдается поступление дополнительных биогенных элементов при естественных процессах, связанных со смывом нарушенного почвенного покрова и подстилающих пород, водной эрозией, химическим составом подземных вод, питающих р. Вилюй и ее притоки (Биология..., 1979). По характеру течения, строения ложа, долины, а также по гидрологическим показателям р. Вилюй на всем протяжении подразделяется на 5 участков. Из них участок верхнего течения от истока до устья р. Чиркуо протяженностью около 900 км носит горный характер. Основу комплекса доминирующих видов составили диатомовые водоросли, состоящие из планктонных реофильных видов – *Aulacoseira granulata*, *A. italica*, *Cyclotella kuetzingiana*. Наряду с ними по биомассе выделялись протококковые и десмидиевые водоросли родов *Ankistrodesmus*, *Pediastrum*, *Selenastrum*, *Cosmarium*, однако на расстоянии 2–4 км от устья р. Чиркуо они выпадали из состава планктона. Основную массу фитопланктона этого участка формировали планктонные диатомовые водоросли, хорошо развивающиеся в условиях реки и обогащающие альгофлору вниз по течению р. Вилюй (Ремигайло, Соколова, 1992).

До зарегулирования стока Вилюй имел черты типичной горной реки с множеством порогов и перекатов, которые чередовались с плесами. В результате перекрытия плотиной русла реки в соответствии с рельефом залитой поймы в пределах акватории Вилюйского водохранилища образовался ряд четко выделяющихся озеровидных расширений и соединяющих их каньонообразных сужений. В результате затопления обширных территорий с почвенно-рас-

тительным покровом, сокращения водообмена в водохранилище стала происходить аккумуляция биогенных и органических веществ, оказавших влияние на формирование, состав и количественное развитие фитопланктона.

На начальном этапе заполнения водоема (1967–1971 гг.) в связи с понижением скоростей течения и уменьшением влияния притоков в составе альгогруппировок увеличилась доля участия синезеленых и золотистых водорослей и уменьшился процент зеленых водорослей. По мере евтрофикации вод из синезеленых наиболее интенсивное развитие летом наблюдалось у вида *Aphanizomenon flos-aquae* с численностью до 0.20–0.48 млрд кл/л, что вызывало интенсивное “цветение” воды на отдельных участках и лимитировало развитие представителей других отделов водорослей, в том числе и диатомовых, которые на этом этапе по степени доминирования занимали второе место после зеленых. Наиболее интенсивно из них развивались *Aulacoseira granulata* и *Tabellaria fenestrata* (Ремигайло, 1976). В период поэтапного затопления новых участков ложа (1972–1975 гг.) наблюдались небольшие изменения в составе ведущего комплекса из отдела диатомовых. В летний период обилие фитопланктона возрастало за счет развития синезеленых, зеленых и золотистых водорослей. На речных участках интенсивно вегетировали *Aulacoseira italica*, *Asterionella formosa*, *Diatoma vulgare*. На озеровидных плесах вызывали интенсивное “цветение” *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabena lemmermannii*. Наиболее продуктивными по развитию фитопланктона в этот период были средние участки водохранилища. В период становления гидрохимического и гидробиологического режимов водохранилища, достигшего запланированного объема (1976–1980 гг.), наиболее разнообразным был планктон мелководных, прогреваемых участков озеровидных заливов. В пределах русловых и глубоководных зон по обилию преобладали диатомовые из родов *Melosira*, *Aulacoseira*, *Synedra*, *Fragilaria*, *Eunotia*, *Navicula*, *Gomphonema*. Из зеленых по развитию выделялись *Sphaerocystis* и *Dictyosphaerium* (Ва-

ильева, Ремигайло, 1982). В последующие 1981–2010 гг. наблюдалась относительная стабилизация гидробиологического режима водных масс водоема. Отмечено снижение роли синезеленых водорослей. В планктоне были разнообразно представлены золотистые водоросли из родов *Mallomonas* и *Dinobryon*. Расширение разнообразия биотопов, образовавшихся в пределах многочисленных заливов, влияние приточной системы способствовали общему увеличению таксономического состава альгофлоры Вилюйского водохранилища за счет развития синезеленых, золотистых, вольвоксовых и хлорококковых водорослей.

По результатам исследований в составе альгофлоры Вилюйского водохранилища определено 325 видов и разновидностей водорослей, относящихся к 114 родам, 70 семействам и 7 отделам (табл. 3). В целом для водохранилища отмечено таксономическое разнообразие диатомей. На Верхнем Вилюе в искусственном водоеме повысилась доля участия золотистых и желтозеленых водорослей. Эвгленовые и динофитовые водоросли ограниченно развивались на отдельных мелководных евтрофированных участках.

Светлинское водохранилище – второе в Вилюйском каскаде ГЭС, относительно небольшое по площади и объему, его длина – 138 км, наибольшая глубина – 50 м, ширина – около 500 м. В составе фитопланктона в пределах акватории водоема идентифицирован 121 вид (132 таксона рангом ниже вида) из семи отделов. По числу видов преобладают диатомовые (47.9 % общего числа видов), им уступают зеленые (35.5 %), синезеленые (8.3 %), эвгленовые (3.3 %). Беден состав динофитовых (2.5 %) и золотистых (1.7 %). В целом для водохранилища отмечено низкое развитие фитопланктона. Видовой состав его бедный в слабо прогреваемой верхней зоне водохранилища, постепенно обогащался по направлению к нижним участкам. Увеличение видового разнообразия фитопланктона водохранилища происходит за счет водорослей, поступающих из прогреваемых мелководных притоков, и клеток автохтонно развивающегося планктона в нижней зоне водохранилища.

Средний участок р. Вилюй протяженностью 653 км расположен от плотины Светлинской ГЭС до устья р. Марха. В планктоне участка выявлен 291 вид водорослей (331 внутривидовой таксон) из 7 отделов. По видовому обилию лидируют зеленые водоросли (43.0 % общего числа видов), диатомовые занимают второе место (38.5 %). Разнообразно представлены синезеленые (9.3 %), эвгленовые (3.1), золотистые (2.7); желтозеленых и динофитовых немного (по 1.7 %). В сравнении со Светлинским водохранилищем несколько меняется состав структурообразующих видов фитопланктона. На участке реки доминируют планктонные и планктонно-бентосные диатомовые *Asterionella gracillima* и *Diatoma elongatum* f. *actinastroides*, образующие звездчатые колонии, а также *Synedra ulna*.

Таблица 3

Таксономическое разнообразие водорослей Вилюйского водохранилища

Отдел	Число			
	семейств	родов	видов и разновидностей	
			абсол.	%
<i>Cyanophyta</i>	17	23	65	19.4
<i>Dinophyta</i>	3	3	6	1.8
<i>Chrysophyta</i>	7	13	39	12.0
<i>Xanthophyta</i>	7	11	15	4.6
<i>Bacillariophyta</i>	13	24	126	38.6
<i>Euglenophyta</i>	1	1	4	1.2
<i>Chlorophyta</i>	22	39	70	22.4
<i>Итого:</i>	70	114	325	100

Таксономическая структура фитопланктона р. Вилюй

Отдел	Число							Процент от общего числа видов (383)
	классов	порядков	семейств	родов	видов	видов и разновидностей	новых видов и разновидностей для флоры Якутии	
<i>Cyanophyta</i>	3	4	11	13	31	34	3	8.1
<i>Dinophyta</i>	1	1	1	3	5	8	1	1.3
<i>Chrysophyta</i>	1	2	3	6	12	14	1	3.1
<i>Xanthophyta</i>	2	2	3	5	10	10	1	2.6
<i>Bacillariophyta</i>	2	5	17	33	130	157	17	33.9
<i>Euglenophyta</i>	1	1	2	4	14	16	1	3.7
<i>Chlorophyta</i>	2	6	16	49	181	210	39	47.3
Всего:	12	21	53	113	383	449	63	100.0

Нижний участок – от впадения р. Марха до устья длиной 516 км. На участке определено 275 видов (309 внутривидовых таксонов) из 7 отделов. В видовом составе фитопланктона несколько повышается роль зеленых водорослей (51.3 % общего числа видов). Второе место занимают диатомовые водоросли (32.0 % общего числа видов), но их участие в формировании фитопланктона нижнего течения р. Вилюй уменьшается. Разнообразно представлены синезеленые водоросли (5.8 %). Заметно меньше было золотистых и эвгленовых – по 3.1 %, желтозеленых – 2.9 и динофитовых – 1.5 %. Число видов в пробах, отобранных в низовье реки, больше, чем на вышерасположенных участках, и варьирует от 93 до 148.

В целом основу систематического разнообразия незарегулированного участка р. Вилюй составляют представители отделов *Chlorophyta*, *Bacillariophyta* и *Cyanophyta* (табл. 4). В составе доминантов фитопланктона низовья р. Вилюй преобладают диатомеи: *Aulacoseira distans*, *Asterionella gracillima*, *Synedra ulna* и появляется представитель зеленых водорослей *Monoraphidium irregulare*.

Река Алдан – крупный правый приток Лены. В планктоне р. Алдан выявлено 166 видов водорослей (199 таксонов рангом ниже рода, включая номенклатурный тип вида) (табл. 5). Наиболее богат по числу

видов отдел диатомовых, за которым следуют зеленые и синезеленые; представители желтозеленых, золотистых, динофитовых и красных играют меньшую роль. На уровне классов по видовому богатству выделяются *Pennatophyceae* (64.7 % видового состава), *Conjugatophyceae* (11.4), *Chlorophyceae* (10.8) и *Hormogoniophyceae* (6.6 %); на уровне порядков – *Raphales* (51.5 %), *Araphales* (13.2), *Chlorococcales* и *Desmidiaceae* (по 7.8 %). К наиболее крупным по числу видов семействам относятся *Naviculaceae* (15.0 % общего числа видов), *Cymbellaceae* (10.8), *Fragilariaceae* (8.4), *Achnanthes* (7.2), *Gomphonemataceae*, *Nitzschiaceae*, *Desmidiaceae* (по 4.8), *Oscillatoriaceae*, *Eunotiaceae* (по 3.6), *Diatomaceae*, *Closteriaceae* (по 3.0 %). Из перечисленных выше семейств 11 включают 115 видов (68.9 % видового состава), 25 одно- и двувидовых семейств составляют 19.7 % от общего числа видов. К ведущим родам фитопланктона относятся *Cymbella* (17 видов), *Navicula* (13), *Achnanthes* (9), *Gomphonema*, *Nitzschia* (по 7), *Cosmarium*, *Fragilaria*, *Eunotia* (по 6), *Synedra*, *Closterium* (по 5). Одно- и двувидовые роды составляют 72.1 % общего числа родов и включают 37.1 % видового состава. Пропорции флоры 1.0 : 1.6 : 3.9 : 4.6. Родовая насыщенность 2.5. Вариабельность вида 1.2.

Видовой состав водорослей планктона р. Алдан на разных участках неоднороден. Это обусловлено

Таблица 5

Таксономическая структура фитопланктона р. Алдан

Отдел	Число						Процент от общего числа видов (166)
	классов	порядков	семейств	родов	видов	видов и разновидностей	
<i>Cyanophyta</i>	2	3	7	9	14	14	8.4
<i>Dinophyta</i>	1	1	1	2	2	3	1.2
<i>Chrysophyta</i>	1	1	1	1	2	2	1.2
<i>Xanthophyta</i>	1	1	1	1	3	3	1.8
<i>Bacillariophyta</i>	2	4	15	32	109	139	65.7
<i>Rhodophyta</i>	1	1	1	2	2	2	1.2
<i>Chlorophyta</i>	2	7	17	20	34	36	20.5
Всего:	10	18	43	67	166	199	100.0

гидрологическими особенностями реки: в верхнем течении Алдан – типично горная река, со множеством порогов и перекатов и скоростью течения более 5 м/с. Среднее и нижнее течение реки имеет равнинный характер, скорость течения уменьшается, река меандрирует, появляются заводи и протоки – увеличивается разнообразие биотопов. Состав ведущих классов и порядков фитопланктона одинаков на протяжении всей реки. В число наиболее крупных по видовому богатству семейств на верхнем участке входят *Desmidiaceae*, *Selenastraceae*, *Nitzschiaceae*, *Oscillatoriaceae* (Ремигайло, Табышев, 2001).

На верхнем, горном участке реки видовое разнообразие типичных обростателей из родов *Cymbella*, *Nitzschia*, *Gomphonema* выше, чем на участках с более спокойным течением. Увеличение числа видов обростателей в планктоне реки вызвано взмучиванием донных осадков бурным течением.

Одиннадцать видов водорослей встречаются в планктоне р. Алдан на всем ее протяжении. Это диатомовые из родов *Fragilaria*, *Synedra*, *Tabellaria*, *Navicula*, *Cocconeis*, *Eunotia*, *Gomphonema*, *Epithemia*.

В целом таксономический спектр фитопланктона р. Алдан характерен для лотических планктонных группировок водорослей, где в связи с большой турбулентностью высока роль заносных бентосных форм из *Bacillariophyta*. По составу ведущих родов и семейств фитопланктон р. Алдан имеет типичные черты северных проточных водоемов.

К числу наиболее крупных рек исследуемого региона относится р. Амга – левый приток р. Алдан. Для альгофлоры этой реки выявлено 216 видов водорослей (237 таксонов рангом ниже рода, включая номенклатурный тип вида) из 7 отделов, 12 классов, 20 порядков, 51 семейства, 87 родов.

По видовому богатству преобладают представители отдела зеленых водорослей (44.4 % от общего числа видов). Второе место (33.8 %) принадлежит диатомовым водорослям. Разнообразно представлены

синезеленые, золотистые и эвгленовые водоросли – 12.5, 4.2 и 2.8 % соответственно. Беден состав динофитовых (1.9 %) и желтозеленых (0.5 %).

На уровне классов выделяются *Pennatophyceae* (31.0 % видового состава), *Chlorophyceae* (29.2) и *Conjugatophyceae* (15.3 %); на уровне порядков – *Chlorococcales*, *Raphales* (по 25.9 %) и *Desmidiiales* (14.8 %).

Наиболее крупные по числу видов 10 семейств включают 124 вида водорослей (57.6 % от общего числа видов), которые принадлежат к отделам зеленых, диатомовых и синезеленых. Одно- и двувидовых семейств – 27, что составляет 52.9 % от их общего количества.

Ведущие по видовому богатству 9 родов объединяют 98 видов водорослей из отделов зеленых, диатомовых и синезеленых. Одно- и двувидовые роды составляют 80.5 % списка родов, на их долю приходится 41.2 % видового состава. Пропорции флоры 1.0 : 1.7 : 4.2 : 4.6. Родовая насыщенность 2.5. Вариабельность вида 1.1.

Результаты таксономического анализа альгофлоры проточных водоемов Центральной Якутии отражают ее широкое разнообразие и богатство. В фитопланктоне исследованных рек выявлено 738 таксонов водорослей, что составляет 74.9 % от общего состава альгофлоры проточных водоемов Якутии. Основным ее структурным звеном являются диатомовые водоросли – хорошие индикаторы качественного состава вод. Формируется и функционирует фитопланктон северных рек в специфических условиях высоких широт. Разнообразие природных ландшафтов обуславливает вариабельность его таксономического состава и количественного развития. Наиболее подвержены антропогенной нагрузке водные экосистемы р. Вилюй. Полученные результаты существенно расширяют представления о составе планктонных сообществ изученных водотоков. По результатам исследований список водорослей Якутии увеличился на 292 таксона.

ЛИТЕРАТУРА

- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей – индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, 2006. 498 с.
- Биология Вилюйского водохранилища. Новосибирск, 1979. 272 с.
- Васильева И.И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. Якутск, 1989. 48 с.
- Васильева И.И., Ремигайло П.А. Водоросли Вилюйского водохранилища ЯФ СО АН СССР. Якутск, 1982. 115 с.
- Водные пути бассейна Лены / Под ред. Р.С. Чалова. М., 1995. 600 с.
- Водоросли: Справочник / Под ред. С.П. Вассера. Киев, 1989. 608 с.
- Воробьева С.С. Фитопланктон водоемов Ангары. Новосибирск, 1995. 126 с.
- Табышев В.А. Видовой состав фитопланктона р. Лены в районе г. Якутска (Россия) // Альгология. 1998. Т. 8, № 3. С. 260–267.
- Табышев В.А. Водоросли планктона реки Лены в зоне влияния г. Якутска: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. 16 с.
- Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л., 1985. 165 с.
- Голлербах М.М., Полянский В.И. Пресноводные водоросли и их изучение. М., 1951. Вып. 1. 178 с.
- Ермолаев В.И. Фитопланктон р. Пясины (Западный Таймыр) // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1981. С. 16–29.

- Кожова О.М., Кобанова Г.И. Фитопланктон средней части р. Ангары в 1972 г. // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное-на-Байкале, 1973. С. 117–119.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969. Т. I. 258 с.
- Макрушин А.В. Библиографический указатель по теме: Биологический анализ качества воды с приложением списка организмов-индикаторов загрязнения. Л., 1974. 53 с.
- Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 264 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Л., 1981. 32 с.
- Науменко Ю.В. Структура фитопланктона Средней Оби // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1381–1385.
- Ремигайло П.А. О “цветении” воды Вилюйского водохранилища // БНТИ. Якутск, 1976. С. 11.
- Ремигайло П.А., Габышев В.А. Особенности развития фитопланктона Средней Лены (Россия) // Альгология. 1999. Т. 9, № 2. С. 122–123.
- Ремигайло П.А., Габышев В.А. Таксономическая структура и видовое разнообразие фитопланктона верховьев реки Алдан // Сиб. экол. журн. 2001. Т. 8, № 4. С. 385–387.
- Ремигайло П.А., Габышев В.А., Габышева О.И. Фитопланктон и химический состав воды Средней Лены в зоне воздействия антропогенных факторов // Проблемы региональной экологии. 2010. № 2. С. 137–141.
- Ремигайло П.А., Соколова Л.С. Состав и распределение фитопланктона в верхнем течении реки Вилюй // Ботанические исследования в криолитозоне. Якутск, 1992. С. 22–29.
- Сафонова Т.А. Флора водорослей, ее особенности и роль в биологической продукции водоемов Сибири // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М., 1984. С. 108–117.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Методы биологического анализа вод. М., 1977. 185 с.
- Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М., 1979. 166 с.
- Харитонов В.Г. Диатомовые водоросли бассейна р. Анадырь (Чукотский автономный округ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 20 с.

**ВОДОРΟΣЛИ СОЛОНОВАТОГО ОЗЕРА ЛИСТВЕНКИ
(УЧАСТОК “ПОДЗАПЛОТЫ”, ЗАПОВЕДНИК “ХАКАССКИЙ”)**

Ю.В. Науменко¹, Е.Г. Макеева²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: naumenko55@ngs.ru

²Государственный природный заповедник “Хакасский”,
655017, Абакан, ул. Цукановой, 164, e-mail: meg77@yandex.ru

Представлены результаты изучения альгофлоры солоноватого озера Лиственки. Выявлено 104 вида, разновидности и формы из 6 отделов (*Cyanophyta* – 13, *Bacillariophyta* – 75, *Dinophyta* – 1, *Euglenophyta* – 4, *Chlorophyta* – 10, *Charophyta* – 1). Приведен эколого-географический анализ выявленной флоры.

Ключевые слова: альгофлора, солоноватое озеро, Хакасия.

**THE ALGAE OF THE SALTISH LISTVENKI LAKE
(AREA OF “PODZAPLOTY”, RESERVE “KHAKASSKY”)**

Yu.V. Naumenko¹, E.G. Makeeva²

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: naumenko55@ngs.ru

²The State Nature Reserve “Khakassky”,
655017, Abakan, Zukanovoy str., 164, e-mail: meg77@yandex.ru

The results of the study of algal flora saltish Lake Listvenki are presented. There are 104 species, varieties of the species and forms from 6 divisions (*Cyanophyta* – 13, *Bacillariophyta* – 75, *Dinophyta* – 1, *Euglenophyta* – 4, *Chlorophyta* – 10, *Charophyta* – 1). The flora revealed is analysis ecological and geographical.

Keywords: algae flora, saltish lake, Khakasia.

Республика Хакасия богата солоноватыми и солеными озерами. Повышенная концентрация солей в отдельных озерах связана с их бессточностью, а также с засолением грунтовых вод, питающих водоемы. Источниками солей служат засоленные глинистые и мергелистые породы девонского возраста и засоленные третичные глины (Геология..., 1992).

В 1999 г. на основе заповедников “Чазы” и “Малый Абакан” образован Государственный природный заповедник “Хакасский”, включающий 9 кластерных участков общей площадью 267.9 тыс. га. На территории заповедника имеются озера различной минерализации – от пресного оз. Иткуль до полигалинных Шира и Улуг-Коль.

Участок “Подзаплоты” расположен в Июсской лесостепи Июсо-Ширинского (Северо-Хакасского) степного округа, в северо-западной части Чебаково-Балахтинской котловины и Салаирско-Кузнецкой горной системы, в междуречье Белого и Черного Июса. На территории участка находятся два солоноватых озера Лиственки, лежащие в замкнутой межгорной котловине на расстоянии 150 м друг от друга.

Цель настоящей работы – изучить видовой состав водорослей более минерализованного оз. Лиственки 2.

Площадь оз. Лиственки 2 составляет 0.11 км², максимальная глубина – 12 м, средняя – 8 м. Озеро бессточное. Грунты представлены песком, заиленным песком, песком с мелким галечником, в профундали – черным илом. За период исследования прозрачность воды по диску Секки колебалась в пределах 1.5–4.5 м. Температура воды в поверхностном слое в летние месяцы достигала 18–23 °С. Минерализация озерной воды – 6.5 г/л, содержание основных ионов: Mg²⁺ – 579.5 мг/л; Na⁺ – 566.0, Ca²⁺ – 200.3; SO₄²⁻ – 3949.0; HCO₃⁻ – 2231.0, Cl⁻ – 65.9 мг/л (по оригинальным данным 2007 г.), активная реакция – щелочная 8.1–8.6. Значительная часть озера заросла рдестом гребенчатым (*Potamogeton pectinatus* L.), мелководные участки заняты тростниковыми зарослями (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.). Растительность вокруг водоема представлена листовечно-березовым лесом, злаковой мелкодерновинной, разнотравной, разнотравно-луговой степями (Заповедник..., 2001).

Водоросли собирали с мая по сентябрь 2006–2009 гг. Одновременно измеряли прозрачность, pH, температуру воды. Отбор, фиксацию и обработку проб проводили по стандартным методикам (Водоросли, 1989). Образцы водорослей представляют собой пробы планктона, грунта, обрастаний. Видовой состав определяли с помощью световых микроскопов “Альтами” с увеличением от 400 до 1000, “Amplival” Carl Zeiss, Jena с увеличением от 640 до 1600. Далее приводятся первые данные об альгофлоре этого озера.

В оз. Лиственки 2 обнаружен 91 вид водорослей, представленный 104 видовыми и внутривидовыми таксонами, относящимися к 6 отделам, 11 классам, 15 порядкам, 32 семействам, 47 родам (табл. 1).

По разнообразию первое место занимают диатомовые водоросли – 75 видов, разновидностей и форм (72.1 % общего состава), им уступают синезеленые – 13 (12.5) и зеленые – 10 (9.6), незначительна роль эвгленовых – 4 (3.8), динофитовых и харовых водорослей – 1 (по 1 %).

Ведущими семействами являются *Naviculaceae* (16.5 % от общего видового состава), *Nitzschiaceae* (13.2 %), *Cymbellaceae* (11.0), *Oscillatoriaceae* и *Fragilariaceae* (по 6.6 %). Наиболее разнообразны по видовому составу роды *Nitzschia*, *Navicula* (по 12.1 % от общего видового состава), *Cymbella* (8.8 %). Число одновидовых семейств составляет 50 %, одновидовых родов – 61.7 %.

Уровень видового разнообразия фитопланктона определяется 13 видами, разновидностями и формами (из отделов *Bacillariophyta* – 6, *Chlorophyta* – 4, *Cyanophyta* – 2, *Dinophyta* – 1). Из диатомей в планктоне присутствуют виды: *Operphora olsenii*, *Diatoma elongatum*, *Achnanthes gibberula*, *Cyclotella comta*, *Cymbella helvetica*, *Synedra amphicephala*. Среди *Chlorophyta* развивались виды порядков *Chlorococcales*: *Botriococcus braunii*, *Sphaerocystis planktonica*, *Oocystis submarina* и *Desmidiales* – *Closterium leibleinii*. Синезеленые водоросли представлены двумя видами: *Romeria okensis* и *Spirulina tenuissima*. Из динофитовых обнаружен один вид – *Gymnodinium limneticum*. Доминирующую роль в планктоне оз. Лиственки 2 на протяжении всего периода исследования играл *Oocystis submarina*. В мае 2008 г. доминировали *Gymnodinium limneticum* и *Synedra acus*.

В донных группировках обнаружен 71 таксон внутривидового ранга (включая номенклатурные типы видов) из отделов *Bacillariophyta* (59 таксонов), *Cyanophyta* (5), *Chlorophyta* (2), *Euglenophyta* (2), *Chlorophyta* (2), *Charophyta* (1). В пробах глинистого грунта (урез воды) водорослей не обнаружено, с увеличением глубины (0.5 м) и степени заиления в глинистом грунте появляются диатомовые из родов *Nitzschia*, *Navicula*, *Amphora*, *Mastogloia*, *Achnanthes*. Доминируют: *Nitzschia tryblionella*, *N. tryblionella* var. *levidensis*,

Amphora coffeaeformis. В песчано-глинистом грунте часто встречаются *Navicula gregaria* и *Nitzschia tryblionella*. Ценоз заиленного песка отличается доминированием *Cymbella helvetica*, а также присутствием родов *Rhoicosphenia*, *Spirulina*, *Phormidium*. Ценоз песка беден – единично присутствуют *Epithemia sorex* var. *gracilis*, *E. zebra* var. *porcellus*, *Navicula gregaria*, *Nitzschia vitrea*, *Mastogloia braunii*, с восточной стороны озера развивается *Chara tomentosa*. В иле литоральной зоны доминирует *Phormidium valderiae*. Черный ил центральной части отличается обилием видов диатомовых водорослей, среди которых доминантами являются *Diatoma elongatum* и *Nitzschia obtusa*. На поверхности ила летом (июль, август) в течение всего периода исследований присутствовал налет ярко-зеленого цвета – происходило массовое развитие вида *Closterium leibleinii*. Принято считать, что десмидиевые избегают водоемов с повышенной минерализацией воды (Воронихин, 1953; Косинская, 1960), хотя некоторые из них были найдены в соленых континентальных водоемах (Музафаров, 1965; Коган, 1972; Васильева, 1995; Науменко, 2003). *Closterium leibleinii* – представитель пресноводных экосистем (Косинская, 1960). Факт “цветения” данного вида на дне солоноватого озера достаточно неожиданный.

По глубинам распределение количества видов и внутривидовых таксонов происходит следующим образом: урез воды – 17 таксонов; 0.5 м – 21; 1 м – 25; наконец, на глубине 9–11 м отмечалось наибольшее число таксонов – 50. Предположительно, на дне оз. Лиственки 2 имеется выход грунтовых вод.

В перифитоне оз. Лиственки 2 выявлено 67 видов, разновидностей и форм водорослей из отделов: *Bacillariophyta* (48), *Cyanophyta* (9), *Chlorophyta* (7), *Euglenophyta* (3). Обрастания тростника характеризуются относительной бедностью видового состава – 47 видов и внутривидовых таксонов, преобладают синезеленые водоросли *Rivularia rufescens* и *Phormidium valderiae*. Доминирование *Rivularia rufescens* наблюдается с мая по сентябрь, водоросль образует полушаровидные колонии высотой до 1 см. Обильное развитие *Phormidium valderiae* происходит с июня по август. Диатомовые сообщества развиваются к июлю, причем основная масса видов, кроме *Gomphonema salinarum* (содоминанта) и *Mastogloia smithii* var. *amphicephala*, встречается единично и на растениях, где колонии *Rivularia rufescens* отсутствуют или незначительно развиты. В августе на тростнике обильно развивается *Spirogyra*.

На рдесте гребенчатом обнаружено 39 таксонов водорослей. Основными обрастателями являются *Diatoma elongatum*, *Botriococcus braunii*, *Achnanthes hauckiana*, *Cylindrospermum stagnale*, *Entomoneis alata*.

Обрастания гальки представлены 12 видами водорослей, с доминированием *Rivularia rufescens* и *Phormidium valderiae*.

Список видов водорослей озера Лиственки 2

Таксон	Местообитание						М	Г	А	С	Р
	п	д	о								
			т	б	г	р					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Cyanophyta											
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehr.) Näg.			+			+	п	i	i	β	k
<i>M. punctata</i> Meyen			+				п	i	i	β	k
<i>Gloeocapsa turgida</i> (Kütz.) Hollerb.		+					д	gl	alf	o	k
<i>Hapalosiphon fontinalis</i> (Ag.) Born. emend. Elenk.			+				о	gb	i	o	k
<i>Anabaena variabilis</i> Kütz.						+	п	mg	i	β	k
<i>Cylindrospermum stagnale</i> (Kütz.) Born. et Flah.			+			+	д	i	?	β	k
<i>Rivularia rufescens</i> (Näg.) Born. et Flah.		+	+	+	+	+	д	?	?	β-α	?
<i>Oscillatoria tenuis</i> Ag.		+					п	gl	i	α	k
<i>Spirulina subtilissima</i> Kütz.		+					п	gl	alf	?	k
<i>S. tenuissima</i> Kütz.	+		+				п	mg	?	?	k
<i>Romeria okensis</i> (Meyer) Hindak	+						?	?	?	?	?
<i>Phormidium fragile</i> (Menegh.) Gom.			+				о	gl	?	β-o	k
<i>P. valderiae</i> (Delp.) Geitl.		+	+	+	+		д	?	?	?	k
Bacillariophyta											
<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kütz.	+	+	+			+	п	i	alf	o	k
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.		+					п	gl	alf	α-β	k
<i>Fragillaria pinnata</i> Ehr.			+	+	+	+	о	gl	alf	β	k
<i>F. virescens</i> var. <i>subsalina</i> Grun.		+					о	gl	alf	?	b
<i>Synedra acus</i> Kütz. var. <i>acus</i>		+	+				п	i	alf	β	k
<i>S. acus</i> var. <i>radians</i> Kütz.		+					д	i	alf	o	k
<i>S. amphicephala</i> Kütz.	+						д	i	alf	x	b
<i>S. ulna</i> (Nitzsch) Ehr.			+				п	i	alf	β	k
<i>Opephora olsenii</i> Moeller	+	+					о	gl	?	?	?
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	+	+	+	+		+	п	gl	i	β-o	k
<i>D. hiemale</i> (Lyngb.) Heib.		+					о	gb	alf	x	a-a
<i>Navicula cincta</i> (Ehr.) Kütz.						+	д	gl	alf	β-α	k
<i>N. crucicula</i> var. <i>obtusata</i> Grun.		+				+	д	mg	?	?	?
<i>N. cryptocephala</i> Kütz. var. <i>cryptocephala</i>		+					д	i	alf	α	k
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>veneta</i> (Kütz.) Grun.					+		д	gl	alf	α	k
<i>N. cuspidata</i> Kütz.		+				+	д	i	alf	β-α	k
<i>N. gregaria</i> Donk.		+	+		+	+	д	mg	alf	β	k
<i>N. halophila</i> (Grun.) Cl.		+	+	+		+	д	gl	alf	?	k
<i>N. hungarica</i> Grun. var. <i>hungarica</i>		+					д	gl	alf	β	k
<i>N. hungarica</i> var. <i>capitata</i> Cl.		+					д	gl	alf	β-α	k
<i>N. oblonga</i> Kütz.		+	+	+			д	i	alf	o-β	k
<i>N. radiosa</i> Kütz.		+	+	+		+	д	i	i	o-β	k
<i>N. salinarum</i> Grun.		+	+				д	mg	alf	?	k
<i>N. tuscula</i> (Ehr.) Grun.		+					д	i	alf	o-β	k
<i>Anomoeoneis sphaerophora</i> (Kütz.) Pfitz. var. <i>sphaerophora</i>						+	д	gl	alf	β	k
<i>A. sphaerophora</i> var. <i>polygramma</i> (Ehr.) O. Müll.		+		+			д	mg	?	?	k
<i>Caloneis silicula</i> (Ehr.) Cl.		+					д	i	alf	o-β	k
<i>Mastogloia braunii</i> Grun.		+					о	mg	alf	?	k
<i>M. smithii</i> Thw. var. <i>smithii</i>		+	+			+	о	mg	alf	?	k
<i>M. smithii</i> var. <i>amphicephala</i> Grun.		+	+	+	+	+	о	gl	alf	?	k
<i>M. smithii</i> var. <i>lacustris</i> Grun.		+	+				о	gl	alf	o	k
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.		+		+			о	gl	alf	β	k
<i>C. placentula</i> Ehr. var. <i>placentula</i>		+	+	+		+	о	i	alf	β	k
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl.						+	о	i	alf	β	k
<i>Achnanthes gibberula</i> Grun.	+	+	+	+	+	+	о	gl	alf	β	k
<i>A. hauckiana</i> Grun.		+		+	+	+	о	gl	alf	?	b
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.		+	+	+	+	+	о	gl	alf	β	k
<i>Cymbella affinis</i> Kütz.		+					о	i	i	o-β	k
<i>C. amphicephala</i> Näg.		+					о	i	i	o-β	b
<i>C. helvetica</i> Kütz.	+	+	+				о	i	alf	x-o	b

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>C. lanceolata</i> (Ehr.) V. H.				+			o	i	alf	β	b
<i>C. microcephala</i> Grun.		+	+	+		+	o	i	acf	o	b
<i>C. parva</i> (W. Sm.) Cl.		+					o	i	i	o-β	b
<i>C. pusilla</i> Grun.		+	+	+	+	+	o	gl	i	o	k
<i>C. ventricosa</i> Kütz.		+					o	i	i	β	k
<i>Amphora coffeaeformis</i> Ag.		+	+	+		+	д	mg	alf	?	k
<i>A. ovalis</i> Kütz.		+	+			+	д	i	alf	o-β	k
<i>Gomphonema longiceps</i> Ehr. var. <i>longiceps</i>		+					o	i	i	o-β	k
<i>G. longiceps</i> var. <i>subclavatum</i> Grun.		+	+				o	i	i	o-β	k
<i>G. olivaceum</i> var. <i>calcareum</i> Cl.		+	+				o	i	alf	β	k
<i>G. salinarum</i> Pant.			+				o	mg	?	?	b
<i>Entomoneis alata</i> (Kütz.) Ehr.		+		+		+	o	mg	alf	?	k
<i>E. paludosa</i> (W. Sm.) Reimer		+				+	д	mg	i	?	b
<i>Epithemia sorex</i> var. <i>gracilis</i> Hust.		+					д	gl	alf	?	b
<i>E. zebra</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>zebra</i>			+				д	i	i	β	k
<i>E. zebra</i> var. <i>porcellus</i> (Kütz.) Grun.		+				+	д	i	i	β	k
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Müll. var. <i>gibba</i>		+					o	i	alf	o	k
<i>R. gibba</i> var. <i>ventricosa</i> (Ehr.) Grun.		+					o	i	i	x-o	k
<i>R. gibberula</i> (Ehr.) O. Müll.						+	o	gl	alf	?	k
<i>Nitzschia angustata</i> (W. Sm.) Grun. var. <i>angustata</i>						+	д	i	i	α	k
<i>N. angustata</i> var. <i>acuta</i> Grun.			+				д	i	alf	β	b
<i>N. dubia</i> W. Sm.						+	д	gl	?	o-β	k
<i>N. filiformis</i> (W. Sm.) Hust.			+		+		д	gl	?	x	k
<i>N. fonticola</i> Grun.		+					д	i	alf	o-β	k
<i>N. hungarica</i> Grun.		+					д	mg	alf	α	k
<i>N. kützingiana</i> Hilse		+			+	+	д	gl	alf	β	k
<i>N. obtusa</i> W. Sm.		+				+	д	mg	alf	β	k
<i>N. paleacea</i> Grun.			+	+			д	i	alf	β	k
<i>N. tibetana</i> Hust.		+					д	i	i	?	a-a
<i>N. tryblionella</i> Hantzsch var. <i>tryblionella</i>		+	+			+	д	gl	alf	α	k
<i>N. tryblionella</i> var. <i>levidensis</i> (W. Sm.) Grun.		+	+			+	д	gl	alf	β	k
<i>N. tryblionella</i> var. <i>obtusiuscula</i> Grun.		+					д	gl	?	β	b
<i>N. vitrea</i> Norm.		+					д	mg	alf	o-β	k
<i>Hantzschia amphioxys</i> f. <i>capitata</i> O. Müll.		+					д	i	alf	?	k
<i>Surirella ovalis</i> Breb.		+					д	mg	alf	β	k
Dinophyta											
<i>Gymnodinium limneticum</i> Wolosz.	+						?	?	?	?	?
Euglenophyta											
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.		+	+				п	i	i	β	k
<i>Euglena proxima</i> Dang.			+			+	п	mg	i	p-α	k
<i>Lepocinclis ovum</i> (Ehr.) Mink.		+					п	i	i	α-β	k
<i>Phacus agilis</i> Skuja						+	п	i	i	β	a-a
Chlorophyta											
<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Korsch.) Bourr.	+		+				п	i	i	o	k
<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.	+		+			+	п	gl	i	o-β	k
<i>Palmodictyon varium</i> (Näg.) Lemm.			+				?	?	?	?	?
<i>Oocystis submarina</i> Lagerh.	+						п	gl	i	?	k
<i>Cladophora glomerata</i> (L.) Kütz.			+				д	i	alf	β	k
<i>Ulotrix variabilis</i> Kütz.			+				д	i	?	β	k
<i>Zygnema</i> sp.			+				?	?	?	?	?
<i>Spirogyra</i> sp.			+			+	?	?	?	?	?
<i>Closterium leibleinii</i> Kütz.	+	+					п	i	?	α-β	k
<i>Cosmarium scopulorum</i> Borge		+					?	?	?	?	?
Charophyta											
<i>Chara tomentosa</i> L.		+					д	?	?	o	?

Примечание. Местообитание: п – планктон, д – дно, o – обрастания (т – тростник, б – береза, г – галька, р – рдест). М – местообитание (п – планктонный, д – донный, o – обрастатель), Г – галобность (gb – галофоб, i – индифферент, gl – галофил, mg – мезогалоб), А – ацидофильность (acf – ацидофил, i – индифферент, alf – алкалифил), С – сапробность (x – ксеносапроб, o – олигосапроб, β – мезосапроб, α – мезосапроб, p – полисапроб), P – распространение (a-a – арктоальпийский, b – бореальный, k – космополит). Знаки (+) – присутствие вида, (?) – малоизученный в географическом и экологическом отношении вид.

Эколого-географическая характеристика водорослей озера Лиственки 2

Эколого-географические группы	Число видов и внутривидовых таксонов	Процент от выявленных таксонов	Эколого-географические группы	Число видов и внутривидовых таксонов	Процент от выявленных таксонов
Местообитание			Распространение		
п	19	18.3	a-a	3	2.9
об	32	30.8	b	13	12.5
д	47	45.2	k	78	75.0
?	6	5.7	?	10	9.6
Галобность			Сапробность		
gb	2	1.9	x	3	2.9
i	43	41.4	x-о; о-x	2	1.9
gl	32	30.8	о	10	9.6
mg	17	16.3	о-β; β-о	16	15.5
?	10	9.6	β	31	29.8
Ацидофильность			β-α; α-β	7	6.7
acf	1	0.9	α	6	5.7
i	26	25.0	p-α	1	0.9
alf	55	52.9	?	28	27.0
?	22	21.2			

Примечание: п – планктонный, д – донный, об – обрастатель, gb – галофоб, i – индифферент, gl – галофил, mg – мезогалоб, acf – ацидофил, alf – алкалофил, a-a – арктоальпийский, b – бореальный, k – космополит, x – ксеносапроб, о – олигосапроб, β – мезосапроб, α – мезосапроб, p – полисапроб; (?) – малоизученный в географическом и экологическом отношении вид.

На корягах берез найдено 20 видов водорослей. Постоянно находили на березе – *Rivularia rufescens* и *Phormidium valderiae*, остальные виды принадлежат к диатомовым водорослям. Отмечено, что на западной стороне озера в обрастании коряг березы *Rivularia rufescens* играет незначительную роль. Именно здесь встречена основная часть диатомей, в других же местах, где *Rivularia* развивается в массе, диатомовые в обрастаниях либо отсутствуют, либо представлены единичными клетками *Rhoicosphenia curvata* и *Cocconeis placentula*.

Проведенный эколого-географический анализ водорослей оз. Лиственки 2 показал преобладание донных форм (45.2 % от выявленных видов и внутривидовых таксонов). Обрастатели составляют 30.8 %, планктонные формы – 18.3 % (табл. 2). Группа донных водорослей на 49.3 % состоит из диатомей, наиболее активными являются *Navicula gregaria*, *N. halophila*, *Amphora coffeaeformis*. Характерные обрастатели – *Achnanthes gibberula*, *Mastogloia smithii* var. *lacustris*, *Symbella pusilla*, *Rhoicosphenia curvata*. Среди группы планктонных водорослей следует назвать доминанты: *Diatoma elongatum*, *Botryococcus braunii*, *Closterium leibleinii*, причем массовым развитием они отличались в донных и перифитонных группировках, а не в планктоне.

По отношению к солёности воды большинство видов принадлежит к олигогалобам (74.1 % от выявленных видовых и внутривидовых таксонов), причем 41.4 % составляют индифференты, 30.8 % галофилы и 1.9 % галофобы. Из индифферентов часто встречаются

Sphaerocystis planctonica, *Cocconeis placentula*. Галофилами являются доминирующие виды: *Diatoma elongatum*, *Nitzschia tryblionella*, *Botryococcus braunii*, *Oocystis submarina*. Галофобы (1.9 %) – *Hapalosiphon fontinalis* и *Diatoma hiemale* наблюдаются довольно редко. Группа мезогалобов представлена в озере 17 таксонами (16.3 %), из них массовые: *Amphora coffeaeformis*, *Gomphonema salinarum*, *Nitzschia obtusa*.

Ведущие позиции по отношению к pH в оз. Лиственки 2 занимает группа алкалофилов (52.9 %). Значительно уступают индифференты – 25 %. Из ацидофилов в озере обнаружен лишь один вид – *Symbella microcephala*.

По географическому распространению 75 % видов и внутривидовых таксонов водорослей – космополиты, 12.2 % – бореальные и 2.9 % – арктоальпийские. Космополитами являются интенсивно вегетирующие в бентосе виды *Phormidium valderiae*, *Diatoma elongatum*, *Botryococcus braunii*, *Closterium leibleinii*.

По содержанию органического вещества большинство водорослей – индикаторов относится к группе β-мезосапробов (29.8 % таксонов) и (о-β)- и (β-о)-мезосапробов (15.5 %). Часто встречаемыми β-мезосапробными видами являются *Achnanthes gibberula*, *Navicula gregaria*, *Cocconeis placentula*, *Rhoicosphenia curvata*. К переходной группе (о-β)- и (β-о)-мезосапробов относятся доминирующие виды *Diatoma elongatum* и *Botryococcus braunii*. Доля олигосапробов составляет 9.6 %, среди них широко распространенные в озере виды – *Mastogloia smithii* var. *lacustris*,

Cymbella pusilla, *Sphaerocystis planctonica*. Суммарная доля (x)-, (x-o)-, (o-x)-сапробных организмов равна 4.8 %; (β - α)-, (α - β)-мезосапробов, (α)-, (p- α)-сапробов – 13.3 %.

Таким образом, обследование оз. Лиственки показало, что его альгофлора представлена 104 видами, разновидностями и формами из 6 отделов. По числу видов преобладают диатомовые водоросли. Повышенная минерализация воды стимулирует развитие водорослей из отделов *Cyanophyta* и *Chlorophyta*, пред-

ставители которых наряду с диатомовыми выступают доминантами в планктонных и бентосных сообществах. Водоем отличается интенсивным развитием *Rivularia rufescens* в обрастаниях тростника, камней, коряг берез. Массовая вегетация данного вида угнетает развитие других водорослей перифитона. Флора оз. Лиственки складывается из форм различных экологических типов, галофильные и мезогалолюбные организмы составляют 47.1 % от общего числа выявленных видов и внутривидовых таксонов.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильева И.И. Водоросли озера Абалах (Якутия) // Альгология. 1995. Т. 5, № 1. С. 71–77.
- Водоросли: Справочник / АН УССР, Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного; [С.П. Вассер и др.]. Киев, 1989. 604 с.
- Воронихин Н.Н. Растительный мир континентальных водоемов. М.; Л., 1953. 410 с.
- Геология и полезные ископаемые Северной Хакасии: Путеводитель по учебному геологическому полигону вузов Сибири / Под ред. В.П. Парначева. Томск, 1992. 200 с.
- Заповедник “Хакасский”: Науч. издание / Под ред. Г.В. Девяткина. Абакан, 2001. 128 с.
- Коган Ш.И. Водоросли водоемов Туркменской ССР. Ашхабад, 1972. Кн. 1. 250 с.
- Косинская Е.К. Конъюгаты и сцеплянки. II. Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. Л., 1960. Т. 5. 706 с.
- Музафаров А.М. Флора водорослей водоемов Средней Азии. Ташкент, 1965. 569 с.
- Науменко Ю.В. Флора водорослей озера Убсу-Нур // Сиб. экол. журн. 2003. № 4. С. 415–421.

**ПРОДУКТИВНОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ОРЛЯКА СОСНОВОГО
(*PTERIDIUM PINETORUM*, *HYPOLEPIDACEAE*, PTERIDIOPHYTA)
В КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ**

А.В. Пономарев, Н.П. Гордина

*Институт леса СО РАН,
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28, e-mail: kalderus@yandex.ru*

На основе многочисленных исследований обработаны массовые данные по продуктивности и изменчивости ценопопуляций орляка соснового в Красноярской лесостепи. Выявлена фитоценотическая приуроченность и оптимальные местообитания произрастания орляка.

Ключевые слова: орляк сосновый, *Pteridium pinetorum*, продуктивность, местообитания, морфологическая изменчивость, ценопопуляции, растительные сообщества.

**PRODUCTIVITY AND VARIABILITY OF BRACKEN
(*PTERIDIUM PINETORUM*, *HYPOLEPIDACEAE* PTERIDIOPHYTA)
POPULATIONS IN KRASNOYARSK FOREST-STEPPE**

A.V. Ponomarev, N.P. Gordina

*Institute of Forest, SB RAS,
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28, e-mail: kalderus@yandex.ru*

On the basis of long-term investigations the data on productivity and variability of bracken *Pteridium pinetorum* populations are represented in the paper. The forest communities and habitats optimal for bracken growing are revealed.

Key words: bracken, *Pteridium pinetorum*, productivity, habitats, morphological variability, cenopopulations, forest communities.

ВВЕДЕНИЕ

Орляк – важнейший компонент пищевых недревесных лесных ресурсов. Он встречается не только в естественных биогеоценозах, но и в их антропогенных модификациях, и вместе с тем при неумеренном использовании уязвим, что обуславливает необходимость мониторинга его популяций как на локальном, так и на региональном уровне. В первую очередь, необходимо проводить исследования в местах массового произрастания этого вида, а также выявить приуроченность орляка в местах оптимальных для развития его ценопопуляций. В условиях Сибири орляк встречается в основном в светлохвойных, мелколиственных лесах и на лесных лугах, где чаще всего выступает в роли доминанта, содоминанта травостоя, определяя его структуру, фитоклимат, влияя на другие виды (Ершова, 2010).

В настоящее время не существует единого мнения в отношении таксономической принадлежности и статуса сибирских популяций папоротника-орляка. В 2005 г. Н.Н. Цвелевым (2005) опубликована работа, в которой североазиатский орляк отождествлен с

описанным из Северной Америки *Pteridium latiusculum* (Desv.) Hieron ex Fr. Распространение собственно *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, ареал которого охватывает Атлантическую, Центральную и Южную Европу и горные районы Африки и Юго-Западной Азии, ограничено в России лишь Северным Кавказом. По мнению Н.Н. Цвелева, *P. latiusculum* распространен в Северной и Восточной Европе, внетропической Азии и в Северной Америке, при этом в России обычен в лесной и лесостепной зонах: от европейской части и Кавказа – через всю Южную Сибирь – до Дальнего Востока включительно. В том же году И.И. Гуреева и К.Н. Пейдж описывают сибирский орляк в качестве подвида *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill, типовой подвида которого распространен от Шотландии и Скандинавии до Польши и Германии в континентальной Европе. Для *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* Gureeva et C.N. Page с морфотипом из-под Новосибирска авторы таксона устанавливают ареал, охватывающий обширные территории лесной и лесостепной зон Европейской России, а также всей Сибири, пре-

имущественно южнее 60° с.ш. *P. pinetorum* авторы отличают от североамериканского *P. latiusculum*, который не выходит за пределы Северной Америки (Гуреева, Пейдж, 2008). После недавней публикации результатов масштабных сравнительно-морфологических исследований, положенных в основу номенклатурных решений авторов (Гуреева, Пейдж, 2008), точка зрения И.И. Гуреевой и К.Н. Пейджа представляется наиболее убедительной. Все исследуемые экземпляры орляка мы относим к орляку сосновому *Pteridium pinetorum* (Шмаков, 2009).

Орляк сосновый – это таксон, обладающий значительной протяженностью ареала. Обычно в такой аллопатрической ситуации можно ожидать клинальную изменчивость по признакам, а для равнинной территории Средней Сибири предположить, что градиент клина останется постоянным (Поскальнюк, Донскова, 2003). Лесные фитоценозы с участием орляка широко распространены в подтаежной зоне Красноярской и Канской лесостепей на юге Приенисейской Сибири (Растительность..., 1971).

В распространении орляка соснового в Приенисейской Сибири существенную роль играет температурный режим воздуха. В подтаежной зоне, а также в северной части лесостепи он приурочен к хорошо прогреваемым склонам южной и западной экспозиций. В пределах южной лесостепи и часто в степной зоне он встречается лишь по северным склонам. Отсутствие орляка соснового на южных склонах степной области обусловлено недостатком влаги в почве. Губительно воздействует на него понижение температуры, особенно позднеосенние и раннеосенние заморозки (Молокова, Назимова, 1983). Поэтому орляк появляется в травостое поздней весной и ранним летом, когда уже основные виды тронулись в рост, и вайи его отмирают задолго до конца вегетационного периода (обычно середина августа). Изменчивость его ценопопуляций достаточно высока и в основном зависит от фитоценологических факторов и экологических условий местообитаний. Для развития популяций

и достижения максимальных размеров особей в лесостепных районах, по результатам исследований Л.Г. Линеровой и др. (2009), необходимо большое количество влаги летом, а также достаточно теплый зимний период (средняя температура зимы –15.6 °С). На основании полученных данных О.Н. Пересторонина (1999) считает высоту вайи, форму листовой пластинки и перьев модификационными признаками, которые напрямую зависят от светового режима местообитания и плотности вай. Так, длина вайи на открытых местах (вырубки и окна в лесу) наибольшая и в среднем составляет 119.0 ± 0.3 см, в мелколиственном лесу в среднем величина равна 100.0 ± 0.2 см, в смешанном, сосновом и широколиственном лесах – 90.0 ± 0.3 см. По данным Э.А. Ершовой (1977), средняя длина вайи орляка для Средней Сибири в период максимального развития составляет 70.2 ± 0.5 см. Н.А. Поскальнюк, А.А. Донскова (2003) указывают, что средняя длина зрелой вайи в местообитаниях Западной Сибири варьирует от 73.6 ± 2.4 до 89.9 ± 3.1 см. В.Н. Тихомиров (2009) для Белоруссии приводит сравнительные данные морфологической изменчивости у *P. aquilinum* и *P. pinetorum*. Ценопопуляции последних достоверно различаются по средним значениям целого комплекса признаков, прежде всего по высоте вай: от 44.6 ± 0.73 см (ельник) до 85.6 ± 1.6 см (опушка) у *P. pinetorum* и 103.1 ± 1.2 см (опушка на плакоре) до 140.4 ± 1.8 см (опушка в пойме реки) у *P. aquilinum*.

В связи с вышеизложенным в задачи исследований входило:

- 1) выявление оптимальных местообитаний и наиболее изменчивых показателей в структуре ценопопуляций орляка в Красноярской лесостепи;
- 2) установление перспективных местообитаний для промысла орляка соснового и оценки его продуктивности;
- 3) оценка влияния фитоценологических факторов на ценопопуляции орляка;
- 4) определение взаимосвязи морфологических признаков между собой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований служили природные ценопопуляции *Pteridium pinetorum* в подтаежных и лесостепных районах Красноярской лесостепи. Сбор данных проводился в весенне-летний период 1983–1985 гг., 2008–2010 гг. (конец мая–середина августа). Было заложено более 100 пробных площадей размером 20×20 м. На них методом трансект (2×20 м) проводился учет обилия, высоты, воздушно-сухой массы надземной части вай и проективного покрытия орляка. Всего учтено около 10 000 вай орляка. Для оценки влияния факторов на структуру популяции орляка были заложены экспериментальные площадки (40 м^2) в трех сериях типов леса: орляковой, орляко-

во-разнотравной, орляково-крупнотравной, представленных сосняками, березняками и осинниками. Оценка сырьевых запасов орляка проводилась согласно методике Н.П. Гординой, Г.А. Гапоновой (1982).

В работе использовались количественные признаки, которые, по мнению ряда авторов (Алексеева и др., 2002; Поскальнюк, Донскова, 2003; Линерова и др., 2009), определяют жизненное состояние ценопопуляций орляка: ×1 – эксплуатационный запас (надземная масса молодых побегов – 15–28 см высотой, кг/га); ×2 – биологический запас (надземная масса зрелой вайи, кг/га); ×3 – высота молодой вайи (см); ×4 – высота зрелой вайи (см); ×5 – численность вай (экз./м²).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее отмечалось, что орляк обычен в травяном покрове хвойных и лиственных лесов Сибири, в то же время степень участия его варьирует в широких пределах – от единичных растений до сплошного проективного покрытия (100 %). В зависимости от этого различные участки насаждений, с точки зрения возможности заготовки папоротника, будут представлять различный интерес. По данным Г.В. Крылова (1962), наибольшее участие папоротника орляка связано с орляковой серией, объединяющей такие основные типы леса, как сосняк орляковый, сосняк орляково-разнотравный, лиственничник орляково-разнотравный, березняк орляковый и орляково-злаковый, осинник орляковый, даже пихтарник орляковый. Географическое распространение их приведено в табл. 1.

В пределах Красноярской лесостепи (Приенисейская лесорастительная провинция) были исследованы все типы леса, за исключением редко встречающегося пихтарника орлякового. Так, сосняки, березняки и осинники **орляковой (*Pteridium pinetorum*) серии** широко распространены с юго-запада до юга-востока Красноярской лесостепи. В юго-западной части сообщества произрастают преимущественно на северных склонах (диапазон высот 260–350 м), а на юго-востоке занимают склоны южной экспозиции, с уклоном до 8° (диапазон высот 280–380 м). Вертикальная структура древостоев двухъярусная. Первый ярус формируют сосна (возраст отдельных деревьев 300–350 лет) и береза I–II класса бонитета, в состав второго яруса входят также ель и осина, сомкнутость крон 0.4–0.8. Описания проводились в окнах и разреженном пологе

древостоя, где численность и проективное покрытие орляка близки к максимальным (до 32 экз./м²). Кустарниковый ярус здесь слабо выражен, представлен *Cotoneaster melanocarpus*, *Padus avium*, *Rosa acicularis*, *Rosa majalis*, редко *Malus baccata*. Число видов в травяном ярусе до 45. Общее проективное покрытие (ОПП) 70–100 %. Первый подъярус зачастую формирует только *Pteridium pinetorum* (высота отдельных вай достигает 160 см), его среднее проективное покрытие 80–100 %. Наряду с орляком в травяном покрове встречаются *Carex macrourea*, *Crepis sibirica*, *Cimicifuga foetida*, *Fragaria viridis*, *Galium boreale*, *Heracleum dissectum*, *Iris ruthenica*, *Lathyrus humilis*, *Origanum vulgare*, *Phlomis tuberosa*, *Polygonatum odoratum*, *Poa sibirica*, *Pulmonaria mollis*, *Rubus saxatilis*, *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum minus*, *Vicia cracca*. Орляк проявляет высокую жизнеспособность и устойчивость в сообществах этой серии. В данных условиях самым высоким уровнем изменчивости характеризуется биологический запас надземной части вай ($C = 24.2\%$), он в некоторых стациях достигает 3323.3 кг/га, а в среднем 1010.1 ± 259.4 кг/га. Значение коэффициента вариации для биологического запаса максимально ($V = 76.6\%$), для высоты молодых вай $V = 20.0\%$. Средняя высота молодых вай в орляковых сериях типов леса достигает 26.4 ± 1.8 см, эксплуатационные запасы в среднем составляют 372.0 ± 64.0 кг/га, максимальные – до 772 кг/га. Средняя численность вай 9.4 ± 1.7 экз./м² (табл. 2). Тесную связь между исследуемыми признаками молодых и зрелых вай показывают биологический и эксплуатационный запасы, коэффициент корреляции $r = 0.80$.

Таблица 1

Географическое распространение типов леса с покровом из орляка

Тип леса	Лесорастительная провинция					
	ЗС	П	САС	КМ	СВ	ЮЗ
Пихтарник орляковый	+	+	+	-	+	+
Сосняк орляковый	+	+	+	-	+	+
Сосняк орляково-разнотравный	+	+	+	-	+	+
Сосняк орляково-крупнотравный	+	+	+	-	+	+
Лиственничник орляково-разнотравный	-	-	-	+	-	-
Березняк орляковый	+	+	+	+	+	+
Березняк орляково-разнотравный	+	+	+	+	+	+
Березняк орляково-крупнотравный	+	+	+	+	+	+
Осинник орляковый	+	+	+	-	+	-

Примечание. ЗС – Западно-Сибирская, П – Приенисейская, САС – Северо-Алтае-Саянская, КМ – Кузнецко-Минусинская, СВ – Северо-Восточная, ЮЗ – Юго-Западная (по Г.В. Крылову, 1962).

Таблица 2

Изменчивость признаков *Pteridium pinetorum* в Красноярской лесостепи

Признак	Серия типов леса					
	орляковая		орляково-разнотравная		орляково-крупнотравная	
	I	II	I	II	I	II
×1	37.2	6.4	14.7	1.8	11.1	1.3
	(21.4–77.2)	(54.5)	(3.3–26.3)	(40.6)	(5.0–17.2)	(38.1)
×2	107.0	25.9	42.3	5.6	34.6	7.3
	(53.3–332.3)	(76.6)	(17.8–80.3)	(44.1)	(6.2–78.5)	(70.1)
×3	26.4	1.7	23.7	1.6	23.4	1.1
	(18.5–32.8)	(20.0)	(10.9–32.1)	(22.3)	(18.6–28.8)	(15.2)
×4	83.6	7.2	70.9	2.8	64.5	2.9
	(5.2–20.3)	(27.1)	(62.2–88.3)	(12.9)	(52.0–77.6)	(15.2)
×5	9.2	1.6	3.9	0.4	2.9	0.4
	(5.2–22.2)	(55.5)	(1.6–6.7)	(32.5)	(0.8–5.9)	(45.8)

Примечание. I – X_{cp} (min–max); II – $\pm MX_{cp}$ (V, %).

Орляково-разнотравная (*Pteridium pinetorum* + *heteroherbae*) серия типов леса широко распространена в сосняках, березняках и смешанных сосново-березовых лесах подтаежной и лесостепной зон на всем юге Приенисейской Сибири. Сходна по видовому составу и экологии с описанной Э.А. Ершовой на примере сосняка орляково-разнотравного с *Carex macroura* (ОПП от 6 до 20 %). Экологический спектр видов этой серии отличается повышенным участием мезоксерофитов (до 20 %) при господстве мезофитов – 76–78 %. Сообщества расположены на склонах западных и южных экспозиций с уклоном от 2 до 6° в высотном диапазоне 250–450 м. Вертикальная структура сообществ трехъярусная. Первый ярус представлен деревьями I–II класса бонитета, сомкнутость крон 0.5–0.7. Кустарниковый ярус представлен *Padus avium*, *Ribes rubrum*, *Rosa acicularis*, *R. majalis*, *Viburnum opulus* либо отсутствует. Число видов в травяном ярусе от 26 до 35, ОПП 65–75 %. Проективное покрытие орляка 25–30 %, численность вай достигает 7 экз./м². В покрове доминирует лесное разнотравье и злаки: *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex macroura*, *Cimicifuga foetida*, *Galium boreale*, *Iris ruthenica*, *Lathyrus humilis*, *Lilium pilosiusculum*, *Pleurospermum uralense*, *Poa pratensis*, *Rubus saxatilis*, *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum minus*. Орляк иногда проявляет высокую активность в сообществах этой серии, но не образует сплошного покрова и распределяется по площади небольшими синузиями. В этих условиях самым высоким уровнем изменчивости характеризуется биологический запас надземной части вай ($C = 13.3$ %). Значение коэффициента вариации для биологического запаса максимально ($V = 44.1$ %), для высоты молодых вай близко к минимуму – 12.9. Средняя высота молодых вай достигает 23.7 ± 1.6 см, эксплуатационные запасы орляка в среднем составляют 147.3 ± 18.0 кг/га, биологический запас –

423.1 ± 53.3 кг/га. Средняя численность вай невелика – 4.0 ± 0.4 экз./м² (см. табл. 1). Наиболее тесная связь отмечается между парами признаков: биологический и эксплуатационный запасы и численность молодых и зрелых особей, коэффициент корреляции ($r = 0.83$).

Сосняки, березняки и осинники **орляково-крупнотравной (*Pteridium pinetorum* + *macroherbae*) серии** типов леса распространены как на северных, так и на влажных южных склонах, уклон 3–5°, высота 250–400 м. Сомкнутость крон 0.5. Кустарниковый ярус выражен слабо: *Prunus padus*, *Rosa majalis* и др. В травяном покрове доминируют: *Lathyrus gmelinii*, *Heracleum dissectum*, *Pteridium pinetorum*, встречаются: *Angelica sylvestris*, *Crepis sibirica*, *Lilium pilosiusculum*, *Veratrum lobelianum*.

Орляк редко проявляет высокую активность в сообществах этой серии, сказывается заметное доминирование некоторых видов крупнотравья. Орляк не образует сплошных зарослей, его проективное покрытие 15–25 %, высота зрелых вай достигает 60–80 см. Здесь, как и в других типах леса, биологический запас надземной части вай ($C = 20.1$ %) отличается самым высоким уровнем изменчивости, а высота зрелых и молодых вай – низким (2.3 и 6.7 % соответственно). Значение коэффициента вариации для биологического запаса максимально ($V = 70.1$ %), для высоты зрелых и молодых вай – 15.1 и 15.8 % соответственно. Средняя высота молодых вай в орляково-крупнотравных сериях типов леса составляет 23.4 ± 1.1 см, эксплуатационные запасы орляка в среднем – 111.0 ± 10.3 кг/га, биологический запас – до 784.8 ± 73.0 кг/га. Средняя численность вай равна 2.9 ± 0.3 экз./м². Наиболее тесная связь отмечается между парами признаков: биологический и эксплуатационный запасы и численность молодых и зрелых особей, $r = 0.96$ и 0.95 соответственно (см. табл. 1).

ВЫВОДЫ

Результаты исследований позволяют сделать следующие выводы:

– Выявлен эколого-ценотический оптимум для ценопопуляций орляка в Красноярской лесостепи. Он находится в орляковой и орляково-разнотравной сериях сосняков, березняков и осинников I–II классов бонитета подтаежной зоны. В этих местообитаниях высота вай достигает 150–160 см, в среднем 100–110 см, что больше приводимых данных других авторов. Биологические запасы вай варьируют от 1.5 до 3.0 т/га.

– Из видов разнотравья и злаков совместно с орляком в покрове наиболее часто встречаются: *Calamagrostis arundinacea*, *Carex macroura*, *Pulmonaria mollis*, *Rubus saxatilis*, *Galium boreale*, из видов крупнотравья: *Heracleum dissectum*, *Lathyrus gmelinii*, *Crepis sibirica*. В орляково-крупнотравных сериях типов леса ценопопуляции орляка испытывают конкуренцию со

стороны теневыносливых и гигрофильных видов (*Heracleum dissectum*, *Lathyrus gmelinii* и др.), что влияет на снижение продуктивности ценопопуляций.

– Наибольшей вариабельностью в ценопопуляциях всех исследованных серий типов леса обладает биологический запас вай (44–76 %), что обусловлено, по всей видимости, высокой модификационной изменчивостью орляка соснового, неоднородностью условий местообитаний. Низкий коэффициент вариации отмечен для высоты вай – от 12 до 20 % (см. табл. 1).

Во всех исследуемых ценопопуляциях тесная корреляционная зависимость наблюдается у таких признаков, как эксплуатационный и биологический запасы: от 0.80 в орляковых до 0.95 в орляково-крупнотравных типах леса. Это позволяет использовать выявленные корреляции признаков для расчетов эксплуатационного запаса орляка.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Н.А., Донскова А.А., Поскальнюк Н.А., Шорина Н.И. Эколого-ценотическая приуроченность и жизненное состояние орляка *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn на южной экологической границе ареала в Ишимской степи // Тез. докл. МПГУ. М., 2002. С. 45–46.
- Гордина Н.П., Гапонова Г.А. Обоснование метода учета ресурсов папоротника // Изв. КГТИ. Красноярск, 1982. Вып. 3, № 15. С. 54–59.
- Гуреева И.И. К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Сист. заметки Герб. им. П.Н. Крылова Томского ун-та. Томск, 2005. Вып. 95. С. 18–26.
- Гуреева И.И., Пейдж К.Н. Род *Pteridium* (*Hypolepidaceae*) в Северной Евразии // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 6. С. 915–934.
- Ершова Э.А. К биологии папоротника орляка в Средней Сибири // Известия. 1977. Вып. 1, № 5. С. 32–37.
- Ершова Э.А. Особенности адаптации орляка обыкновенного в Сибири // Сиб. экол. журн. 2010. Т. XVII, вып. 6. С. 955–961.
- Крылов Г.В. Лесные ресурсы и лесорастительное районирование Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1962. 240 с.
- Линерова Л.Г., Рябинина З.Н., Воронова А.А., Аксанова Г.Ф. Корреляции морфологических признаков у папоротника орляка обыкновенного // Вестн. ОГУ. Омск, 2009. № 6. С. 204–207.
- Молокова Н.И., Назимова Д.И. Некоторые итоги изучения отрастания орляка при интенсивном сборе // Проблемы продовольственного и кормового использования недревесных и второстепенных кормовых ресурсов. Красноярск, 1983. С. 25–27.
- Пересторонина О.Н. Экологическая морфология и таксономия *Pteridium Gled. ex Scop.* Европейской России и сопредельных территорий: Афтореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 204 с.
- Поскальнюк Н.А., Донскова А.А. Использование структуры вай *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn в его внутривидовой систематике // Успехи современного естествознания: Материалы междунар. науч. конф. М., 2003. С. 57–59.
- Растительность правобережья Енисея (южная часть Красноярского края) / Под ред. А.В. Куминовой. Новосибирск, 1971. 377 с.
- Тихомиров Вал.Н. Морфологическая изменчивость орляков (*Pteridium*, *Hypolepidaceae*) на территории Белоруссии // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 8. С. 1159–1171.
- Цвелев Н.Н. Род орляк (*Pteridium*, *Hypolepidaceae*) в Восточной Европе и Северной Азии // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 6. С. 891–896.
- Шмаков А.И. Определитель папоротников России. Барнаул, 2009. 126 с.

**СЕКЦИЯ *CRYSTALLOPHLOMIS* РОДА *PRIMULA* (*PRIMULACEAE*)
ВО ФЛОРЕ РОССИИ**

Н.К. Ковтонюк

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: kovtonyuk2004@mail.ru

Проведена ревизия таксономического состава секции *Crystallophlomis* рода *Primula* на основе изучения гербарных коллекций, наблюдения за растениями в естественных условиях и в условиях интродукции, с использованием признаков скульптуры поверхности семян и определения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК. Составлен конспект видов секции *Crystallophlomis* рода *Primula* флоры России, включающий 2 подсекции, 4 вида и 3 подвида. Описана новая подсекция *Tschuktschorum* Kovt., предложена новая комбинация и выделен лектотип для 1 вида.

Ключевые слова: *Primulaceae*, *Primula*, *Crystallophlomis*, конспект, типовые образцы, Россия, скульптура поверхности семян, СЭМ.

**THE SECTION *CRYSTALLOPHLOMIS* OF THE GENUS *PRIMULA* (*PRIMULACEAE*)
IN THE FLORA OF RUSSIA**

N.K. Kovtonyuk

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: kovtonyuk2004@mail.ru

A revision of taxonomical structure of the section *Crystallophlomis* in the genus *Primula* on the basis of studying the herbarium collections, supervision over the plants in natural conditions and in the conditions in introduction, with using of the seed surface sculpture characters and definitions of nucleotide sequences of ITS-region of nuclear rDNA was carried out. The conspectus of species of section *Crystallophlomis* of the genus *Primula* for flora of Russia including 2 subsections, 4 species and 3 subspecies was made. The new subsection *Tschuktschorum* Kovt. is described, the new combination is offered and lectotypus for 1 species was chosen.

Key words: *Primulaceae*, *Primula*, *Crystallophlomis*, synopsis, typical samples, Russia, seed surface sculpture, SEM.

ВВЕДЕНИЕ

Таксономическая группа "*Crystallophlomis*" была описана Ф.И. Рупрехтом в статье "Bemerkungen über die Caucasischen Primeln" в качестве подродового таксона в роде *Primula* L., без придания ему определенного таксономического ранга в нашем современном понимании (Ruprecht, 1863). Он обозначил эту группу как § 4, дал ее диагноз на латинском языке и указал в качестве типа *Primula nivalis* Pall. Описание таксономической группы *Crystallophlomis* выглядит следующим образом: "§ 4. *Crystallophlomis* m. Typus: *P. nivalis*. Semina ovalia, angulata, 1 lin. longa; epidermidis cellulae quam in § 1 majores, etiam in sicco longe papillosae. Corollae lobi integri, nec emarginati." ("§ 4. *Crystallophlomis* Rupr. Тип: *P. nivalis*. Семена овальные, угловатые, в 1 линию (0.25 мм) длиной, клетки эпидермиса крупнее, чем у видов § 1, даже в сухом состоянии с многочисленными сосочками. Лопасты венчика цельные, без выемки"). Под § 1 приводилась группа *Euprimula* Schott. с типом *P. veris* L.

Следует отметить, что в этой статье Ф.И. Рупрехт кратко изложил систему рода *Primula*, уделив особое внимание почкосложению листьев первоцветов и характеристике семян. Так им были выделены 3 крупные группы видов внутри рода *Primula*: *Primulastrum* (Duby) Schott., *Auriculastrum* Schott. и *Spondilia* Duby, состоящие из 6 более мелких групп (§ 1–6). В современной литературе крупные группы соответствуют подродам, а более мелкие – секциям (Halda, 1992; Richards, 1993, 2003).

В ранге секции группу *Crystallophlomis* предложил использовать Ан.А. Федоров (1952) в своей обработке рода *Primula* для "Флоры СССР", в которой он процитировал протолог (ошибочно указав IV том журнала и с. 276 вместо правильного VI тома и с. 218 для статьи Рупрехта). Ан.А. Федоров описал секцию на русском языке и указал в качестве типа тоже *P. nivalis*. В соответствии со статьей 35.3 "Международного кодекса ботанической номенклатуры..." (2009: 112) на-

звание *Crystallophlomis* является действительно обнаруженным, и приоритет принадлежит Ф.И. Рупрехту, тогда как Ан.А. Федоров уточнил современный статус группы в ранге секции. Следовательно, правильно указывать название секции *Crystallophlomis* (Rupr.) Fed. Более позднее название этой секции *Nivales*, предложенное Ф. Паксом (Pax, 1905), следует относить в синонимы. Виды секции *Crystallophlomis* встречаются на Кавказе (2 вида), в Тянь-Шане, Тибете и Гималаях (от 20 до 40 видов), в горах Южной и Центральной Сибири (1–3 вида), на п-ове Камчатка, Чукотском полуострове, Курильских островах, а также на Аляске (по 2–3 вида). Растут на влажных альпийских лугах или скалистых лужайках, близ тающих снежников, вдоль горных ручьев в тундре, по берегу моря. Все виды секции *Crystallophlomis* являются декоративными растениями, но выращивать их в условиях интродукции затруднительно. По морфологическим характеристикам и экологическим условиям произрастания – это одна из самых обособившихся секций в роде *Primula*.

Во “Флоре СССР” секция *Crystallophlomis* насчитывала 10 видов. Ан.А. Федоров (1952) разделил секцию на 2 ряда, которые описал на русском языке: ряд

Nivales Fed. (7 высокогорных видов, представленных крупными растениями с толстым цветоносом и многоцветковым густым соцветием) и ряд *Arcticae* Fed. (3 арктических вида, объединяющих мелкие невысокие растения с тонкими цветоносами и малоцветковым рыхлым соцветием). В работах других авторов, как правило, используется деление секции *Crystallophlomis* на несколько подсекций. Так J.J. Halda (1992) в своей сводке “The genus *Primula* in cultivation and in the wild” приводит 4 подсекции, объединяющие 47 видов, 3 подвида и 17 вариаций из известных ему видов рода *Primula* мировой флоры. J. Richards (1993) в первом издании монографии “*Primula*” для секции *Crystallophlomis* привел характеристики 4 подсекций с 43 видами и 3 вариациями, при этом некоторые виды флоры России – *P. bayernii* Rupr., *P. xanthobasis* Fed., *P. turkestanica* (Regel) White и *P. pumila* (Ledeb.) Pax – были отнесены им в синонимы к *P. nivalis* Pall. и *P. tschuktschorum* Kjellm. Через 10 лет, во втором издании своей монографии в секции *Crystallophlomis* J. Richards рассматривает 4 подсекции, 45 видов, 8 подвида и 11 вариаций. В системе J. Richards (2003) все виды секции *Crystallophlomis* флоры России относятся к подсекции *Crystallophlomis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили доступные гербарные коллекции крупнейших гербариев России: IRK, LE, LECB, MW, MHA, MOSP, NS, NSK, SVER, PERM, TK, VBG, VLA, а также коллекции Даурского, Сихотэ-Алинского, Сохондинского заповедников, Краеведческого музея г. Читы, Пятигорской государственной фармацевтической академии (г. Пятигорск) и гербария Декандоля в Швейцарии (Женева, G), что позволило детально ознакомиться с представителями секции *Crystallophlomis* рода *Primula*. Наблюдения за изменчивостью морфологических признаков проводились по гербарному материалу, в естественных условиях произрастания видов во время экспедиционных работ на территории Сибири, Казахстана, Российского Дальнего Востока и Кавказа, а также в условиях интродукции на коллекционных участках в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (ЦСБС СО РАН).

Скульптура поверхности семян изучалась с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) моделей Multiscan 200 GS, Carl Zeiss LEO 420 и LEO 430, Hitachi TM 1000. Зрелые семена первоцветов были взяты с гербарных образцов. Методика исследования описана ранее (Ковтонюк, 1999, 2011; Kovtonyuk, 1999), вместо клея использовали двусторонний скотч. Для исследования семена первоцветов брали из разных точек ареала, признаки скульптуры поверхности семян были стабильными для всех изученных образцов.

Список исследованных образцов: *P. bayernii*: Тифлисская губерния, Душетский уезд, гора Каз-

бек, окрестности Девдоракского ледника, щебнистый склон, близ села, 3 VIII 1916, П.Н. Крылов, Е.И. Шрейнберг [LE]. *P. nivalis*: Алтай, Мультиинское озеро, луг по берегу ручья, 22 VIII 1983, А.А. Красников, Д.Н. Шауло [NS]; Республика Алтай, р. Тара – правый приток р. Джазатор, хр. Южно-Чуйский, субальпийский луг, 8 VIII 2002, Н.В. Фризен [NSK]; *P. nivalis* subsp. *turkestanica*: Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, р. Чеган, субальпийский пояс, 7 VII 2006, Р.В. Штенгауэр [NSK]; Казахстан, Талды-Курганская обл., хр. Джунгарский Алатау, ущелье р. Малый Баскан, в 20 км на юг от пос. Аман-Боктер, альпийский пояс, у ручья, 21 VIII 1985, Куклина [MW]; *P. nivalis* subsp. *xanthobasis*: Тува, Барун-Хемчикский р-н, долина р. Ак-Сук, $h = 1550$ м, 24 VII 1965, И.М. Красноборов [NS]; *P. tschuktschorum* s. str.: Чукотка, северная часть Анадырского нагорья, оз. Эльгыгытгын, 20 VII 1968, И.Г. Левичев, А.А. Коробков, Б.А. Юрцев [VLA]; *P. eximia*: Чукотский п-ов, мыс Шмидта, мыс Северный, размытая тундра по берегу водоема, 4 VIII 1934, Б.Н. Городков [LE]; Стойбище Нунлингран у губы Преображения, 25 VIII 1910, А.Н. Гудзенко [LE].

Проведено сравнение нуклеотидных последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсерного участка ядерной рибосомальной ДНК (ITS региона) представителей рода *Primula* флоры России и сопредельных территорий для установления филогенетических связей внутри рода и уточнения положения североазиатских и восточно-европейских видов *Primula* (Ковтонюк, Гончаров, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице представлен перечень таксонов секции *Crystallophlomis*, использованных для сравнения ITS региона рДНК с указанием происхождения материала и номера последовательностей в базе Genbank.

На рис. 1 представлен фрагмент филогенетического дерева, отражающий степень родства таксонов внутри секции *Crystallophlomis*. Цифрами указана устойчивость ветвей, рассчитанная для NJ/MP анализов методом бутстрепа. Ветви, поддержанные 100 % в обоих методах, выделены толстыми линиями, жирным шрифтом – виды, последовательности которых определены в работе авторами (Ковтонюк, Гончарова, 2009).

В кладу *Crystallophlomis* вошли две территориально изолированные группы: южно-сибирские высокогорные виды, фенотипически очень близкие между собой – *P. turkestanica* (= *P. nivalis* subsp. *turkestanica*), *P. nivalis*, *P. xanthobasis* (= *P. nivalis* subsp. *xanthobasis* с BP = 78–93 %, и берингийские виды – *P. eximia*, *P. tschuktschorum* с BP = 80–85 %. *P. tschuktschorum* очень полиморфный вид, объем этого таксона различными исследователями понимается по-разному (Коробков, 1980; Kelso, 1987). *P. maximoviczii* Regel, образец которого был собран в Восточной Монголии на западных отрогах Большого Хингана на высоте около 1200 м над ур. м. в березняке, морфологически и территориально обособлен от других изученных видов этой секции.

При исследовании скульптуры поверхности семян 6 таксонов рода *Primula* из секции *Crystallophlomis* с помощью СЭМ выявлено, что для всех видов этой секции характерны крупные угловато-овальные семена 1.7–2.1 мм дл. (рис. 2: 1, 3, 5, 7, 9). Скульптура поверхности семян у всех изученных таксонов практически одинакова и относится к папиллозному типу. Периклиальные стенки клеток эпидермы выпуклые,

вытянутые в виде полупрозрачных светло-бурых папилл (хорошо заметных по периметру семени), со временем папиллы лопаются и слущиваются, их верхушки могут быть смятыми (см. рис. 2: 2, 4, 6, 8, 10, 11, 12). Следует отметить, что тип скульптуры поверхности семян в роде *Primula* является дополнительным диагностическим признаком на уровне секций. Ранее нами проводилось исследование скульптуры поверхности семян у видов рода *Primula*, при этом для *P. nivalis* и *P. xanthobasis* был отмечен папиллозный тип скульптуры (Ковтонюк, 1999). Изучение скульптуры поверхности семян в секции *Cortusoides* Balf. f. выявило ретикулярный тип (Ковтонюк, 1999, 2010а,б, 2011).

Комплексные исследования позволили критически пересмотреть состав секции *Crystallophlomis* и составить ее конспект для флоры России. Распространение видов и подвидов приведено в соответствии с районированием, предложенным Л.И. Малышевым (Малышев, 1999; Малышев и др., 2000).

Gen. *Primula* L. 1753, Sp. Pl. 1: 142

Subgen. *Primula*

– Subgen. *Primulastrum* (Duby) Schott, 1851, Sippen. Osterr. Primeln: 10; Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 218; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 123.

Түрүс: *P. veris* L.

Sect. *Crystallophlomis* (Rupr.) Fed.

– 1952, во Фл. СССР 18: 190. – *Crystallophlomis* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 218, sin. stat.; Пробатова, 1987, в Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 2: 147; Halda, 1992, The genus *Primula*: 187; Richards, 1993, *Primula*: 169; Richards, 2003, *Primula*: 190. – Sect. *Arthritica* Duby, 1828, Bot. Gall. 1: 384; Duby, 1844, in DC. Prodr. 8: 38. – Sect. *Nivalis* Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10, 3: 205; Туркевич, 1923, во Фл. Аз. России 1, 1: 35; Е.А. Буш, 1926, Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 65: 67; W.W. Smith and Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 76: 29.

Түрүс: *P. nivalis* Pall.

Секция *Crystallophlomis* объединяет травянистые многолетние растения с более или менее выраженным мучнистым налетом на различных их частях. Корневище толстое, вертикальное, обернутое у основания

Перечень таксонов видов рода *Primula* секции *Crystallophlomis*, использованных для сравнения ITS региона рДНК

Таксон	Происхождение материала	Номер в базе Genbank
<i>P. turkestanica</i> Hort.	2006, Алтай, р. Чеган, живые растения	AM920492
<i>P. nivalis</i> Pall.	2006, Алтай, Семинский перевал, живые растения	AM920493
<i>P. xanthobasis</i> Fed.	1974, Тыва, NSK	AM920494
<i>P. tschuktschorum</i> Kjellm.	1981, Чукотский полуостров, VLA	AM920495
<i>P. tschuktschorum</i> Kjellm.	2001, Conti E., Suring E., Boyd D., Jorgensen J., Grant J., Kelso S. Genbank	AF260767
<i>P. maximoviczii</i> Regel	1987, Восточная Монголия, MW	AM920497
<i>P. eximia</i> Greene	2001, Conti E., Suring E., Boyd D., Jorgensen J., Grant J., Kelso S. Genbank	AF260768

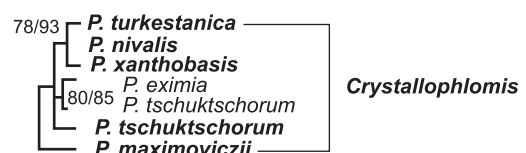


Рис. 1. Фрагмент филогенетического дерева представителей рода *Primula*, основанного на сравнении ITS региона рДНК последовательностей методом максимального правдоподобия.

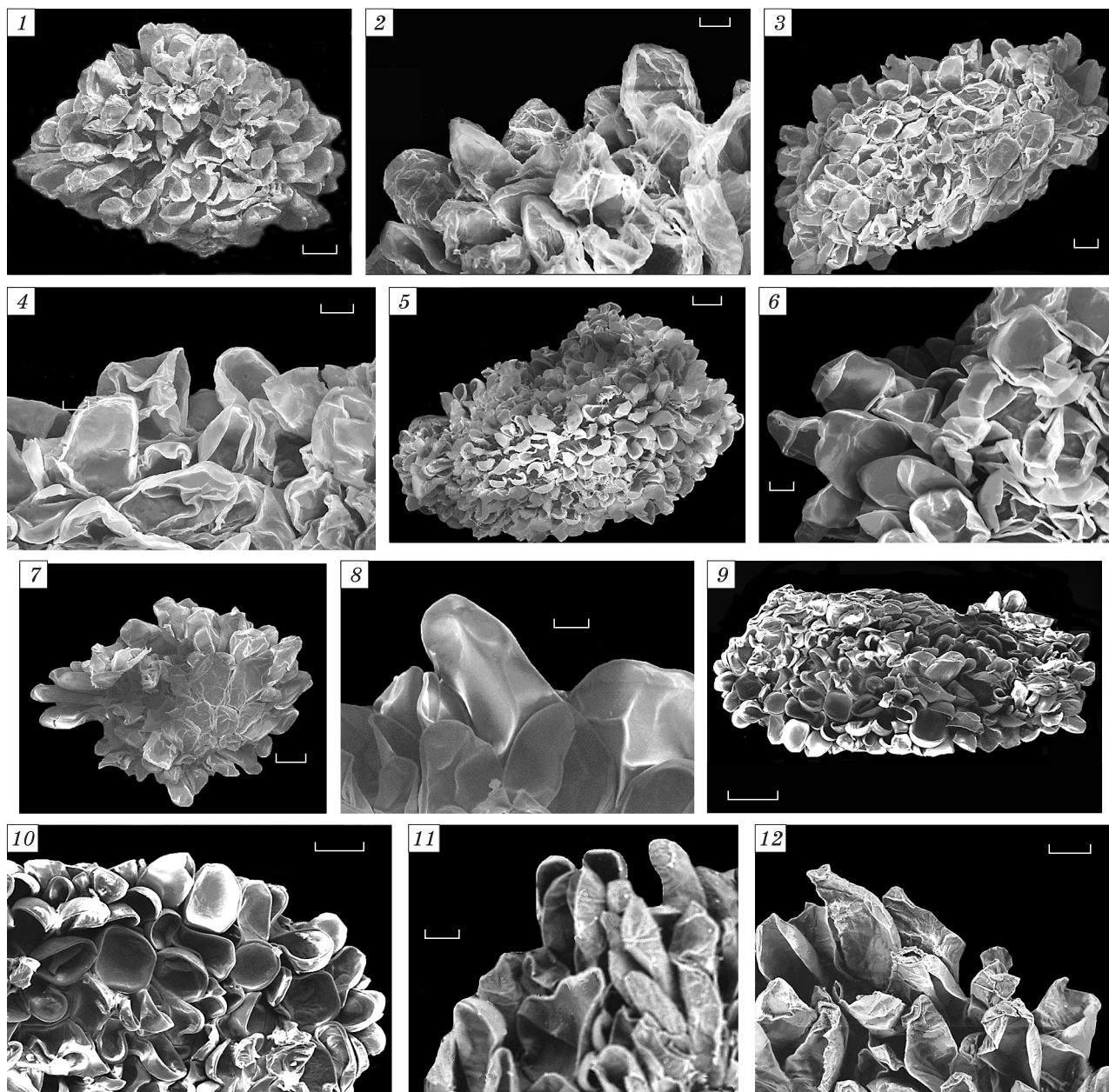


Рис. 2. Скульптура поверхности семян видов секции *Crystallophlomis* рода *Primula*:

1, 2 – *P. eximia*; 3, 4 – *P. tschuktschorum*, 5, 6 – *P. nivalis* subsp. *turkestanica*; 7, 8 – *P. nivalis* subsp. *xanthobasis*; 9, 10 – *P. nivalis*; 11, 12 – *P. bayernii*. Масштабная линейка: 1, 3, 5, 7, 9, 11, 12 – 30 мкм; 2, 4, 6, 8, 10 – 100 мкм.

розетки пленчатыми или волокнистыми остатками отмерших листьев. Листовые пластинки овально-продолговатые, ланцетные или широколанцетные, оттянутые в крылатый черешок. Венчик с воронковидным или почти плоским отгибом с цельными долями и короткой трубкой. Чашечка цилиндрическая или бокальчатая, в поперечном сечении округлая, коробочка длиннее чашечки и заметно выдается из нее. Семена светло-коричневые или темно-бурые, угловато-овальные, крупные, ок. 2 мм дл., поверхность семян папиллозная. Основное число хромосом $x = 11$. Цветут в июле–августе.

Анализируя морфологические признаки видов, их ареалы и данные молекулярных исследований, считаю возможным придерживаться деления секции *Crystallophlomis* на 2 подсекции, уточнив их названия в соответствии с МКБН (Международный кодекс..., 2009).

Subsect. *Crystallophlomis*

– Ряд *Nivales* Fed. 1952, во Фл. СССР 18: 190, descr. ross. – Subsect. *Crystallophlomis*: Richards, 2003, *Primula*: 192, p. p.

Типус: *P. nivalis* Pall.

Типовая подсекция, представленная крупными растениями с мощными корневищами и толстыми цветоносами с многоцветковым соцветием. Распространена на Кавказе, в горах Южной Сибири, в Забайкалье (гора Сохондо) и на Камчатском п-ове.

1. *P. nivalis* Pall. 1772–1773, Reise versch. Prov. Russ. Reichs. 3: 723; Lehm., 1817, Monogr. Primul.: 67; Bunge, 1829, in Ledeb. Fl. Alt. 1: 210; Фед., 1952, во Фл. СССР 18: 192; Duby, 1844, in DC. Prodr. 8: 39, p. p.; Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3, 1: 10, p. p.; Turcz. 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2: 225, N 760, p. p.; Крылов, 1904, Фл. Алт. 3: 810, p. p.; Туркевич, 1923, во Фл. Аз. России 1, 1: 35; Крылов, 1937, Фл. Зап. Сиб. 9: 2131, p. p.; Halda, 1992, The genus *Primula*: 203; Ковт. 1997, во Фл. Сиб. 11: 44; Ковт. 2005, в Консп. фл. Сиб.: 79; Richards, 1993, *Primula*: 174, p. p.; Richards, 2003, *Primula*: 203, p. p. – *P. nivalis* Pall. var. *typica* Regel, 1875, Acta Horti Petrop. 3: 135; Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10, 3: 207; Е.А. Буш, 1926, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост., 65: 70; Крылов, 1937, Фл. Зап. Сиб. 9: 2131.

По берегам горных ручьев, на влажных альпийских лужайках, около снежных залежей и ледников: Зап.-Сиб., Алт.-Енис., Байк.

Описан из Даурии. По протологу: “Provenit circa nives et scaturigines frigidissimas Alpium Davuricarum”, что можно перевести как: “растет около снежников и студеных ручьев в Даурских Альпах”.

Местонахождение типового образца точно неизвестно. В работе J. Halda (1992: 203) цитирование типового образца как гербарного листа с этикеткой “Pallas s.n. 1772 (LE)” является ошибочным. Возможно, J. Halda мог только предполагать, что этот гербарный лист хранится в Санкт-Петербурге в гербарной коллекции Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, поскольку он этот образец сам не видел и не поставил знак “!” после акронима LE. Во время работы с гербарными коллекциями в LE, LECB (г. Санкт-Петербург) типовой материал *P. nivalis* мною не обнаружен. Имеются сведения, что гербарий Палласа был продан и хранится в Британском музее (BM) в Лондоне (Литвинов, 1909; Miller, 1970). Указание Ан.А. Федорова (1952: 195): «Описан из “Восточной Сибири”. Тип в Лондоне», только подтверждает наше предположение, что типовой материал по *P. nivalis* в Санкт-Петербурге отсутствует. В настоящее время на территории Читинской области *P. nivalis* отмечен только для горного массива в Сохондинском государственном биосферном заповеднике (Ковтонюк, 1997, 2005а,б; Ковтонюк, 2006) и даже внесен в Красную книгу Читинской области (Ковтонюк, 2002).

2. *P. nivalis* Pall. subsp. *xanthobasis* (Fed.) Halda, 1992, The genus *Primula*: 204. – *P. xanthobasis* Fed., 1952, во Фл. СССР 18: 727; Проб. 1987, в Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 2: 148; Ковт. 1997, во Фл. Сиб. 11: 46; Якубов, Чернягина, 2004, Каталог фл. Камчатки: 109; Ковт. 2005, в Консп. фл. Сиб.: 80. – *P. xanthobasis* Fed. var. *efarinoso* Malyshev, 1963, Список раст. Герб. фл. СССР

15: 86. – *P. nivalis* Pall. var. *subintegerrima* Regel, 1875, Acta Horti Petropol. 3: 136; Е.А. Буш, 1926, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 65: 70. – *P. nivalis* Pall. var. *farinosa* Schrenk. 1841, in Fisch. Enum. pl. nov. 1: 22; Крылов, 1904, Фл. Алт. 3: 810, p. p.; Крылов, 1937, Фл. Зап. Сиб. 9: 2131, p. p. – *P. nivalis* auct. non Pall.: Richards, 1993, *Primula*: 174, p. p.; Richards, 2003, *Primula*: 203, p. p.

В высокогорьях, по берегам ручьев, у снежников, в лесном поясе на сырых лугах: Чук., Алт.-Енис., Байк., Камч.

Описан из Республики Тыва. Типификация *P. xanthobasis* была проведена ранее (Бузунова, Ковтонюк, 2010).

От типового подвида *P. nivalis* subsp. *xanthobasis* отличается серно-желтым налетом на черешках листьев и на внутренней поверхности чашечки. В работах J. Richards (1993, 2003) *P. xanthobasis* и *P. turkestanica* сведены в синонимы к *P. nivalis*.

3. *P. nivalis* Pall. subsp. *turkestanica* (Haage et Schmidt) Kovt. **comb. et stat. nov.** – *P. nivalis* var. *turkestanica* Haage et Schmidt, 1877, Gard. Chron. New ser. 8: 809, tab. 160, 161. – *P. nivalis* var. *turkestanica* Regel, in sched. – *P. turkestanica* (Regel) E. White, 1922, in Bailey, Stand. Cycl. Hort. 5: 2808; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 196. – *P. regeliana* Fed., in sched.; Фед., 1950, Ботан. журн. 35, 6: 658, nom. nud.; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 195, nom. nud. – *P. nivalis* Pall. var. *farinosa* Schrenk, 1841, in Fisch., Enum. pl. nov. 1: 22; Крылов, 1937, Фл. Зап. Сиб. 9: 2131, p. p. – *P. nivalis* Pall. var. *colorata* Regel, 1874, Тр. Петерб. бот. сада, 3, 1: 136; Halda, 1992, The genus *Primula*: 204. – *P. nivalis* auct. non Pall.: Richards, 1993, *Primula*: 174; Richards, 2003, *Primula*: 203.

В альпийском поясе гор, у снежников: Алт.-Енис.

Описан из Китая. По протологу: “The mountainous districts of Kuldsha and the Thian-Shan mountains”.

Лектотипус (Kovtonyuk, hic designatus): “Fig. 161. – *Primula turkestanica*. In: Haage, Schmidt, 1877, Gardeners’ Chronicle. New ser. 8: 809”.

Впервые комбинация *P. nivalis* var. *turkestanica* появилась в названии небольшой заметки, опубликованной Е.А. Хааге и Е. Schmidt (1877) в еженедельном иллюстрированном журнале “The Gardeners’ Chronicle”, издаваемом в Лондоне. Авторы пишут, что сын доктора Регеля, отправляясь служить в российскую армию в Туркестане и путешествуя через горы Кульджа и Тянь-Шань, нашел новую вариацию *P. nivalis*, названную “*turkestanica*”, и что доктор Регель назвал эту вариацию одним из самых прекрасных первоцветов Центральной Азии. В заметке дается описание таксона на английском языке и приводятся 2 рисунка, подписанные как “*Primula turkestanica*”. Позднее, Е.А. White (1922) в издании “Сельскохозяйственной энциклопедии” опубликовал ключ для определения секций и групп декоративных первоцветов и дал краткие описания для 200 видов и гибридов в роде *Primula*. Здесь под номером 192 значился *Primula*

turkestanica Regel (= *P. nivalis* var. *farinosa* Schrenk) и местом распространения вида был указан Туркестан. В начале XX века территория Туркестана простиралась от восточных берегов Каспийского моря до Монголии и Северного Китая. В соответствии со статьей 37.4 МКБН (Международный кодекс..., 2009: 115) типом названия нового вида или внутривидового таксона, обнародованного до 1 января 2007 г., может быть иллюстрация. Таким образом, пока не обнаружен типовой гербарный материал, лектотипом *Primula turkestanica* может быть иллюстрация.

От типового подвида *P. nivalis* subsp. *turkestanica* отличается белым мучнистым налетом на цветоножках и по краю листовой пластинки, а также фиолетово-черной чашечкой. В литературе имеются сведения о том, что наличие или отсутствие мучнистого налета на листьях может зависеть от экологических условий произрастания конкретной популяции вида, и что этот признак нельзя считать стабильным при диагностике видов [Richards, 1993]. Ан.А. Федоров (1952: 197) называет этот таксон “промежуточной формой между *P. nivalis* и *P. moorkroftiana* Wall., распространенной также в промежуточной между ареалами этих видов области – преимущественно в Тянь-Шане”. На территории России *P. nivalis* subsp. *turkestanica* был собран на юге Республики Алтай, в Кош-Агачском р-не, на берегу р. Чеган в субальпийском поясе 7 июля 2006 г. Р. Штенгауэр и определен автором статьи. Живые растения были привезены в Новосибирск и высажены на коллекционном участке в ЦСБС СО РАН, в дальнейшем с этих растений были взяты образцы для молекулярно-генетического анализа (Ковтонюк, Гончаров, 2009).

Название “*P. regeliana* n. sp. nov.”, написанное рукой Ан.А. Федорова в 1949 г., встречается на нескольких гербарных листах *P. turkestanica* в коллекции БИН РАН [LE]. Это название впервые публикуется скорее всего самим Ан.А. Федоровым в примечании к статье Т.Н. Кишковского (1950): “На Памире алтайскую *Primula nivalis* Pall. замещают особые виды *P. moorkroftiana* Wall. и *P. regeliana* Fed.”. В дальнейшем Ан.А. Федоров не описывал вид под названием *P. regeliana*, и в базе данных IPNI этого названия нет.

4. *P. bayernii* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Petersb. 6: 238; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 190; Гроссг., Смольян. 1967, Фл. Кавк. 7: 167; Давлиан. 1985, во Фл. Груз. изд. 2, 10: 68. – *P. nivalis* var. *bayernii* (Rupr.) Regel, 1874, Тр. Петерб. бот. сада 3: 136; Кузнецов. 1901, Мат. Фл. Кавк. 4, 1: 113. – *P. nivalis* auct. non Pall.: Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3: 10, p. p. – *P. nivalis* Pall. var. *farinosa* auct. non Schrenk: Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 28. – *P. crassifolia* Lehm. 1817, Monogr. Primul. 91; Richards, 1993, *Primula*: 176.

В горах близ снежников и ледников: Кавк. Эндемик.

Описан из Центр. и Вост. Кавказа. По протологу: “Auf der Nordseite des Passes über das Archotisgebirge, in der oberen alpinen Region Chewsuriens... 28 VII 1861

Bayern..., in Ossetien, am Rande des Gletschers von Zei..., Beisteigung des Kasbek, 1–7 IX... 1500 Toisen”.

Лектотипус (Меницкий, 2000: 159): Caucasus orient. “Chewsuria. Regio alpina, prope nivei ad fontes fl. Archot, in via a Roschki[o]ni ad Quiris-zminda, in latere boreali jugi Archotensi, in terra nigra, haud uliginosa, lectit Bayern 28 VII 1861” (LE!).

В статье Ю.Л. Меницкого (2000), опубликованной уже после его смерти, *P. bayernii* ошибочно отнесен к секции *Oreophlomis* Rupr. и неточно проведена лектотипификация вида.

Морфологически и географически *P. bayernii* хорошо обособленный вид, от *P. nivalis* отличается розовато-белыми цветками, встречается только на Кавказе. На этикетке типового образца есть рукописная пометка о том, что собрано растение с белыми цветками и в качестве названия предложено “an var. *albiflora P. nivalis*?”

За пределами флоры России на территории Западного Кавказа отмечен близкий вид *P. longipes* Freyn et Sint. с фиолетовыми цветками, зеленой чашечкой и узкими чашелистиками.

Subsect. *Tschuktschorum* Kovt. subsect. nova

– Ser. Arcticae Fed. 1952, Фл. СССР 18: 198, descr. ross. – Subsect. *Crystallophlomis*: Richards, 2003, *Primula*: 192, p. p.

Plantae hand altae, scapi tenues, inflorescentiae pauciflora laxae. – Растения невысокие, цветочные стрелки тонкие, соцветия малоцветковые, рыхлые.

Типус: *P. tschuktschorum* Kjellm.

Виды подсекции *Tschuktschorae* встречаются на Чукотском п-ове, о-вах Берингова моря и на Аляске.

5. *P. tschuktschorum* Kjellm. 1882, in Nord. Vega-Exped. Vetensk. Iakttag. 1: 516 (t. 9) s. str.; Hultén, 1948, Fl. Alaska and Yukon, 8: 1275; Фед., 1952, Фл. СССР 18: 198; Коробков, 1980, Арктич. фл. СССР 8: 169; Проб. 1987, в Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 2: 149. – *P. nivalis* Pall. γ. *pumila* Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 10. – *P. pumila* (Ledeb.) Pax var. *ledebouriana* E.A. Busch, 1926, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 65: 75.

На приручевых лужайках и галечниках, в низинной тундре, а также близ морских побережий на сыром мелкоземе: Чук.; Камч.

Нолотипус: Chukotsk peninsula, “Vega-Expeditionen 1878–1880. Arktiska Sibirien: St Lawrence bay. Lat. N. 65°30'. Long V. 171°. 20–21.07.1879. F.R. Kjellman.” [S!].

Первые упоминания о растениях рода *Primula*, обнаруженных на берегах Берингова пролива между Северной Азией и Аляской, и родственных *P. nivalis* находим в работе К. Ледебюра (Ledebour, 1847–1849). Гербарные сборы первоцветов из залива Лаврентия на Чукотском п-ове были названы им как *P. nivalis* γ. *pumila* Ledeb.

В 1878–1880 гг. Ф.Р. Кельман в качестве ботаника путешествовал на паровом судне “Vega” в составе

Шведско-Российской экспедиции под командованием А. Норденшельда. Судно впервые прошло Северный морской путь вдоль северных границ Евразии, обогнуло Азию и в 1880 г., пройдя через Суэцкий канал, обогнуло Европу и вернулось в Стокгольм. По пути следования Ф.Р. Кельман собрал растения и описал новые виды в отчетах экспедиции “Vega-Expeditionen 1878–1880”, опубликованных в нескольких научных изданиях.

В протологе нового вида F.R. Kjellman (1882) пишет: “Hab. St. Lawrence Bay in locis arenosis humidis sat frequens. Flor. mense Julii.” (Растет в заливе Лаврентия на песчаных почвах довольно часто. Цветет в месяце июле). По данным S. Kelso (1987), голотип *P. tschuktschorum* Kjellm. хранится в гербарии Swedish Museum of Natural History (S) в Стокгольме (Швеция), и S. Kelso его там видела. В интернете на сайте Шведского музея естественной истории я обнаружила запись в базе данных по сосудистым растениям “КRYPTO-S” (<http://www.nrm.se/krypto-s>) о наличии голотипа (Reg. no S-G-5050) и изотипа (Reg. no S 10–38) *P. tschuktschorum* Kjellm.

На мой запрос кураторы базы данных КRYPTO-S и гербарной коллекции [S] Jens Klackenborg и Mia Ehn любезно согласились отсканировать гербарные образцы и открыли временный доступ через интернет к типовому материалу *P. tschuktschorum* с правом публикации фотографии типов в научном издании. В настоящей статье я привожу фотографию этикетки типового материала (рис. 3) и гербарного листа *P. tschuktschorum* (рис. 4), помеченного как “Holotypus”.

В обзоре таксономической литературы F.A. Stafleu и R.S. Cowan (1979) пишут, что гербарий F.R. Kjellman и типовые образцы описанных им новых видов хранятся в гербарной коллекции Университета Упсалы (UPS, Швеция), а дубликаты – в гербарии [S] в Стокгольме.

На запрос куратор гербария UPS, находящегося в настоящее время в Музее эволюции университета Упсалы, Dr. Mats Hjertson ответил, что у них нет авторских сборов гербария *P. tschuktschorum* Kjellm.

P. tschuktschorum Kjellm. s. l. известен с территории Северо-Восточной Азии и Аляски. Это очень полиморфный вид, послуживший объектом для многочисленных номенклатурных комбинаций и распадающийся на несколько внутривидовых таксонов, которые авторами признаются на уровне вариаций (Буш, 1926), подвидов (Porsild, 1965), видов (Федоров, 1952; Kelso, 1987) либо не признаются вообще и сводятся в синонимы (Баркалов, 2009). Исследования морфологии и репродуктивной биологии *P. tschuktschorum* Kjellm. s. l., проведенные S. Kelso (1987) из Университета Аляски, показали, что *P. tschuktschorum* s. str. является гетеростильным видом, эндемичным для побережий Берингова пролива.

6. *P. tschuktschorum* Kjellm. subsp. *beringensis* (A.E. Porsild) Jurtzev et Kozhev., 1972, Ботан. журн. 57,

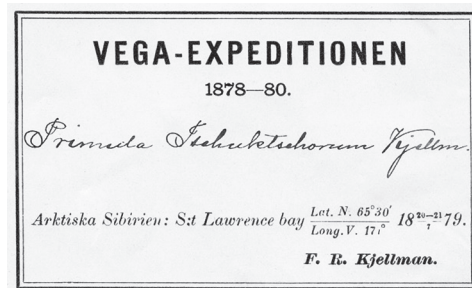


Рис. 3. Этикетка гербарного листа *P. tschuktschorum* Kjellm (Holotypus, S).

7: 773. – *P. tschuktschorum* Kjellm. var. *beringensis* A.E. Porsild, 1965, Canad. Field-Naturalist 79: 87. – *P. beringensis* (A.E. Porsild) Jurtzev, 1975, Ботан. журн., 60, 2: 242; Проб. 1987, в Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 2: 149.

На открытых участках в сырой тундре, на суглинисто-щепнистых пятнах, близ морских побережий: Чуку.

Holotypus: United States. Alaska: “St. Lawrence Island, Boxer bay, in 1960, Sauer s.n.” [CAN, isotypus – WIS].

Б.А. Юрцев с соавторами отмечали, что растения *P. tschuktschorum* subsp. *beringensis*, в отличие от типового подвида, растут только на открытых местах, у них нет характерных широких чешуевидных листьев при основании побега, листовые пластинки почти линейные, обычно прямостоячие со слегка отогнутыми кнаружи краями, восковой налет отсутствует на всем растении. Помимо восточной части Чукотского п-ова *P. tschuktschorum* subsp. *beringensis* встречается на о-ве Св. Лаврентия (Юрцев и др., 1972). Позднее Б.А. Юрцев рассматривал этот таксон в ранге вида (Юрцев и др., 1975).

7. *P. eximia* Greene, 1897, Pittonia, 3: 251; Проб. 1987, в Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 2: 149. – *P. tschuktschorum* Kjellm. subsp. *eximia* (Greene) A.E. Porsild, 1965, Canad. Field-Naturalist 79: 87. – *P. tschuktschorum* Kjellm. subsp. *arctica* (E.A. Busch) Á. Löve et D. Löve, 1976, Bot. Not. 128: 517. – *P. arctica* Koidz. 1911, Bot. Mag. (Tokyo) 25: 216, nom. illeg.; Проб. 1987, в Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 2: 149. – *P. pumila* (Ledeb.) Pax, 1888, Bot. Jahrb. Syst. 10, 3: 208, nom. illeg. – *P. pumila* (Ledeb.) Pax var. *arctica* E.A. Busch, 1926, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 65: 75. – *P. nivalis* Pall. var. *pumila* Ledeb. 1848, Fl. Ross. 3: 10. – *P. tschuktschorum* auct. non Kjellm.: Якубов, Черныгина, 2004, Каталог фл. Камчатки: 109; Баркалов, 2009, Фл. Курил. о-вов: 131.

На влажных местах, у морских побережий: Камч.

Lectotypus (Kelso, 1987: 66) United States. Alaska, “St. Paul Island, in 1896, 1897. Macoun s. n. Herb. Green. 18809” [NDG, isotypus: Herb. Green. 18791 – BM, NDG].

Хотя описание *P. eximia* было опубликовано на английском языке (Greene, 1897), но в соответствии со



Herb. No. S -6-5050

DATA

HOLOTYPUS

VEGA-EXPEDITIONEN
 1878-80.
Primula Tschuktschorum Kjellm.
 Arktiska Sibirien: St Lawrence bay Lat. N. 65°36'
Long. V. 177° 18' - 21' 79.
 F. R. Kjellman.

Рис. 4. Голотип *Primula tschuktschorum* Kjellm., Swedish Museum of Natural History [S].

статьей 36.1 МКБН (Международный кодекс..., 2009: 113) оно является законным, так как было сделано до 1 января 1935 г. Растения *P. eximia* отличаются от *P. tschuktschorum* s. l. более крупными, широкими и длинными листьями, однобоким соцветием, встреча-

ются преимущественно на о-вах Берингова моря (Федоров, 1952). По результатам исследования S. Kelso (1987) *P. eximia* распространен в основном на Аляске и представлен гомостильными экземплярами растений, тогда как *P. tschuktschorum* – гетеростильными особями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных комплексных исследований составлен конспект секции *Crystallophlomis* рода *Primula* во флоре России. Описана новая подсекция *Tschuktschorum* Kovt., лектотипифицирован *P. turkestanica*. Предложена новая комбинация *P. nivalis* Pall. subsp. *turkestanica* (Haage et Schmidt) Kovt.

Выражаю искреннюю признательность кураторам и сотрудникам Гербариев, где мне пришлось поработать, А.А. Красникову (ЦСБС СО РАН) и Д.В. Фоминову (Институт биологии моря ДВО РАН) за помощь

при работе на СЭМ. Благодарю сотрудников библиотеки БИН РАН и библиотеки ЦСБС СО РАН за консультацию при поиске литературы к настоящей статье. Особую признательность за предоставленную информацию выражаю коллегам из зарубежных гербариев: Mia Ehn и Jens Klackenborg, Swedish Museum of Natural History [S], Стокгольм, Швеция; Dr. Mats Hjertson, куратор Uppsala University [UPS], Упсала, Швеция и сотрудникам лаборатории систематики и флорогенетики ЦСБС СО РАН за критические замечания при подготовке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Буш Е.А. Сем. 65. *Primulaceae* // Флора Сибири и Дальнего Востока. Л., 1926. С. 7–81.
- Баркалов В.Ю. Флора Курильских островов. Владивосток, 2009. 470 с.
- Бузунова И.О., Ковтонюк Н.К. Типовые образцы таксонов рода *Primula* L. (*Primulaceae*), описанных из Сибири и Дальнего Востока, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 1(5). С. 12–18.
- Кишковский Т.Н. Условия обитания растений у верхнего предела их распространения на Восточном Памире // Бот. журн. 1950. Т. 35, № 6. С. 657–664.
- Ковтонюк Н.К. Семейство *Primulaceae* – Примуловые // Флора Сибири. *Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae)*. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 30–47.
- Ковтонюк Н.К. Признаки скульптуры поверхности семян в систематике рода *Primula* (*Primulaceae*) на примере сибирских видов // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 7. С. 41–46, 160–163.
- Ковтонюк Н.К. Первоцвет снежный – *Primula nivalis* Pall. // Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (растения). Чита, 2002. С. 136.
- Ковтонюк Н.К. Род *Primula* L. (*Primulaceae*) во флоре России // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы: Тез. докл. Междунар. конф. М.; СПб., 2005а. С. 42.
- Ковтонюк Н.К. Семейство *Primulaceae* – Примуловые или Первоцветные // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск, 2005б. С. 76–80.
- Ковтонюк Н.К. К систематике секции *Cortusoides* Balf. f. (*Primula* L., *Primulaceae*) // Материалы XII Московского совещ. по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана. 2010а. С. 135–138.
- Ковтонюк Н.К. К систематике рода *Primula* (*Primulaceae*) во флоре Кавказа // Изучение флоры Кавказа: Тез. докл. Междунар. науч. конф. 2010б. С. 50–51.
- Ковтонюк Н.К. К систематике секции *Cortusoides* рода *Primula* (*Primulaceae*) во флоре России // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 7. С. 953–966.
- Ковтонюк Н.К., Гончаров А.А. Филогенетические отношения в роде *Primula* L. (*Primulaceae*) на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК // Генетика. 2009. Т. 45, № 6. С. 758–765.
- Коробков А.А. Род *Primula* L. – Первоцвет // Арктическая флора СССР. 1980. Вып. 8. С. 161–172.
- Литвинов Д.И. Библиография флоры Сибири // Тр. Бот. муз. Акад. наук. 1909. Вып. 5. С. 1–458.
- Мальшев Л.И. Основы флористического районирования // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 1. С. 3–14.
- Мальшев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков // *Krylovia*. 2000. Т. 2, № 1. С. 3–16.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс), принятый 17-м Междунар. ботан. конгр. Вена, Австрия, июль 2005 г. / Пер. с англ. Т.В. Егорова, Д.В. Гельтман, И.В. Соколова, И.В. Татанов. М.; СПб., 2009. 282 с.
- Меницкий Ю.Л. Конспект видов семейства *Primulaceae* Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 6. С. 152–167.
- Федоров Ан.А. Первоцвет – *Primula* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 111–202.
- Юрцев Б.А., Кожевников Ю.П., Нечаев А.А. Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 7. С. 765–778.
- Юрцев Б.А., Жукова П.Г., Плиева Т.В., Разживин В.Ю., Секретарева Н.А. Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. III // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 2. С. 233–247.

- Greene E.L. New or noteworthy plants // *Pittonia*. 1897. V. 3. P. 251.
- Haage F.A., Schmidt E. New garden plants – *Primula nivalis* var. *turkestanica* // *The Gardeners' Chronicle*. 1877. V. 8. New ser. P. 809.
- Halda J.J. The genus *Primula* in cultivation and in the wild. Denver, 1992. 364 p.
- Kelso S. *Primula tschuktschorum* and *Primula eximia* (*Primulaceae*, section *Crystallophlomis*): a distylous species and its homostylous derivative from the Bering strait region, Alaska // *Brittonia*. 1987. V. 39, N 1. P. 63–72.
- Kjellmann F.R. Asiatiska Beringssunds-kustens fanerogamflora // A.E. Nordenskiöld (Ed.). *Vega Expeditiones Vetenskapliga Iakttagelser*. Stockholm, 1882. P. 473–572.
- Kovtonyuk N.K. Evolution of seed surfaces in some *Primulaceae* from Northern Asia // 14 Symposium Biodiversitat und Evolutionsbiologie. Zusammenfassungen der Fortrage und Poster. Jena, 1999. S. 101.
- Kovtonyuk N.K. Family *Primulaceae* // *Flora of Siberia. Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae)*. NH, USA. Science Publishers. Enfield, 2006. V. 11. P. 37–56.
- Ledebour C.F. *Flora Rossica. Stuttgartiae*, 1847–1849. V. 3. P. 1. S. 7–15.
- Lehmann J.G.C. *Monographia generis Primularum*. Lipsiae, 1817. 115 p.
- Miller H.S. The Herbarium of Aylmer Bourke Lambert, notes on its acquisition, dispersal, and present whereabouts // *Taxon*. 1970. V. 19. P. 489–553.
- Pax F., Knuth R. *Primulaceae* // Engler H.G.A. (Ed.). *Das Pflanzenreich*. Berlin, 1905. Bd. IV, 237. S. 1–386.
- Porsild A.E. Some new or critical vascular plants of Alaska and Yukon // *Canad. Field-Naturalist*. 1965. V. 79. P. 79–90.
- Richards J. *Primula*. Illustrated by B. Edwards. Portland, 1993. 300 p.
- Richards J. *Primula*. Illustrations by B. Edwards. New edition. Portland, 2003. 348 p.
- Ruprecht F.J. Bemerkungen über die Caucasischen Primeln // *Bull. Acad. Sci. Petersb.* 1863. T. 6. S. 218–238.
- Stafleu F.A., Cowan R.S. *Taxonomic literature*. V. 2. H-Le. Bohn, Scheltema and Holkema, Utrecht. 1979. P. 559.
- White E.A. Commercial culture of florist's primulas // *Bailey L.H. The standard cyclopedia of horticulture*. London, 1922. P. 2784–2809.

ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ПОДКЛАССА *LAMIIDAE* В СИБИРИ. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В.Н. Годин

Московский педагогический государственный университет,
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5, e-mail: godinvn@yandex.ru

У 15.2 % (88 видов и подвидов) покрытосеменных растений подкласса *Lamiidae* в Сибири встречаются 4 формы половой дифференциации: моноэция, андромоноэция, гиномоноэция и гинодиэция, самая распространенная из них – гинодиэция (57 видов, 9.8 %). Из 19 семейств наиболее богаты видами с половой дифференциацией *Callitrichaceae*, *Hippuridaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*.

Ключевые слова: половая дифференциация, *Lamiidae*, Сибирь.

SEXUAL POLYMORPHISM IN *LAMIIDAE* IN SIBERIA. REVIEW PUBLICATIONS

V.N. Godin

Moscow State Pedagogical University,
129164, Moscow, Kibalchicha str., 6, build. 5, e-mail: godinvn@yandex.ru

In 15.2 % (88 species and subspecies) flower plants of subclass *Lamiidae* in Siberia have 4 forms of sexual differentiation: monoecy, andromonoecy, gynomonoecy and gynodioecy. The most frequent form of a sexual expression is gynodioecy (57 species, 9.8 %). From 19 families are richest with species with sexual differentiation *Callitrichaceae*, *Hippuridaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*.

Key words: sexual differentiation, *Lamiidae*, Siberia.

Впервые Ч. Дарвин (Darwin, 1877) описал явление гинодиэции (женской двудомности) в семействах *Lamiaceae*, *Boraginaceae*, *Plantaginaceae* и др. В дальнейшем список гинодиэцичных видов значительно пополнился, и были описаны другие формы половой дифференциации в этих семействах (Демьянова, 1981, 1985, 1990; Knuth, 1899, 1905; Yampolsky C., Yampolsky H., 1922; и др.). Однако мало что известно о приурочен-

ности разнообразных вариантов половой дифференциации к разным таксонам цветковых растений, о распространении их внутри отдельных семейств, особенно на территории Сибири. В связи с этим целью работы было выявление видов с половым полиморфизмом и анализ взаимосвязей половой дифференциации с биологическими и экологическими их особенностями на примере растений подкласса *Lamiidae* в Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

К подклассу *Lamiidae* в Сибири относятся 8 порядков, 19 семейств, 124 рода и 579 видов и подвидов (Конспект флоры Сибири, 2005). Список видов и подвидов для исследования основан на “Конспекте флоры Сибири” (2005) и “Флоре Сибири” (1996а,б, 1997, 2004). Для каждого вида и подвида указаны следующие характеристики: половая дифференциация, жизненная форма, вегетативная подвижность, тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Жизненные формы, типы ареалов, поясно-зональные группы, экологическая приуроченность видов приведены по работам А.В. Куминовой (1960), Растительный покров Хакасии (1976), Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1984), Г.А. Пешковой (2001), Н.А. Секретаревой (2004),

А.Б. Безделева и Т.А. Безделевой (2006), А.Ю. Королюка (2006), Флора Салаирского кряжа (2007). Жизненные формы классифицированы по системе И.Г. Серебрякова (1962) и выделены соответственно: древесные, полудревесные растения, наземные (многолетние и однолетние) и водные травы. Для выявления особенностей структуры жизненных форм у видов крупных родов использованы работы Т.Н. Беляевой (1986), Г.Р. Денисовой (2008), Е.Б. Колеговой (2010) и Н.П. Савиных (2006). Выделены 5 типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американские, азиатские, геми- и эндемики) и 5 экологических групп растений по степени увлажнения (ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты). Все виды и подвиды отнесены к 6 поя-

но-зональным группам: степные, лесостепные, борельные, высокогорные, арктические и гипарктические, азональные.

В приведенном ниже списке семейства, роды и виды внутри семейства расположены по алфавиту. Для каждого вида указана его половая дифференциация. Если вид характеризуется половым полиморфизмом, то приведены авторы, описавшие ту или иную форму половой дифференциации, а варианты половой дифференциации перечислены по степени уменьшения их встречаемости. Приняты следующие условные обозначения: М – моноэция, АМ – андромоноэция, ГМ – гиномоноэция, Д – диэция, ГД – гинодиэция, АД – андродиэция.

Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот видов с половой дифференциацией

использован критерий χ^2 (Животовский, 1991). Величина χ^2 вычисляется по формуле

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^m \frac{(n_{ij} - \tilde{n}_{ij})^2}{\tilde{n}_{ij}},$$

где \tilde{n}_{ij} – ожидаемые численности, определяемые как $\tilde{n}_{ij} = (N_i \cdot n_j) / N$ (здесь $N = N_1 + N_2 + \dots + N_k$, $n_j = n_{1j} + n_{2j} + \dots + n_{kj}$); k – общее число выборок, n_{ij} – численность фенотипа j в i -выборке; N_i – объем i -выборки; N – суммарная численность всех k -выборок; n_j – суммарная численность фенотипа j во всех k выборках. Число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1) \cdot (m - 1)$, где k – число сравниваемых выборок, а m – общее число разных фенотипов. Статистическая обработка материала проведена с помощью программы Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Boraginaceae. *Echium vulgare* L. [ГД] (Darwin, 1877), *Myosotis palustris* (L.) L. [ГД] (Knuth, 1899).

Callitrichaceae. *Callitriche hermaphroditica* L. (для *Callitriche autumnalis* L.) [М], *C. palustris* L. (для *Callitriche vernalis* W.D.J. Koch) [М], *C. stagnalis* Scop. [М] (Knuth, 1899), *C. subanceps* V. Petrov [М] (Рах, 1896).

Convolvulaceae. *Convolvulus arvensis* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1899).

Hippuridaceae. *Hippuris vulgaris* L. [ГД] (Loew, 1894).

Gentianaceae. *Dasystephana pneumonanthe* (L.) V. Zuev (для *Gentiana pneumonanthe* L.) [ГД] (Демьянова, 1985).

Lamiaceae. *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy [ГД, ГМ], *Betonica officinalis* L. [ГМ] (Knuth, 1899), *Clinopodium vulgare* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894), *Dracocephalum foetidum* Bunge [ГМ, ГД], *D. fruticosum* Steph. [ГМ, ГД], *D. grandiflorum* L. [ГМ, ГД], *D. imberbe* Bunge [ГМ, ГД] (Гуськова, 1987), *D. moldavica* L. [ГД] (Darwin, 1877), *D. nutans* L. [ГД] (Knuth, 1905), *D. origanoides* Steph. [ГД] (Гуськова, 1987), *D. peregrinum* L. [ГД] (Демьянова, 1985), *D. ruyschiana* L. [ГД] (Knuth, 1899), *D. thymiflorum* L. [ГД] (Демьянова, 1981), *Galeopsis ladanum* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894; Knuth, 1899), *G. tetrahit* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894; Knuth, 1899), *Glechoma hederacea* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894), *Hyssopus ambiguus* (Trautv.) Iljin (для *Hyssopus officinalis* L.) [ГД] (Darwin, 1877), *Lycopus europaeus* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894), *L. exaltatus* L. f. [ГД, ГМ] (Loew, 1894; Knuth, 1899), *Mentha aquatica* L. [ГМ, ГД], *M. arvensis* L. [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *M. canadensis* L. [ГД] (Макаров, 1964), *M. dahurica* Benth. [ГД] (Briquet, 1895), *M. longifolia* (L.) Huds. (для *Mentha sylvestris* L.) [ГМ, ГД] (Loew, 1894), *M. × piperita* L. [ГД, ГМ], *M. spicata* L. [ГМ, ГД] (Knuth, 1899), *Nepeta cataria* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894), *N. nuda* L. [ГМ, ГД] (Knuth, 1899), *N. sibirica* L. [ГД, ГМ] (Демьянова, 1981; Гуськова, 1987), *N. ucranica* L. [ГД] (Briquet, 1895), *Origanum*

vulgare L. [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *Panzerina lanata* (L.) Sojak s. str. [ГМ] (Гуськова, 1987), *Prunella vulgaris* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1899), *Salvia deserta* Schang. [ГД] (Демьянова, 1985), *S. stepposa* Shost. (для *S. pratensis* var. *dumetorum* Briq.) [ГД] (Briquet, 1895), *S. tesquicola* Klok. et Pobed. [ГД] (Хохлов, Зайцева, 1975), *S. verticillata* L. [ГД, ГМ], *Satureja hortensis* L. [ГД], *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. [ГД], *Scutellaria galericulata* L. [ГД, ГМ], *S. hastifolia* L. [ГД] (Loew, 1894), *Stachys palustris* L. [ГМ] (Демьянова, 1990), *S. sylvatica* L. [ГД] (Антонова, 1976), *Thymus altaicus* Klok. et Shost., *T. baicalensis* Serg., *T. dahuricus* Serg. (для *Thymus serpyllum* s. l.) [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *T. elegans* Serg. [ГМ] (Банаева, Гордеева, 2008), *T. gobicus* Tscherneva, *T. jennisseensis* Iljin (для *Thymus serpyllum* s. l.) [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *T. marschallianus* Willd. [ГД] (Злобина, 1967), *T. minussinensis* Serg., *T. mongolicus* (Ronn.) Ronn., *T. narymensis* Serg. (для *Thymus serpyllum* s. l.) [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *T. paucifolius* Klok. (для *Thymus talijevii* s. l.) [ГД] (Демьянова, 1990), *T. pavlovii* Serg., *T. reverdattoanus* Serg., *T. roseus* Schipcz., *T. sibiricus* (Serg.) Klok. et Shost., *T. turczaninovi* Serg. (для *Thymus serpyllum* s. l.) [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *Ziziphora clinopodioides* Lam. [ГМ, ГД] (Гуськова, 1987).

Plantaginaceae. *Plantago lanceolata* L. [ГД, ГМ], *P. major* L. s. str., *P. major* L. ssp. *intermedia* (DC.) Arcang. [ГД, ГМ], *P. media* L. [ГД, ГМ, АМ, АД] (Knuth, 1899).

Polemoniaceae. *Polemonium caeruleum* L. [ГД] (Ostenfeld, 1923).

Rubiaceae. *Cruciata glabra* (L.) Ehrend. s. str. [АМ], *C. glabra* (L.) Ehrend. ssp. *krylovii* (Iljin) Naumova [АМ] (для *Galium vernalis* Scop.) (Schumann, 1891), *Galium boreale* L. [АМ], *G. mollugo* L. [АМ], *G. ruthenicum* Willd. [АМ], *G. tinctorium* (L.) Scop. [АМ], *G. uliginosum* L. [АМ], *G. verum* L. [АМ] (Демьянова, 1990).

Scrophulariaceae. *Digitalis grandiflora* Mill. [ГД] (Knuth, 1899), *Pedicularis dasystachys* Schrenk [ГД]

(Демьянова, 1985), *P. kaufmannii* Pinzg. [ГД] (Пономарев, Демьянова, 1975), *P. oederi* Vahl [ГД] (Кайгородова, 1976), *Verbascum lychnitis* L. [ГД] (Loew, 1894), *V. phoeniceum* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1899).

Анализ половой дифференциации растений подкласса *Lamiidae* в Сибири показывает, что из 579 видов и подвидов для 88 из них (15.2 %) характерны негермафродитные цветки. Среди видов и подвидов с половым полиморфизмом наиболее часто встречаются гинодиэтичные (57 видов, 9.8 %). Остальные варианты половой дифференциации встречаются намного реже и представлены: гиномоноэцией (19 видов,

3.3 %), андромоноэцией (8 видов, 1.4 %) и моноэцией (4 вида, 0.7 %).

На уровне семейств в 10 из 19 (52.6 %) встречаются таксоны с разными вариантами половой дифференциации. В одном семействе на территории Сибири встречаются виды и подвиды только с негермафродитными цветками: *Callitrichaceae*. В одном из 19 семейств все виды имеют только один тип полового полиморфизма: 4 вида семейства *Callitrichaceae* – моноэтичны. В 9 из 19 семейств наблюдаются разнообразные варианты половой экспрессии. По степени уменьшения числа видов и подвидов с негермафро-

Связь разных биологических и экологических особенностей видов и подвидов подкласса *Lamiidae* с их половой дифференциацией

Биологические особенности	Число видов	Половые формы			
		Виды и подвиды с половой дифференциацией		Виды и подвиды с гермафродитными цветками	
		n_{ij}	\tilde{n}_{ij}	n_{ij}	\tilde{n}_{ij}
<i>Жизненные формы</i>					
Древесные	8	5	1.2	3	6.8
Полудревесные	45	13	6.8	32	38.2
Наземные травы:					
многолетние	347	56	52.7	291	294.3
1, 2-летние	166	9	25.2	157	140.8
Водные травы	13	5	2.0	8	11.0
$\chi^2 (P)$		32.60 ($P = 0$)		5.84 ($P = 0.211$)	
<i>Вегетативная подвижность</i>					
Вегетативно неподвижные	348	39	52.9	309	295.1
Вегетативно подвижные	231	49	35.1	182	195.9
$\chi^2 (P)$		9.14 ($P = 0.0025$)		1.64 ($P = 0.205$)	
<i>Экологические группы по степени увлажнения</i>					
Ксерофиты	165	22	25.1	143	139.9
Мезоксерофиты и ксеромезофиты	108	15	16.4	93	91.6
Мезофиты	185	30	28.1	155	156.9
Гигрофиты	108	16	16.4	92	91.6
Гидрофиты	13	5	2.0	8	11.0
$\chi^2 (P)$		5.27 ($P = 0.261$)		0.944 ($P = 0.918$)	
<i>Типы ареалов</i>					
Циркумполярные	73	20	11.1	53	61.9
Евразийские	162	35	24.6	127	137.4
Азиатско-американские	19	0	2.9	19	16.1
Азиатские	241	30	36.6	211	204.4
Геми- и эндемики	84	3	12.8	81	71.2
$\chi^2 (P)$		23.08 ($P = 0.0001$)		4.137 ($P = 0.388$)	
<i>Поясно-зональные группы</i>					
Степные	185	24	28.1	161	156.9
Лесостепные	79	14	12.0	65	67.0
Бореальные	94	14	14.3	80	79.7
Высокогорные	43	4	6.5	39	36.5
Арктические и гипарктические	46	3	7.0	43	39.0
Азональные	132	29	20.1	103	111.9
$\chi^2 (P)$		8.184 ($P = 0.146$)		1.466 ($P = 0.917$)	

Примечание. n_{ij} – наблюдаемая численность фенотипа; \tilde{n}_{ij} – ожидаемая численность фенотипа; χ^2 – критерий хи-квадрат; P – достоверность различий; полужирным шрифтом выделены значения хи-квадрата, имеющие достоверные различия.

дитными цветками эти семейства располагаются в следующем порядке: *Hippuridaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*, *Plantaginaceae*, *Polemoniaceae*, *Convolvulaceae*, *Scrophulariaceae*, *Gentianaceae* и *Boraginaceae*.

Из 124 родов в 32 (25.8 %) отмечены виды и подвиды с половым полиморфизмом. К родам, все виды которых в Сибири образуют негермафродитные цветки, относятся: *Acinos*, *Callitriche*, *Clinopodium*, *Cruciata*, *Digitalis*, *Echium*, *Glechoma*, *Hyssopus*, *Mentha*, *Nepeta*, *Origanum*, *Prunella*, *Salvia* и *Satureja*.

Изучение взаимосвязей половой дифференциации растений с их биологическими и экологическими особенностями может способствовать решению ряда важных вопросов проблемы пола у растений. Один из них – выяснение эволюционных причин разделения полов у растений. До настоящего времени среди исследователей нет единого мнения по этому вопросу, хотя многие считают, что разделение полов – действенное средство, обеспечивающее ксеногамию у растений (Шереметьев, 1983; Lewis, 1942; Westergaard, 1958; и др.).

Интересно было выявить связь между жизненными формами растений и их половой организацией. Анализ данных таблицы показывает, что процесс половой дифференциации наиболее выражен среди древесных и полудревесных растений, а среди трав – у многолетних видов. Ч. Дарвин (Darwin, 1877) первый обратил внимание на более высокую частоту встречаемости раздельнополых растений среди древесных видов. Это можно объяснить тем, что время вступления особей в репродуктивный период имеет большое значение для эволюции вида (Солбриг О., Солбриг Д., 1982). Не все потомки доживают до стадии половой зрелости. Чем продолжительней жизнь особей вида, тем меньше потомков доживает до половой зрелости и медленнее происходит обновление популяции. Это предъявляет жесткие требования к эволюционному совершенствованию таких видов растений, и одно из направлений повышения эволюционной пластичности долгоживущих видов лежит на пути перехода их

половой организации с гермафродитной на раздельнополую основу.

В литературе мною не встречены данные о связи половой дифференциации растений с вегетативной подвижностью особей, размерами ареалов видов и их распространением в разных растительных поясах и зонах.

У растений подкласса *Lamiidae* в Сибири установлена связь между вегетативной подвижностью и половой дифференциацией. Процесс половой дифференциации наиболее выражен среди видов и подвидов с вегетативной подвижностью особей, чем у вегетативно неподвижных видов (см. таблицу).

Не выявлено связи, с одной стороны, между половой дифференциацией растений и их экологическими группами по степени увлажнения, с другой стороны, между половой дифференциацией растений и распространением их в разных растительных поясах и зонах (см. таблицу).

Интересно отметить связь между размерами ареалов видов и половой экспрессией растений. Анализ данных таблицы показывает, что среди видов растений с широким ареалом (циркумполярные, евразийские) намного чаще встречается половая дифференциация, чем у видов растений с гем- и эндемичными ареалами. Это можно объяснить тем, что виды с широким ареалом имеют широкую норму реакции, одним из составных компонентов которой и является наличие половой дифференциации. Приспособительное значение полового полиморфизма заключается в уменьшении внутривидовой конкуренции в результате дифференциации половых форм по экологическим нишам, повышения общей конкурентоспособности вида и расселения в местообитаниях с более сложными условиями произрастания, в которых существование гермафродитных растений может быть затруднено (Шереметьев, 1983; Cox, 1981; Bierzychudek, Eckhart, 1988).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для 88 видов и подвидов из 579 покрытосеменных растений из подкласса *Lamiidae* в Сибири описаны 4 формы полового полиморфизма: гинодиэция (57 видов, 9.8 %), гиномоноэция (19 видов, 3.3 %), андромоноэция (8 видов, 1.4 %) и моноэция (4 вида, 0.7 %). По степени уменьшения числа видов с половой дифференциацией семейства располагаются в следу-

ющем порядке: *Hippuridaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*, *Plantaginaceae*, *Polemoniaceae*, *Convolvulaceae*, *Scrophulariaceae*, *Gentianaceae* и *Boraginaceae*. Для растений подкласса *Lamiidae* в Сибири наблюдается связь между половой организацией и жизненными формами, вегетативной подвижностью особей и размерами ареалов видов.

ЛИТЕРАТУРА

Антонова Л.А. Антэкология растений широколиственного леса // Экология опыления. Пермь, 1976. С. 30–63.
Банаева Ю.А., Гордеева Н.И. Половая дифференциация *Thymus elegans* Serg. (*Lamiaceae* Juss.) в условиях лесостепной зоны Новосибирской области // Растительный мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 61–66.

Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток, 2006. 296 с.

Беляева Т.Н. Род *Pedicularis* L. в горах Южной Сибири (систематика, география, биология): Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1986. 196 с.

- Гуськова И.Н. Гинодиэция видов семейства яснотковых в Сибири // Проблемы размножения цветковых (прикладные аспекты): Тез. докл. Совещания по цветению, опылению и семенной продуктивности растения. Пермь, 1987. С. 80.
- Демьянова Е.И. Об особенностях распространения гинодиэции в семействе губоцветных // Биол. науки. 1981. № 9. С. 69–73.
- Демьянова Е.И. Распространение гинодиэции у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. Т. 2. 349 с.
- Денисова Г.Р. Жизненные формы рода *Dracocephalum* L. горных систем Северной Азии // Изв. АН Республики Таджикистан. Отд. биол. и мед. наук. 2008. Т. 3, № 164. С. 22–29.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.
- Злобина Л.М. Цветение и опыление тимьяна (*Thymus marschallianus* Willd.) // Ботаника. Исследования. Белорусское отделение ВБО. Минск, 1967. Вып. 6. С. 111–117.
- Кайгородова М.С. Экология цветения и опыления трех видов мытников (*Pedicularis*) в верховьях рек Соби и Ельца // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 5. С. 726–730.
- Колегова Е.Б. Морфогенез видов рода *Thymus* L. и структура их ценопопуляций в Хакасии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2010. 17 с.
- Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск, 2005. 362 с.
- Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–28.
- Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Макаров В.В. Некоторые особенности в биологии цветения мяты // Бюл. ГБС. 1964. Вып. 53. С. 61–66.
- Мальшев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.
- Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодиэции у растений // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 3–15.
- Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 424 с.
- Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
- Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982. 488 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Исследование гинодиэции и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства Губоцветных // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. С. 3–16.
- Флора Салаирского края. Новосибирск, 2007. 252 с.
- Флора Сибири. *Geraniaceae–Cornaceae*. Новосибирск, 1996а. Т. 10. 253 с.
- Флора Сибири. *Solanaceae–Lobeliaceae*. Новосибирск, 1996б. Т. 12. 207 с.
- Флора Сибири. *Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae)*. Новосибирск, 1997. Т. 11. 296 с.
- Флора Сибири. Дополнения, исправления, указатели к тт. 1–13. Новосибирск, 2004. Т. 14. 188 с.
- Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
- Bierzchudek P., Eckhart V. Spatial segregation of the sexes of dioecious plant // Amer. Natur. 1988. V. 132, N 1. P. 34–43.
- Briquet J. *Labiatae* Juss. // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1895. T. 4. Abt. 3a. S. 183–374.
- Cox P.A. Niche partitioning between sexes of dioecious plants // Amer. Natur. 1981. V. 117, N 3. P. 295–307.
- Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. L., 1877. 352 p.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1899. Bd. II; T. II. 705 s.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1905. Bd. III; T. II. 598 s.
- Lewis D. The evolution of sex in flowering plants // Biol. Rev. 1942. V. 17, N 1. P. 46–67.
- Loew E. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den Letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart, 1894. 424 s.
- Ostenfeld C.H. Genetic studies in *Polemonium caeruleum* // Hereditas. 1923. V. 4, N 1–2. P. 17–26.
- Pax F. *Callitrichaceae* Link // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1896. T. 3. Abt. 5. S. 120–123.
- Schumann K. *Rubiaceae* Juss. // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1891. T. 4. Abt. 4. S. 1–156.
- Westergaard M. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants // Adv. Genetics. 1958. V. 9, N 2. P. 217–281.
- Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // Bibl. Genet. Leipzig, 1922. V. 3. P. 1–62.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ
RHINACTINIDIA EREMOPHILA (ASTERACEAE)

В.А. Черёмушкина, Е.А. Королюк, А.Ю. Королюк

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: cher.51@mail.ru, L_koroljuk@ngs.ru

Изучены биологические и экологические особенности редкого вида *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. (*Asteraceae*), его онтогенез и состояние ценопопуляций на территории Чуйской котловины Кош-Агачского района Республики Алтай.

Ключевые слова: *Rhinactinidia eremophila*, *Asteraceae*, редкий вид, биологические особенности, онтогенез, травянистая подушка, структура ценопопуляций, Республика Алтай.

BIOLOGICAL CHARACTERS
OF *RHINACTINIDIA EREMOPHILA (ASTERACEAE)*

V.A. Cheryomushkina, E.A. Korolyuk, A.Yu. Korolyuk

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: cher.51@mail.ru, L_koroljuk@ngs.ru

The ontogeny, biological characters, ontogenetic structure of coenopopulations of rare species *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. (*Asteraceae*) was studied in Chuyskaya depression in Kosch-Agachskii region Republic of Altai.

Key words: *Rhinactinidia eremophila*, *Asteraceae*, rare species, biological characters, ontogeny, herbaceous cushion, structure of coenopopulations, Altai Republic.

ВВЕДЕНИЕ

Rhinactinidia eremophila (Bunge) Novopokr. ex Botsch. – редкий вид гор Южной Сибири, Северной Монголии и Прибалхашья. Он относится к олиготипному азиатскому эндемичному роду, выделенному Лессингом в 1831 г. как *Rhinactina* из рода *Aster*. Долгое время название и объем рода оставались спорными (Новопокровский, 1948, 1949; Шишкин, 1949; Тамашян, 1959; Бочанцев, 1986; Королюк, 1997). Первоначально род *Rhinactinidia* был выделен из *Aster* на основании зигоморфности (или “двугубости” по Лессингу) трубчатых дисковых цветков, но, как отметил И.В. Новопокровский, этот признак “не выдерживает критики” (1949: 28). При детальном изучении выявлены другие признаки, которые служат диагностическими на уровне рода. Например, по морфологии и топографии терпеноидсодержащих структур образцы *R. eremophila* обособляются и от типичных астр, и от других родов подтрибы, так как только у этого вида обнаружено наличие железистой эпидермы и отсутствие железистых трихом на завязи (Королюк и др., 1998). Кроме того, все виды ринактинидий, по нашим исследованиям, отличаются от астр по типу жизненной формы, что также может иметь важное диагностическое значение.

В роде насчитывается три вида, произрастающих в горных районах на сухих (преимущественно каменистых) субстратах.

Два вида *R. limonifolia* (Less.) Novopokr. ex Botsch. и *R. popovii* (Botsch.) Tamamsch. являются эндемиками Средней Азии и Монголии. *R. eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. представлен тремя подвидами. *R. eremophila* subsp. *eremophila* произрастает в Юго-Восточном Алтае (рис. 1), Монголии и Прибалхашье; *R. eremophila* subsp. *tuvinica* Koroljuk – в Туве и Иркутской области; *R. eremophila* subsp. *grubovii* Botsch. – в Монголии.

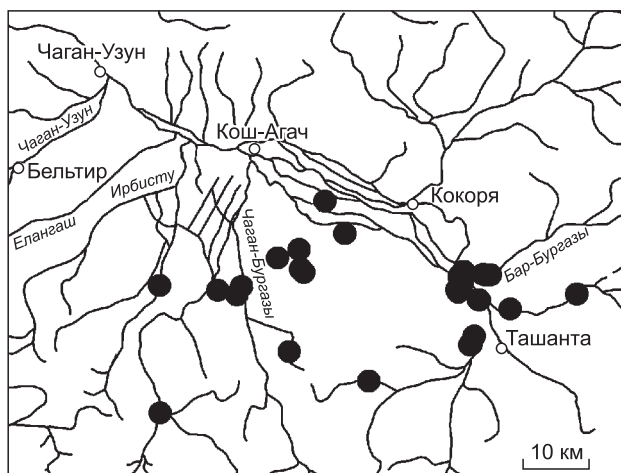
Вид *R. novopokrovskyi* (Krasch. et Iljin) Novopokr. ex Botsch. был описан ошибочно. Типовой экземпляр, критически изученный нами (Эвенкийский автон. округ “Подкаменная Тунгуска, Пановское зимовье на р. Катанге, выше устья р. Тетеры, щебнистые осыпи. 23.05.1921, А. Яворский” (LE!)), представляет собой экземпляр *Aster alpinus* L.

Редкий и нуждающийся в охране вид *R. eremophila* занесен в Красные книги Российской Федерации (2008), Иркутской области (2001), Республики Алтай (2007). Его биология была исследована в условиях интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири. Вид

Рис. 1. Карта распространения *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. subsp. *eremophila* Koroljuk в Республике Алтай.

был оценен как неперспективный для введения в культуру, так как, согласно Г.П. Семеновой (2003), размножается только рассадным способом, зимнеустойчив, не имеет самосева.

Цель настоящей работы – изучение биологии, экологии и состояния ценопопуляций редкого краснокнижного вида *R. eremophila* в природе для дальнейшего использования данных при мониторинге процессов опустынивания как модельного объекта пустынной флоры, выявление биоморфологических признаков для систематики.



МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории Юго-Восточного Алтая в 2007–2010 гг. Для экологической характеристики вида использовались геоботанические описания, выполненные на площади 100 м². Положение описаний на градиентах увлажнения и богатства-засоленности почв оценено с использованием экологических оптимумов растений (Королюк, 2006).

При описании побегообразования и жизненной формы использованы методики И.Г. Серебрякова (1964). Абсолютный возраст особей определялся по анатомическим срезам побега и корня, которые выполнялись в “Центре коллективного пользования микроскопических исследований Центрального сибирского ботанического сада СО РАН”. Уточнена методика получения срезов, так как сухой гербарный материал, к сожалению, не пригоден для данных целей. После нескольких часов размачивания все тканевые структуры крошатся при получении срезов на микротомном ноже. При фиксации живого материала в полевых условиях в раствор глицерина–

спирта–воды (1 : 3 : 1) и после его хранения в течение нескольких месяцев можно получить хорошие срезы, но только корней. Между остатками листьев сохраняются частицы субстрата, и анатомические срезы высокого качества оси побега получить сложно.

Структурно-функциональные зоны выделяли в соответствии с представлениями W. Troll (1964), Т.И. Серебряковой, Л.В. Петуховой (1978), И.В. Борисовой и Т.А. Поповой (1990).

Онтогенез изучался в сообществах опустыненных степей Чуйской котловины (Кош-Агачский район Республики Алтай). При характеристике онтогенетических состояний была использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976).

Ценопопуляции (ЦП) описаны из Кош-Агачского р-на Республики Алтай: ЦП 1 – в каменистой ринактинидиево-ковыльной степи по борту р. Юстыд на высоте 1970 м над ур. м.; ЦП 2 – там же, в ковыльно-ринактинидиевой степи на высоте 1900 м над ур. м.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что оба сибирских подвида *R. eremophila* проявляют наибольшую активность (в понимании Б.А. Юрцева (1968)) в сообществах опустыненных степей Юго-Восточного Алтая и Юго-Западной Тувы. Ринактинидия нередко является содоминантом в низкотравных полынно-дерновинно-злаковых степях верхней части степного пояса в экстрааридных регионах Алтая и Тувы. Данный вид предпочитает местообитания, характеризующиеся увлажнением от 44 до 47 ступеней, богатством-засоленностью почвы 13–14 ступенями (Королюк, 2006). Постоянными спутниками ринактинидии по данным 88 геоботанических описаний выступают *Artemisia frigida*, *Festuca tschujensis*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata*, *Stipa glareosa*, *Poa attenuata*, *Stipa krylovii*, *Orostachys spinosa*.

В сообществах Юго-Восточного Алтая и Тувы взрослые особи *R. eremophila* по характеру побегообразования, отмирания надземной части побегов и положения почек возобновления относятся к травянистым растениям, формирующим подушковидную жизненную форму. Подушки этого вида плоские, компактные, состоят из живых и отмерших побегов и их систем. Главный корень сохраняется в течение почти всей жизни, возможна частичная, реже полная его партикуляция, однако партикулы не имеют придаточных корней. Поскольку субстрат между отмершими побегами скапливается незначительно, то такую подушку, по классификации К.В. Станюковича (1949), можно отнести к плотным подушкам с неукореняющимися побегами (рис. 2, 3).



Рис. 2. Плотная подушка *Rhinactinidia eremophila* с неукореняющимися побегами.

Вегетация *R. eremophila* начинается в апреле. В начале июня отрастают цветоносные побеги, ко второй половине июня растение зацветает. В конце июля–августе происходит плодоношение, затем обсеменение и подсыхание удлиненных частей побегов. По ритму развития *R. eremophila* является летнезеленым растением.

Побеговая система *R. eremophila* представлена множеством симподиально нарастающих разветвленных скелетных осей, состоящих из монокарпических побегов с полным и неполным циклом развития. Монокарпические побеги, составляющие скелетную ось, характеризуются как полурозеточные, полициклические. Цикличность побега зависит от условий произрастания: усиление сухости почвы приводит к удлинению малого жизненного цикла. В строении монокарпического побега выделяется несколько структурно-функциональных зон, описанных для многолетних трав (Серебрякова, Петухова, 1978; Борисова, Попова, 1990; Troll, 1964; и др.). На побеге *R. eremophila* последовательно располагаются зоны: нижняя торможения, возобновления, средняя торможения и соцветия. Самая большая из них – нижняя зона торможения. Она представлена метамерами одного или нескольких годовичных розеточных вегетативных побегов и нижними метамерами годовичного генеративного побега. На каждом побеге разворачивается 4 чешуевидных листа, в пазухе которых отсутствуют боковые почки, и 6–8 метамеров с переходными и настоящими ассимилирующими листьями и боковыми почками. Как правило, эти почки становятся спящими. Зона возобновления короткая, выделяется на годовичном генеративном полурозеточном побеге выше нижней зоны торможения и представлена 2–4 укороченными метамерами, несущими ассимилирующие листья, в пазухах которых располагаются почки возобновления. Нижней границей средней зоны тор-



Рис. 3. Взрослые генеративные особи травянистых подушек вида *Rhinactinidia eremophila*, июнь, Кош-Агачский район, Республика Алтай.

можения являются 1–2 укороченных метамера, затем следуют 2–3 удлиненных метамера. Все они несут зеленые листья без пазушных почек. Заканчивается побег зоной соцветия, представленной корзинкой и расположенным под ней удлиненным междуузлем (рис. 4).

Удлиненная часть монокарпического побега отмирает к концу лета. Почки возобновления трогаются в рост в августе. Развертывание нескольких почек приводит к образованию разветвленной скелетной оси (рис. 5). Побеги, образующиеся из верхних почек возобновления, развиваются по типу монокарпических, а из нижних – как вегетативные побеги, которые быстро отмирают.

Годичный прирост побегов составляет 1–2 мм. Направление их роста ортотропное, но монокарпический побег полегает, занимая плагиотропное положение. В результате почки возобновления оказываются на поверхности субстрата. Незначительный годичный прирост приводит к скученности побегов на скелетной оси. Поскольку скелетная ось состоит из нескольких последовательно развивающихся монокарпических побегов, то диаметр подушки постепенно увеличивается в размерах, живые побеги перемещаются на ее периферию.

Онтогенез особей *R. eremophila* в общих чертах схож с развитием многих травянистых подушковидных растений (Борисова, 1962; Пичугина, 2007; и др.).

Проростки *R. eremophila* появляются в сообществах во второй половине лета. Прорастание семян надземное. Гипокотиль вытягивается и выносит семядоли выше поверхности почвы. Они обратнойцевидной формы. Первичный побег розеточный. На нем разворачиваются 1–2 листа с узколанцетной пластинкой. Главный корень достигает 1.5–2.0 см. К осени за счет его сокращения почка оказывается на поверхности почвы. Семядоли засыхают, и растение переходит в ювенильное состояние.

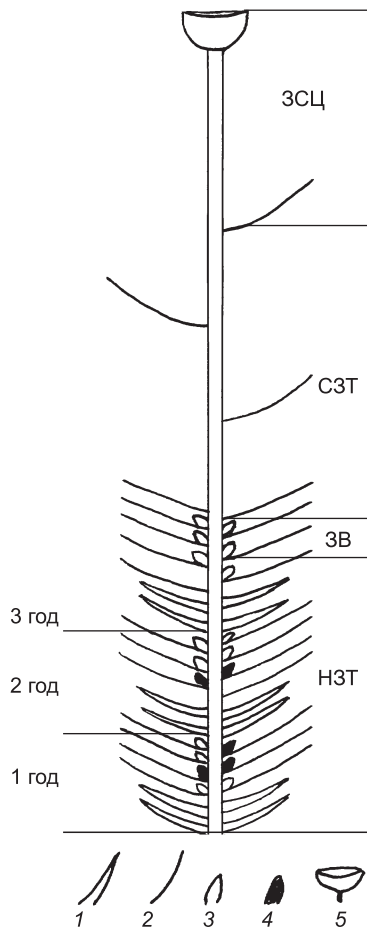


Рис. 4. Схема функционально-зональной структуры трициклического монокарпического полурозеточного побега *Rhinactinidia eremophila*:

1, 2 – листья: 1 – чешуевидные, 2 – ассимилирующие; 3, 4 – почка: 3 – живая, 4 – отмершая; 5 – соцветие. НЗТ – нижняя зона торможения, ЗВ – зона возобновления, СЗТ – средняя зона торможения, ЗСЦ – зона соцветия.

Как и проростки, ювенильные растения однопобеговые, моноподиально нарастающие. На розеточном побеге разворачивается 2–3 чешуевидных и 2–3 ассимилирующих листа. Число листьев на побеге год от года увеличивается. Боковые почки закладываются в пазухах двух первых зеленых листьев годового побега. Осевая часть годового побега ежегодно втягивается в почву и утолщается. Главный корень вет-

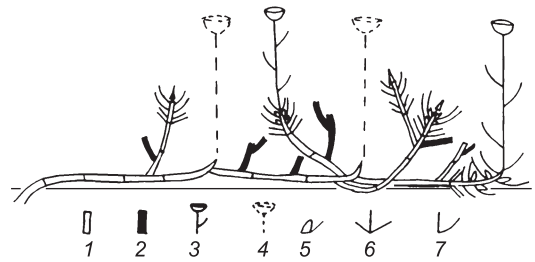


Рис. 5. Строение разветвленной скелетной оси *Rhinactinidia eremophila*:

1–4 – побег: 1 – многолетний розеточный, 2 – отмерший, 3 – однолетний годичный полурозеточный, 4 – отмерший годичный полурозеточный; 5 – почка возобновления; 6, 7 – листья: 6 – чешуевидные, 7 – ассимилирующие.

вится в апикальной части. Длительность состояния 2–3 года (рис. 6).

Имматурное состояние наступает на 3–4-й год после разворачивания пазушных почек, расположенных на прошлогоднем годовичном приросте в пазухах двух первых настоящих листьев. Образуется куст, состоящий из главного и боковых розеточных побегов первого и второго порядков, несущих каждый по 3 чешуевидных и 3–4 настоящих зеленых листа. После их отмирания на осевой части розеточных побегов сохраняются остатки черешков, образующие своеобразную “муфту”, которая защищает нереализованные почки. Годичный прирост главного и боковых побегов не более 1.0–1.5 мм, что приводит к очень скученному расположению побегов. Их максимальное число достигает 5–6. Диаметр куста не превышает 10 мм. Главный корень увеличивается до 10–15 см дл., ветвь с образованием боковых корней II–III порядков. Его базальная часть и гипокотиль утолщаются. Длительность состояния 3–4 года.

У виргинильных растений формируется плоская округлая подушка до 2 см в диам. Верхушечная почка главного побега часто отмирает. Подушка состоит из 2 моноподиально нарастающих скелетных осей, образованных самыми нижними боковыми побегами второго порядка. Каждая скелетная ось подушки представляет собой систему из 5–6(8) побегов разных порядков, оси которых увеличиваются в диаметре. За счет контрактильной деятельности главного корня часть скелетной оси располагается в почве. На го-

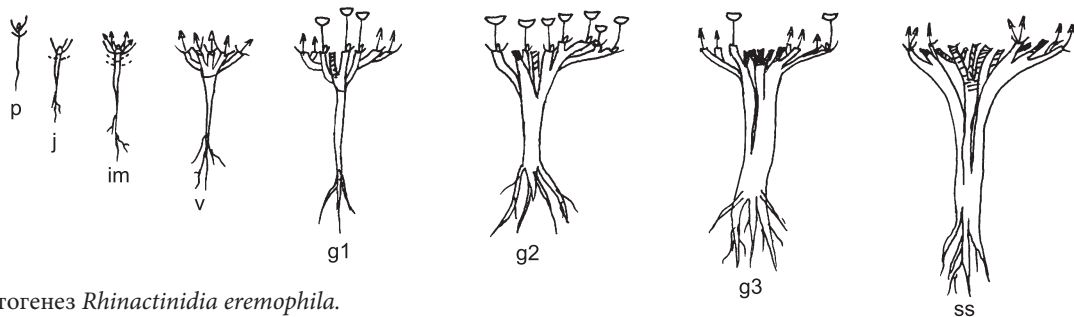


Рис. 6. Онтогенез *Rhinactinidia eremophila*.

Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное (зрелое), g3 – старое генеративное, ss – субсенильное.

дичном побеге, как правило, разворачивается 3–4 чешуевидных и столько же ассимилирующих листьев. Ежегодное ветвление и незначительный годичный прирост розеточных побегов определяют их косовертимальное направление роста. Некоторые боковые побеги и почки из-за их близкого расположения могут отмирать. Между побегами скапливаются остатки отмерших листьев. Одновременно с утолщением главного корня происходит постепенное разрушение паренхимы сердцевинных лучей в его базальной части и отслаивание коры. Внешняя целостность корня при этом сохраняется.

В молодое генеративное состояние растение переходит на 11–14-й год жизни. Как и у ряда других травянистых подушковидных растений (Борисова, 1962), у *R. eremophila* возможны три варианта перехода к цветению: 1) верхушечная почка главного побега отмирает и первым зацветает нижний боковой побег второго порядка; 2) первым зацветает главный побег (побег I порядка), затем самые нижние побеги II порядка; 3) главный и боковой побег II порядка зацветают одновременно. Наиболее часто встречаемый вариант – первый. Главный и нижние боковые побеги II порядка – полурозеточные, полициклические. Годичный побег в год цветения – полурозеточный. После первого цветения растения переходят к симподиальному нарастанию. Возобновление и ветвление осуществляются за счет почек зоны возобновления, расположенной на укороченной базальной части последнего годичного прироста монокарпического побега. Обычно трогаются в рост 1–2 почки, остальные становятся спящими. В этом состоянии формируется несколько (3–4) разветвленных скелетных осей, каждая из них образована побегами II–VI порядков и несет до 15 побегов, из которых половина цветет. Подушка незначительно увеличивается в размерах (до 3–4 см в диам.), в центре располагается несколько от-

мерших боковых побегов. Главный корень утолщается до 0.5–0.8 см и интенсивно ветвится в апикальной части, образуя пучок боковых корней I–III порядков. В базальной части он расщепляется на продольные тяжи, которые связаны со скелетными осями.

В средневозрастном генеративном состоянии диаметр подушки 7(10) см, реже больше, она становится неровной. Число скелетных осей может достигать 8–10, а побегов – 140–270. Большинство монокарпических побегов цветет. Высота годичного полурозеточного побега составляет 6–10 см и определяется погодными условиями. В более влажные годы побеги, как и розеточные листья, увеличиваются в размерах. В центре подушки находятся не только отмершие боковые побеги, но и отдельные скелетные оси. При усилении роста одной из скелетных осей образуются подушки флаговой формы с односторонним нарастанием. Партикуляция корня усиливается и часто приводит к перекручиванию тяжей. Непартикулирующая часть главного корня утолщается до 1.0–1.5 см, нижних боковых корней – до 0.5 см (см. рис. 6).

Старение особей определяется появлением и расширением в центре подушки области отмерших побегов и скелетных осей. У старых генеративных растений диаметр подушки увеличивается до 15 см, и она приобретает вытянутую или неправильную форму, плотность ее сохраняется. Живые побеги (2–5 генеративных и 30–50 вегетативных) располагаются по всей периферии подушки или сосредоточены в одной из ее частей. Партикуляция захватывает 2/3 корня.

У субсенильных и сенильных растений розеточные побеги сосредоточены не только на периферии скелетных осей. Одиночные побеги могут разворачиваться в любой части подушки, где сохранились спящие почки. Число побегов сокращается до 20–25(30). В этих состояниях возможны полная партикуляция и образование клона из нескольких живых партикул, несущих от 3 до 8 розеточных побегов.

Точно определить продолжительность жизни особей *R. eremophila* из-за партикуляции корня и отмирания ветвей каудекса не представляется возможным. Вероятно, длительность онтогенеза этого вида не менее 50 лет.

При анализе структуры двух ценопопуляций *R. eremophila* выявлено, что плотность особей в ценопопуляции сильно колеблется и зависит от расположения ценопопуляции и погодных условий. При достаточной влажности почвы плотность особей увеличивается за счет хорошего прорастания семян и приживаемости всходов (ЦП 1 – в среднем 21.8 особи/м², ЦП 2 – в среднем 110.2 особи/м²). Исходя из биологических особенностей вида, абсолютный максимум в онтогенетическом спектре должен приходиться на средневозрастные генеративные особи, так как длительность этого состояния наибольшая в онтогенезе особи. Однако в изученных ценопопуляциях в онтогенетическом спектре наблюдаются два пика (рис. 7), которые соответствуют ювенильным и сред-

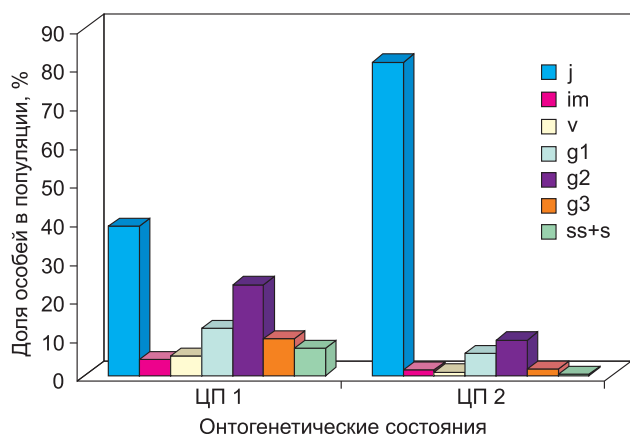


Рис. 7. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Rhinastynia eremophila*.

ЦП 1 – ценопопуляция 1; ЦП 2 – ценопопуляция 2. Онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное (зрелое), g3 – старое генеративное, ss – субсенильное.

невозрастным генеративным особям, причем доля ювенильных составляет от 38 (ЦП 1) до 81 % (ЦП 2). Наличие большой доли ювенильных растений говорит о хорошей всхожести семян этого вида. Однако 90–95 % ювенильных особей гибнет в первый год жизни и только небольшая их часть переходит в иматурное состояние. Так, в ЦП 2 плотность ювенильных особей в среднем составляла 89 растений/м², а иматурных – только 1–2 особи/м². Семенное возобновление нерегулярное, что подтверждается онтогенетической и пространственной структурой популяционных локусов: на плакорных участках в спектре преобладают генеративные особи (до 56.53 %), а доля прегенеративных, в том числе и ювенильных, сокращается вдвое. Высокая смертность ювенильных и значительная продолжительность жизни (не менее 30 лет) генеративных особей определяют устойчивый максимум на средневозрастных генеративных особях. Численность старых растений в ценопопуляциях невелика, их плотность не превышает в среднем 0.3–1.5 особи/м², что свидетельствует о быстром отмирании особей в этих состояниях. Преобладание ювенильных особей отразилось и на состоянии ценопопуляций: по классификации Л.А. Животовского (2001) они молодые ($\omega = 0.09–0.29$; $\Delta = 0.21–0.49$). Высокая численность генеративных растений и периодическая инспермация обеспечивают их устойчивое семенное самоподдержание. Таким образом, состояние изученных ценопопуляций не вызывает в настоящий момент опасений.

Одним из лимитирующих факторов для нормального развития вида *R. eremophila* в условиях естественного произрастания является, вероятно, перевыпас. При интенсивной пастбищной нагрузке в опустыненных высокогорных степях иссушение верхнего горизонта почвы будет препятствовать семенному возобновлению, а механическое воздействие приводить к полной партикуляции подушки и сокращению общей продолжительности жизни особей.

1. *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. – редкий вид, произрастающий на территории Южной Сибири, Средней Азии и Монголии. Вид наибольшую активность проявляет в сообществах опустыненных степей Юго-Восточного Алтая и Юго-Западной Тувы, нередко является содоминантом в низкотравных полынно-дерновинно-злаковых степях верхней части степного пояса в экстрааридных регионах Алтая и Тувы.

2. Жизненная форма изученного вида – плотная неукореняющаяся травянистая подушка до 12–14 см в диам. Побеговая система состоит из симподиально нарастающих разветвленных скелетных осей, которые образованы полициклическими монокарпическими побегами. Вегетативные побеги розеточные,

При изучении биологических особенностей вида *R. eremophila* мы уточнили данные биоморфологии, которые имеют значение и для систематики. Ранее во всех обработках монографов рода в диагнозах как рода, так и видов жизненная форма характеризовалась неверно, например, “многолетние растения с толстым деревянистым многоглавым корневищем” (Таманшян, 1959: 130) или “все три вида имеют толстое многоглавое корневище” (Новопокровский, 1949: 28). В настоящий момент мы склонны рассматривать род *Rhinactinidia* Novopokr. отдельно от рода *Aster* L. s. l. и, в том числе, на основании особой жизненной формы – травянистой подушки. Считаем уместным привести номенклатурную цитату и уточненный диагноз для рода.

Rhinactinidia Novopokr. 1948, в Тр. Бот. ин-та АН СССР сер. 1,7: 114, 134 in textu., nom. sol.; Бочанцев, 1986, в Новости сист. высш. раст. 23: 178 /nom. restituendum/; Корольюк, 1997: 28 \equiv *Rhinactina* Less., 1831, Linnaea 6: 119, non Willd., 1807; Nees, 1832(33): 176 – *Krylovia* Schischk., 1949, во Фл. Зап. Сиб. 11: 2670; non Chachlov, 1939; Таманшян, 1959, во Фл. СССР 25: 129 – *Borkonstia* Ignatov, 1983, Бюл. МОИП, отд. биол. 88,5: 105, non superfl.

Тип рода – *Rhinactinidia limoniifolia* (Less.) Novopokr. ex Botsch.

Многолетние травянистые подушки 10–35 см высотой. Корзинки гетерогамные и гетерохромные (реже гомохромные), одиночные или в сложных соцветиях. Листочки обертки 3–4-рядные, опушенные, по краю перепончатые, иногда перепончато-реснитчатые, продолговатые или ланцетные, наружные в верхней части притупленные. Цветоложе слегка выпуклое, ячеистое, ячейки по краю коротко неравномерно белопленчатые, в середине точечно-ямчатые. Цветки диска обоопольные, трубчатые; венчик обычно желтый (редко фиолетовый). Краевые цветки однорядные, пестичные, с сине-фиолетовым язычком, в количестве 10–15. Апикальные придатки пыльников узкотреугольные, острые.

ВЫВОДЫ

генеративные – полурозеточные. Годичный прирост побегов не превышает 1–2 мм. Растения летнезеленые, с раннелетним ритмом цветения.

3. Онтогенез вида полный, его продолжительность более 50 лет. Подушка начинает формироваться в виргинильном состоянии. Видимая частичная партикуляция впервые проявляется в молодом генеративном состоянии, а полная – в субсенильном. Образовавшиеся партикулы быстро отмирают.

4. Онтогенетический спектр изученных популяций имеет двухвершинный характер с пиками на ювенильных и средневозрастных генеративных особях. По классификации “дельта–омега” ценопопуляции молодые. Хорошее семенное самоподдержание и достаточная доля генеративных особей обеспечивают

устойчивое состояние изученных популяций. При умеренной пастбищной нагрузке можно предположить отсутствие угрозы для данного редкого краснокнижного вида.

5. Уточнена методика получения анатомических срезов для изучения побеговой и корневой систем травянистых подушек на примере *R. eremophila*.

6. Изученные биоморфологические особенности вида *R. eremophila* необходимо учитывать для целей систематики. Так, характеризуя жизненную форму в диагнозах, следует писать “травянистая подушка”.

Приносим искреннюю благодарность А.А. Красникову за критическое обсуждение и помощь в получении анатомических срезов в Центре коллективного пользования микроскопических исследований ЦСБС СО РАН.

Работа выполнена в рамках проекта “Разработка системы комплексной индикации процессов опустынивания для оценки современного состояния экосистем Сибири и Центральной Азии, создание на ее основе прогнозных моделей и системы мониторинга” программы РАН “Проблемы опустынивания”.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова И.В. Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана // Проблемы ботаники. IV. Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биоценологии. М.; Л., 1962. С. 336–345.
- Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
- Бочанцев В.П. О роде *Rhinactinidia* Novopokr. (*Compositae*) // Новости сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 178–181.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул; Кемерово, 2006. Вып. 12. С. 3–38.
- Королюк Е.А. *Rhinactinidia* Novopokr. (*Krylovia* Schischk.) Ринактинидия, Крыловия // Флора Сибири. Т. 13: *Asteraceae*. Новосибирск, 1997. С. 28–29.
- Королюк Е.А., Серых Е.А., Ханина М.А. Особенности терпеноидсодержащих структур как дополнительный диагностический признак в систематике подтрибы *Asterinae* (*Asteraceae*) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. статей гербария им. В.В. Сапожникова. Барнаул, 1998. Вып. 4. С. 26–48.
- Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения. Иркутск, 2001. 200 с.
- Красная книга Республики Алтай (растения). Горно-Алтайск, 2007. 271 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.
- Новопокровский И.В. Обзор видов *Galatella* // Флора и систематика высших растений: Тр. БИН им. В.Л. Комарова АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Вып. 7, сер. 11. С. 113–148.
- Новопокровский И.В. № 3251 *Erigeron armeriifolius* Turcz. var. *elatior* Ledeb. № 3258 f. *Galatella villosa* (L.) Rchb. f. // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л., 1949. Т. 11, вып. 66. С. 24–33.
- Пичугина Е.В. Биоморфология и структура ценопопуляций *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb. и *Dianthus arenarius* L. на северо-востоке Европейской России в связи с их охраной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2007. 16 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР; Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 179–196.
- Семенова Г.П. Интродукция редких исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 2003. 140 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л., 1964. Т. 3. С. 146–208.
- Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. Архитектурная модель и жизненные формы некоторых травянистых Розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 51–66.
- Станюкович К.В. Растительный покров Восточного Памира. М.: Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1949. 160 с.
- Тамашян С.Г. Роды *Doellingeria* Nees, *Kalimeris* Cass., *Asterothamnus* Novopokr., *Krylovia* Schischk., *Arctogeron* DC., *Turczaninowia* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1959. Т. 25. С. 121–143.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.
- Шишкин Б.Н. Род *Krylovia* Schischk. / Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1949. Т. 11. С. 2670–2672.
- Юрцев Б.А. Флора Сунгар-Хаята. Л., 1968. 235 с.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Yena, 1964. Bd. 1. 615 p.

**ОБЩАЯ СТРУКТУРА РЕКОМБИНАЦИОННОГО ГЕНПУЛА
ELYMUS CANINUS (TRITICEAE: POACEAE) ПО ДАННЫМ
СКРЕЩИВАЕМОСТИ И ОЦЕНКИ НАСЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ В ТАКСОНОМИИ**

А.В. Агафонов

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: agalex@mail.ru

Изучались отношения скрещиваемости между биотипами *Elymus caninus* из разных точек ареала, включая морфологически отклоняющиеся формы (МОФ). Было выращено 91 гибридное растение F₁ в 42 комбинациях скрещивания. Получены данные о морфологических особенностях и репродуктивных свойствах гибридов в поколениях F₁ и F₂, проведена оценка характера наследования некоторых морфологических признаков, важных в таксономии рода *Elymus*. Показано, что *E. caninus* как вид образован не только типичными особями с ограниченным диапазоном морфологической изменчивости, но и большим числом морфотипов, не соответствующих общепринятому диагнозу вида. Некоторые МОФ целесообразно классифицировать как разновидности *E. caninus* s. l.

Ключевые слова: *Elymus caninus*, таксономия, биосистематика, гибридизация, рекомбинация.

**GENERAL STRUCTURE OF THE RECOMBINATION GENEPOOL
OF *ELYMUS CANINUS* (TRITICEAE: POACEAE) ACCORDING TO DATA
OF CROSSABILITY AND ESTIMATION OF HEREDITABILITY OF SOME
MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS THAT ARE USED IN TAXONOMY**

A.V. Agafonov

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: agalex@mail.ru

Relationships of crossability among biotypes *E. caninus* from different points of the area, including morphologically deviating forms, were studied. Ninety one hybrid plants F₁ in 42 cross combinations have been grown up. Data about morphological features and reproductive properties of hybrids in generations F₁ and F₂ are obtained. The estimation of inheritance of some morphological characters, important in taxonomy, was carried out. It was shown that *E. caninus* as the species is formed not only by typical individuals with the limited range of morphological variation, but also by the big number of the morphotypes mismatching the standard diagnosis of the species. Some deviating morphotypes are expedient to classify as varieties of *E. caninus* s. l.

Key words: *Elymus caninus*, taxonomy, biosystematics, hybridization, recombination.

ВВЕДЕНИЕ

Elymus caninus (L.) L. – многолетний самоопыляющийся аллотетраплоидный злак трибы Triticeae, один из самых распространенных видов рода *Elymus* на территории Северной Евразии. Его ареал охватывает Европу от Исландии и Средиземноморья до Урала, почти всю палеарктическую часть Сибири, а также некоторые районы Центральной Азии (Цвелев, 1976; Hultén, Fries, 1986). В Северной Европе распространен повсеместно в Швеции и Дании, несколько реже в Норвегии и Финляндии. В Сибири распространен практически во всех районах, за исключением Читин-

ской области, но, в отличие от Европы, севернее 60-й широты обнаруживаются только отдельные редкие популяции вида (Пешкова, 1990).

E. caninus был первым евроазиатским таксоном рода *Elymus*, у которого определена SH-геномная конституция (Dewey, 1968), что по новейшей общепринятой номенклатуре соответствует геномной формуле StStHH (Wang et al., 1994). Как интродуцент *E. caninus* обладает ценными кормовыми качествами, выдерживает временное переувлажнение почвы, имеет высокую зимостойкость и холодостойкость и был признан

перспективным растением для введения в культуру в Нечерноземной и Центрально-Черноземной зонах (Медведев, Сметанникова, 1981; Клечковская, 1989). В СССР *E. caninus* имел существенное значение как пастбищная и сенокосная трава, был создан ряд сортов кормового назначения (Ларин и др., 1950). Вид неоднократно использовался в экспериментах по скрещиванию с культурными хлебными злаками как возможный донор генетических систем устойчивости (Sharma, Baenziger, 1986; Lu, Bothmer, 1990, 1991). В целом *E. caninus* характеризуется средним уровнем морфологической изменчивости по сравнению с другими видами рода *Elymus*. Но при сравнительном изучении гербарного и живого материала из разных точек обширного ареала обнаруживаются заметные различия между европейскими, сибирскими и некоторыми центрально-азиатскими образцами, а также выявляются морфологически отклоняющиеся формы (МОФ), что особенно заметно при выращивании растений в условиях экспериментального участка. Не удивительно, что описания, данные С.А. Невским (1934) и Н.Н. Цвелевым (1964) для *Roegneria canina* и Г.А. Пешковой (1990) для *Elymus caninus*, различаются по ряду диагностических признаков. При этом различия в представлениях о виде по некоторым характеристикам довольно существенные (жизненная форма, высота растений, признаки генеративных органов). Эти различия можно объяснить на основе более поздних данных, полученных при сравнительном изучении растений в условиях интродукции, свидетельствующем о широком внутривидовом полиморфизме вида по многим морфологическим характеристикам (Агафонов, Костина, 2003; Mizianty, 2005). Кроме того, большинство изученных популяций *E. caninus* показали значительную изменчивость по полипептидным спектрам запасных белков эндосперма (Kostina et al., 1998). Результаты позволили сделать вывод о множественном аллелизме генов, контролирующих синтез этих белков не только у вида в целом, но и внутри популяций. Однако анализ сестринских зерновок показал высокую степень их идентичности по этому признаку, что подтверждает все ранние данные о самоопылении как основной формы размножения вида, а также о высоком уровне гомозиготности индивидуальных растений (Агафонов и др., 2008).

По данным О. Diaz с соавторами (1999), изучавших аллозимное разнообразие *E. caninus* в 54 природных популяциях из Германии, Финляндии, Исландии, Италии, Швеции, России, Китая и Пакистана, изменчивость вида была высокой: 71.4 % локусов были полиморфны, среднее число аллелей на локус 2.2, среднее генетическое разнообразие составляло 0.23. Отмечена высокая степень популяционной

дифференциации: а) статистически значимые различия были найдены в частотах аллелей между популяциями для каждого полиморфного локуса ($P < 0.001$); б) 62 % общей аллозимной изменчивости полиморфных локусов были распределены между популяциями ($G_{ST} = 0.62$); в) получена относительно высокая генетическая дистанция между популяциями (среднее $D = 0.16$). При этом северные популяции вида показали более высокий уровень генетической изменчивости.

Г. Sun и соавторы (1999) также изучали генетическое разнообразие *E. caninus* из России, Китая, Норвегии, Швеции, Финляндии, Исландии, используя изозимы, RAPD и микросателлитные маркеры. Микросателлитные маркеры показали наибольший полиморфизм. Шесть микросателлитных пар праймеров выявили 74 полиморфных аллеля, со средним числом ампликонов 15.7 на пару праймеров. Кроме того, генетическое разнообразие *E. caninus* изучали в популяциях из Дании с помощью изоферментов и микросателлитных маркеров (Sun et al., 2001). Микросателлитные локусы показали более высокий уровень изменчивости, чем ферменты. Среднее число аллелей на локус было 1.04 для изозимов и 1.38 для микросателлитов. Процент полиморфных локусов для изозимов и микросателлитов был 4.7 и 23.6 % соответственно. Генетическое разнообразие на популяционном уровне составило 0.1 для изозимов и 0.63 для микросателлитов. Тем не менее при молекулярно-генетическом RAPD анализе получены данные, которые вызывают дополнительные вопросы. Так, совершенно непонятно, почему образец из Чехии H3916 показал значительно большее сходство с образцом вида из Пакистана H4111, чем с географически близким образцом из Словакии H3915, а образец *E. caninus* H10345 из Финляндии оказался рядом с двумя образцами североамериканского вида *E. trachycaulus* (Sun et al., 2006).

Согласно описаниям М. Falkowski (1974), на территории Польши произрастают три разновидности *E. caninus*: var. *glaucum* (Hackel) Volkart (прямой колос, гладкие влагалища листьев, колоски с 4–6 цветками); var. *subtriflorum* Parl. (чаще всего 3–4 цветка в колоске) и var. *pauciflorum* (Schur) Volkart (прямой колос, колоски главным образом с 2–3 цветками). М. Mizianty (2005) проводила исследование изменчивости в 72 популяциях *E. caninus* из Польши по 36 количественным и 31 качественному морфологическому признаку. Результаты показали, что по всем исследованным признакам *E. caninus* в Польше имеет непрерывную изменчивость, и нельзя выделить какие-либо четко различающиеся внутривидовые единицы. В том числе невозможно достоверно выделить морфологические признаки, по которым бы различались

E. caninus var. *caninus* и *E. caninus* var. *pauciflorum* (Schur) Volkart. Автором сделан вывод, что признаки, положенные в основу разделения названных разновидностей, не имеют никакого таксономического значения. В Северной Европе весьма распространена короткоостая или безостая разновидность *E. caninus* var. *muticus* (Holmb.) Karlsson, которая много лет обращала на себя внимание морфологов из-за заметного признака отсутствия остей нижних цветковых чешуй (НЦЧ). Несколько биотипов этого таксона были изучены нами в эксперименте (Герус, Агафонов, 2006а). Показано, что эта разновидность в широком понимании, т. е. совокупность экземпляров *E. caninus*, несущих резко укороченные ости НЦЧ, имеет полифилетическое гибридное происхождение. В Скандинавии она, вероятнее всего, происходит от *E. caninus* и *E. mutabilis*. Сибирские морфологически отклоняющиеся формы (МОФ), которые могут быть формально причислены к *E. caninus* var. *muticus*, также происходят от местных биотипов *E. caninus* и *E. mutabilis*. Недавно несколько собранных в Восточном Казахстане гербарных экземпляров, морфологически сходных с *E. caninus* var. *muticus*, были описаны как новый вид *E. goloskokovii* Kotuch. (Котухов, 2004).

Неоднократно отмечалось, что проблема правомерности описания и признания новых видов растений становится особенно актуальной в последние годы (Агафонов, 2004). Путь описания новых видов на основе гербарных образцов, несущих мелкие морфологические отклонения, нам видится абсолютно тупиковым (Агафонов, 2009). Действительно, в наших сборах из разных районов Сибири и Северного Казахстана обнаружен ряд самофертильных форм, морфологически близких *E. caninus*, но обладающих отдельными признаками, не характерными для этого

вида. Здесь следует напомнить основные признаки, характеризующие типичные формы (ТФ) *Elymus caninus*. В настоящее время относительно широкая трактовка пределов изменчивости, приведенная для азиатского ареала вида (Пешкова, 1990), видится более адекватной, чем в узком подробном понимании С.А. Невского (1934): а) слабонаклоненные рыхлые колосья; б) колосковые чешуи волосистые изнутри, в 1.5–2 раза короче прилежащих цветковых чешуй; в) нижние цветковые чешуи почти голые, иногда редкошиповатые в верхней части или по краям; г) колосковые чешуи по краю бело-пленчатые; д) ости нижних цветковых чешуй длиннее самих чешуй (12–25 мм). Эти признаки были положены в основу идентификации типичных форм (ТФ) вида, т. е. не выходящих за общепринятые пределы вариабельности по диагностическим признакам. Обнаруженные нами МОФ не соответствовали по одной или более из приведенных характеристик, но при этом не отвечали в полной мере диагнозам других евроазиатских видов *Elymus*. Цель настоящей работы – прояснить характер репродуктивных отношений между типичными формами *E. caninus* (ТФ) и некоторыми МОФ и оценить возможность генетической рекомбинации между биотипами как важнейшего критерия гомологичности геномов и, следовательно, сохранения видового радикала по Н.И. Вавилову (1931). За основной методический подход был взят сформулированный ранее принцип рекомбинационных и интрогрессивных генпулов, предложенный для биосистематических исследований самоопыляющихся видов рода *Elymus* (Агафонов, 1997; Agafonov, 1994). Проведение оценки наследования некоторых морфологических признаков, важных в таксономии рода, стало одним из приложений в анализе внутривидовых отношений скрещиваемости *E. caninus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Живой материал *Elymus caninus* был представлен отдельными азиатскими и европейскими образцами из коллекции ЦСБС СО РАН, а также полученными из следующих источников, как они именовались на момент передачи семян.

1. От Dr. B. Salomon (Department of Plant Breeding Research, Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp, Sweden) – отмечены (*);

2. От Dr. D. R. Dewey (Forage and Range Research Laboratory, Utah State University, Logan, USA) – отмечены (**).

Общая характеристика происхождения изученных образцов приведена в табл. 1.

Все процедуры по созданию половых гибридов, оценки их семенной фертильности (СФ) и уровней половой совместимости биотипов Cs были выполнены, как описано ранее (Агафонов, 2004). Анализ репродуктивных свойств и морфологических особенностей гибридных особей в поколениях проводили на особях, выращенных в климокамере и на открытых делянках.

**Морфологические особенности некоторых из изученных типичных
и морфологически отклоняющихся форм *E. caninus***

№ п/п	Код образца	Место и автор сбора
<i>Отдельные коллекционные образцы</i>		
1	ACD-8805	Новосибирск, окр. Академгородка; alt. 170 м; N 54°48.783'; E 83°6.258' (А. Агафонов)
2	ELC-8306	Новосибирск, окр. пос. Нижняя Ельцовка, овраг р. Ельцовка; alt. 125 м; N 54°53.083'; E 83°5.825' (А. Агафонов)
3	KEM-9418	Кемеровская обл., Горная Шория, окр. с. Кузедеево; alt. 308 м; N 53°21.072'; E 87°12.361' (О. Костерин)
4	OJA-9501	Красноярский край, Ермаковский р-н, бер. р. Оя; alt. 286 м; N 53°17.650'; E 92°26.570' (А. Агафонов)
5	MAJ-0562	Красноярский край, Шушенский р-н, бер. Майнского вдхр., тропа в широколиственном лесу; alt. 362 м; N 52°56.454'; E 091°29.078' (Д. Герус, А. Агафонов)
6	BAI-0401	Респ. Бурятия, Прибайкальский р-н, бер. оз. Байкал, граница смешанного леса; alt. 458 м; N 52°58.524'; E 108°16.233' (Д. Герус, А. Агафонов)
7	GAT-9210	Респ. Алтай, сев. побер. оз. Телецкое, окр. пос. Артыбаш; alt. 460 м; N 51°47.66'; E 87°16.24' (В. Макашов)
8	ALP-9723	Алтайский край, Чарышский р-н, окр. пос. Сентелек; alt. 643 м; N 51°11.391'; E 83°42.195' (Е. Костина)
9	ASH-0531	Алтайский край, Змеиногорский р-н, окр. пос. Шипуниха, бер. р. Алей, широколиственный лес; alt. 366 м; N 50°55.007'; E 82°23.016' (А. Королюк)
10	KAS-8505	Казахстан, хр. Заилийский Алатау, 20 км на юг от г. Каскелен, бер. ручья Касымбек; alt. 1963 м; N 43°1.697'; E 76°33.942' (А. Агафонов, О. Агафонова)
<i>Полученные образцы</i>		
11	H3169	Швеция: Västmanland, Kungsör (*)
12	H10427	Швеция: Öland, Högsrum, Halltorps hage (*)
13	H10338	Финляндия: Pelkosniemi, Kairala, along the road to Luiro, River bank of Kairalen Silta (*)
14	H7550	Китай: Xinjiang, Nabahe, Teilike town, near Zamanashi, km stone 5 (*)
15	H8567b	Китай: Xinjiang (*)
16	H4111	Пакистан, North West Frontier Province, Svat, Mahodan (*)
17	H3915	Словакия: Sobotiste (*)
18	H3916	Чехия: Krkonose, Alberickelomy (*)
19	H3917	Италия: Bagolino (*)
20	H3918	Югославия: Kemniske Bystrice (*)
21	PI-314205	Россия, Краснодарский край (**)
22	PI-172364	Турция (**)
<i>Морфологически отклоняющиеся формы</i>		
23	GAC-8921	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. г. Усть-Сема, галечник в пойме р. Катунь, лев. берег; alt. 341 м; N 51°37.616'; E 85°45.915' (А. Агафонов)
24	BEL-9308	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. пос. Белокуриха, галечник вдоль р. Белокуриха; alt. 260 м; N 51°58.932'; E 84°57.508' (А. Агафонов)
25	ALP-9734	Алтайский край, Чарышский р-н, окр. пос. Покровка; alt. 773 м; N 51°7.857'; E 83°39.764' (Е. Костина)
26	AKL-0703	Алтайский край, Благовещенский р-н, 14 км ССЗ пос. Благовещенка, караганник, alt. 98 м; N 52°55.19'; E 79°46.22' (Н. Лашинский)
27	AKU-9814	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, предгорья Курайского хр., 10 км на север от пос. Чаган-Узун по Чуйскому тракту, лог Куюктанар; alt. 1740 м; N 50°09.361'; E 88°18.462' (А. Агафонов)
28	SON-9904	Южная Хакасия, Зап. Саян, 252-й км автотрассы Абаза-Ак-Довурак, пойма р. Она; alt. 713 м; N 52°10.772'; E 89°51.907' (А. Агафонов)
29	TUV-9936	Тува, Тоджинский р-н, дол. р. Бий-Хем, Тос-Булукские мели (Д. Шауло)
30	H3928	Швеция: Västmanland, Karlstad, östra bron, på stranden ca 50 m från brofaä stet (*)
31	H10360 ¹	Исландия: Eyjafjardarsýsla, Thordarstadir, in Fnjoskadalur (*)

¹ Растения образца H10360 относятся к новому виду *Elymus aloperx* (Salomon, 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Репродуктивные свойства половых гибридов ТФ и МОФ *E. caninus*

Анализ живых особей *E. caninus*, выращенных в условиях открытого и защищенного грунтов, показал, что даже среди типичных форм из природных популяций обнаруживается определенная изменчивость по многим морфологическим признакам (ширина и опушенность листовых пластинок (ЛП), плотность

колоса, остистость и относительная длина колосковых чешуй (КЧ), шиповатость и остистость НЦЧ). Общий диапазон изменчивости расширяется по мере удаления от Сибирского региона, кроме того, в поле зрения попадают особи, несущие отдельные признаки, характерные для других видов рода *Elymus*. Мор-

**Морфологические особенности изученных типичных
и морфологически отклоняющихся форм *E. caninus***

№ п/п	Код образца	Морфологические особенности выращенных растений
<i>Типичные формы</i>		
11	H3169	Белесые от опушения узлы стебля
12	H10427	Волосистые влагалища ЛП
14	H7550	Абсолютно голые (гладкие) ЛП
15	H8567b	Сизые от воскового налета влаг. листьев и несколько слабее ЛП
16	H4111	Абсолютно голые и сизоватые ЛП
17	H3915	Коротко-волосистые влагалища ЛП
18	H3916	Слабоокрашенные (желто-розоватые) ВПС
19	H3917	Коротковолосистые влаг. ЛП, слабоокрашенные (желто-розоватые) ВПС
20	H3918	Ярко окрашенные (красно-коричневые) ВПС
22	PI-172364	Густо длинно-волосистые влаг. листьев
<i>Морфологически отклоняющиеся формы</i>		
23	GAC-8921	Жестко-шиповатые НЦЧ
24	BEL-9308	Белесые от опушения узлы стебля, волосистые НЦЧ
25	ALP-9734	Ости НЦЧ до 2 мм
26	AKL-0703	Длинно-волосистые НЦЧ
27	AKU-9814	Ости НЦЧ до 2 мм
28	SON-9904	Коротковолосистые НЦЧ, ости НЦЧ до 12 мм
29	TUV-9936	Ости НЦЧ до 2 мм
30	H3928	Безостые НЦЧ, ярко окрашенные ВПС
31	H10360	Прямостоячие колосья, колосковые чешуи ($L_{кч}/L_{нцч} = k = 0.8$)

Примечание. Номера точек соответствуют номерам образцов в табл. 1.

фологические особенности изученных биотипов (ТФ и МОФ) приведены в табл. 2. Нижние цветковые чешуи некоторых МОФ *E. caninus* показаны на рис. 1. Все полученные к настоящему времени данные демонстрируют значительную генетическую дифференциацию *E. caninus* в пределах широкого естественного ареала. Нами проведено подробное гибридологическое исследование репродуктивной совместимости биотипов Cs с различными морфологическими и географическими характеристиками.

По результатам скрещиваний, проведенных с 1991 по 2008 г., было выращено 91 гибридное растение F₁ в 42 комбинациях. Для большинства комбинаций анализировались растения поколения F₂. Географические точки сбора природных образцов и гибридные комбинации показаны на рис. 2. Суммированные данные по семенной фертильности (СФ) растений в двух поколениях приведены в табл. 3. Общий вывод из результатов заключается в том, что во всех комбинациях скрещивания, включая морфологически отклоняющиеся формы, половая совместимость родительских генотипов была отмечена на уровнях α_1 и α_2 . Наименьшую семенную фертильность показали гибриды с участием исландской МОФ H10360, растения которой были отнесены к новому виду *E. aloplex* (Salomon, 2005). Это означает, что в природе объективно существует генетический пул вида, объединяющий особи, между которыми может проходить свободная или ограниченная рекомбинация генетического мате-

риала. Поскольку все МОФ, включенные в исследование, не отвечают таксономическому диагнозу вида, представления о пределах изменчивости морфологических признаков *E. caninus* должны быть расширены. Прежде чем перейти к структурному анализу некоторых гибридных комбинаций в поколениях, отметим, что граница между уровнями совместимости α_1 и α_2 достаточно условна. В отношении гибридов *E. caninus* она определена нами в 30 %, поскольку семенная фер-



Рис. 1. Семянки образцов *E. caninus*, несущие волосистые по всей поверхности НЦЧ (2–4), по сравнению с типичной гладкой НЦЧ:

1 – MAJ-0562; 2 – BEL-9308; 3 – SON-9904; 4 – AKL-0703.

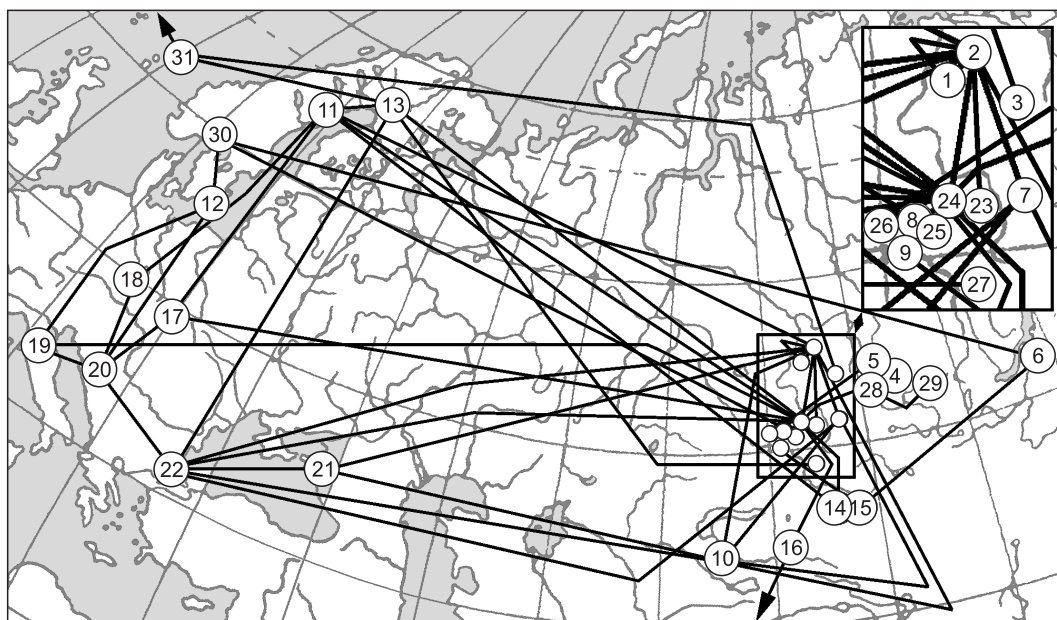


Рис. 2. Карта-схема созданных гибридов F_1 в комплексе *E. caninus*.
Номера точек (1–31) соответствуют номерам образцов в табл. 1.

тельность исходных родительских форм варьирует в довольно широких пределах. Так, для 6 образцов были подсчитаны значения СФ. С растений, выращенных в условиях культуры, отбирали по 3 хорошо развитых колоса и подсчитывали общее число выполненных зерновок, число цветков и величины СФ для данного биотипа. Результаты приведены в табл. 4. При рассмотрении количественных характеристик колосьев установлено, что отобранные образцы существенно отличаются по строению колосков. Так, все растения образца ELC-8306, показавшего наименьшее значение СФ, обладали высоким числом цветков в колоске (до 9–10), часть которых, начиная с цветков 3-го порядка, к периоду созревания редуцируются и не производят зерновок. У растений образца GAT-9210 отмечено обратное свойство: колоски в большинстве были образованы 4–5 цветками 2–3 порядков, из которых 4 цветка образовывали полноценные зерновки. В результате значение СФ достигало 90 % и выше.

При анализе суммарных данных табл. 3 нами выделены 3 группы гибридов по географическому принципу – азиатские, евроазиатские и европейские. Группа азиатских гибридов показала высокую половую совместимость родительских биотипов преимущественно на уровне α_1 , несмотря на то, что большинство МОФ было отобрано именно из азиатской части ареала. Исключение с уровнем α_2 показали комбинации скрещивания с участием образцов GAC-8921Гал, H8567bКит и H4111Пак. Но, как ранее было показано, GAC-8921 представляет собой не только одну из МОФ, но и межвидовой интрогрессант с *E. mutabilis* (Агафонов, Костина, 2003). Гибрид китайского H8567b в комбинации № 7 обладал лишь незначительно сниженной фертильностью, но в комбинации № 13 пока-

зал наивысшую для группы СФ 77.1 %. Пакистанский образец H4111 представлял собой один из уникальных биотипов из отдаленной краевой популяции вида, поэтому резкое снижение фертильности гибрида с алтайским биотипом вполне объяснимо.

В европейской группе большинство изученных биотипов обладало половой совместимостью на уровне α_2 . Вероятно, это связано с большими дистанциями между популяциями, особенно по географическим широтам. Очевидно, фактор широты местности задает особенности адаптации вида и скорость микроэволюционных преобразований (мутаций), ведущих к снижению гомологичности геномов. Наименьшей величиной СФ характеризовались гибриды H10338Фин × H10360Исл, образованные исландским биотипом. Кроме того, в комбинации H10360Исл × H3169Шве получено абсолютно стерильное растение в двух вегетациях (в табл. не приведено). Ранее показано (Агафонов, Костина, 2003), что растения исландского образца заметно отличались от других как по белковым спектрам, так и по общей морфологии. Впоследствии локальная популяция из Исландии, в состав которой входили растения образца H10360, была описана как новый вид *E. aloperx* Salomon.

Наибольший разброс в величинах СФ был отмечен в группе азиатско-европейских гибридов. Здесь самая высокая фертильность зафиксирована у гибридов с участием краснодарского биотипа PI 314205Кдр (комбинации № 24 и 25). Возможно, данный образец имел происхождение от хозяйственных посевов в СССР, где вид широко использовался как кормовая культура. Тогда можно предположить его близкое родство с заносными самоподдерживающимися по-

Таблица 3

Наивысшие значения семенной фертильности гибридов и уровни половой совместимости *Ss* биотипов *E. caninus* в поколениях F_1 и F_2 . После инвентарных номеров указаны ориентировочные географические районы сбора

№ п/п	Комбинация скрещивания	Наивысшие значения семенной фертильности в поколениях, %				Уровень <i>Ss</i>
		F_1	N_{F1}	F_2	N_{F2}	
<i>Азиатские гибриды</i>						
1	ACD-8805Нов×ELC-8306Нов	49.2	2	60.2	8	α_1
2	ELC-8306Нов×BEL-9308Гал(*)	38.1	1	48.3	1	α_1
3	GAT-9210Гал×ELC8306Нов	57.4	3	86.4	3	α_1
4	GAC-8921Гал(*)×ELC-8306Нов	10.5	2	41.4	30	α_2
5	ALP-9734Алт(*)×BEL-9308Гал(*)	46.7	3	95.1	22	α_1
6	AKL-0703Алт(*)×MAJ-0562Кра	38.2	3	69.8	12	α_1
7	ASH-0531Алт×H8567bКит	25.6	1	–	–	α_2
8	OJA-9501Кра×BEL-9308Гал(*)	75.5	1	–	–	α_1
9	KAS-8505Каз×ELC-8306Нов	44.1	3	94.1	3	α_1
10	KAS-8505Каз×GAT-9210Гал	43.0	3	93.6	3	α_1
11	H7550Кит×BEL-9308Гал(*)	65.4	2	89.4	12	α_1
12	H4111Пак×BEL-9308Гал(*)	40/21(#)	1	12.3	9	α_2
13	H8567bКит×BAI-0401Бур	77.1	1	–	–	α_1
<i>Азиатско-европейские гибриды</i>						
14	ELC-8306Нов×PI-172364Тур(*)	8.0	2	22.0	17	α_2
15	ELC-8306Нов×H3169Шве	42/6(#)	2	19.6	4	α_2
16	BEL-9308Гал(*)×PI-172364Тур	10.4	1	28.5	5	α_2
17	BEL-9308Гал(*)×H3269Шве	32.2	1	–	–	α_2
18	BEL-9308Гал(*)×H3917Ита	8.1	1	12.8	4	α_2
19	BEL-9308Гал(*)×H3915Сло	9.8	2	–	–	α_2
20	GAT-9210Гал×PI-172364Тур	8.6	2	18.8	12	α_2
21	AKU-9814Гал(*)×H10338Фин	23.6	6	75.5	6	α_2
22	ALP-9723Алт×H3928Шве(*)	28/19(#)	2	28.7	8	α_2
23	КЕМ-9418Кем×H10360Исл(*)	3/29(#)	1	7.6	6	α_2
24	PI 314205Кдр×KAS-8505Каз	59.0	3	93.5	3	α_1
25	PI 314205Кдр×ELC-8306Нов	36.1	3	79.7	3	α_1
26	KAS-8505Каз×PI-172364Тур	3.4	3	38.1	4	α_2
27	H7550Кит×H3169Шве	40.0	5	85.8	6	α_1
28	H10338Фин×BEL-9308Гал(*)	33.9	2	88.9	3	α_1
29	BAI-0401Бур×H3928Шве(*)	38.4	1	86.0	12	α_1
<i>Европейские гибриды</i>						
30	PI 314205Кдр×PI-172364Тур	4.2	2	6.3	6	α_2
31	H3928Шве(*)×H10427Шве	23.5	2	87.0	21	α_2
32	H10338Фин×H10360Исл(*)	5/32(#)	1	9/3	2	α_2
33	H10338Фин×H3169Шве	90.1	3	–	–	α_1
34	H10338Фин×PI-172364Тур	8.5	2	55.3	2	α_2
35	H3915Сло×H3169Шве	13.2	1	–	–	α_2
36	H3915Сло×H3918Юго	31.0	2	63.6	3	α_2
37	H3916Чех×H3918Юго	18.1	1	67.4	9	α_2
38	H3916Чех×H3169Шве	28.2	2	–	–	α_2
39	H3917Ита×H3918Юго	22.6	2	73.9	6	α_2
40	H3917Ита×H10427Шве	43.4	4	–	–	α_1
41	H3918Юго×PI-172364Тур	6.1	2	31.2	4	α_2
42	H3918Юго×H10427Шве	65.6	4	86.9	14	α_1

Примечание. N_{F1} и N_{F2} – число растений, проанализированных в F_1 и F_2 соответственно; # обозначено число зерновок всего (N), собранное с числа колосьев (M). Звездочкой отмечены морфологически отклоняющиеся формы.

Таблица 4

Значения семенной фертильности (СФ) выборочных растений некоторых природных образцов *E. caninus*. Суммарные данные по трем колосьям с растения

Образец	Зерновок в 3 кол.	Цветков в 3 кол.	СФ, %	Образец	Зерновок в 3 кол.	Цветков в 3 кол.	СФ, %
ELC-8306	87	235	37.0	KAS-8505	164	183	89.6
GAC-8921	115	190	60.5	PI 314205	166	230	72.2
GAT-9210	153	167	91.6	PI 172364	155	192	80.7
BAI-0401	126	170	74.1	H 10427	170	215	79.0

пуляциями в других точках бывшего СССР. Гибриды в остальных комбинациях обладали более низкой фертильностью. Несколько неожиданной могла бы показаться достаточно высокая величина СФ гибрида H7550×H3169 (40.0 %), отмеченная у одного из пяти растений F_1 при свободном опылении. Однако данные о динамике фертильности растений в F_2 от этого же растения таковы: 3 колоса из 12 имели только по 2 зерновки, а еще у 4 число зерен было от 5 до 15. Это может означать, что растение было спонтанно опылено другой фертильной особью, за счет чего повысилась завязываемость семян в F_1 .

Среди гибридов с низкой фертильностью следует отметить несколько комбинаций. Так, заметным снижением величины СФ обладали все гибриды турецкого образца PI 172364 (7 комбинаций скрещивания), причем пониженная фертильность отмечена как в турецко-сибирских, так и в турецко-европейских вариантах скрещивания. Растения этого образца, собранного и присланного проф. Дьюи (D. Dewey), также обладают заметными морфологическими отклонениями и, возможно, не отвечают европейским представлениям о *E. caninus*, так как, по данным европейских источников (Hultén, Fries, 1986), в Турции этот вид отсутствует. Тем не менее в наших опытах некоторые гибриды этого образца последовательно изучались в нескольких поколениях. Кроме того, крайне низкой фертильностью обладали растения еще двух комбинаций. Гибрид пакистанской и алтайской форм H4111Пак×BEL-9308Гал в первой вегетации 1999 г. практически не образовал зерновок, и только во второй вегетации 2000 г. удалось собрать 40 семян с 21 колоса. Два гибридных растения ALP-9723Алт×H3928Шве также только при второй полевой вегетации продуцировали 28 зерновок с 19 хорошо развитых колосьев.

Небольшие выборки растений F_2 , выращенные от большинства комбинаций скрещивания, позволили наблюдать некоторые особенности генетического расщепления некоторых морфологических признаков. Так, гибрид H7550Кит×H3169Шве в поколении F_2 подтвердил данные по F_1 о совместимости родительских биотипов на уровне α_1 . Фертильность 6 про-

Таблица 5

Наивысшие значения семенной фертильности гибридов *E. caninus*, образованных биотипами с уровнем совместимости $C_s = \alpha_2$ (см. табл. 3), в поколениях F_3 и F_4

№ п/п	Комбинация скрещивания	Наивысшие значения семенной фертильности в поколениях, %			
		F_3	N_{F_3}	F_4	N_{F_4}
1	ELC-8306Нов×BEL-9308Гал	85.5	2	–	–
2	ELC-8306Нов×PI-172364Тур	76.1	9	–	–
3	ELC-8306Нов×Н3169Шве	40.0	3	–	–
4	BEL-9308Гал×PI-172364Тур	74.2	5	84.6	1
5	BEL-9308Гал×Н3917Ита	87.8	3	–	–
6	GAC-8921Гал×ELC-8306Нов	46.4	6	–	–
7	ALP-9723Алт×Н3928Шве	8.6	3	–	–
8	КЕМ-9418Кем×Н10360Исл	89.8	5	–	–
9	PI 314205Кдр×PI-172364Тур	84.0	9	–	–
10	Н10338Фин×Р 10360Исл	85.6	1	–	–
11	Н4111Пак×BEL-9308Гал	68.6	4	64.0	2

анализированных растений составила от 34.4 до 85.5 %. Из 8 растений F_2 низкофертильного гибрида ALP-9723Алт×Н3928Шве 6 особей были абсолютно стерильны, фертильность 2 остальных составила 6.6 и 8.7 %. Такой уровень совместимости родительских биотипов по нашей оценке соответствует низшей границе α_2 .

Гибрид Н3916Чех×Н3918Юго был образован биотипами, обладавшими соответственно слабоокрашенными (желто-розоватыми) и ярко-красно-коричневыми влагалищно-пластинчатыми сочленениями (ВПС). Если эти признаки контролируются аллельными вариантами одного гена, то в следующих поколениях не могут появиться особи с неокрашенными ВПС. В действительности в выборке F_2 из 9 растений среди особей с ярко и слабоокрашенными ВПС обнаружено одно растение с неокрашенными сочленениями. Эта особь по нашим оценкам должна пред-

ставлять собой рекомбинантный генотип по рецессивным неаллельным локусам, контролирующим яркую и слабую окраску ВПС. Такая же рекомбинантная особь с неокрашенными ВПС была отмечена среди 6 растений F_2 гибрида Н3917Ита×Н3918Юго, где материнская форма также обладала слабо окрашенными ВПС.

Результаты проверки семенной продуктивности в поколениях F_3 и F_4 некоторых низкофертильных гибридов в F_1 и F_2 приводятся в табл. 5. Данные показывают, что полная нормализация СФ как основного фактора стабилизации гибридов в поколениях даже у крайне низкофертильных особей F_1 происходит уже к третьему самоопыленному поколению. Это означает, что самым критическим этапом в процессе стабилизации рекомбинантных генотипов, образованных относительно отдаленными родительскими формами, является поколение F_1 . В последующих самоопыленных поколениях значения наивысшей СФ увеличиваются, а вместе с ней растет число особей, которые обеспечивают продукцию семенного материала для естественного отбора конкурентоспособных рекомбинантов.

Необходимо отметить, что показатель скрещиваемости у StH-геномных видов рода *Elymus* дает возможность оценить филогенетические взаимоотношения между видами с достаточно высокой достоверностью (Агафонов, Саломон, 2002). Так, результаты гибридологического исследования показали, что репродуктивные отношения между морфологически близкими видами *E. caninus* и *E. fibrosus* находятся на β -уровне, т. е. между ними возможны только интрогрессивные процессы (Герус, Агафонов, 2006б). В то же время отношения *E. caninus* – *E. mutabilis* характеризуются как более близкие, и между некоторыми биотипами этих видов возможна более успешная гибридизация с признаками ограниченной рекомбинации на уровне α_2 , т. е. как между географически отдаленными биотипами *E. caninus*.

2. Оценка наследования морфологического признака “опушенность НЦЧ” при гибридизации ТФ и МОФ *E. caninus*

Ранее показано, что ряд ярких морфологических признаков, в том числе используемых в диагностике видов рода *Elymus*, наследуется дискретно и контролируется 1–2 парами генов (Герус, Агафонов, 2006). К их числу относятся признаки: “длина остей НЦЧ”, “опушенность НЦЧ”, “окраска влагалищно-пластинчатых сочленений”, “опушенность листовых пластинок”. По многолетним наблюдениям онтогенеза видов рода *Elymus* нами сделан вывод, что опушенность ЛП, так же как выраженность трихом (шипиков, волосков и ресничек) на колосковых и цветковых чешуйках, лишь в незначительной степени подвержена модификации. В основном же это наследственно детерминированные признаки.

В комбинации скрещивания АКЛ-0703×МАЖ-0562 в качестве материнской формы *E. caninus* использова-

ли МОФ, отличающуюся густоволосистыми сверху НЦЧ. Гибридные растения F_1 обладали семенной фертильностью до 38.2 %, т. е. показали половую совместимость родителей на α_1 -уровне. Этот факт позволил провести генетический анализ, достаточный для установления характера наследования изучаемого признака “опушенность НЦЧ”. Выборка F_2 (91 растение) была выращена в условиях открытого грунта, стадии колошения и цветения достигло 84 особи. Невысокое число особей с преимущественно закрытыми пыльниками (9 из 84) подтвердило наше предположение, что родительский биотип с волосистыми НЦЧ также относится к общему рекомбинационному генпулу *E. caninus*. Проверялась гипотеза о моногенном наследовании данного признака. В поколении F_2 отчетливо проявилась дискретность его проявления, но ввиду

субъективной трудности в разделении особей с густоволосистыми и с длинношиповатыми НЦЧ (генотипы AA и Aa) их объединили в фенотипический класс “опушенные чешуи” (ОП). Число таких особей составило 62. Тогда особи с типичными для вида голыми и гладкими НЦЧ образовали фенотипический класс

ГОЛ с рецессивной гомозиготой aa. Их число составило 22. По предположению, соотношение особей ОП : ГОЛ должно составлять 3 : 1, т. е. 63 : 21. Нет необходимости применять статистические критерии, чтобы подтвердить моногенное наследование признака с высокой степенью вероятности.

ВЫВОДЫ

Таким образом, на основе изучения варибельности по репродуктивным свойствам природных биотипов и половых гибридов в 42 комбинациях скрещивания показано, что *E. caninus* является полиморфным видом с большим числом морфотипов, не соответствующих общепринятому диагнозу. Некоторые МОФ целесообразно классифицировать как разновидности *E. caninus* s. l. В частности, среди обширного генного пула *Elymus caninus* существуют особи с густоволосистыми НЦЧ, которые заметно отклоняются от типичных форм, характеризующих вид. Особи с таким признаком следует отнести к одной из редких разновидностей *E. caninus* var. *pubiflorum* Агафонов. Эта разновидность отмечена нами в Алтайском крае и Республике Алтай, а также в долине р. Она в Западном Саяне. В отличие от разновидностей *E. caninus* var. *glaucum*, var. *subtriflorum* и var. *pauciflorum*, изученных М. Mizianty (2005) и

имеющих преимущественно непрерывную изменчивость по диагностическим признакам за счет факторов среды и различий в онтогенезе растений, разновидность с волосистыми НЦЧ имеет четкую дискретность и наследственный фактор в виде редкого аллеля.

Автор выражает глубокую благодарность шведскому ботанику Dr. B. Salomon за любезно предоставленный семенной материал и д-ру биол. наук О.В. Агафоновой (Дорогиной) за большую помощь в проведении гибридизации. Фотографии семян сделаны в Центре коллективного пользования микроскопических исследований ЦСБС СО РАН.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты № 04-04-48720, 04-08-00747.

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А.В. Принцип рекомбинационных (РГП) и интрогрессивных (ИГП) генпулов в биосистематике рода Пырейник (*Elymus* L.) Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 1997. Т. 4, № 1. С. 81–89.
- Агафонов А.В. Внутривидовая структура и репродуктивные отношения между *Elymus mutabilis* и *E. transbaicalensis* (*Poaceae*) в Южной Сибири с позиций таксономической генетики // Генетика. 2004. Т. 40, № 11. С. 1490–1501. (Agafonov A.V. Intraspecific structure and reproductive relationships between *Elymus mutabilis* and *E. transbaicalensis* (*Poaceae*) in Southern Siberia from the viewpoint of taxonomical genetics // Rus. J. Genetics. 2004. V. 40, N 11. P. 1229–1238.)
- 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. вестн.: электронный журнал. 2009. Т. 4, вып. 1–2. С. 7–16. <http://journal.csbg.ru>
- Агафонов А.В., Костина Е.В. Морфологическая изменчивость и полиморфизм белков эндосперма и гистона H1 у типичных и отклоняющихся природных форм *Elymus caninus* (L.) L. (*Poaceae*) // Сиб. экол. журн. 2003. № 1. С. 17–27.
- Агафонов А.В., Герус Д.Е., Дорогина О.В. Самоопыление видов рода *Elymus* (*Triticeae*: *Poaceae*) и его отражение на полипептидных спектрах белков эндосперма // Сиб. ботан. вестн.: электронный журнал. 2008. Т. 3, вып. 1–2. С. 21–26. <http://journal.csbg.ru>
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. 1931. Т. XXVI, вып. 3. С. 109–134.
- Герус Д.Е., Агафонов А.В. Биосистематический анализ происхождения некоторых таксонов и морфологически отклоняющихся форм, близких к *Elymus caninus* и *E. mutabilis* // Сиб. ботан. вестн.: электронный журнал. 2006а. Т. 1, вып. 1. С. 67–76. <http://journal.csbg.ru>
- Герус Д.Е., Агафонов А.В. Моделирование интрогрессивных процессов между *Elymus fibrosus* и *E. caninus* (*Poaceae*) и их регистрация с помощью одномерного SDS-электрофореза // Генетика. 2006б. Т. 42, № 12. С. 1405–1413. (Gerus D.E., Agafonov A.V. Modeling of introgression between *Elymus fibrosus* and *E. caninus* and their registration using one-dimensional SDS electrophoresis // Rus. J. Genetics. 2006. V. 42, N 12. P. 1405–1413.)
- Клечковская М.С. Интродукция и перспективы селекции Пырейника собачьего // Бюл. ГБС. 1989. Вып. 151. С. 35–40.
- Котухов Ю.А. Новые виды злаков (*Poaceae*) из Западного Алтая // *Turczaninowia*. 2004. Т. 7, вып. 4. С. 8–10.
- Ларин И.В., Агабабян Ш.М., Касименко М.А., Любская А.Ф., Ларина В.К., Работнов Т.А. Злаки – *Gramineae*. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.; Л., 1950. Т. 1. С. 155–519.

- Макарова Г.И. Методы создания высокоотавных сортов многолетних трав в южной лесостепной зоне Западной Сибири // Кормопроизводство Сибири и Дальнего Востока: Сб. науч. тр. СибНИИ кормов. Новосибирск, 1974. Вып. 1. С. 151–155.
- Медведев П.Ф., Сметанникова А.И. Кормовые растения европейской части СССР: Справочник. Л., 1981. 336 с.
- Невский С.А. Колено XIV. Ячменевые – *Hordeae* Benth. // Флора СССР / Отв. ред. В.Л. Комаров. Л., 1934. Т. II. С. 590–728.
- Пешкова Г.А. *Elymus* L. – Пырейник. Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 17–32.
- Цвелев Н.Н. *Roegneria* C. Koch – Регнерия, пырей бескорневищный // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 230–247.
- Цвелев Н.Н. Пшеницевые – *Triticeae* Dum. Злаки СССР. Л., 1976. С. 105–206.
- Agafonov A.V. The Principle of Recombination Gene Pools (RGP) and Introgression Gene Pools (IGP) in the Biosystematic Treatment of *Elymus* Species // Proc. 2nd Int. Triticeae Symp. 1994. P. 254–260.
- Agafonov A.V., Salomon B. Genepools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia // Triticeae IV / Ed. P. Hernández et al. Consejería de Agricultura y Pesca. Sevilla, 2002. P. 37–41.
- Dewey D.R. Synthetic *Agropyron*–*Elymus* hybrids. III. *Elymus canadensis*×*Agropyron caninum*, *A. trachycaulum* and *A. striatum* // Amer. J. Bot. 1968. V. 55, N 10. P. 1133–1139.
- Diaz O., Salomon B., Bothmer R. von. Genetic diversity and structure of populations of *Elymus caninus* (L.) L. (*Poaceae*) // Hereditas. 1999. V. 131, N 1. P. 63–74.
- Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants North of the tropic of Cancer. Koeltz Sci. Books. Königstein, 1986. 498 p.
- Falkowski M. Trawy uprawne i dziko rosnące. Warszawa, 1974. 598 p.
- Kostina E.V., Agafonov A.V., Salomon B. Electrophoretic properties and variability of endosperm proteins of *Elymus caninus* (L.) L. // Triticeae III (Ed. A.A. Jaradat), Enfield, New Hampshire, Science Publishers. 1998. P. 265–272.
- Lu B.-R., Bothmer R. von. Intergeneric hybridization between *Hordeum* and Asiatic *Elymus* // Hereditas. 1990. V. 112. P. 109–116.
- Lu B.-R., Bothmer R. von. Production and cytogenetic analysis of the intergeneric hybrids between nine *Elymus* species and common wheat (*Triticum aestivum* L.) // Euphytica. 1991. V. 58. P. 81–95.
- Mizianty M. Variability and structure of natural populations of *Elymus caninus* (L.) L. based on morphology // Pl. Syst. Evol. 2005. V. 251. P. 199–216.
- Salomon B. Deviating variants of *Elymus caninus* (L.) L. in NW Europe // Willdenowia. 2005. V. 35. P. 245–251.
- Sharma H.C., Baenziger P.S. Production, morphology, and cytogenetic analysis of *Elymus caninus* (*Agropyron caninum*)×*Triticum aestivum* F₁ hybrids and backcross-1 derivatives // Theor. Appl. Genet. 1986. V. 71. P. 750–756.
- Sun G.L., Diaz O., Salomon B., Bothmer R. von. Genetic diversity in *Elymus caninus* as revealed by isozyme RAPD and microsatellite markers // Genome. 1999. V. 42, N 3. P. 420–431.
- Sun G.L., Diaz O., Salomon B., Bothmer R. von. Genetic diversity and structure in a natural *Elymus caninus* population from Denmark based on microsatellite and isozyme analyses // Plant. Syst. Evol. 2001. V. 227. P. 235–244.
- Sun G., Tang H., Salomon B. Molecular diversity and relationships of North American *Elymus trachycaulus* and the Eurasian *E. caninus* species // Genetica. 2006. V. 127. P. 55–64.
- Wang R.R.-C., Bothmer R. von, Dvorak J., Fedak G., Lindelaursen I., Muramatsu M. Proc. 2nd Int. Triticeae Symp. / Eds. R.R.-C. Wang, K.B. Jensen, and C. Jaussi. Logan, 1994. P. 29–34.

АНАЛИЗ ДОПОЛНЕНИЙ К ФЛОРЕ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Е.А. Клещева

*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: zhenya_kl@mail.ru*

Исследованы дополнения и изменения, произошедшие во флоре Новосибирской области за последние 40 лет. Проанализированы новые для территории, заносные, ушедшие из культуры и исчезающие виды.

Ключевые слова: флора, анализ, аборигенные виды, заносные виды, Новосибирская область.

ANALYSIS OF THE ADDITIONS TO THE FLORA OF NOVOSIBIRSKAYA OBLAST

E.A. Kleshcheva

*Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: zhenya_kl@mail.ru*

Additions and changings in the flora of Novosibirskaya oblast during last 40 years are observed. New adventive species and disappearing ones are analysed.

Key words: flora, analysis, native species, adventive species, Novosibirskaya oblast.

ВВЕДЕНИЕ

Инвентаризация флоры – один из основополагающих этапов ботанических исследований. Мониторинг изменения видового состава растений позволяет судить о процессах, происходящих в настоящее время на изучаемой территории. Исследование динамики флоры административных единиц (краев, областей, республик) актуально, так как связанные с этой темой вопросы охраны редких видов растений и растительных сообществ решаются, как правило, на уровне региональных природоохранных организаций. К тому же подобный мониторинг выполнить достаточно просто, так как существуют периодические издания по исследованию таких флор – определители растений.

Новосибирская область расположена в юго-восточной части Западно-Сибирской низменности. Река Обь делит область на две неравные части. Большая часть Новосибирской области (левобережная) расположена на территории Западно-Сибирской равнины и имеет отчетливую зональную структуру растительных сообществ. Она состоит из типичных сообществ южной тайги (Васюганский лесоболотный массив), Барабинской лесостепи и Кулундинской степи. Зональность правобережной части нарушается Салаирским кряжем и Приобским плато, что обуславливает распространение таких азональных сообществ, как черневая тайга западного макросклона Салаирского кряжа и сосновые леса по песчаным террасам р. Обь. Кроме того, азональная растительность, связанная с речными долинами, представлена сообществами пойменных лугов, зарослей кустарников и сообществами на выходах коренных пород.

Первый “Определитель растений Новосибирской области” был издан в 1973 г. и включал в себя 880 видов высших сосудистых растений. Как отмечали авторы этого издания, он был “рассчитан на первое знакомство с разнообразием окружающих нас растений” (Королева и др., 1973, с. 3). В 2000 г. он был значительно дополнен и переиздан и содержал информацию о 1333 видах. Кроме того, после выхода Определителя растений Новосибирской области (2000) было опубликовано несколько статей по флористическим находкам в Новосибирской области (Ломоносова, Сухоруков, 2000; Челазнова, 2000; Эбель, 2000; Шауло, Дурников, 2001; Красноборов, Вибе, 2003; Ломоносова, Зыкова, 2003; Клещева и др., 2005; Красная книга..., 2008; Таран, 2008; Лащинский и др., 2009, 2010). В этих, а также других работах, по разным причинам не учтенных в “Определителе” (2000), (Лащинский, Лащинская, 1993, 1997; Эбель, 1997), говорится о находках еще 46 видов и подвидов растений (табл. 1), ранее не отмеченных на территории области. Цель работы – выявить изменения во флоре Новосибирской области (НСО) за последние 40 лет, проанализировать вновь появившиеся и исчезающие виды. Работа выполнена методом обобщения и критического анализа опубликованных флористических работ, а также анализа материалов собственных исследований на территории Новосибирской области (Челазнова, 2000; Клещева и др., 2005) и по материалам Гербария Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS) и Гербария им. М.Г. Попова (NSK).

Новые виды для Новосибирской области, не вошедшие в “Определитель растений...” (2000)

№ п/п	Вид	Комментарий
1	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. [9]	Окр. г. Новосибирска, пос. Кирова (1 точка). Железнодорожная насыпь
2	<i>Androsace gmelinii</i> (Gaertn.) Roem. et Schult. [11]	Колыванский район (1 точка). пойменный луг
3	<i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski [8]	г. Новосибирск (1 точка). Железнодорожная насыпь
4	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L. [2]	Болотнинский район (1 точка). Темнохвойный лес
5	<i>Atriplex centralasiatica</i> Iljin [9]	Баганский район (1 точка). Глинистые места, солончаки
6	<i>A. oblongifolia</i> Waldst. et Kit. [9]	Окр. г. Новосибирска, пос. Кирова; окр. г. Бердска (2 точки). Железнодорожная насыпь
7	<i>Betula fruticosa</i> Pall. [7]	Болотнинский район (1 точка). Осоково-гипновое болото
8	<i>Campanula patula</i> L. [6, 13]	Маслянинский и Сузунский районы (2 точки). Леса
9	<i>Cardaria draba</i> (L.) Desv. [8]	г. Новосибирск (1 точка). Железнодорожная насыпь
10	<i>Carex alba</i> Scop. [2]	Болотнинский район (1 точка). Заболоченный елово-кедровый лес
11	<i>C. tenuiflora</i> Wahlenb. [4]	Кыштовский район (1 точка). Елово-березовая согра
12	<i>Ceratocephala testiculata</i> (Crantz) Roth [7]	Ордынский район (1 точка)
13	<i>Circaea lutetiana</i> L. [7]	Окр. г. Новосибирска, Академгородок (1 точка). Долина ручья
14	<i>Crypsis alopecuroides</i> (Pill. et Mitt.) Schrad. [11]	Сузунский район (1 точка). Илесто-песчаная отмель
15	<i>C. schoenoides</i> (L.) Lam. [11]	То же
16	<i>Cuscuta campestris</i> Yuncker [8]	г. Новосибирск (1 точка). Железнодорожная насыпь
17	<i>Cyclachaena xanthiifolia</i> (Nutt.) Fresen [8]	г. Новосибирск (2 точки). Железнодорожная насыпь
18	<i>Eragrostis minor</i> Host [8]	Карасукский район, г. Новосибирск (2 точки). Железнодорожная насыпь
19	<i>Erodium stephanianum</i> Willd. [3]	Сузунский район (1 точка). Остепненный склон
20	<i>Erysimum canescens</i> Roth [8]	г. Новосибирск (1 точка). Железнодорожная насыпь
21	<i>Ferula soongarica</i> Pall. ex Spreng. [10]	Новосибирская область. Каменистые степные склоны, разнотравно-ковыльные степи
22	<i>Festuca beckeri</i> (Hackel) Trautv. [4]	Баганский район (1 точка). Полынно-перистоковыльная степь
23	<i>Filago arvensis</i> L. [7]	Болотнинский район (1 точка). Гранитный карьер
24	<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench. [12]	Новосибирская область. Степные сосновые леса, остепненные луга
25	<i>Juncus orchonicus</i> V. Novikov [5]	Тогучинский и Маслянинский районы (3 точки). Сырые луга, берега рек
26	<i>Lepidium apetalum</i> Willd. [15]	В степях, на пустырях, у жилья
27	<i>Lythrum intermedium</i> Ledeb. ex Colla [3]	Новосибирский район (1 точка). Илесто-песчаный берег
28	<i>Melilotus wolgicus</i> Poir. [9]	Окр. г. Бердска (1 точка). Железнодорожная насыпь
29	<i>Oenothera biennis</i> L. [8]	г. Новосибирск (2 точки). Железнодорожная насыпь
30	<i>Onopordum acanthium</i> L. [8]	г. Новосибирск (1 точка). Железнодорожная насыпь
31	<i>Poa bulbosa</i> L. [7]	Баганский район (1 точка). Солонцеватая степь
32	<i>Pyrola asarifolia</i> Michaux [13]	Болотнинский район (1 точка). Смешанный лес
33	<i>Ranunculus pedatus</i> Waldst. et Kit. var. <i>silvestripaceus</i> (Dubovik) Luferov [7]	Карасукский район (1 точка). Степь
34	<i>Rorippa austriaca</i> (Crantz) Bess. [16]	Убинский район (1 точка). У дороги
35	<i>R. dogadovae</i> Tzvel. [16]	Колыванский и Венгеровский районы (2 точки). У воды
36	<i>Rubus matsumuranus</i> Levl. et Vaniot [4]	Кыштовский район (1 точка). Сырой елово-березовый травяной лес
37	<i>Ruppia maritima</i> L. [1]	Чистоозерный и Карасукский районы (4 точки). Соленые озера
38	<i>R. drepanensis</i> Tineo [1]	Купинский и Карасукский районы (2 точки). Соленые озера
39	<i>Senecio dubitabilis</i> C. Jeffrey et Y.L. Chen [3]	Новосибирский район (1 точка). Железнодорожная насыпь
40	<i>Sisymbrium wolgense</i> Bieb. ex Fourn. [8]	г. Новосибирск (1 точка). Железнодорожная насыпь
41	<i>Stipa pennata</i> subsp. <i>sabulosa</i> (Pacz.) Tzvelev [7]	Баганский район (1 точка). Песчаная степь
42	<i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br. subsp. <i>sibirica</i> (Czeffr.) Kurbatsky [3]	Карасукский район (1 точка). Луг по берегу озера
43	<i>Veronica filiformis</i> Smith [14]	Окр. г. Новосибирска, Академгородок (1 точка). Разнотравный луг
44	<i>Viola gmeliniana</i> Roem. et Schult. [3]	Окр. г. Новосибирска, пос. Кирова (1 точка). Газон
45	<i>Xanthium albinum</i> (Willd.) H. Scholz. [3]	Сузунский район (1 точка). Илестый берег старицы
46	<i>Xanthoxalis stricta</i> (L.) Small [9]	Окр. г. Новосибирска, Академгородок (1 точка). В трещинах асфальта

Примечание. В квадратных скобках указаны номера источников информации: 1. Киприянова Л.М., 2003; 2. Клещева Е.А. и др., 2005; 3. Красноборов И.М., Вибе Е.И., 2003; 4. Лашинский Н.Н. и др., 2010; 5. Лашинский Н.Н., Лашинская Н.В., 1993; 6. Лашинский Н.Н., Лашинская Н.В., 1997; 7. Лашинский Н.Н. и др., 2009; 8. Ломоносова М.Н., Зыкова Е.Ю., 2003; 9. Ломоносова М.Н., Сухоруков А.П., 2000; 10. Пименов М.Г., 1996; 11. Таран Г.С., 2008; 12. Ханминчун В.М., 1997; 13. Челазнава Е.А., 2000; 14. Шауло Д.Н., Дурникин Д.А., 2001; 15. Эбель А.Л., 1997; 16. Эбель А.Л., 2000.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно проведенному исследованию, увеличение числа видов, отмеченных на территории НСО, произошло по нескольким причинам – это повышение изученности территории во флористическом плане (наибольшее число новых находок – растения местной флоры, встреченные в одной-нескольких точках на территории области, в том числе виды, связанные с реликтовыми растительными сообществами); описание новых видов в связи с таксономической ревизией некоторых родов, например, *Alchemilla* L. и *Pilosella* Hill; включение во флористический список растений, ушедших из культуры, и собственно появления новых заносных растений, не характерных для местной флоры.

Часть растений, отмеченных в Определителе (Королева и др., 1973), была исключена из флористического списка по разным причинам. В новый определитель не вошли 6 видов культурных злаков (*Avena sativa* L., *Hordeum vulgare* L., *Secale cereale* L., *Triticum aestivum* L., *Zea mays* L., *Zizania aquatica* L.). Четыре вида, видимо, были пропущены в “Определителе...” (2000), так как на момент его подготовки существовали опубликованные данные о присутствии некоторых из них (*Ferula soongarica* Pall. ex Spreng., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench.) в Новосибирской области (Пименов, 1996; Ханминчун, 1997) либо имелись гербарные сборы этих растений с территории НСО (*Achnatherum sibirica* (L.) Keng ex Tzvel., *Rumex longifolius* DC.). Исключение из Определителя (Королева и др., 1973) такого вида, как *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Roth, было ошибочным, поскольку он был вновь обнаружен на территории Новосибирской области в окрестностях с. Спирино (Лашинский и др., 2009). Вследствие разной трактовки объема вида во флористический список не вошли *Leymus dasystachys* (Trin.) Pilger, *Rhinanthus crista-galli* L., *Euphrasia officinalis* L., *Potentilla sibirica* Th. Wolf. Кроме того, в Определителе (Королева и др., 1973) 8 видов были указаны для области, вероятно, ошибочно. Некоторые из них характерны для других регионов: *Salix phylicifolia* L. – для тундровой и лесотундровой зон Сибири и высокогорных районов, *Allium stellerianum* Willd. – для Средней и Восточной Сибири, *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. – для степей Алтайского края, *Vicia multicaulis* Ledeb. – для степей Горного Алтая; факт присутствия других видов из этой группы (*Carex humilis* Leysser, *Juncus saluginosus* Turcz. ex C.A. Mey., *Jurinea cyanooides* (L.) Reichenb., *Malva mohileviensis* Downar) в НСО нуждается в дополнительных исследованиях.

Благодаря активным флористическим исследованиям после выхода Определителя (Королева и др., 1973) во флору Новосибирской области было добавлено 485 видов высших сосудистых растений. Среди найденных на территории области видов наибольшее число составляют растения местной флоры, отмеченные в одной-нескольких точках на территории облас-

ти. Это 213 видов растений различной экоценотической приуроченности: таежные (*Listera cordata* (L.) R. Br., *Carex alba* Scop., *Pyrola asarifolia* Michaux), степные (*Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch, *Otites baschkorum* (Janisch.) Holub, *Trinia ramosissima* Ledeb.), луговые (*Euphrasia vernalis* List, *Gentiana septemfida* Pall., *Nepeta sibirica* L.), виды засоленных местообитаний (*Iris halophila* Pall., *Limonium suffruticosum* (L.) O. Kuntze, *Ofaiston monandrum* (Pall.) Moq.), наскальные папоротники (*Asplenium ruta-muraria* L., *Cryptogramma stelleri* (S.G. Gmel.) Prantl, *Cystopteris dickieana* R. Sim), виды переувлажненных местообитаний (*Cardamine amara* L., многие виды рода *Carex* L., *Cirsium palustre* (L.) Scop., *Dactylorhiza cruenta* (O.F. Muell.) Soo и другие орхидные), водные (*Batrachium aquatile* (L.) Dumort., *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle, *Ruppia maritima* L., некоторые виды рода *Potamogeton* L.). 95 видов растений из этой группы внесены в Красную книгу Новосибирской области (2008), что составляет 72 % от общего количества высших сосудистых растений, внесенных в это издание. В целом можно сказать, что данные виды произрастают в сообществах, площадь которых относительно мала на территории Новосибирской области, либо относятся к группам недостаточно изученных растений (водные растения).

Следует также отметить, что значительную часть списка добавленных во флору видов (158 видов) составляют растения, которые довольно обычны на территории некоторых районов области, но встречаются в малом обилии (*Dryopteris cristata* (L.) A. Gray, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Poa remota* Forsell. и др.), а также виды, распространенные практически по всей области (*Allium strictum* Schrad., *Conium maculatum* L., *Galium mollugo* L.). Их отсутствие в Определителе (Королева и др., 1973), вероятно, также было связано с малой изученностью территории.

Среди добавленных во флору после выхода Определителя (Королева и др., 1973) сорных растений 19 видов относятся к апофитам, т. е. растениям местной флоры, перешедшим из естественной среды обитания на территории, измененные хозяйственной деятельностью человека. Такие виды, как *Vupleurum rotundifolium* L., *Erodium stephanianum* Willd., *Lappula stricta* (Ledeb.) Guerke, отмечены в одной или нескольких точках на территории области, другие же распространены достаточно широко – *Persicaria lapathifolia* (L.) S.F. Gray, *Polygonum arenastrum* Boreau, *Polygonum propinquum* Ledeb. Однако следует отметить, что в ряде случаев трудно провести строгую границу между адвентивными видами – арчеофитами и аборигенными видами нарушенных местообитаний. Речь идет, прежде всего, о широко распространенных рудеральных видах, нередко входящих в состав природных растительных сообществ.

Вследствие своих природных особенностей территория НСО открыта миграционным процессам ви-

Заносные виды

№ п/п	Вид	Комментарий
1	<i>Amaranthus albus</i> L. [4]	Редкое в Карасукском и Новосибирском районах (2 точки). Сорное в степной зоне и лесостепи
2	<i>A. blitoides</i> S. Wats. [4]	Во всех районах. Сорняк полей, огородов, у дорог
3	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.* [3]	г. Новосибирск, железнодорожная насыпь (1 точка). Однолетнее растение, отличается большой жизнеспособностью. Карантинный сорняк
4	<i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski* [2]	г. Новосибирск, железнодорожная насыпь (1 точка). Однолетнее сорное растение
5	<i>Atriplex oblongifolia</i> Waldst. et Kit.* [3]	Окр. г. Новосибирска, пос. Кирова; окр. г. Бердска (2 точки). Железнодорожная насыпь
6	<i>Bromus squarrosus</i> L.* [4]	Редкое в г. Новосибирске. У дорог
7	<i>Centaurea jacea</i> L. [4]	Во многих районах. У дорог, на лугах, газонах, залежах, выгонах. Сорное
8	<i>Chamomilla suaveolens</i> (Pursh) Rydb. [4]	По всей области. У жилья, в огородах, по улицам, у дорог, на выгонах
9	<i>Chorispora tenella</i> (Pall.) DC. [4]	Новосибирский район (1 точка). Поля, обочины дорог
10	<i>Consolida regalis</i> S.F. Gray [4]	Чановский и Убинский районы (2 точки). Сорное на полях, у дорог
11	<i>Cuscuta campestris</i> Yuncker* [2]	г. Новосибирск, железнодорожная насыпь (1 точка). Паразитирует на сорняках и культурных растениях. Карантинный сорняк
12	<i>Cyclachaena xanthiifolia</i> (Nutt.) Fresen* [2]	г. Новосибирск, железнодорожная насыпь (1 точка). Сорное
13	<i>Datura stramonium</i> L. [4]	Редкое в Искитимском и Черепановском районах. Сорное
14	<i>Elodea canadensis</i> Michx. [4]	Искитимский, Маслянинский, Ордынский районы (3 точки). Реки
15	<i>Eruca sativa</i> Mill. [4]	Редкое в Татарском районе (1 точка). Сорное
16	<i>Erucastrum armoracioides</i> (Czern. ex Turcz.) Cruchet [4]	Редкое в Здвинском и Каргатском районах (2 точки). Обочины дорог, залежи
17	<i>Euphorbia helioscopia</i> L. [4]	Редкое в Искитимском и Маслянинском районах. Сорное в посевах
18	<i>Galeopsis speciosa</i> Mill. [4]	Во всех районах. Полевой сорняк
19	<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.* [4]	Новосибирский район (1 точка). Сорное однолетнее растение
20	<i>Hordeum jubatum</i> L. [4]	Во всех районах. Пустыри, обочины дорог, степи
21	<i>Kochia densiflora</i> (Moq.) Aellen [4]	Баганский, Карасукский, Новосибирский и Чановский районы. Обочины дорог, сорные места
22	<i>K. scoparia</i> (L.) Schrad. [4]	Карасукский и Новосибирский районы. У дорог, на окраинах полей в населенных пунктах
23	<i>Lamium amplexicaule</i> L. [4]	Новосибирский район (1 точка). Заливные луга, посева, возле жилья
24	<i>L. purpureum</i> L. [4]	Новосибирский район (1 точка). Посевы
25	<i>Lapsana communis</i> L. [4]	Без точных местонахождений. Сорное
26	<i>Lolium multiflorum</i> Lam. [4]	Новосибирский район (1 точка). У дорог
27	<i>Lycopsis orientalis</i> L. [4]	Маслянинский район (1 точка). По сорным местам
28	<i>Melilotus wolgicus</i> Poir.* [3]	Окр. г. Бердска (1 точка). Железнодорожная насыпь
29	<i>Oenothera biennis</i> L.* [2]	г. Новосибирск, железнодорожная насыпь (1 точка). Практически не переходит из рудеральных местообитаний на поля и растет в условиях, где может составить конкуренцию лишь псаммофитам
30	<i>Onopordum acanthium</i> L.* [2]	г. Новосибирск, железнодорожная насыпь (1 точка)
31	<i>Raphanus raphanistrum</i> L. [4]	Во всех районах. В посевах
32	<i>Scleranthus annuus</i> L. [4]	Редкое в Кольванском, Маслянинском и Новосибирском районах (3 точки). Залежи, у дорог
33	<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Schult. [4]	Искитимский, Карасукский, Мошковский, Новосибирский, Ордынский и Северный районы. Посевы, залежи, у дорог
34	<i>Sisymbrium wolgense</i> Bieb. ex Fourn.* [2]	г. Новосибирск, железнодорожная насыпь (1 точка)
35	<i>Sphallerocarpus gracilis</i> (Bess. ex Trev.) K.-Pol. [4]	Ордынский район. Сорное у дорог
36	<i>Trigonella caerulea</i> (L.) Ser. [4]	Новосибирский район. Посевы
37	<i>Veronica persica</i> Poir.* [4]	Сорное на газонах в г. Новосибирске, заносное
38	<i>Veronica verna</i> L.* [4]	Советский район г. Новосибирска. Сорное на газонах
39	<i>Viola gmeliniana</i> Roem. et Schult. [1]	Советский район г. Новосибирска (1 точка). Газон
40	<i>Viola jensiseensis</i> Zuev* [4]	Там же
41	<i>Xanthium strumarium</i> L. [4]	Баганский, Карасукский, Краснозерский, Купинский, Новосибирский, Чистоозерный и Чулымский районы. Сорное у жилья и дорог
42	<i>Xanthoxalis stricta</i> (L.) Small* [3]	г. Новосибирск (1 точка). В населенных пунктах, у дорог. Распространяется по нарушенным местообитаниям

Примечание. В квадратных скобках указаны номера источников информации: 1. Красноров И.М., Виле Е.И., 2003; 2. Ломоносова М.Н., Зыкова Е.Ю., 2003; 3. Ломоносова М.Н., Сухоруков А.П., 2000; 4. Определитель растений Новосибирской области, 2000.

* Виды-неофиты.

дов растений во всех направлениях. В настоящее время в связи со строительством новых дорог и увеличением транспортного потока значительно увеличилось число заносных растений, не характерных для местной флоры. С момента опубликования Определителя (Королева и др., 1973) и до настоящего времени во флористический список области добавилось 42 адвентивных вида растений (табл. 2), 16 из которых относятся к неофитам и встречены в одной-двух точках на железнодорожных насыпях или газонах (отмечены звездочкой). В основном это сорные виды, некоторые из них являются карантинными (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Cuscuta campestris* Yuncker). Отдельные находки объяснить трудно, например, обнаружение *Viola gmeliniana* Roem. et Schult. и *V. jensseensis* Zuev на газонах в Советском районе г. Новосибирска, так как эти лесные виды встречаются в Восточной и Средней Сибири соответственно. Возможно, семена этих растений были занесены сюда вместе с саженцами деревьев и плодовых культур (Никитин, Силантьева, 2006).

Наибольшего внимания заслуживают заносные виды, за последние 40 лет значительно распростра-

нившиеся по территории области – *Amaranthus blitoides* S. Wats., *Centaurea jacea* L., *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb., *Galeopsis speciosa* Mill., *Hordeum jubatum* L. Скорее всего, эти виды были занесены на территорию области ранее, в начале XX в., однако в последнее время распространились по ней практически повсеместно. Стоит отметить, что точные сроки проникновения вида на ту или иную территорию установить трудно. В Новосибирскую область потоки антропохоров шли с запада по мере заселения территории россиянами-переселенцами (Красноборов и др., 2004). Многие сорные виды растений, считающиеся нативными, на самом деле были занесены сюда из европейской части России. Некоторые из них даже были введены в культуру, например, *Echium vulgare* L., выращивающийся в области в начале XX в. в качестве медоносного растения.

Различными авторами в состав флоры Новосибирской области добавлены 27 видов растений, ушедших из культуры (табл. 3). Из них 6 видов (*Acer negundo* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray, *Echi-*

Таблица 3

Виды, ушедшие из культуры

№ п/п	Вид	Комментарий
1	<i>Acer negundo</i> L.	Натурализовалось во многих местах области
2	<i>Anethum graveolens</i> L. [1]	Возделывается повсеместно. Местами сорничает
3	<i>Bellis perennis</i> L. [1]	Культивируется как декоративное. Иногда продолжает расти на заброшенных усадьбах
4	<i>Borago officinalis</i> L. [1]	Искитимский район (1 точка). Сорные места, обочины дорог. Выращивается, дичает
5	<i>Chamomilla recutita</i> (L.) Rauschert [1]	Выращивается в совхозах лекарственных растений. У дорог как сорное
6	<i>Coriandrum sativum</i> L. [1]	Возделывается в огородах. Сорничает
7	<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	Культивируется. Встречается на мусорных местах, у дорог
8	<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. et Gray	Выращивается как декоративное, сорничает на мусорных местах во многих районах области
9	<i>Echium vulgare</i> L.	Выращивалось как медоносное. Сорные места, обочины дорог, окраины полей
10	<i>Genista tinctoria</i> L. [1]	Новосибирский район (1 точка)
11	<i>Helianthus annuus</i> L.	Повсеместно выращивается, часто растет у дорог, на мусорных местах
12	<i>H. tuberosus</i> L. [1]	Выращивается во многих районах, иногда встречается как сорное
13	<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	Культивируется в садах, легко дичает. В большинстве районов области
14	<i>Lactuca sativa</i> L. [1]	Возделывается несколько сортов, иногда наблюдается самосев. По всей области
15	<i>Lathyrus sativus</i> L. [1]	Барабинский район (1 точка). Полевой сорняк
16	<i>Malus baccata</i> (L.) Borkh.	Во всех районах. Леса, кустарниковые заросли, лесополосы
17	<i>Papaver rhoeas</i> L. [1]	Выращивается, дичает. Посевы, залежи
18	<i>P. somniferum</i> L. [1]	Возделывается, иногда дичает и встречается как сорное
19	<i>Phacelia tanacetifolia</i> Benth. [1]	Возделывается как медоносное, дичает. Сорное на полях, у дорог, по сорным местам
20	<i>Populus balsamifera</i> L.	Выращивается в населенных пунктах, лесных полосах
21	<i>Quercus robur</i> L. [1]	Высаживается во многих местах области. Дает хороший самосев
22	<i>Rudbeckia hirta</i> L. [1]	Культивируется. Иногда растет на мусорных местах, залежах
23	<i>R. laciniata</i> L. [1]	Культивируется. Растет на заброшенных усадьбах
24	<i>Saponaria officinalis</i> L. [1]	Заброшенные усадьбы. Культивируется во многих районах области
25	<i>Solidago canadensis</i> L.	Разводится как декоративное. Повсеместно сорничает
26	<i>Veronica filiformis</i> Smith [1]	г. Новосибирск, Академгородок (1 точка). Ушедшее с газонов
27	<i>Viola tricolor</i> L. [1]	Новосибирский район. Ушедшее с газонов

Примечание. Данные таблицы взяты из “Определителя растений Новосибирской области” (2000) – [1] и личных наблюдений автора.

um vulgare L., *Impatiens glandulifera* Royle, *Malus baccata* (L.) Borkh. и *Solidago canadensis* L.) активно распространяются по территории области в настоящее время

и встречаются не только возле населенных пунктов, но и в растительных сообществах, значительно удаленных от них.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом можно сказать, что далеко не все виды из вновь добавленных в “Определитель...” (2000) действительно новые для Новосибирской области, появившиеся здесь за последние 40 лет. Значительное их количество (примерно 77 %) является следствием недостаточной флористической изученности территории на момент опубликования первого “Определителя растений Новосибирской области” (Королева и др., 1973). Аборигенная флора Новосибирской области незначительно изменилась под воздействием заносных растений за изучаемый период, однако особого внимания заслуживают виды, занесенные сюда ранее и в настоящее время распространившиеся по территории области повсеместно

(*Acer negundo*, *Echinocystis lobata*, *Echium vulgare* и др.).

Автор благодарен сотрудникам лаборатории Гербарий ЦСБС СО РАН д-ру биол. наук, проф. И.М. Красноборову и канд. биол. наук Д.Н. Шауло за ценные сведения, касающиеся присутствия отдельных видов на территории НСО, а также времени их появления; канд. биол. наук Е.Ю. Зыковой за консультацию по заносным видам; сотрудникам лаборатории Систематики и флорогенетики ЦСБС СО РАН д-ру биол. наук О.Д. Никифоровой и канд. биол. наук Н.К. Ковтонюк за помощь в определении видов семейств *Fabaceae* и *Juncaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Киприянова Л.М. Находки видов рода *Rupria* в Новосибирской области // *Turczaninowia*. 2003. Т. 6, вып. 4. С. 24–26.
- Клещева Е.А., Королюк А.Ю., Лещинский Н.Н. Флористические находки в Новосибирской области и на юге Алтайского края // *Turczaninowia*. 2005. Т. 7, вып. 2. С. 30–34.
- Королева А.С., Красноборов И.М., Пеньковская Е.Ф. Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск, 1973. 368 с.
- Красная книга Новосибирской области: Животные, растения и грибы. Новосибирск, 2008. 528 с.
- Красноборов И.М., Виле Е.И. Новинки во флоре Новосибирской области // *Turczaninowia*. 2003. Т. 6, вып. 2. С. 92–96.
- Красноборов И.М., Шауло Д.Н., Красников А.А., Зыкова Е.Ю. Динамика сорных видов растений во флоре Новосибирской области // Доклад о состоянии окружающей среды Новосибирской области в 2003 г. Новосибирск, 2004. С. 61–65.
- Лещинский Н.Н., Королюк А.Ю., Лещинская Н.В., Королюк Е.А. Находки редких и заносных видов сосудистых растений в Омской, Новосибирской и Тюменской областях и Алтайском крае // *Turczaninowia*. 2010. Т. 13, вып. 1. С. 117–123.
- Лещинский Н.Н., Лещинская Н.В. Флора Салаирского края. Новосибирск, 1993. 59 с.
- Лещинский Н.Н., Лещинская Н.В. Дополнения и изменения во флоре высших сосудистых растений // Флора Салаирского края. Новосибирск, 1997. С. 21–28.
- Лещинский Н.Н., Лещинская Н.В., Королюк А.Ю., Буко Т.Е., Шереметова С.А. Новые виды для флоры Новосибирской и Кемеровской областей // *Бот. журн.* 2009. Т. 94, № 6. С. 895–898.
- Ломоносова М.Н., Зыкова Е.Ю. Флористические находки в городе Новосибирске // *Turczaninowia*. 2003. Т. 6, вып. 1. С. 63–66.
- Ломоносова М.Н., Сухоруков А.П. Флористические находки в Южной Сибири // *Turczaninowia*. 2000. Т. 3, вып. 4. С. 64–66.
- Никитин В.В., Силантьева М.М. Фиалки (*Viola* L., *Viola-ceae*) Алтайского края // *Новости сист. высш. раст.* 2006. Т. 38. С. 165–201.
- Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск, 2000. 492 с.
- Пименов М.Г. Семейство *Apiaceae*, или *Umbelliferae* – Сельдерейные, или Зонтичные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 123–194.
- Таран Г.С. Флористические находки в Новосибирской области // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2008. Т. 113, № 6. С. 65.
- Ханминчун В.М. *Helichrysum* Mill. – Цмин // Флора Сибири: *Asteraceae*. Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 50–51.
- Челазнова Е.А. Флористические находки в Новосибирской области // *Turczaninowia*. 2000. Т. 3, вып. 4. С. 67–69.
- Шауло Д.Н., Дурникин Д.А. Флористические находки в Южной Сибири // *Turczaninowia*. 2001. Т. 4, вып. 4. С. 73–75.
- Эбель А.Л. Новые данные о распространении крестоцветных (*Brassicaceae*) на юге Сибири // *Бот. журн.* 1997. Т. 82, № 12. С. 101–104.
- Эбель А.Л. К распространению видов рода *Rorippa* Scop. (*Brassicaceae*) в Сибири // *Krylovia*. 2000. Т. 2, № 1. С. 81–86.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СТЕПНОГО ПОЯСА ИЮСО-ШИРИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ

Н.И. Макунина, Н.В. Игай

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: natali.makunina@mail.ru

Рельеф степного пояса Июсо-Ширинской котловины (400–600 м над ур. м.) представляет собой чередование равнинных пространств, куэстов и останцов. На равнинах фоновыми являются полидоминантные дерново-злаковые степи. Растительный покров останцов и куэстов зависит от крутизны и экспозиции их склонов. На крутых щебнистых склонах световых экспозиций представлены низкотравные каменистые степи, на теневых пологих склонах фон создают разнотравно-дерновинно-злаковые степи.

Ключевые слова: пространственная структура, растительность, степной пояс.

SPATIAL STRUCTURE OF VEGETATION COVER OF STEPPE BELT OF IYUS-SHIRA DEPRESSION

N.I. Makunina, N.V. Igay

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: natali.makunina@mail.ru

The relief of steppe belt of Iyus-Shira depression (400–600 m a.s.l.) is the alternation of plain areas, cuestas and little ridges. The main vegetation of plain areas is polydominant bunchgrass steppe. The vegetation of little ridges and cuestas depends on steepness and exposition of their slopes. On steep sun-exposed slopes short grass petrophytic steppes are located. On gentle shadowed slopes the herb bunchgrass steppes predominate.

Key words: the spatial structure, vegetation, steppe belt.

ВВЕДЕНИЕ

Степной пояс занимает основную площадь Июсо-Ширинской котловины. На севере он ограничен широтным течением р. Чулым, на юге – лесостепным поясом Батеневского кряжа, западную его границу образуют лесостепные отроги Кузнецкого Алатау, на востоке – р. Енисей. Рельеф этой территории отпрепарирован в результате длительной эрозии. На фоне преобладающих по площади слабовсхолмленных пространств выделяются отдельные группы останцов и куэстовых гряд. Средние высоты составляют 450–550 м над ур. м. Вершины некоторых куэстов немного превышают 600 м. В северной части котловины расположены два горных сооружения – хр. Чабалдак и Копьевский купол, абсолютные высоты которых выходят за верхнюю границу степного пояса. В западной

и центральной частях котловины расположены цепочки озер с признаками усыхания и заболачивания. В них впадают небольшие речки, стекающие с Батеневского кряжа.

Климат в степном поясе Июсо-Ширинской котловины резко континентальный с холодной зимой и жарким летом. Среднегодовая температура составляет $-0.5...0$ °С, сумма температур выше 10 °С – 1600–1800°. Испаряемость за теплый период – апрель–октябрь (400–450 мм) – превышает количество осадков (250–350 мм). Коэффициент увлажнения за год равен 0.6 (Растительный покров..., 1976).

Цель работы – охарактеризовать структуру растительности степного пояса на примере типичного ключевого участка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Первоначально было выявлено фитоценоотическое разнообразие растительности Июсо-Ширинской котловины. Для этого в разных частях котловины выполнено 95 геоботанических описаний. Для описания пространственной структуры растительности выбран ключевой участок, отражающий особенности релье-

фа и включающий основные типы растительных сообществ степного пояса котловины – куэстовый массив на юго-восточном берегу оз. Иткуль (рис. 1). На ключевом участке в 2006 г. авторами выполнено 22 геоботанических описания. Составлена карта растительности ключевого участка.

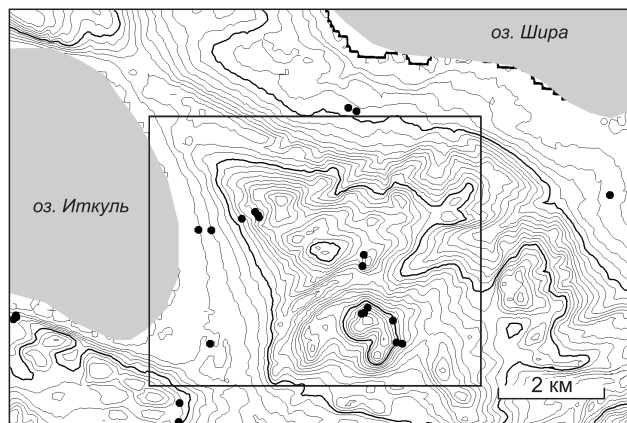


Рис. 1. Карта ключевого участка.

Прямоугольником выделен ключевой участок. Точками обозначены локалитеты геоботанических описаний. Горизонталы проведены через 10 м. Выделены горизонталы 400, 500 и 600 м над ур. м.

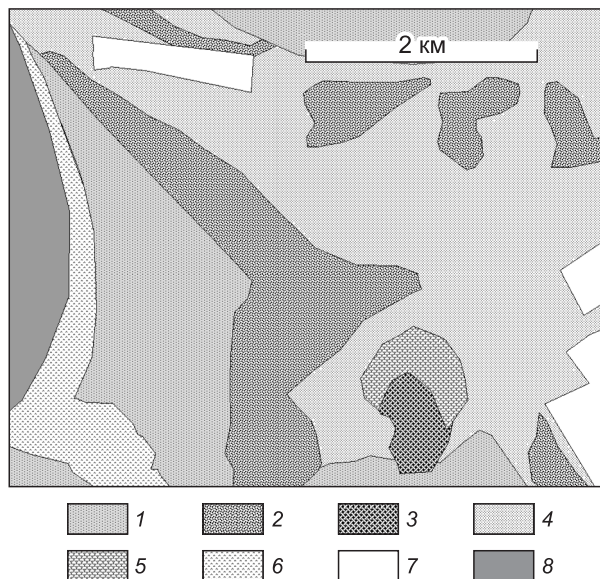


Рис. 2. Карта растительности ключевого участка.

1 – полидоминантные дерновинно-злаковые степи; 2 – низкотравные каменистые степи; 3 – кобрезиевые низкотравные каменистые степи; 4 – разнотравно-дерновинно-злаковые степи; 5 – злаково-разнотравные луговые степи с березовыми остепненными лесами; 6 – солончаковатые луга; 7 – пашни; 8 – оз. Иткуль.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основная часть территории ключевого участка расположена на территории степного кластера заповедника “Хакасский”. До заповедования он интенсивно использовался как пастбище для овец. В северной части небольшие участки были распаханы. В настоящее время степная растительность почти полностью восстановилась и несет лишь небольшие отпечатки бывшего активного хозяйственного использования.

К берегу оз. Иткуль в северной части ключевого участка подходит куэстовая гряда, ориентированная с северо-запада на юго-восток. Его юго-западный крутой склон обращен к озеру. Северо-восточный пологий склон постепенно сливается с равнинными пространствами. Куэстовая гряда прерывается вытянутым понижением, занятым цепочкой усыхающих мелких озер.

Расположенные между озером и куэстовой грядой пролювиально-делювиальные шлейфы представляют собой слабонаклонные, почти равнинные участки с развитым почвенным покровом. На них фон образуют полидоминантные дерновинно-злаковые степи (рис. 2, № 1; таблица, № 8–11). В прошлом в результате перевыпаса на их месте были широко распространены их антропогенные варианты – холодно-полынные степи. Злаковую основу описываемых степей образуют крупнодерновинные (*Achnatherum sibiricum*, *Stipa capillata*), мелкодерновинные (*Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Stipa krylovii*) и корневищные (*Elytrigia repens*) виды. По-прежнему

одним из доминантов является *Artemisia frigida*. Немногочисленное и необильное разнотравье представлено лугово-степными (*Silene repens*) и степными (*Heteropappus altaicus*) видами. Постоянное присутствие *Iris biglumis* свидетельствует о близко залегающих засоленных грунтовых водах. Травостой равномерный, аспект зеленый, соломенные тона он приобретает в засуху. Проективное покрытие (ПП) составляет 70–80 %. Верхний подъярус (ПП 20 %) сложен генеративными побегами злаков (в заповедных условиях его высота достигает 70–80 см), в среднем подъярусе (ПП 40 %, высота 30 см) сосредоточены их вегетативные побеги. В нижнем подъярусе (ПП до 40 %, высота 5–7 см) доминирует *Artemisia frigida*.

В рамках эколого-фитоценотической классификации ненарушенные сообщества рассматривались в группе формаций крупнодерновинных степей (формация тырсовых степей), более деградированные варианты – в группе формаций мелкодерновинных степей (формация полидоминантных мелкодерновинных степей) (Растительный покров..., 1976). В рамках эколого-флористической классификации полидоминантные дерновинно-злаковые степи отнесены к асс. *Artemisia glaucae*–*Caricetum pediformis typicum* Makunina 2006 (Макунина, 2006).

К шлейфу склона обращены крутые склоны куэстовой гряды. Они характеризуются неправильно-ступенчатым рельефом. Почти вертикальные “бока ступенек” представляют собой выходы коренных пород,

Геоботанические описания разных типов растительных сообществ ключевого участка

Номер в таблице	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Экспозиция, град.	210	210	100	290	120	270	140	-	240	230	-	-	-	250	100	110	-	340	340	350	-	-
Крутизна склона, град.	15	6	3	7	17	30	12	-	3	3	-	-	-	5	7	12	-	10	5	12	-	-
Проективное покрытие травостоя, %	40	50	60	60	60	50	50	70	80	70	70	90	80	85	75	70	90	80	90	70	90	90
Число видов	34	47	43	43	46	56	36	38	39	42	35	30	46	50	46	30	38	62	54	53	41	24
Номер легенды	2			3			1			4			5			6						

Степные мелкостернодерновые злаки

<i>Stipa krylovii</i>	.	1	3	1	3	1	3	3	3	3	.	.	3	1	1	3	4	1
<i>Festuca valesiaca</i>	2	1	1	3	2	.	.	3	3	3	4	1	4	3	3	3	1	3	3	.	.	.
<i>Koeleria cristata</i>	3	1	3	3	3	3	1	2	.	3	2	.	2	.	2	3	.	1
<i>Agropyron cristatum</i>	.	3	.	3	1	3
<i>Poa botryoides</i>	2	1	.	.	1	2	.	2	1	.	2	.	3	.	.	2
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	.	1	1	1	1	.	.	2	1	1	.	.	1	.	.	1

Степные крупностернодерновые злаки

<i>Helictotrichon desertorum</i>	.	1	3	3	3	1	.	.	.	3	.	.	3	3	3	4	3	3	3	3	.	.	.
<i>Achnatherum sibiricum</i>	.	4	.	3	1	.	1	5	4	1	3	1	2	2	1	3	3	.	3	.	.	.	
<i>Stipa capillata</i>	1	.	4	1	.	.	.	

Лугово-степные и луговые злаки

<i>Poa angustifolia</i>	2	3	1	.	4	.	2	.	.	1	2	2	.	1	.
<i>Elytrigia repens</i>	1	3	3	3	3	3	2	1	.	2	.	1	1	1	.
<i>Bromopsis inermis</i>	3	3	1	3	2	1	1	2	1	1	.	.	.

Лугово-степные виды (мезоксерофиты)

<i>Galium verum</i>	.	1	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1	1	3	1	.	1	2	1	1	1	.
<i>Carex pediformis</i>	3	3	1	1	2	.	.	1	.	1	1	.	1	1	1	1	1	2	.	1	.	.
<i>Schizonepeta multifida</i>	.	1	1	1	1	1	.	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	.	.
<i>Thalictrum foetidum</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	.	1	.	.	.	1	1	1	1	2	1	3	.	.
<i>Aster alpinus</i>	1	.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	1	.	.	.
<i>Gentiana decumbens</i>	.	1	1	1	.	1	1	.	.	1	.	.	1	.	1
<i>Leontopodium ochroleucum</i>	1	2	2	1	.	.	1	.	.	1	.	.	1	1	.	.	.	1

Петрофитное разнотравье

<i>Hedysarum turczaninovii</i>	1	1	1	1	.	1	1	1	.	1	1	.	1
<i>Kitagawia baicalensis</i>	1	1	1	1	1	3	2	1	1	.	1
<i>Pulsatilla turczaninovii</i>	2	1	.	.	2	1	1	1	.	.	1
<i>Thymus serpyllum</i>	1	1	1	3	1	2	3	.	.	.	1
<i>Stevenia cheiranthoides</i>	1	1	1	1	1	1	1	.	.	.	1	1
<i>Elytrigia geniculata</i>	3	2	1	3	.	3	2
<i>Youngia tenuifolia</i>	1	1	1	1	2	1	2
<i>Silene jeniseensis</i>	.	1	1	1	1	1	1
<i>Potentilla sericea</i>	1	1	1	.	1	1	1	1
<i>Gypsophila patinii</i>	1	1	1	.	1	2	1
<i>Arctogeron gramineum</i>	1	1	.	1	1	1	1
<i>Alyssum obovatum</i>	1	1	1	1	.	1	1
<i>Polygala tenuifolia</i>	1	1	.	1	1	1	1
<i>Orostachys spinosa</i>	1	.	.	.	1	2	1
<i>Androsace dasyphylla</i>	1	1	.	.	.	1	1
<i>Eritrichium jeniseense</i>	.	1	1	.	.	1
<i>Dracocephalum discolor</i>	.	1	1	1	.	.	1
<i>Delphinium grandiflorum</i>	1	.	1	.	.	1	.	1
<i>Oxytropis nuda</i>	1	1	.	.	.	1	1
<i>Kobresia filifolia</i>	.	.	.	1	.	3	4
<i>Festuca lenensis</i>	2	3
<i>F. sibirica</i>	.	.	2	.	.	1	1

Степные виды

<i>Ephedra monosperma</i>	1	1	.	.	.	1	1
<i>Potentilla acaulis</i>	1	1	1	1	1	.	2	1	1

Номер в таблице	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Экспозиция, град.	210	210	100	290	120	270	140	-	240	230	-	-	-	250	100	110	-	340	340	350	-	-
Крутизна склона, град.	15	6	3	7	17	30	12	-	3	3	-	-	-	5	7	12	-	10	5	12	-	-
Проективное покрытие травостоя, %	40	50	60	60	60	50	50	70	80	70	70	90	80	85	75	70	90	80	90	70	90	90
Число видов	34	47	43	43	46	56	36	38	39	42	35	30	46	50	46	30	38	62	54	53	41	24
Номер легенды	2				3			1				4					5			6		
<i>Heteropappus altaicus</i>	.	2	.	1	1	1	.	1	3	1	.	.	.	1
<i>Artemisia frigida</i>	3	1	2	3	3	3	.	4	4	3	.	.	.	1	1
<i>Goniolimon speciosum</i>	1	1	.	1	1	1	.	.	.	1	.	.	1	1
<i>Bupleurum bicaule</i>	.	1	1	.	1	1	1	.	1
<i>Adenophora stenanthina</i>	.	.	1	.	.	1	1	.	1	.	1	1	1	1	1	.	1
<i>Dianthus versicolor</i>	1	1	.	.	.	1	1	.	1	1	1	.	.	1	1	.	.	.
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	.	.	1	1	1	1	1	1	1	.	1	.	.	.
<i>Peucedanum vaginatum</i>	1	1	1	.	.	1	1	1	1	.	1	1	.	.	.
<i>Bupleurum scorzonerifolium</i>	.	.	.	1	.	.	.	1	1	1	.	1	.	1	.	1	1
<i>Potentilla bifurca</i>	1	1	1	.	.	1	2	1	1	1	1	1	.	.	.
<i>Artemisia glauca</i>	1	1	1	.	2	1	1	1	1	4	1
<i>Thermopsis lanceolata</i>	1	1	.	2	1	1	1	3	3	.	1	.	.	.
<i>Лугово-степные виды (ксеромезофиты)</i>																						
<i>Phlomis tuberosa</i>	.	.	.	1	1	.	.	.	2	3	.	1	2	3	2	2	2	1	1	.	.	.
<i>Galatella macrosciadia</i>	1	2	2	5	2	3	2	2	.	.	1	.	.	.
<i>Artemisia tanacetifolia</i>	.	.	1	1	1	1	3	1	3	3	3	3	2	.	.
<i>Potentilla longifolia</i>	1	.	.	3	1	1	1	1	1	1
<i>Iris ruthenica</i>	1	.	.	1	.	.	3	1	3	.	2	3	3	3	.	.	.
<i>Phleum phleoides</i>	1	.	.	1	.	2	3	1	.	3	2	1	.	.	.
<i>Allium strictum</i>	1	1	.	.	1	1	1	.	.	1	1	1	1	1	.	.
<i>Tephrosia integrifolia</i>	1	.	.	1	.	1	1	.	1	1	1	1	.	.	.
<i>Galatella angustissima</i>	1	1	1	.	3	1	.	1	.	.
<i>Bupleurum multinerve</i>	1	1	2	.	.	1	1	1	.	.
<i>Artemisia gmelinii</i>	1	1	1	.	1	1	.	1
<i>Poa transbaicalica</i>	2	.	1	3	3	2	.	.
<i>Anemone sylvestris</i>	1	.	.	.	1	.	.	2	1	3	.	.	.
<i>Aconitum barbatum</i>	1	.	.	1	3	2	1	.	.
<i>Pulsatilla patens</i>	1	.	1	.	.	2	2	.	.	.
<i>Potentilla flagellaris</i>	1	1	.	.	.
<i>Gentianopsis barbata</i>	1	1	.	.	.
<i>Agrostis vinealis</i>	1	1	1	.	.
<i>Veratrum nigrum</i>	2	1	2	.	.
<i>Elymus gmelinii</i>	1	1	3	2	1	.
<i>Луговые виды</i>																						
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1	1	1	3	3
<i>Vicia cracca</i>	1	1	1	1	1	1	.
<i>Filipendula ulmaria</i>	3	3	3	.	.
<i>Galium boreale</i>	1	1	1	1	.	.
<i>Geranium pratense</i>	1	1	1	1	1	.
<i>Campanula glomerata</i>	1	1	.	.	.
<i>Saussurea controversa</i>	3	2	.	.	.
<i>Лесные и лугово-лесные виды</i>																						
<i>Primula cortusoides</i>	1	1	.	.	.
<i>Betula pendula</i>	5	.
<i>Rubus saxatilis</i>	1	.	3	.	.
<i>Paeonia anomala</i>	3	.	.
<i>Crataegus sanguinea</i>	2	.	.
<i>Trisetum sibiricum</i>	2	.	.
<i>Hieracium umbellatum</i>	1	.	1	.	.
<i>Poa sibirica</i>	1	.	.

Номер в таблице	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
Экспозиция, град.	210	210	100	290	120	270	140	–	240	230	–	–	–	250	100	110	–	340	340	350	–	–	
Крутизна склона, град.	15	6	3	7	17	30	12	–	3	3	–	–	–	5	7	12	–	10	5	12	–	–	
Проективное покрытие травостоя, %	40	50	60	60	60	50	50	70	80	70	70	90	80	85	75	70	90	80	90	70	90	90	
Число видов	34	47	43	43	46	56	36	38	39	42	35	30	46	50	46	30	38	62	54	53	41	24	
Номер легенды	2					3			1			4					5			6			
<i>Elymus caninus</i>	1	.	.	
<i>Agrimonia pilosa</i>	.	.	1	1	.	.	
<i>Lilium pilosiusculum</i>	1	.	1	1	.	1	1	.	.	.	1	.	.	
<i>Senecio nemorensis</i>	1	.	.	
<i>Vicia sepium</i>	1	.	.	
<i>Polygonatum odoratum</i>	1	.	1	.	.	
<i>Rosa acicularis</i>	1	.	1	.	.	
<i>R. majalis</i>	1	.	.	
<i>Atragene sibirica</i>	1	.	.	
<i>Lathyrus pisiformis</i>	1	.	.	
<i>Heracleum dissectum</i>	1	.	.	
<i>Maianthemum bifolium</i>	1	.	.	
<i>Geranium pseudosibiricum</i>	1	.	.	
<i>Луговые и лугово-болотные виды</i>																							
<i>Agrostis gigantea</i>	3	6
<i>Potentilla anserina</i>	3	3
<i>Parnassia palustris</i>	1	3
<i>Виды засоленных лугов</i>																							
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	3	4
<i>Carex panicea</i>	1	3	1
<i>Cirsium esculentum</i>	1	2
<i>Artemisia laciniata</i>	1	1	1
<i>Lomatogonium rotatum</i>	1	1
<i>Primula longiscapa</i>	1	1
<i>Ligularia abakanica</i>	2	.
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	2	.
<i>Allium schoenoprasum</i>	1	.
<i>Carex diluta</i>	2	.
<i>Halerpestes salsuginos</i>	3
<i>Carex songorica</i>	3
<i>Plantago cornuti</i>	1
<i>Juncus salsuginosus</i>	1
<i>Glaux maritima</i>	1
<i>Plantago salsa</i>	1
<i>Прочие виды</i>																							
<i>Veronica pinnata</i>	1	1
<i>Serratula marginata</i>	.	1	1
<i>Astragalus ionae</i>	.	1	.	.	.	1
<i>Minuartia verna</i>	1	1
<i>Euphorbia subcordata</i>	1	1
<i>Artemisia commutata</i>	1	.	.	.	1	1	.	1
<i>Allium stellerianum</i>	2	1	1	.	.	1	1	.	1	.	1	
<i>Scutellaria scordiifolia</i>	.	1	.	1	1	.	.	1	1	1	1	
<i>Viola dissecta</i>	.	.	1	.	1	1	.	.	1	1	.	1	1	1	.	.	.	
<i>Dendranthema zawadskii</i>	1	.	1	.	.	1	3	
<i>Androsace septentrionalis</i>	1	.	1	1	1	1	.	1	1	.	1	
<i>Chamaerhodos erecta</i>	1	1	.	1	1
<i>Astragalus adsurgens</i>	1	.	1	.	.	1	.	1	2	1	.	.	.	1	.	.	.	
<i>Caragana pygmaea</i>	.	.	.	1	2	1	.	.	.	1	1	
<i>Saussurea salicifolia</i>	.	1	.	1	.	.	1	.	.	1

Номер в таблице	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Экспозиция, град.	210	210	100	290	120	270	140	–	240	230	–	–	–	250	100	110	–	340	340	350	–	–
Крутизна склона, град.	15	6	3	7	17	30	12	–	3	3	–	–	–	5	7	12	–	10	5	12	–	–
Проективное покрытие травостоя, %	40	50	60	60	60	50	50	70	80	70	70	90	80	85	75	70	90	80	90	70	90	90
Число видов	34	47	43	43	46	56	36	38	39	42	35	30	46	50	46	30	38	62	54	53	41	24
Номер легенды	2			3			1			4				5			6					
<i>Gentiana squarrosa</i>	.	1	1	1	.	.	1	.	.	1
<i>Thalictrum petaloideum</i>	1	1	.	1	1	.	1
<i>Allium rosum</i>	.	.	.	1	1	1	.	.	.	1	.	.	.	1	.	1
<i>Carex duriuscula</i>	.	1	4	1	1
<i>Veronica incana</i>	.	.	1	.	1	.	.	1	.	.	1	.	1	.	1	1	.	1
<i>Iris biglumis</i>	.	3	.	1	.	.	.	2	1	.	3	1	.	1	1	.
<i>Dracocephalum nutans</i>	1	.	.	.	1	.	1	1	.	1	.	1
<i>Achillea asiatica</i>	1	1	.	3	.	1	.	.	1	1	1	1	1	.
<i>Astragalus versicolor</i>	1	1	.	.	.	1
<i>Thalictrum minus</i>	1	1	.	1	.	3
<i>Erigeron acris</i>	1	1	.	1	1	.
<i>Silene repens</i>	1	1	.	1	1	1	.	.	.
<i>Hierochloe glabra</i>	1	1	1	1
<i>Medicago falcata</i>	2	.	1	.	.	2	1	.	.	.
<i>Oxytropis strobilacea</i>	1	1	.	1
<i>Astragalus danicus</i>	1	.	1
<i>Campanula sibirica</i>	1	.	1
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	1	.	1	.	.	1	.	1	.	.
<i>Carex supina</i>	3	1	3	1	.	.
<i>Aconitum anthoroideum</i>	1	.	.	.	1	.	.
<i>Calamagrostis epigeios</i>	1	1	2

Единично отмечены: *Adenophora lamarckii*: 18.1; *A. rupestris*: 7.1; *Allium clathratum*: 6.1; *A. vodopjanovae*: 5.1; 16.1; *Alyssum lenense*: 6.1; *Anagallidium dichotomum*: 17.1; *Androsace maxima*: 8.1; *Angelica tenuifolia*: 22.1; *Artemisia anethifolia*: 11.2; *A. scoparia*: 13.1; *Bistorta vivipara*: 21.1; *Cerastium arvense*: 6.1; 8.1; *Cirsium setosum*: 9.1; *Cotoneaster melanocarpus*: 18.1; 20.1; *Dracocephalum fruticulololum*: 8.1; *Eleocharis species*: 22.2; *Elytrigia gmelinii*: 4.1; *Epilobium palustre*: 21.1; *Equisetum palustre*: 21.1; *Euphorbia tshuiensis*: 3.1; *Euphrasia parviflora*: 11.1; 19.1; *Festuca rubra*: 21.3; *Fragaria viridis*: 15.3; 18.1; 20.1; *Gentianella amarella*: 19.1; 21.1; *Gentianopsis ciliata*: 21.1; *Geum aleppicum*: 12.1; *Halenia corniculata*: 21.1; *Helictotrichon pubescens*: 18.1; 20.2; *H. schellianum*: 11.3; *Heteropappus biennis*: 5.1; *Inula salicina*: 14.1; *Iris humilis*: 1.1; *Kadenia salina*: 21.1; *Koeleria delavignei*: 21.3; *Lactuca sibirica*: 22.1; *Lathyrus pratensis*: 20.1; 21.1; *Lilium pumilum*: 3.1; *Linaria debilis*: 18.1; *Linum perenne*: 19.1; *Lychnis sibirica*: 7.1; *Onobrychis arenaria*: 4.1; 10.1; 14.1; 19.2; *Oxytropis oxyphylla*: 4.1; *O. setosa*: 6.1; *Panzerina canescens*: 9.1; *Pedicularis sibirica*: 19.1; 20.1; *Phragmites australis*: 22.1; *Plantago urvillei*: 8.1; 14.1; 19.1; *Polygala comosa*: 14.1; 18.1; *P. sibirica*: 13.1; *Potentilla elegantissima*: 13.1; *Puccinellia tenuiflora*: 22.1; *Ranunculus polyanthemus*: 21.1; *R. propinquus*: 21.1; *Rhinanthus vernalis*: 21.2; *Rumex aquaticus*: 21.1; *R. thyrsoflorus*: 6.1; 19.1; *Salix alba*: 21.2; *Scorzonera austriaca*: 5.1; *Scorzonera radiata*: 20.1; *Seseli libanotis*: 18.1; 20.1; *Sibbaldianthe adpressa*: 4.1; *Sium suave*: 22.1; *Stellaria graminea*: 21.1; *Stipa pennata*: 15.3; *Taraxacum erythrospermum*: 18.1; *Thalictrum simplex*: 21.3; *Thesium refractum*: 5.1; *Tragopogon orientalis*: 19.1; *Triglochin maritimum*: 22.1; *Valeriana rossica*: 17.1; 18.1; *Veronica longifolia*: 14.1; *Vicia multicaulis*: 15.1; *Viola montana*: 20.1; *Xanthopaemelia camschadalis*: 6.1.

Данные по проективному покрытию видов представлены 7-балльной шкалой: 1 – до 1 %, 2 – 1–5, 3 – 6–10, 4 – 11–25, 5 – 26–50, 6 – 51–75, 7 – 76–100 %. Названия контуров приведены в тексте и на рис. 2.

кое-где покрытых несформированной петрофитной растительностью. “Ступеньки” – пологие участки склонов – покрыты слоем щебня, занимающим от 40 до 70 % площадки. Они заняты низкотравными степями (см. рис. 2, 2; таблица, № 1–5). Красочный вид эти сообщества приобретают только ранним летом, когда цветет основная часть петрофитного разнотравья, большую часть лета степи имеют унылый серый оттенок, создаваемый главным образом цветом щебня. В составе травостоя преобладают петрофитные виды. Основным является нижний подъярус

(ПП до 50 %), он состоит из низких петрофитов (*Arctogeron gramineum*, *Androsace dasyphylla*, *Alyssum obovatum*, *Thymus serpyllum*). Растения не превышают по высоте 3 см и почти не возвышаются над щебнем. *Hedysarum turczaninovi*, *Kitagawia baicalensis* и другие виды петрофитного разнотравья образуют средний подъярус (ПП 20 %, высота 15 см). Высота верхнего, разреженного подъяруса (ПП до 5 %) немногим превышает 30 см. Он сложен генеративными побегами петрофитно-степных (*Elytiglia geniculata*) и степных (*Koeleria cristata*, *Stipa krylovii*) злаков.

Особенностью этих степей является заметное участие в травостое перигляциально-степных реликтов – низкотравных петрофитных видов *Arctogeron gramineum*, *Androsace dasyphylla* (Ревердатто, 1940). В системе эколого-фитоценотической классификации низкотравные каменистые степи описаны как серии петрофитных группировок настоящих степей (Растительный покров..., 1976). В рамках эколого-флористической классификации они отнесены к асс. *Androsaco dasyphyllae-Caricetum pediformis* Korolyuk et Makunina 1998 (Королюк, Макунина, 1998).

Северо-восточный склон куэстовой гряды, положение снижающийся к северу, осложнен отдельными прерывающимися каменистыми “цепочками”. Основная площадь склона занята разнотравно-дерновинно-злаковыми степями (см. рис. 2, 4; таблица, № 12–17). Доминирующее положение занимают крупнодерновинные (*Achnatherum sibiricum*, *Helictotrichon desertorum*, *Stipa capillata*), мелкодерновинные (*Festuca valesiaca*) и корневищные (*Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*). Постоянно встречаются виды лугово-степного (*Artemisia glauca*, *A. tanacetifolia*, *Carex pediformis*, *Iris ruthenica*, *Phlomis tuberosa*) и в меньшей степени степного (*Potentilla bifurca*, *Thermopsis lanceolata*) разнотравья. На протяжении всего лета они имеют зеленый аспект, создаваемый злаками. Его разнообразят отдельные красочные пятна цветущего разнотравья. Травостой равномерный, проективное покрытие варьирует от 70 до 90 %. Основная доля травостоя (ПП 70–90 %) сосредоточена в среднем подъярусе (30 см), сложенном главным образом вегетативными побегами злаков. Довольно густой верхний подъярус (ПП 20–30 %, высота 70–80 см) сложен генеративными побегами крупнодерновинных и корневищных злаков и высоким разнотравьем (*Artemisia glauca*). Иногда бывает выражен нижний подъярус (5–7 см), его проективное покрытие редко достигает 20 %.

В системе эколого-фитоценотической классификации эти сообщества в группе формаций крупнодерновинных степей (овсецовые степи) (Растительный покров..., 1976). В рамках эколого-флористической классификации они отнесены к асс. *Artemisia glaucae-Caricetum pediformis iridetosum ruthenicae* (Макунина, 2006).

Отдельные вершины куэстовой гряды на ключевом участке достигают 670 м над ур. м. Выше 600 м структура растительного покрова изменяется. На южных крутых каменистых ступенчатых склонах фон образуют кобрезиевые низкотравные каменистые степи (см. рис. 2, 3; таблица, № 6, 7) – характерный элемент растительности лесостепного пояса Июсо-Ширинской котловины. Их травостой несколько отличается от описанных выше низкотравных каменистых степей. Фон создают доминанты среднего яруса (ПП 40 %, высота 20 см) *Kobresia filifolia*, *Festuca lenensis*. Гуще и выше становится верхний подъярус (ПП 15 %, высота 40–45 см). Помимо перигляциально-

степных реликтов – низкотравных петрофитных видов *Arctogeron gramineum*, *Androsace dasyphylla*, заметную роль в их травостое играют гляциальные реликты (Ревердатто, 1940): *Kobresia filifolia*, *Festuca lenensis*.

На северных склонах полидоминантные дерновинно-злаковые степи уступают место злаково-разнотравным луговым степям (см. рис. 2, 5; таблица, № 18, 19). Основу их травостоя образует разнотравье, представленное многочисленными лугово-степными (*Aconitum barbarum*, *Bupleurum multinerve*, *Fragaria viridis*) и луговыми (*Filipendula ulmaria*, *Sanguisorba officinalis*) видами. Из злаков постоянно встречаются *Elymus gmelinii*, *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon desertorum*, *Phleum phleoides*. Луговые степи на протяжении всего лета имеют красочный аспект, цвета которого определяются цветущими видами. Травостой равномерный, проективное покрытие в среднем составляет 80–90 %. Основная масса травостоя сосредоточена в среднем подъярусе (ПП 60–80 %, высота 30 см), сложенном многочисленным разнотравьем. Разреженный верхний подъярус (ПП 15 %, высота 80 см) образует высокое разнотравье (*Aconitum barbatum*) и генеративные побеги злаков. Несколько больше покрытие нижнего подъяруса (ПП 30 %, высота 15 см), состоящего из *Carex pediformis* и невысокого разнотравья (*Fragaria viridis*, *Iris ruthenica*). В рамках эколого-флористической классификации луговые степи отнесены к асс. *Bupleuro multinervi-Helictotrichetum desertorum* Makunina in Korolyuk et Makunina 2001 (Королюк, Макунина, 2001).

Вблизи вершин на крутых вогнутых северных склонах встречаются небольшие “висячие” остепненные березовые леса (см. рис. 2, 5; таблица, № 20). Они разрежены, сомкнутость составляет 0.3–0.4. Древостой образуют березы высотой 8–10 м. Густой травостой (ПП 70 %, высота 30 см) сложен преимущественно видами луговых степей, лугово-лесные виды (*Heraclium dissectum*, *Geranium pseudosibiricum*) встречаются единично.

В растительном покрове разделяющего куэстовые гряды понижения с небольшими озерами преобладают солончаковатые луга (см. рис. 2, 6; таблица, № 21, 22). Их проективное покрытие составляет 80–90 %. Пятнистость травостоя связана с разной степенью увлажнения, засоления и главным образом с сильной антропогенной нагрузкой в прошлом. Высокий (до 100 см) первый подъярус разрежен (ПП 10 %). Он сложен генеративными побегами злаков-доминантов: *Agrostis gigantea*, *Hordeum brevisubulatum*. Второй подъярус (50 см высотой, ПП 30–40 %) образуют вегетативные побеги злаков и осоки (*Carex panicea*, *C. songorica*). В третьем подъярусе (20 см высотой, ПП 50 %) доминирует галофильное разнотравье (*Cirsium esculentum*, *Halerpestes salsuginosa*, *Primula longiscapa*). Местные особенности солончаковатых лугов отражает присутствие в травостое высокогорного *Lomatogonium rotatum*.

Таким образом, степной пояс занимает центральную, основную часть Июсо-Ширинской котловины до 600 м над ур. м. Фоновым типом являются полидоминантные дерновинно-злаковые степи. Они покрывают нераспаханные равнинные пространства и, в зависимости от интенсивности использования, представлены крупнодерновинными или мелкодерновинными вариантами. Чем больше пастбищная нагрузка, тем выше степень участия мелкодерновинных видов.

Растительный покров останцов и куэстов зависит от крутизны и экспозиции их склонов. На крутых

щебнистых склонах световых экспозиций представлены низкотравные каменистые степи, на теневых пологих склонах фон создают разнотравно-дерновинно-злаковые степи.

Абсолютная высота 600 м, представляющая нижнюю границу лесостепного пояса на периферии котловины, является значимой и в степном поясе. Выше нее на теневых склонах преобладают луговые степи, вблизи вершин на крутых вогнутых склонах местами встречаются небольшие участки остепненных березовых лесов.

ЛИТЕРАТУРА

- Королюк А.Ю., Макунина Н.И. Низкотравные каменистые степи Северо-Минусинской котловины: Ассоциация *Androsaco dasyphyllae*-*Caricetum pediformis* ass. nov. // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 7. С. 119–127.
- Королюк А.Ю., Макунина Н.И. Луговые степи Алтае-Саянской горной области. Порядок *Stipetalia sibiricae* Arbuzova et Zhitl. ex Korolyuk et Makunina, союз *Aconit*
to barbati-*Poion transbaicalicae* all. nov. // Krylovia. 2001. Т. 3, № 2. С. 35–49.
- Макунина Н.И. Степи Минусинских котловин // Turczaninowia. 2006. Т. 9, вып. 4. С. 112–144.
- Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 423 с.
- Ревердатто В.В. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири // Сов. ботаника. 1940. № 2. С. 48–64.

ЛАНДШАФТООБРАЗУЮЩАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ МЕЛАФИРОВОЙ ПОДКОВЫ (КЕМЕРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Н.Н. Лашинский¹, Н.И. Макунина¹, О.Ю. Писаренко¹, А.Ф. Гуляева²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: nick_lash@mail.ru

²Кузбасская государственная педагогическая академия,
654027, Новокузнецк, ул. Алексея Кузнецова, 6

Описаны основные типы растительных сообществ Тарадановского увала, Ажendarовского и Салтымаковского хребтов. Они относятся к 5 ассоциациям и 1 сообществу из 4 классов эколого-флористической классификации. Охарактеризована пространственная структура растительного покрова каждого горного сооружения.

Ключевые слова: леса, луга, высокотравья, классификация, Кемеровская область.

LANDSCAPE-FORMING VEGETATION OF MELAFIR HORSESHOE NORTHERN PART (KEMEROVO OBLAST)

N.N. Lashchinsky¹, N.I. Makunina¹, O.Yu. Pisarenko¹, A.F. Gulyaeva²

¹Central Siberian Botanical Garden SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: nick_lash@mail.ru

²Kuzbass State Pedagogical Academy,
654027, Novokuznetsk, Alexeya Kuznetsova str., 6

The basic types of vegetation communities on Taradanovsky, Azhendarovsky and Saltymakovsky mountain ridges are described. They belong to 5 associations and 1 community from 4 classes of Braun-Blanquet classification. The spatial structure of every mountain ridge is characterized.

Key words: forests, meadows, tall herb communities, classification, Kemerovo oblast.

ВВЕДЕНИЕ

В Кузнецкой котловине, занимающей центральную часть Кемеровской области, имеется оригинальная, довольно обособленная структура, называемая “горы Мелафировой подковы”. Она представляет собой серию вытянутых низкогорных хребтов, стыкующихся в линию, несколько напоминающую в общем очертании открытую на запад подкову (Файнер, 1969). Низкогорные системы являются краями крупной базальтовой мульды пермского возраста. Они сложены базальтами, слабовыветрелыми с поверхности и перекрытыми тонким чехлом четвертичных отложений, преимущественно субаэрального генезиса (Кутолин, 1963). В состав “подковы” входят Караканский хребет, Абинские горы, хребты Узун, Салтымаковский, Ажendarовский и Тарадановский увал.

Северная часть “Мелафировой подковы” имеет субширотное простираие и состоит из последовательно сменяющих друг друга с запада на восток Тарадановского увала, Ажendarовского и Салтымаков-

ского хребтов. Все три системы, несмотря на тесный контакт, обособлены геоморфологически и обладают рядом индивидуальных особенностей.

Тарадановский увал начинается на западе в центральной части Кузнецкой котловины (в районе с. Демьяновка). Он вытянут с запада на восток на 30 км в виде пологой дуги, выгнутой на юго-запад. Увал практически утратил черты горной системы и представляет собой невысокую гряду холмов, глубоко рассеченных овражно-балочной сетью. Гряда незначительно повышается с запада на восток, абсолютные высоты увеличиваются от 280 до 320 м над ур. м. От соседнего Ажendarовского хребта Тарадановский увал отделяет долина верхнего течения р. Южная Уньга. Природа увала сильно преобразована деятельностью человека. В западной части большие пространства заняты горно-добывающими карьерами и отвалами, выровненные водоразделы в восточной части были практически полностью распаханы. Фрагменты естественной

растительности сохранились в разветвленных системах логов и оврагов, а также в верховьях малых рек.

Ажандаровский хребет расположен между долинами рек Южная Уньга и Томь. В рельефе отчетливо выражен его крутой линейный северный склон протяженностью 21.5 км с запада на восток, возвышающийся на 150–180 м над окружающей равниной. Западным окончанием хребта можно рассматривать гору Елбак (401 м над ур. м.), восточным – борт долины р. Томь. В осевой части хребта высоты также незначительно повышаются на восток до 490 м над ур. м. Южный склон хребта пологий, сильно расчлененный густой сетью глубоко врезанных эрозионных долин малых притоков Томи и Ини. Длина склона составляет 15–17 км. От холмисто-увалистой равнины, занимающей внутреннюю часть “подковы”, Ажандаровский хребет отделен долиной р. Иня. Хребет полностью покрыт лесной растительностью. По долинам малых рек в нижнем их течении встречаются небольшие массивы низинных болот. Исходные темнохвойные, преимущественно пихтовые леса пройдены сплошными рубками и на большей части хребта замещены вторичными осиновыми молодняками.

Самым восточным и наиболее крупным образованием в составе северной ветви “Мелафировой подковы” является Салтымаковский хребет. Общая его протяженность с запада на восток составляет 43 км. Хребет хорошо выражен в рельефе в виде пологой дуги, выгнутой на северо-восток, и отделяется на западе от Ажандаровского хребта долиной р. Томь, а на востоке от Кузнецкого Алатау – долиной р. Верхняя Атласка. Отчетливо выражена асимметрия склонов хребта: северный склон – крутой и короткий, южный – более пологий и длинный. Высоты хребта со-

ставляют от 500 до 730 м над ур. м. с наибольшими отметками в центральной его части. Северный склон дренируется притоками р. Тайдон, а южный склон – притоками р. Томь. Природа хребта в наименьшей степени испытала воздействие человека. Хотя более доступный северный склон нарушен массовыми рубками, на южном склоне отмечаются лишь локальные очаги человеческого воздействия.

По мере приближения к Кузнецкому Алатау заметно повышается увлажненность, климат изменяется от умеренно влажного на Тарадановском увале до очень влажного на Салтымаковском хребте: годовое количество осадков увеличивается от 500 до 800 мм/год. Соответственно уменьшается теплообеспеченность: сумма температур выше 10 °С на западе достигает 1800°, на востоке составляет 1500 °С, среднегодовые температуры – от 0.5 до –1.5 °С (Трофимов, 1975).

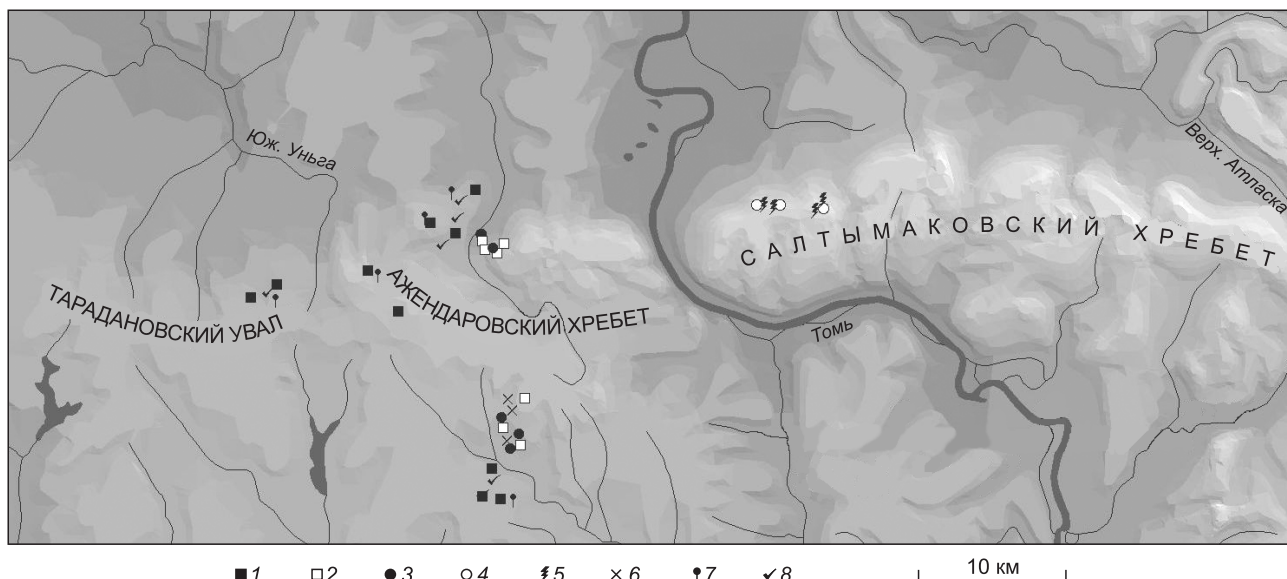
Таким образом, северная часть “Мелафировой подковы” имеет протяженность 94 км и состоит из трех горных систем. В направлении с запада на восток наблюдаются четыре отчетливых градиента:

- географический – от центра Кузнецкой котловины к ее восточной периферии и предгорьям Кузнецкого Алатау;
- высотный – от 280 м над ур. м. на западе до 720 м над ур. м. на востоке;
- гидротермический – от умеренно увлажненно-умеренно теплого климата на Тарадановском увале до очень влажного умеренно холодного – на Салтымаковском хребте;
- градиент антропогенной трансформации – от глубоко нарушенных ландшафтов Тарадановского увала до практически девственных участков южного склона Салтымаковского хребта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения растительного покрова в каждой из трех горных систем были заложены тестовые полигоны (см. рисунок), на которых с 2008 по 2010 г. детально-маршрутными методами выполнены геоботанические описания основных ландшафтообразующих типов растительности. В целом массив данных составил 98 стандартных описаний, выполненных по единой методике. Описания были внесены в интегрированную ботаническую информационную систему (IBIS) (Зверев, 2007) и обработаны по методу эколого-флористической классификации. Установлен статус выделенных фитоценозов и их синтаксономическое положение. Классификация проведена по методике Браун–Бланке (Westhoff, Maarel, 1973). Данные по

проективному покрытию (ПП) видов в таблицах представлены 7-балльной шкалой: 1 – до 1 %, 2 – 1–5, 3 – 6–10, 4 – 11–25, 5 – 26–50, 6 – 51–75, 7 – 76–100 %. Для полного отражения флористических особенностей ряда синтаксонов в табл. 1, 2, характеризующих их, указаны классы постоянства видов как по 10 публикуемым описаниям, так и по использованному в работе массиву описаний (сведения об их количестве приведены в таблицах отдельной строкой). Названия видов сосудистых растений приводятся по С.К. Черпанову (1995), мхов – согласно последнему списку для Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006). Диагностические виды в таблицах выделены рамками.



Карта района исследования.

Локалитеты описаний из синтаксонов: 1 – *Campanulo trachelium–Betuletum pendulae*; 2 – *Saussureo latifoliae–Populetum tremulae* Вар. *Galium odoratum*; 3 – *Festuco giganteae–Populetum tremulae piceetosum obovatae*; 4 – *Dryopteris filix-mas–Abies sibirica*; 5 – *Calamagrostio obtusatae–Aconitetum septentrionalis* Вар. *Poa insignis*; 6 – *Calamagrostio obtusatae–Aconitetum septentrionalis* Вар. *Anemonoides altaica*; 7 – *Filipendulo vulgaris–Brachypodietum pinnatae*; 8 – *Bunio orientalis–Dactyletum glomeratae*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Продромус основных растительных сообществ северной части “Мелафировой подковы”

Класс *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Порядок *Carici macrourae–Pinetalia sylvestris* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Союз *Lathyro gmelini–Pinion sylvestris* Ermakov in Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Асс. *Campanulo trachelium–Betuletum pendulae* Lashchinsky et Makunina 2011

Класс *Milio–Abietea* Zhitlukhina 1988 nom. nud.

Порядок ?

Союз ?

Асс. *Saussureo latifoliae–Populetum tremulae* Ermakov in Ermakov et al. 2000

Вар. *Galium odoratum* var. nov.

Асс. *Festuco giganteae–Populetum tremulae* Ermakov in Ermakov et al. 2000

Субасс. *F.g.–Pt. piceetosum obovatae* Lashchinsky subass. nov. hoc loco

Сообщество *Dryopteris filix-mas–Abies sibirica* com. nov.

Класс *Mulgedio–Aconitetea* Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944

Порядок *Trollio–Crepidetalia sibirica* Guinochet ex Chytry et al. 1993

Союз *Cacalio hastatae–Aconition septentrionalis* Ermakov 2003

Асс. *Calamagrostio obtusatae–Aconitetum septentrionalis* Ermakov 2003

Вар. *Anemonoides altaica* var. nov.

Вар. *Poa insignis* var. nov.

Класс *Molinio–Arrhenatheretea* R.Tx. 1937 em. R.Tx. 1970

Порядок *Carici macrourae–Crepidetalia sibirica* Ermakov, Maltseva et Makunina 1999

Союз *Aconito barbati–Vicion unijugae* Ermakov, Maltseva et Makunina 1999

Асс. *Filipendulo vulgaris–Brachypodietum pinnatae* Makunina et al. 2010

Порядок *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931

Союз *Festucion pratensis* Sipajlova et al. 1985

Асс. *Bunio orientalis–Dactyletum glomeratae* Makunina ass. nov. hoc loco

Выровненные водоразделы и пологие склоны на Тарадановском увале почти повсеместно распаханы. Последние 20 лет бóльшая часть пашен заброшена. В настоящее время их преобладающая растительность – настоящие ежовые луга, местами с порослью из березы и ив.

Травостой ежовых настоящих лугов негустой, его ПП в среднем составляет 70 %. Доминирует *Dactylis glomerata*, генеративные побеги которой образуют верхний (80 см), а вегетативные – средний (30–40 см) подъярусы. К еже в разных пропорциях примешиваются луговые злаки *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Poa angustifolia*. Они могут быть распределены равномерно, но чаще образуют одновидовые группы – пятна. Нижний подъярус высотой

Высокотравья и луга северной части Мелафировой подковы. Ассоциации *Calamagrostio obtusatae-Aconitum septentrionalis* Вар. *Galium odoratum* (а, 1–10), Вар. *Anemoneides altaica* (b, 11–15), *Filipendulo vulgaris-Brachyrodietum pinnatae* (с, 16–22), *Vunio orientalis-Dactyletum glomeratae* (d, 23–28)

Номер в таблице	a										b							c							d					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28		
Синтаксон																														
Местоположение	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	А	А	А	А	А	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т		
Экспозиция, град.	-	-	-	-	-	290	140	150	350	340	-	-	-	-	150	-	137	-	340	-	340	-	340	-	160	-	-	70		
Кругизна, град.	-	-	-	-	-	5	3	8	3	10	-	-	-	-	7	-	7	-	7	-	5	-	5	-	10	-	-	5		
ППП древостоя, %																														
ППП кустарников, %																														
ППП травостоя, %	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	95	100	100	95	100	60	70	80	80	70	90	95	70	60	80	60	70	70		
Число видов	29	30	27	39	26	27	23	31	28	42	29	31	34	27	45	58	42	58	42	56	63	58	30	45	32	27	24	45		
Число описаний																														
Вар. <i>Poa insignis</i>																														
<i>Galium odoratum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Poa insignis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Anthriscus sylvestris</i> (ТС)	4	2	5	5	5	4	5	4	5	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1		
Вар. <i>Anemoneides altaica</i>																														
<i>Anemoneides altaica</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>A. caerulea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Corydalis bracteata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Gagea granulosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Alfredia cernua</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
Д.в. асс. <i>Calamagrostio obtusatae-Aconitum septentrionalis</i> = Д.в. союза <i>Cacalia hastatae-Aconitum septentrionalis</i>																														
<i>Ranunculus monophyllus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Filipendula ulmaria</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Urtica dioica</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Cacalia hastata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Paris quadrifolia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Athyrium filix-femina</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Adoxa moschatellina</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
Д.в. порядка <i>Trollio asiaticae-Crepidetalia sibiricae</i> (ТС)																														
<i>Heracleum dissectum</i> (CC)	1	2	1	1	1	1	2	2	2	1	4	2	2	2	3	3	3	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Crepis sibirica</i> (CC)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Bupleurum aureum</i> (CC)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Pulmonaria mollis</i> (CC)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Euphorbia lutescens</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Aconitum septentrionale</i>	1	3	3	1	3	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Lathyrus gnelinii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		

Номер в таблице	Синтаксон																											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Местоположение	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	А	А	А	А	А	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т	Т
Экспозиция, град.	-	-	-	-	290	140	150	350	340	-	-	-	-	-	-	150	-	137	-	340	-	340	-	160	-	-	-	70
Кругизна, град.	-	-	-	-	5	3	8	3	10	-	-	-	-	-	-	7	-	7	-	7	-	5	-	10	-	-	-	5
ППП древостоя, %																												20
ППП кустарников, %																												7
ППП травостоя, %	100	100	100	100	100	100	100	100	100	95	100	100	95	100	100	60	70	80	80	70	90	95	70	60	80	60	70	70
Число видов	29	30	27	39	26	27	23	31	28	42	29	31	34	27	45	58	42	56	56	63	58	30	45	32	27	24	45	
Число описаний																												
<i>Galium boreale</i>	1	1	1	1	.	1	1	1	.	1	1	.	.	6
<i>Rubus saxatilis</i>	1	1	1	.	1	1	1	2
<i>Iris ruthenica</i>	1	.	.	1	1	3
<i>Carex masourea</i>	1	1	.	2	2	3
Д. в. асс. <i>Bunio orientalis</i> - <i>Dactylectum glomeratae</i>																												
<i>Bunias orientalis</i>
<i>Linaria vulgaris</i>
<i>Cirsium setosum</i> (MA)
<i>Poa angustifolia</i> (MA)
<i>Festuca pratensis</i> (MA)
<i>Elytrigia repens</i> (MA)
Д. в. класса <i>Molinio</i> - <i>Arrhenatheretea</i>																												
<i>Vicia cracca</i>
<i>V. sepium</i>
<i>Veronica chamaedrys</i>
<i>Taraxacum officinale</i>
<i>Achillea asiatica</i>
<i>Phleum pratense</i>
<i>Trifolium pratense</i>
<i>Stellaria graminea</i>
<i>Carum carvi</i>
Прочие виды																												
<i>Pteridium aquilinum</i>	1	1	.	1	1	.	1	1	1	1
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1	1	1	1
<i>Sambucus sibirica</i>	.	.	.	1	.	.	.	1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	.	1	1	1
<i>Carduus crispus</i>
<i>Geum urbanum</i>

15–20 см образован луговым разнотравьем – сорными (*Bunias orientalis*, *Cirsium setosum*) и луговыми видами, увеличивающими свое обилие в нарушенных сообществах (*Achillea asiatica*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense*). Часто встречается поросль берез и ив высотой до 3 м. Они могут быть представлены единичными особями или образовывать заросли. В последнем случае густота травостоя существенно снижается, но флористический состав остается тем же.

Настоящие ежовые луга описаны в рамках новой ассоциации *Bunio orientalis*–*Dactyletum glomeratae* (табл. 2, № 23–28). Номенклатурный тип – оп. 7277 (см. табл. 2, № 23). Кемеровская область, Крапивинский район, окр. с. Ключи (54.73110° с.ш. и 86.84081° в.д., высота 218 м над ур. м.), выровненный участок на водоразделе. 08.06.2010. Автор – Н.И. Макунина. Д. в.: *Bunias orientalis*, *Cirsium setosum*, *Linaria vulgaris*, *Dactylis glomerata* (dom), *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Poa angustifolia*.

Небольшие участки, избежавшие интенсивного антропогенного воздействия, сохранились на неудобьях в верховьях оврагов и логов. Их растительный покров состоит из травяных мезофитных мелколиственных лесов, разделенных ежовыми остепненными лесными лугами.

В древостое травяных мезофитных лесов доминирует *Populus tremula* при значительном участии, а иногда и содоминировании *Betula pendula*. Сомкнутость древостоя составляет 0.7–0.8, высота – 18–22 м, диаметр стволов 18–20 см для осины и 28–36 см для березы. Древостой одноярусный, стволы берез часто искривлены по направлению склонов. Подлесок, как правило, представлен отдельными разновысокими кустами. Вероятно, развитие подлеска в значительной степени подавляется периодическим воздействием низовых пожаров, следы которых в виде опала коры встречаются повсеместно.

Травостой густой, 60–80 % проективного покрытия при высоте 50–80 см. Хорошо выражена злаковая основа из длиннокорневищного *Brachypodium pinnatum* и рыхлодерновинного *Calamagrostis arundinacea*. Часто с высоким обилием присутствует *Carex macroura* и в более влажных условиях *Aegopodium podagraria*.

Характерной особенностью травостоя является постоянное присутствие хорошо выраженной синузидии ранневесенних эфемероидов (*Anemonoides altaica*, *A. caerulea*, *Corydalis bracteata*, *Erythronium sibiricum*). Их наличие в сочетании с присутствием других диагностических видов позволяет отнести эти леса к асс. *Campanulo trachelium*–*Betuletum pendulae* (см. табл. 1, № 1–10), описанной на северо-восточном склоне Караканского хребта (Лашинский, Макунина, 2011). Д. в.: *Anemonoides altaica*, *A. caerulea*, *Corydalis bracteata*, *Erythronium sibiricum*, *Adenophora lilifolia*, *Bistorta major*, *Festuca gigantea*, *Geranium sylvaticum*, *Lathyrus vernus*.

Вследствие регулярных палов, мхи редко присутствуют в составе лесов. В местах, избежавших пожаров в течение нескольких лет, основания берез (особенно наклонных или искривленных в нижней части) до высоты 20–40 см покрыты “чехлом” из *Stereodon pallescens* с примесью немногих других обычных в лесостепной и подтаежной зонах эпиксиллов – *Callicladium haldanianum*, *Platygyrium repens*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum montanum*, *Brachythecium capillaceum*, *Plagiomnium cuspidatum* и др. Напочвенный моховой покров в подавляющем большинстве случаев не развит, почва перекрыта слоем опада и ветоши. Только в более влажных лесах по склонам и днищам логов на почве встречаются *Oxyrrhynchium hians* (ПП до 5 %), а также виды рода *Fissidens* – *F. bryoides*, *F. taxifolius*, *F. exilis*. Их присутствие связано с близостью горно-лесных территорий.

Ежовые остепненные лесные луга занимают небольшие открытые пространства среди лесов. Травостой лугов густой, равномерный. Проективное покрытие составляет 90–100 %. Верхний подъярус (110–130 см), сложенный ежой, лугово-лесными злаками (*Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*) и лугово-лесным разнотравьем (*Bupleurum aureum*, *Crepis sibirica*), постепенно переходит в средний (60–70 см). В нем находится основная масса травостоя, он сложен вегетативными побегами злаков, луговыми (*Galium boreale*, *Inula salicina*) и лугово-степными (*Origanum vulgare*, *Filipendula vulgaris*) травами. Нижний подъярус высотой 25–30 см состоит из *Carex macroura*, лугово-лесного (*Pulmonaria mollis*, *Rubus saxatilis*) и лугово-степного (*Fragaria viridis*) разнотравья.

Ежовые остепненные лесные луга Тарадановского увала и центральной части “Мелафировой подковы” относятся к ассоциации *Filipendulo vulgaris*–*Brachypodietum pinnatae* (см. табл. 2, № 16–22), объединяющей ежовые остепненные лесные луга Обь-Томского междуречья. От типичных сообществ ассоциации они отличаются присутствием в травостое *Erythronium sibiricum*. Д. в.: *Dactylis glomerata* (dom), *Centaurea scabiosa*, *Filipendula vulgaris*, *Origanum vulgare*, *Viola hirta*.

Основу растительности Ажандаровского хребта составляет низкогорная черневая тайга, представленная сочетанием высокотравных пихтовых и осиновых лесов. В результате сплошных рубок их место заняли вторичные осиновые леса. К старым дорогам и недавним вырубкам приурочены высокотравья.

Большую часть территории занимают молодые высокотравные осиновые леса, возникшие после сплошных рубок. В средней и верхней частях склонов встречаются пихтовые леса с доминированием *Matteuccia struthiopteris* в травостое. Древостой пихтовый с постоянной примесью осины до двух единиц от состава. Сомкнутость древесного яруса варьирует от 0.5 до 0.7 при высоте древостоя 22–26 м и диаметре стволов 26–32 см для пихты и 32–44 см для осины. Подле-

сок представлен отдельными разновысокими кустами *Ribes atropurpureum*, *Sorbus sibirica*, *Padus avium* и *Sambucus sibirica*. В осевой части хребта сохранились участки старовозрастных условно-коренных осино-вых лесов. Для них характерен разреженный древостой (сомкнутость крон 0.4–0.6), иногда с единичной примесью пихты. Средняя высота древостоя 24–28 м при диаметре стволов 28–40 см. Осина зеленокорая с высокой зонтиковидной или овальной кроной. Кустарниковый ярус сомкнутостью 0.3–0.5 образован преимущественно кустами *Caragana arborescens* до 4 м высотой. Часто подлесок практически отсутствует, встречаются лишь отдельные крупные экземпляры черемухи (*Padus avium*) и рябины (*Sorbus sibirica*). Травостой густой, сомкнутый, с отчетливым доминированием *Matteucia struthiopteris* 90–120 см высотой. В вертикальной структуре травостоя отчетливо выделяются два подъяруса – сомкнутый верхний, образованный крупными папоротниками и побегами мезогигрофильного лесного высокотравья, и нижний – 15–20 см высотой, составляющий 15–25 % проективного покрытия, состоящий из вегетативно подвижных теневыносливых мезогигрофитов, иногда при значительном участии неморальных реликтов (*Galium odoratum* и др.). Роль злаков и осок в структуре травостоя незначительна.

Моховой ярус осиновых высокотравных, пихтовых папоротниковых и ниже описанных пихтовых высокотравных лесов сходен по составу и строению. Моховой покров выражен слабо, представлен отдельными редкими дернинками *Brachythecium rutabulum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Oxyrrhynchium hians*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Rhodobryum roseum*, *Plagiomnium confertidens* (виды перечислены в порядке убывания обилия и встречаемости). В пихтовых лесах обилие видов несколько выше, чем в осиновых, и может на отдельных участках достигать 20–30 %. На обнаженной почве довольно обычны *Fissidens bryoides*, *F. taxifolius* и *Atrichum flavisetum*. На стволах осин до высоты 4–6 м обильны *Pylaisia polyantha*, *P. selwynii*, *Orthotrichum obtusifolium*, *O. speciosum*; эпизодически на стволах деревьев встречается *Homalia trichomanoides*. Виды, считающиеся типично таежными (*Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), отсутствуют в напочвенном покрове; встречаются редко, в небольшом обилии – на валеже. В целом набор видов мхов типичен для черневых лесов низкогорий западной части Южной Сибири (Гудошников, 1986; Писаренко, Лашинский, 1999), что подчеркивается находкой *Eurhynchium angustirete* – вида, известного в Сибири почти исключительно из мест, считающихся рефугиумами неморальной флоры.

Описанные выше осиновые и пихтовые леса Ажандаровского хребта относятся к асс. *Saussureo latifoliae–Populetum tremulae*. Ассоциация первоначально описана из бассейна р. Золотой Китат (Куз-

нецкий Алатау) и характеризует леса области перехода горно-таежного пояса к равнинной подзоне южной тайги с выровненным рельефом и заболоченностью ландшафта (Ермаков et al., 2000). Эти особенности подчеркивает присутствие в блоке диагностических видов *Caltha palustris* и *Dryopteris carthusiana*. На Ажандаровском хребте в условиях пересеченного рельефа и близости осевых структур Кузнецкого Алатау эти виды встречаются спорадически, тогда как высоким постоянством отличается *Galium odoratum*.

Мы рассматриваем описанные выше осиновые и папоротниковые пихтовые леса в ранге нового варианта *Galium odoratum* асс. *Saussureo latifoliae–Populetum tremulae* (см. табл. 1, № 11–22). Таким образом, как д.в. асс. *Saussureo latifoliae–Populetum tremulae* рассматриваются *Matteucia struthiopteris* (dom), *Allium microdictyon*, *Saussurea latifolia*; как д.в. варианта – *Conioselinum tataricum*, *Galium odoratum*.

Пихтовые высокотравные леса на Ажандаровском хребте встречаются реже, но, судя по обилию пихтовых пиленых пней в осиновых молодняках, доля пихтовых лесов в девственных ландшафтах была значительно выше. Пихтовые высокотравные леса характеризуются отчетливым доминированием пихты с сомкнутостью крон 0.7–0.8 при высоте древостоя 24–26 м и диаметре стволов 28–36 см. Часто содоминантом древостоя выступает ель. Осина присутствует в виде довольно постоянной, но небольшой примеси. Подлесок представлен одиночными несомкнутыми разновысокими кустарниками. Травостой густой (проективное покрытие 60–80 %), отчетливо подразделяется на два подъяруса. Верхний разреженный подъярус 80–100 см высотой образован крупными папоротниками и преимущественно вегетативными побегами видов сибирского высокотравья. Второй, основной подъярус (10–15 см) составляет 50–60 % покрытия и сложен преимущественно представителями мелких таежных умброфитов (*Oxalis acetosella*, *Circaea alpina*, *Maianthemum bifolium*, *Phegopteris connectilis* и *Gymnocarpium dryopteris*).

Эти пихтовые леса отнесены к новой субассоциации *Festuco giganteae–Populetum tremulae piceetosum obovatae* (см. табл. 1, № 23–30). Номенклатурный тип – оп. 100381 (см. табл. 1, № 23). Кемеровская область, Крапивинский район, Ажандаровский хребет (54.722 12° с.ш. и 86.850 94° в.д.), пологий северный склон. 08.06.2010. Автор – Н.Н. Лашинский. Д. в. субасс.: *Actaea erythrocarpa*, *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata*, *Picea obovata*. Ассоциация *Festuco giganteae–Populetum tremulae* описана из низкогорий Северо-Восточного Алтая и диагностируется таежными умброфитами *Circaea alpina*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Phegopteris connectilis* (Ермаков et al., 2000). На Алтае в составе древостоя этих лесов постоянно участвует *Pinus sibirica*, на Ажандаровском хребте – *Picea obovata*.

Принадлежность охарактеризованных выше синтаксонов высокотравных пихтовых и осиновых лесов к высшим единицам эколого-флористической классификации до конца не ясна. Н.Б. Ермаковым (1995) они были ошибочно отнесены к классу *Quercus-Fagetum* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 (Василевич, 2010). Более правильным решением следует рассматривать выделение сибирских черневых лесов в виде отдельного класса, как было предложено Т.И. Житлухиной (1988). В настоящей работе мы предварительно относим синтаксоны черневых лесов к классу *Milium-Abietum*.

Высокотравные лесные поляны в основном имеют антропогенное происхождение, отчетливо индицируемое по их положению вдоль старых лесовозных дорог и спорадическому присутствию рудеральных видов (*Arctium tomentosum*, *Carduus crispus*). Как и в случае высокотравных лесов, доля участия злаков и осок в травостое незначительна. Травостой густой, 120–180 см высотой с отдельными генеративными побегами, достигающими высоты 2.5–3.0 м. В вертикальной структуре травостоя отчетливо выделяются три подъяруса. Верхний, сомкнутый подъярус образован видами сибирского высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Cirsium helenioides*, *Alfredia cernua* и др.). Второй подъярус 35–50 см высотой образует около 30 % покрытия и состоит из вегетативных побегов злаков (*Milium effusum*) и некоторых теневыносливых видов (*Pulmonaria mollis*, *Urtica dioica*, *Lamium album* и др.). Нижний подъярус составляет не более 40 % покрытия и образован теневыносливыми лесными травами (*Stellaria bungeana*, *Myosotis krylovii*, *Adoxa moschatellina* и др.) и эфемероидами *Anemonoides altaica*, *A. caerulea*, *Corydalis bracteata*, *Gagea granulosa*. Напочвенный моховой покров не выражен; эпизодически встречаются дерновинки обычных в высокотравных сообществах Салаира и Кузнецкого Алатау *Oxyrrhynchium hians*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Fissidens bryoides*, *F. taxifolius*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Serpoleskea confervoides*. Присутствие последних двух видов связано с щебнистостью почвы, на поверхности которой постоянно имеются куски мелкого базальтового щебня.

Высокотравья Ажандаровского кряжа отнесены к новому варианту *Anemonoides altaica* acc. *Calamagrostio obtusatae-Aconitetum septentrionalis* (см. табл. 2, № 11–15). Д. в. варианта: *Alfredia cernua*, *Anemonoides altaica*, *A. caerulea*, *Corydalis bracteata*, *Gagea granulosa*. Д. в. acc.: *Adoxa moschatellina*, *Athyrium filix-femina*, *Calcilia hastata*, *Filipendula ulmaria*, *Matteuccia struthiopteris*, *Paris quadrifolia*, *Ranunculus monophyllus*, *Urtica dioica*.

На коротком и крутом северном склоне Салтымаковского хребта фоновые естественные черневые леса были практически полностью вырублены. В настоящее время там преобладают вторичные березовые и осиновые молодняки. На более пологом южном склоне хребта растительный покров сохранился в бо-

лее естественном, ненарушенном виде. Растительный покров южного макросклона Салтымаковского хребта несколько необычен для области гумидных низкогорий и преимущественно представлен высокотравьями, на фоне которых разбросаны отдельные деревья и небольшие группы пихт. Внимательный анализ склона не выявил следов пожаров, рубок или катастрофических вывалов древостоя прошлых лет. Следовательно, наблюдаемое соотношение сообществ является естественным и устойчивым. Этот вывод подтверждается и анализом космических снимков прошлых лет, на которых южный макросклон Салтымаковского хребта также выглядит преимущественно безлесным.

Высокотравные сообщества южного макросклона хребта представлены сомкнутыми сообществами со средней высотой травяного яруса 150–180 см и отдельными генеративными побегами видов высокотравья, достигающими высоты 3.0–3.5 м. В большинстве случаев отчетливо выражено доминирование *Anthriscus sylvestris*. Под их пологом единично встречаются *Erythronium sibiricum*, *Galium odoratum*, *Stellaria bungeana*, не образующие отдельного подъяруса.

Высокотравья Салтымаковского хребта описаны в рамках нового варианта *Poa insignis* acc. *Calamagrostio obtusatae-Aconitetum septentrionalis* (см. табл. 2, № 1–10). Д. в. варианта: *Anthriscus sylvestris* (dom), *Galium odoratum*, *Poa insignis*.

На почве под пологом крупнотравья, как и на Ажандаровском хребте, обычны *Oxyrrhynchium hians*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Fissidens bryoides*, *F. taxifolius*, *Sciuro-hypnum reflexum*. Группа видов-эпилитов, обитающих на кусках базальтового щебня, по сравнению с Ажандаровским хребтом обогащена двумя интересными видами: кроме *Sciuro-hypnum populeum* и *Serpoleskea confervoides* здесь обычны и массовы *Thamnobryum neckeroides* и *Rhynchostegium rotundifolium*. Вид *Thamnobryum neckeroides* в Сибири встречается только на юге, в горных гумидных лесных и субальпийско-луговых районах, где в основном обитает на скальных поверхностях. Местонахождения на Салтымаковском хребте находятся на западной границе ареала вида. *Rhynchostegium rotundifolium* – дизъюнктивно распространенный, повсеместно редкий в умеренной зоне Голарктики вид; находка на Салтымаковском хребте является первой и пока единственной в Сибири (Писаренко, 2009).

Отдельные небольшие лесные участки представлены высокотравными пихтовыми древостоями сомкнутостью 0.3–0.4 при высоте 24–26 м и диаметре стволов 24–32 см. Осина и береза присутствуют изредка в виде единичной примеси. Подлесок образован одиночными несомкнутыми разновысокими кустарниками. Травостой густой (проективное покрытие 60–80 %). Доминантом травостоя часто выступает *Dryopteris filix-mas*. Во втором подъярусе 10–15 см вы-

сотой обилён *Galium odoratum*. Моховой покров пихтовых куртин сходен с таковым высокотравных пихтовых и осиновых лесов Ажандаровского хребта. Эти леса описаны в ранге нового сообщества *Dryopteris filix-mas*-*Abies sibirica* (см. табл. 1, № 31–35). Д. в.: *Dryopteris filix-mas*, *Festuca altissima*, *Galium odoratum*, *Poa insignis*.

Таким образом, каждое горное сооружение северной части “Мелафировой подковы” характеризуется уникальным сочетанием растительных сообществ. Из трех горных сооружений по растительности резко выделяется Тарадановский увал. Его рельеф мало отличается от рельефа, расположенного севернее участка Кузнецкой котловины и южнее – мульты “Мелафировой подковы”, он представляет собой холмисто-увалистую равнину, густо рассеченную овражно-балочной сетью. Растительность сильно трансформирована деятельностью человека. Занимающие основную площадь выровненные участки водоразделов покрыты настоящими ежовыми лугами, сформировавшимися на месте заброшенных пашен. Склоны логов и оврагов занимают мезофитные травяные листовые леса и ежовые остепненные лесные луга.

Рельеф Ажандаровского и Салтымаковского хребтов низкогорный, с густой речной сетью. Высотно-поясную растительность этих горных сооружений образуют черневые леса. На более доступном Ажандаровском хребте леса пройдены сплошными рубками и представлены вторичными осиновыми молодняками. На месте заброшенных дорог встречаются небольшие высокотравные поляны. Аналогичную растительность имеет северный склон Салтымаковского хребта. По растительности выделяется южный склон этого хребта, где базальты залегают близко к дневной поверхности. Здесь за счет избыточного увлажнения сравнительно маломощных почв леса имеют подчиненное положение, распределяясь небольшими участками на фоне высокотравных полей. Общий облик растительного покрова южного макросклона напоминает растительность нижней части субальпийского пояса гипергумидных секторов Алтае-Саянской горной области.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 10-04-00078.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В.И. Проблемы классификации растительности // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 9. С. 1201–1219.
- Гудошников С.В. Флора листостебельных мхов черневого подпояса южных гор Сибири и проблема происхождения черневой тайги. Томск, 1986. 189 с.
- Ермаков Н.Б. Классификация сибирских горных субнеморальных мелколиственно-темнохвойных и липовых лесов // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1995. С. 30–91.
- Житлухина Т.И. Синтаксономия лесов и субальпийских лугов Кыгинского экологического профиля (южная часть Телецкого озера). М., 1988. 45 с. (Деп. в ВИНТИ, № 2146-В88.)
- Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособие. Томск, 2007. 304 с.
- Кутолин В.А. Трапповая формация Кузбасса. Новосибирск, 1963. 117 с.
- Лашинский Н.Н., Макунина Н.И. Растительность // Растительный мир Караканского хребта. Новосибирск, 2011. С. 15–32.
- Писаренко О.Ю. Материалы по новым и редким видам мхов Алтае-Саянского экорегиона // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы VIII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2009. С. 89–91.
- Писаренко О.Ю., Лашинский Н.Н. Бриофлористическая характеристика растительных сообществ Салаирского кряжа // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1999. Вып. 5. С. 58–67.
- Трофимов С.С. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск, 1975. 300 с.
- Файнер Ю.Б. Кузнецкая котловина // Алтае-Саянская горная область. М., 1969. С. 157–203.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Ermakov N., Dring J., Rodwell J. Classification of continental hemiboreal forests of North Asia // Braun-Blanquetia. 2000. V. 28. 129 p.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. V. 15. P. 1–130.
- Westhoff V., van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation sciences. 1973. V. 5. P. 617–726.

ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЕМЯЗАЧАТКА ДВУХ ВИДОВ *TROLLIUS* (*RANUNCULACEAE*)

Л.В. Буглова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Россия, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: astro11@rambler.ru

Проведены гистохимические исследования зрелого семязачатка у видов *Trollius asiaticus* L. и *T. ledebourii* Reichenb. Изучено распределение углеводов и соотношение РНК/ДНК. Выявлено, что халазальная зона нуцеллуса имеет сложную организацию и образует своеобразный подиум, состоящий из морфологически различных клеток. Гистохимические различия у них минимальны.

Ключевые слова: *Trollius*, семязачаток, зародышевый мешок, подиум, нуцеллус, антиподы.

HISTOCHEMICAL STUDY OF TWO SPECIES AT *TROLLIUS* (*RANUNCULACEAE*) OVULE

L.V. Buglova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Russia, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: astro11@rambler.ru

The histochemical analysis of the mature ovule was performed in the species of *Trollius asiaticus* L. and *T. ledebourii* Reichenb. Distribution of carbohydrates and RNA/DNA ratio were studied. It was found that halazal nucellus area had a complex organization, and formed an atypical podium consisting of morphologically different cells. Histochemical differences in them are minimal.

Key words: *globeflower*, *ovule*, *embryo sac*, *podium*, *nucellus*, *antipodal cells*.

ВВЕДЕНИЕ

Цитоэмбриологические и гистохимические исследования азиатских видов *Trollius* L. до сих пор остаются неполными. Так, для двух видов рода купальница описано развитие зародышевого мешка (ЗМ) (Соколовская, 1981; Brandari, Kapil, 1964), однако строение семязачатка остается неизученным. Купальницы представляют большой интерес в эволюционном плане, поскольку для них, как и для большинства *Ranunculaceae*, характерно сочетание эволюционно продвинутых и примитивных признаков.

Поэтому недостаток информации препятствует составлению более полной картины о систематических взаимосвязях в растительном царстве. Большинство видов рода произрастают в удаленных от цивилизации умеренных, высокогорных, труднодоступных областях Северного полушария, что тормозит их изучение.

Цель настоящей работы – провести гистохимические исследования зрелого семязачатка у двух видов рода *Trollius* L.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований были виды *Trollius asiaticus* L. и *T. ledebourii* Reichenb.

Материал для фиксации брали от растений, выращенных на территории ЦСБС СО РАН (Новосибирск), которые, в свою очередь, были пересажены в виде корневищ из природных популяций.

Постоянные препараты готовились по стандартным методикам (Прозина, 1960) и дополнительно к этому – по экспресс-методике (Справочник..., 2004). Для ускоренного приготовления препаратов семязачаток, его базальные структуры и ЗМ (после маце-

рации в 1N HCl) вычленили препаративными иглами под бинокулярной лупой ЛОМО МСП-1. Цветы фиксировали в FAA (формалин, уксусная кислота, спирт), окрашивали пропионовым кармином или гематоксилином Гейденгайна (Прозина, 1960). Использовались гистохимические реакции на полисахариды: ШИК-реакция, окрашивание суточным сафранином, Конго красным, анилиновым синим; по Штамму, Cl-Zn-I (Дженсен, 1965). Для выявления ДНК/РНК осуществляли реакцию с метиловым зеленым пиронином (Справочник..., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У изученных видов купальниц семязачаток бигемальный. Микропиле образовано внутренним интегументом. Нуцеллус формируется по медионуцеллярному типу синдермальной многослойной вариации. Для этого типа характерен однослойный нуцеллус в микропилярной и латеральной частях и массивный многослойный в халазальной зоне (Шамров, 2008).

Зародышевый мешок овально-удлиненный, антиподы образуют антиподиальные гаустории. Непосредственно прилегая к ЗМ в халазальной части нуцеллуса, наблюдается сложная специализированная, четко дифференцированная структура, которая формируется по мере его развития. Клетки этой структуры соединяются нитчатым каркасом, который образован неравномерным утолщением клеточных стенок. Каркас и соединенные им клетки бокаловидно облегают нижнюю часть антиподиальных гаусториев и в меньшей мере антиподы. Базальные клетки этой структуры крупные, латеральные, вытянутые вдоль ЗМ. Тяжи объединяющего каркаса не разрушаются 1N HCl при мацерации даже в течение 15 мин (при более длительной мацерации начинается лизис клеточных стенок). Поэтому при препарировании вся структура выделяется как единое целое. По морфологическому положению в семязачатке и приведенным ниже гистохимическим данным мы идентифицировали ее как подиум. Находящиеся ниже подиумом нуцеллярно-халазальные клетки с крупными ядрами и тонкостенными оболочками располагаются бессистемно, а нуцеллус плавно переходит в халазу без каких-либо структурных особенностей (рис. 1).

Гистохимический анализ. Крупные базальные клетки подиума бедны хроматином, окрашиваются



Рис. 1. Семязачаток *Trollius asiaticus*:

ни – наружный интегумент; ви – внутренний интегумент; ант – антиподы; н – нуцеллус; п – подиум; х – халаза; нк – нуцеллярный колпачок.

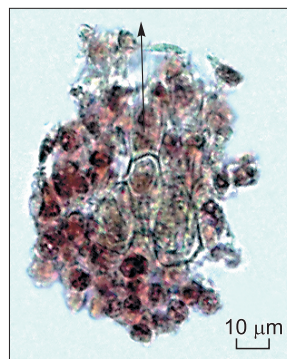


Рис. 2. Начальные стадии формирования базальных клеток подиума на стадии двуядерного зародышевого мешка (его расположение показано стрелкой) у *T. ledebourii*.

Окрашивание – пропионовым кармином.

кармином в желтоватый цвет на всем протяжении своего развития. На ранних стадиях развития (2–4-ядерный ЗМ) эта окраска более яркая (рис. 2). Ко времени созревания ЗМ она тускнеет, и базальные клетки подиума становятся слабо отличимыми от остальных клеток нуцеллуса. В зрелом семязачатке ядерными красителями хорошо прокрашиваются клетки нуцеллярного колпачка (у *T. asiaticus*) и отдельные ядра подиума, почти лишенные вакуолей и цитоплазмы.

АзурII-эозин по Штамму окрашивает внутренние утолщенные оболочки клеток подиума, образующие каркас, в зеленый цвет на всем протяжении его формирования. Такая окраска достаточно четко отличается от неяркой синей (слегка зеленоватой) окраски окружающих клеток (рис. 3). По Р.П. Барыкиной с соавторами (Справочник..., 2004), такая реакция характерна для недревесневших тканей – склерид. Мы

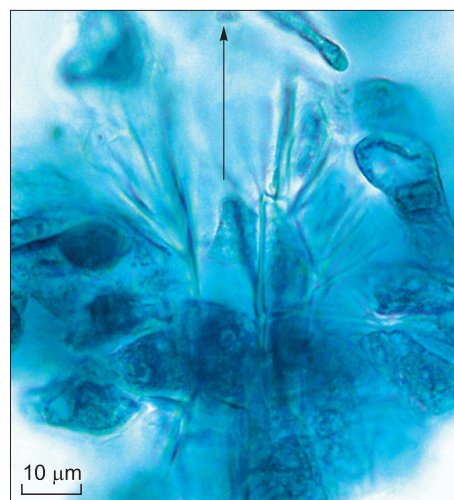


Рис. 3. Каркас подиума.

Окрашивание – азурII-эозином по Штамму.

Стрелкой указано расположение зародышевого мешка.

наблюдало подобное окрашивание у клеток эпидермиса молодого плодолостика, меристематических и проводящих тканей, клеточные стенки которых не содержат клетчатку.

Окраска Конго красным в соляной кислоте также не выявляет целлюлозу в оболочках клеток семязачатка на ранних стадиях. На стадии зрелого ЗМ наблюдается слабая реакция во всех тканях, кроме базальных клеток сложного подиума.

Окрашивание суточным сафранином показало достаточно яркую, но легко вымывающуюся ровную по всей семяпочке окраску, которая более характерна для хроматиновых элементов, чем для лигнина.

Хлор-цинк-йод окрашивает центральные клетки нуцеллуса в желтоватый цвет, эпидермальные – в коричневый, включая эпидермис интегумента; его центральная часть ярко-синяя.

Семязачатки на стадии 2–3-ядерного ЗМ имеют положительную равномерную ШИК-реакцию. В зрелых семязачатках хорошо прокрасились ядра антипод и крупные базальные клетки сложного постаменты. Тяжи каркаса сложного подиума ШИК-отрицательны.

Тяжи каркаса окрашиваются слабым раствором анилинового синего, что показывает наличие в них каллозы. По мере развития ЗМ каллоза остается только в верхней части каркаса около антипод. В оболочках других клеток сложного подиума реакция на каллозу отрицательная.

Судан III дал ровную бледную окраску по всему семязачатку. Окраска тяжей каркаса более бледная, что свидетельствует об отсутствии в их составе липидов.

Таким образом, в клеточных стенках интегументов зрелых семязачатков откладывается целлюлоза, тяжи каркаса в районе их прилегания к антиподам и чуть выше имеют в своем составе каллозу весь период созревания ЗМ. Слабо выраженные процессы лигнификации наблюдаются на поздних стадиях развития семязачатка в базальных клетках подиума. При этом дальнейшего, не связанного с формированием тяжей каркаса, утолщения клеточных стенок не происходит. Общая сумма нерастворимых полисахаридов выявилась в содержимом базальных клеток подиума, где этот показатель увеличивается по мере созревания ЗМ. Тяжи каркаса не содержат полисахариды, за исключением их верхней части, где присутствует каллоза. В базальных клетках подиума ко времени созревания ЗМ и позже сумма нерастворимых полисахаридов увеличивается, но целлюлоза не откладывается.

При окрашивании на ДНК/РНК метиловым зеленым пиронином вся структура подиума и нижняя часть антипод окрасилась в ярко-синий цвет. В остальных частях семязачатка окраска красно-розовая или слегка фиолетово-розовая. Это свидетельствует

о высокой активности процессов синтеза ДНК в этой зоне и особенно в районе антиподиальных гаусторий в период созревания ЗМ. Интересен факт отсутствия реакции на ДНК в районе синергид и в яйцеклетке у *T. ledebourii*.

Желтоватая окраска клеток семязачатка была отмечена П. Магешвари (1954) для гипостаза, к сожалению, без указания видов, у которых она обнаружена и использованного красителя. Однако мы не обозначили термином “гипостаза” крупные базальные клетки под антиподами у купальниц, поскольку они имеют нуцеллярное происхождение. А в районе перехода нуцеллуса в халазу, где обычно описывают гипостаза, отсутствуют какие-либо специфические гистохимические реакции.

Также не обнаружено какой-либо морфологической специализации клеток, расположенных непосредственно в зоне оснований интегументов, нуцеллуса и халазы. Из чего делаем вывод, что классическая гипостаза нуцеллярно-халазального происхождения с утолщенными одревесневшими, кутинизированными, лигнифицированными или опробковевшими клетками (Поддубная-Арнольди, 1976) в основании интегументов у купальниц отсутствует.

Халазальную структуру нуцеллуса у купальниц мы идентифицировали как подиум, поскольку она бокаловидно облегает антиподы, но не вдается в ЗМ. Последнее характерно для постаменты (Дальгрэн, 1940: цит. по Rudall, 1980; Unal, Vardar, 2006). Своеобразие подиума купальниц заключается в том, что он состоит из клеток, имеющих некоторые морфологические различия, однако они тесно сцеплены между собой тяжами каркаса и одинаково окрашиваются красителем на ДНК/ДНК метиловым зеленым пиронином. Все это свидетельствует о выполнении ими единой функции. По данным признакам подиум купальниц имеет более сложное строение по сравнению с аналогичной структурой, описанной у других видов (Шамров, 1994). К моменту созревания ЗМ его связь с каркасом разрушается. Большая часть клеток носит следы дегенерации, другие имеют плотные, хорошо прокрашиваемые ядра.

По всей видимости, одной из важнейших функций такого сложного подиума является синтез и транспорт ДНК, а также обеспечение некоторой подвижности генеративных элементов ЗМ и прилегающих к нему клеток нуцеллуса, характерного для купальниц (Буглова, 2009).

Автор благодарна сотрудникам лаборатории репродуктивной биологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, Е.В. Андроновой и Г.Ю. Виноградовой за всестороннюю помощь и советы по ходу выполнения работы; А.А. Красникову за помощь в работе с микротехникой в ЦКП ЦСБС СО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Буглова Л.В. О перемещении клеток зародышевого мешка у Купальницы Ледебура (*Trollius ledebourii* Reichenb.) // Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии / Материалы конф. Новосибирск, 2009. С. 32–33.
- Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 380 с.
- Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., 1954. 440 с.
- Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 507 с.
- Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 199 с.
- Соколовская Т.Б. Семейство *Ranunculaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae–Juglandaceae*. Л., 1981. С. 130–138.
- Справочник по ботанической микротехнике / Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г. и др. М., 2004. 312 с.
- Шамров И.И. Подиум. Постамент // Эмбриология цветковых растений. Термины и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 169–172.
- Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М., 2008. 350 с.
- Bhandari N.N., Kapil R.N. Studies in the family *Ranunculaceae*. VII. Two types of Embryo Sacs in *Trollius* // Linn. Beitr. Biol. Pflanzen. 1964. V. 40, N 1. P. 113–120.
- Rudall P.J. The nucellus and chalasa in Monocotyledons: Structure and Systematics // The Bot. Rev. 1997. V. 63, N 2. P. 140–181.
- Unal M., Vardar F. Embryological analysis of *Consolida regalis* L. (*Ranunculaceae*) // Acta Biol. Cracoviensa: Ser. Bot. 2006. V. 48, N 1. P. 27–32.

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТНОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ В ЗОНЕ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ

Е.П. Храмова¹, И.Г. Боярских¹, О.В. Чанкина², К.П. Куценогий²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: khramova@ngs.ru, irina_2302@mail.ru

²Институт химической кинетики и горения СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Институтская, 3, e-mail: chankina@ns.kinetics.nsc.ru, koutsen@ns.kinetics.nsc.ru

С помощью метода РФА СИ определен элементный состав листьев пятилистника кустарникового (*Pentaphylloides fruticosus* (L.) O. Schwarz) и жимолости синей (*Lonicera caerulea* subsp. *altaica* (Pall.) Gladkova), совместно произрастающих в геологически активной зоне. Обнаружено, что в исследуемый период в зоне геологической неоднородности общее содержание микроэлементов повышается в листьях *Pentaphylloides fruticosus* по сравнению с контрольными участками, у *Lonicera caerulea*, напротив, снижается. Установлена связь отношений элементов Fe/Mn, Ca/Sr, Cu/Zn, K/Rb с геохимическими и геофизическими особенностями среды и накоплением элементов разными видами растений. Отмечено, что исследуемые два вида кустарника в одинаковых условиях произрастания реагируют на изменения геохимических и геофизических характеристик среды по-разному.

Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosus*, *Lonicera caerulea*, элементный состав, геомагнитные аномалии, рентгенофлуоресцентный анализ с синхротронным излучением.

INVESTIGATION OF ELEMENT COMPOSITION OF PLANTS IN THE ZONE OF CRUSTAL HETEROGENEITIES

E.P. Khramova¹, I.G. Boyarskikh¹, O.V. Chankina², K.P. Koutzenogii²

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: khramova@ngs.ru, irina_2302@mail.ru

²Institute of Chemical Kinetics and Combustion, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Institutskaya str., 3, e-mail: chankina@ns.kinetics.nsc.ru, koutsen@ns.kinetics.nsc.ru

X-ray fluorescence analysis using synchrotron radiation (SR XRF) was applied to determine element composition in the aboveground part of *Pentaphylloides fruticosus* (bush cinquefoil) and *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* (Pall.) Gladkova (blue honeysuckle), growing in a highly seismic zone. The total content of microelements in *P. fruticosus* is higher than the control one, and in *L. caerulea* it is lower. It has been revealed that the ratio between separate elements undergo considerable changes. The Fe/Mn, Ca/Sr, Cu/Zn, and K/Rb ratios were observed to be violated for the plants of the anomalous zones. It is noticed that two kinds of a bush react to changes of geochemical and geophysical characteristics of environment differently.

Key words: *Pentaphylloides fruticosus* (bush cinquefoil), *Lonicera caerulea* (blue honeysuckle), element composition, crustal heterogeneities, X-ray fluorescence analysis with synchrotron radiation.

ВВЕДЕНИЕ

В зонах протекания активных геологических процессов возникают геофизические, атмо-, гидро- и педогеохимические аномалии, вызывающие у биоты широкий спектр ответных реакций. Они проявляются в виде изменений элементного и биохимического состава органов и тканей, в увеличении фенотипического и генетического полиморфизма и появлении тератных форм (Трифонов, 1999). Влияние разного рода аномалий в геологически активных зонах на биологические системы изучено недостаточно, что обусловлено сложностью проблемы: многофакторностью и слабостью воздействия разных внешних факторов на

живые организмы, неочевидностью причинно-следственных связей, отсутствием необходимого объема данных.

В Горном Алтае в районе Северо-Чуйского хребта на границе с Курайской межгорной котловиной магнитное поле участка в долине р. Ак-Туру, в целом, отражает особенности его геологического строения и характеризуется слабомагнитными свойствами, за исключением магнитных аномалий, которые имеют юго-западное простирание и связаны с зонами разломов (Boyarskikh, Shitov, 2010). Согласно исследованиям последних лет по активным тектоническим разло-

мам вместе с парогазовыми глубинными потоками на поверхность поступают не только уже известные глубинные газы, но и ионные гидратные формы практически всех элементов, которые лучше проникают в организмы и усваиваются ими (цит. по: Рустамбекова, Барабашкина, 2006). В связи с этим вероятность возникновения избытка или недостатка химических эле-

ментов, воздействующих на биоту, в геологически активных зонах увеличивается.

Цель настоящей работы заключалась в исследовании влияния геологической активности на элементный состав почвы и растений *Lonicera caerulea* и *Pentaphylloides fruticosa* с помощью метода РФА СИ.

МЕТОДИКА И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Участок проведения исследований расположен у подножия Северо-Чуйского хребта на границе Курайской межгорной котловины в долине р. Ак-Туру (Республика Алтай, Кош-Агачский р-н).

Сопряженный отбор почвенных (зона минерального питания) и растительных (листья) образцов проводился на трех микроучастках: в зоне магнитной аномалии (2020 м над ур. м.) и в двух точках с фоновым магнитным полем, принятыми за контроль (1994 и 2070 м над ур. м.). Эти микроучастки находятся на вырубке в лиственнично-кедровом лесу в сходных геоботанических условиях. Подробная характеристика геомагнитной обстановки участка приведена в работе (Boyarskikh, Slitov, 2010).

Объектами исследования были выбраны два вида растений – жимолость синяя (*Lonicera caerulea* subsp. *altaica* (Pall.) Gladkova) и пятилистник кустарниковый (*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz), широко распространенные в растительных сообществах горных районов. Для анализа одновременно брали среднюю пробу почвы и листьев однолетних побегов примерно с 20–30 растений *P. fruticosa* в фазе цветения и *L. caerulea* в фазе созревания плодов с каждого участка. Навеску воздушно-сухого растительного сырья, а также почвы (1 г) измельчали в агатовой ступке. За-

тем образцы прессовали в форме таблетки диаметром ~1 см, массой – 30 мг (с поверхностной плотностью 0.04 г/см²). Элементы определяли методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения (РФА СИ) на станции элементного анализа в Институте ядерной физики им. Г.И. Будкера СО РАН (накопитель ВЭПП-3). Для элементов с атомным номером $Z = 19-42$ энергия возбуждающего монохроматизированного излучения $E_{\text{мон}} = 23$ кэВ. Обработку эмиссионных спектров проводили по программе AXIL. Концентрацию элементов определяли с использованием метода “внешнего стандарта”. В качестве образцов сравнения применяли российские стандарты травозлаковой смеси ГСО СОРМ1 и байкальского ила БИЛ-1 (Арнаутов, 1990). Величина ошибки – воспроизводимость результатов анализа, полученная путем 15 параллельных измерений 3 одинаковых образцов, для большинства элементов в растительных образцах колеблется в основном в пределах 3–11 %, для никеля и циркония – 40 и 60 % соответственно и для почвенных образцов составляет 3–20 % в зависимости от элемента. Возможности метода РФА СИ, конструкция станции и измерительного комплекса даны в работе В.Б. Барышева с соавт. (Baryshev et al., 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

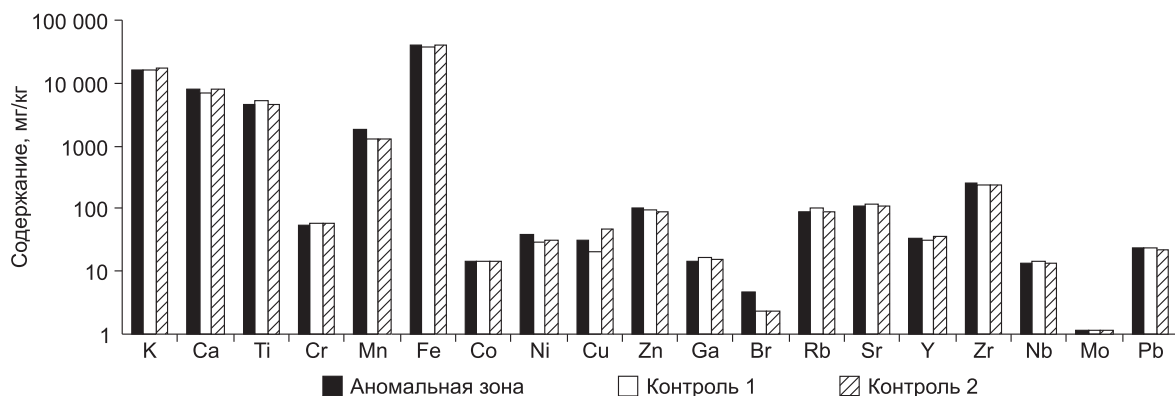
Общеизвестно, что одним из основных факторов, определяющих накопление элементов в растении, является их содержание в почве. Анализ полученных данных выявил сходство элементного состава почвы из аномального и двух контрольных участков (см. рисунок). Содержание рассмотренных химических элементов в почвенных образцах варьирует незначительно, что свидетельствует о том, что формирование изученных почв происходило на породах единого генезиса и минералогического состава. В почвах аномального участка отмечено незначительное повышение содержания Mn, Fe, Ni, Zr и, напротив, снижение концентрации K, Ga, Rb и Sr по сравнению с контрольными участками.

В таблице представлена информация по содержанию элементов в листьях пятилистника кустарникового и жимолости синей, собранных в зоне магнитной аномалии и двух контрольных участках в конце июля 2009 г. Как видно из таблицы, растения *P. fruticosa* и *L. caerulea* вне зависимости от места произрастания

содержат одинаковый набор элементов, но в разных количествах и соотношениях.

Отмечено, что содержание макроэлементов (Ca и K) в листьях пятилистника кустарникового снижается с увеличением высоты, тогда как у жимолости изменяется незначительно. Максимальное накопление микроэлементов обнаружено в листьях *P. fruticosa* из аномальной зоны, при этом в растениях из обоих контрольных участков содержание микроэлементов практически равнозначно. У жимолости синей наибольшее количество микроэлементов установлено в контроле 1, расположенном выше аномального участка, наименьшее – в контроле 2. Таким образом, можно заключить, что общее накопление элементов разными видами растений в геоактивной зоне различно.

По характеру изменений концентрации отдельных микроэлементов в зависимости от места произрастания виды *P. fruticosa* и *L. caerulea* имели существенные различия.



Содержание элементов в почве из аномальной зоны и контрольных участков 1, 2.

Содержание химических элементов в листьях *P. fruticosa* и *L. caerulea*, произрастающих в аномальной зоне разлома и контроле (К и Са даны в мг/г, остальные элементы – в мг/кг сухого вещества)

Элемент	<i>Pentaphylloides fruticosa</i>			<i>Lonicera caerulea</i>		
	Аномальная зона <i>h</i> = 2020 м над ур. м.	Контроль 1 <i>h</i> = 2070 м	Контроль 2 <i>h</i> = 1994 м	Аномальная зона <i>h</i> = 2020 м	Контроль 1 <i>h</i> = 2070 м	Контроль 2 <i>h</i> = 1994 м
K	10 ± 0.4 ¹	8 ± 0.3	11 ± 0.4	13 ± 0.5	13 ± 0.5	12 ± 0.5
Ca	7 ± 0.3	8 ± 0.3	10 ± 0.4	12 ± 0.5	11 ± 0.5	12 ± 0.5
Br	2.0 ± 0.08	0.9 ± 0.04	4 ± 0.14	0.5 ± 0.02	0.8 ± 0.03	0.4 ± 0.02
Cu	3.6 ± 0.2	4.3 ± 0.3	3.8 ± 0.2	4.1 ± 0.2	3.5 ± 0.2	4.4 ± 0.3
Fe	195 ± 10	278 ± 14	186 ± 9	88 ± 4	112 ± 6	83 ± 4
Mn	369 ± 11	108 ± 3	161 ± 5	195 ± 6	316 ± 9	188 ± 6
Nb	1.8 ± 0.5	1.9 ± 0.6	1.0 ± 0.3	0.9 ± 0.3	1.6 ± 0.5	0.5 ± 0.2
Ni	1.5 ± 0.6	1.1 ± 0.5	1.4 ± 0.6	1.3 ± 0.5	2.4 ± 1.0	1.7 ± 0.7
Rb	7.8 ± 0.3	7.5 ± 0.3	13.5 ± 0.5	6.4 ± 0.3	6.8 ± 0.3	2.4 ± 0.1
Sr	31 ± 1	41 ± 2	68 ± 3	63 ± 2	51 ± 2	60 ± 2
Ti	15 ± 2	15 ± 2	17 ± 2	7 ± 1	8 ± 1	9 ± 1
Y	1.4 ± 0.11	0.3 ± 0.02	0.5 ± 0.04	Н.о. ²	0.4 ± 0.03	Н.о.
Zn	26 ± 1	19 ± 1	27 ± 1	22 ± 1	20 ± 1	22 ± 1
Zr	3.3 ± 2.0	7.8 ± 4.7	3.7 ± 2.2	1.3 ± 0.8	16.0 ± 9.6	1.1 ± 0.7
Сумма макроэлементов (К + Са)	17	16	21	25	24	24
Сумма микроэлементов	658	484	487	383	538	372

¹ Среднее значение ± стандартное отклонение.

² Н.о. – концентрация элемента ниже предела обнаружения (0.1 мг/кг).

Так, наибольшее содержание Mn, Ni и Y обнаружено в листьях пятилистника кустарникового из аномальной зоны; у жимолости синей, напротив, эти же элементы в максимальных концентрациях отмечены на контрольном участке 1. Такая же картина наблюдается и в случае с наименьшим накоплением элементов – минимум Ca, Cu и Sr в листьях *P. fruticosa* установлен в аномальной зоне, у *L. caerulea* – на контрольном участке 1.

Ранее отмечалось, что содержание меди в растениях пятилистника кустарникового, произрастающего в Горном Алтае, повышается по мере увеличения высоты над уровнем моря (Храмова и др., 2000). Из полученных данных видно, что концентрация Cu в листьях *P. fruticosa* из участков, расположенных на разной высоте над уровнем моря, изменяется нелинейно. Наибольшее содержание меди (4.3 мг/кг) обнаружено в листьях *P. fruticosa* из контрольного участка 1 (2070 м над ур. м.), наименьшее (3.6 мг/кг) – в аномаль-

ной зоне, которая находится выше по сравнению с контролем 2 (2020 и 1994 м над ур. м. соответственно).

Концентрация цинка в листьях пятилистника кустарникового с повышением высоты местообитания снижается, а у жимолости синей находится практически на одном уровне.

Содержание стронция в листьях *P. fruticosa* минимально (31 мг/кг) в аномальной зоне и, напротив, максимально – у *L. caerulea* (63 мг/кг) по сравнению с контрольными участками.

Определенный интерес вызывает содержание Rb в растениях. В листьях *P. fruticosa* и *L. caerulea* из аномальной зоны оно практически равнозначно контролю 1 (7.8 и 7.5 мг/кг; 6.4 и 6.8 мг/кг соответственно), тогда как в контроле 2 у пятилистника кустарникового его концентрация возрастает в 1.7 раза; у жимолости синей, напротив, падает в 2.7 раза.

Наилучшим образом, на наш взгляд, о неблагоприятных условиях произрастания растений свиде-

тельствуют сдвиги в соотношениях между элементами (Кабата-Пендиас А., Пендиас Х., 1989; Ильин, Сысо, 2001; Larsson, Helmisaari, 1998; Blum et al., 2000).

Известно, что Fe и Mn взаимосвязаны в метаболических процессах, происходящих в растениях, а отношение между ними имеет важное физиологическое значение (Кабата-Пендиас А., Пендиас Х., 1989; Ильин, Сысо, 2001). Для нормального развития растений его значение должно быть в пределах 1.5–2.5 (Кабата-Пендиас А., Пендиас Х., 1989). По нашим результатам, в листьях *P. fruticosa* контрольных участков 1 и 2 значение Fe/Mn равно 1.2 и 2.6 соответственно, тогда как в аномальной зоне – 0.5, что свидетельствует о нарушении в поступлении Fe в листья растения. Скорее всего, сдвиг в соотношении Fe/Mn в пользу марганца в листьях пятилистника кустарникового связан с его повышенным содержанием в почве аномального участка, а также с режимом увлажнения на исследуемом участке. Для жимолости синей вне зависимости от места обитания величина соотношения Fe/Mn составила 0.4–0.5, что также говорит о нарушении поступления железа в растение.

Взаимодействие между Sr и Ca весьма сложно: эти элементы могут конкурировать между собой, но Sr обычно не может замещать Ca в его биохимических функциях (Кабата-Пендиас А., Пендиас Х., 1989). Отношение Ca/Sr является довольно постоянной величиной, но имеет тенденцию к повышению при пере-

ходе к более высокому уровню биогеохимической пищевой цепи, например, почва–растение (Blum et al., 2000). По нашим данным следует, что отношение Ca/Sr в почве аномального участка составляет 75, в листьях пятилистника кустарникового – 215, жимолости синей – 191. В почве из контрольных участков 1 и 2 величина отношения Ca/Sr равняется 61 и 70 соответственно, в листьях растений *P. fruticosa* – 198 и 153, *L. caerulea* – 221 и 210. Отмечено, что в аномальной зоне значение соотношения Ca/Sr максимально для пятилистника кустарникового и минимально для жимолости синей.

Из литературных данных известно, что для древесных растений из более загрязненной местности величина отношения K/Rb в 2 раза больше и остается постоянной для отдельной особи (Larsson, Helmisaari, 1998). Из наших результатов следует, что для пятилистника кустарникового из аномальной зоны значение отношения K/Rb в 1.2–1.6 раза выше по сравнению с контрольными участками 1 и 2 соответственно. Для жимолости синей из аномального участка, напротив, величина отношения K/Rb в 2,5 раза ниже по сравнению с контролем 2.

Наблюдается снижение отношения Cu/Zn в листьях аномальных растений *P. fruticosa* в 2 раза по сравнению с контролем 1, что также может быть интерпретировано как следствие неблагоприятных условий произрастания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования получены достоверные данные о содержании элементов у растений *Pentaphylloides fruticosa* и *Lonicera caerulea*, совместно произрастающих на микроучастке в зоне геологической неоднородности.

Обнаружено, что в геологически активной зоне в растениях пятилистника кустарникового возрастает общее содержание микроэлементов по сравнению с контрольными, отмечено увеличение концентрации Mn и Y и уменьшение Ca, Cu и Sr в образцах из ано-

мальной зоны. У жимолости синей наблюдается обратная зависимость.

Установлена связь между условиями произрастания двух видов кустарников и отношениями содержания элементов Fe/Mn, Ca/Sr, Cu/Zn и K/Rb, что может быть использовано как фитоиндикатор изменения геохимических и геофизических характеристик среды.

Показано на примере *P. fruticosa* и *L. caerulea*, что ответная реакция на изменение геохимических и геофизических характеристик среды у разных видов кустарника различна.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнаутов Н.А. Стандартные образцы химического состава природных минеральных веществ: Метод. рекомендации. Новосибирск, 1990. 220 с.
- Ильин В.Б., Сысо А.И. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области. Новосибирск, 2001. 228 с.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989. 439 с.
- Рустамбекова С.А., Барабошкина Т.А. Микроэлементозы и факторы экологического риска. М., 2006. 109 с.
- Трифонов В.Г. Активная тектоника и геоэкология // Проблемы геодинамики литосферы. М., 1999. С. 44–62.
- Храмова Е.П., Куценогий К.П., Шкель Н.М., Ковальская Г.А., Чанкина О.В. Элементный состав *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, произрастающего в Горном Алтае // Раст. ресурсы. 2000. Вып. 4. С. 59–67.
- Baryshev V.B., Kulipanov G.N., Scrinский A.N. Handbook of Synchrotron Radiation. Amsterdam, 1991. V. 3. P. 639.
- Blum J.D., Taliaferro E.H., Weisse M.T., Holmes R.T. Changes in Sr/Ca, Ba/Ca and ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr ratios between trophic levels in two forest ecosystems in the northeastern U.S.A. // Biogeochemistry. 2000. V. 49. P. 87–101.
- Boyarskikh I.G., Shitov A.V. Intraspecific Variability of Plants: The Impact of Active Local Faults // Man. and the Geosphere. N.Y., 2010. P. 145–167.
- Larsson C., Helmisaari H.S. Accumulation of elements in the annual rings of Scots pine trees in the vicinity of a copper-nickel smelter measured by scanning EDXRF // X-ray Spectrometry. 1998. V. 27. P. 133–139.

ФИТОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *NITRARIA* (*NITRARIACEAE*)

Г.И. Высочина, Е.В. Банаев, Т.А. Кукушкина, Т.М. Шалдаева, М.Б. Ямтыров

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: vysochina_galina@mail.ru

Представлены результаты биохимического исследования двух сибирских видов рода *Nitraria* L. (селитрянки) – *N. schoberi* L. и *N. sibirica* Pall. Установлено, что листья и плоды растений содержат богатый комплекс биологически активных веществ: флавонолов, дубильных веществ, катехинов, антоцианов, пектиновых веществ, сахаров, и обладают антиоксидантной активностью. Почти по всем биохимическим показателям листья и плоды *N. sibirica* превосходят *N. schoberi*. Оба вида представляют интерес для медицинской и пищевой промышленности. Исследования биологически активных веществ *N. schoberi* и *N. sibirica*, произрастающих в Сибири, проведены впервые.

Ключевые слова: *Nitraria schoberi* L., *N. sibirica* Pall., флавонолы, дубильные вещества, катехины, антоцианы, пектиновые вещества, сахара, алкалоиды, антиоксидантная активность, Сибирь.

PHYTOCHEMICAL DESCRIPTION OF THE SIBERIAN SPECIES *NITRARIA* (*NITRARIACEAE*) GENUS

G.I. Vysochina, E.V. Banaev, T.A. Kukushkina, T.M. Schaldaeva, M.B. Yamtirov

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: vysochina_galina@mail.ru

Results of biochemical research of two Siberian species of genus *Nitraria* L. – *N. schoberi* L. and *N. sibirica* Pall. are presented. It is established that leaves and fruits of plants contain a rich complex of biologically active substances: flavonols, tannins, catechins, anthocyanins, pectin substances, sugars and possess antioxidative activity. Almost on all biochemical indices leaves and fruits *N. sibirica* surpass in *N. schoberi*. Both species represent definite interest for medical and food industry. Researches of biologically active substances *N. schoberi* and *N. sibirica* growing in Siberia are spent for the first time.

Key words: *Nitraria schoberi* L., *N. sibirica* Pall., flavonols, tannins, catechins, anthocyanins, pectin substances, sugars, alkaloids, antioxidative activity, Siberia.

ВВЕДЕНИЕ

Растения являются богатым источником разнообразных и уникальных по строению природных веществ, обладающих биологической активностью и, что особенно ценно, низкой токсичностью. Многочисленные исследования показывают, что лекарственные препараты из растений на основе биологически активных веществ имеют широкий спектр действия и представляют большую ценность в терапии многих заболеваний (Кутач и др., 1988; Минаева, 1991; Rice-Evans, Miller, 1996; Bohm et al., 1998; Middleton et al., 2000).

Изучение природной флоры Сибири как источника получения лекарственного сырья имеет исключительное значение для удовлетворения запросов медицинской промышленности. Ценным объектом для поиска новых лечебных средств растительного происхождения являются виды рода *Nitraria* L. – селитрянки (семейство *Nitrariaceae*). Этот род рас-

пространен в степных и пустынных районах Малой, Центральной и Средней Азии, в Юго-Восточной Европе, Северной Африке, Австралии. В мире насчитывается около 10 видов селитрянки, из которых 2 произрастают в Сибири – *N. schoberi* L. и *N. sibirica* Pall.

Селитрянки являются галофитом и представляет собой шарообразные или подушковидные стелющиеся кустарники высотой 0.3–2.0 м. Благодаря этим биологическим особенностям она применяется в ряде стран в защитном лесоразведении для укрепления песчаных наносов, берегов, снижения засоленности почв и обогащения их органическими веществами (Zhao et al., 2002).

Виды селитрянки богаты алкалоидами. Работами сотрудников лаборатории химии алкалоидов Института химии растительных веществ АН УзССР, начатых в 60-х годах прошлого столетия, показано, что

N. schoberi, *N. sibirica* и *N. komarovii* Iljin et Lava являются источником необычных в структурном отношении и перспективных в плане биологической активности алкалоидов (Норматов, Юнусов, 1968; Пахритдинов и др., 1970; Ибрагимов и др., 1975, 1983; Османов и др., 1982), которые обладают гипотензивным, спазмолитическим и седативным действиями (Растительные ресурсы..., 1988). В последнее время из селитрянки выделены и идентифицированы новые соединения этого класса (Tulyaganov, Allaberdiev, 2001, 2002, 2003).

Несмотря на наличие алкалоидов, растения рода *Nitraria* являются пищевыми и используются в качестве корма для мелкого рогатого скота и верблюдов. Плоды съедобны в свежем и сухом виде, пригодны для производства соков, повидла, джемов, пищевых красителей. Издавна употребляются местным населением в пищу, в тибетской медицине используются при инфильтратах в суставах (Бадгаа, 1978; Базарон, Асеева, 1984; Растительные ресурсы..., 1988). Питательная ценность плодов селитрянок обусловлена наличием сахаров, протеинов, аминокислот, витаминов, пектинов, минеральных элементов и пр. Показано, что в плодах селитрянок содержится не менее 5 водорастворимых витаминов (Zhang et al., 2010). Есть сведения, что ценностью обладают и листья селитрянки, например, у *N. tangutorum* Vobr. их питательные характеристики даже выше, чем у плодов. При этом разные виды нитрарии отличаются по способности накапливать питательные вещества, что показано на

растениях *N. tangutorum* и *N. sphaerocarpa* Maxim., произрастающих в одном местообитании (Zhang et al., 2007). Наряду с *N. tangutorum*, ценным источником полезных веществ является и *N. sibirica* (Geng et al., 2008), элементный состав листьев и плодов которой изучали в различных районах Китая (Gao, 2002; Zhou, Wu, 2006; He et al., 2007). У этих видов был исследован состав масел плодов и летучих выделений стеблей для применения в медицине и пищевой промышленности (Zhu et al., 2006; Wang, Kang, 2009).

Использование селитрянок в пищевой промышленности связано также с наличием в плодах насыщенного пигмента, обусловленного содержанием антоцианинов (Lu et al., 2009). В последнее время интенсивно изучаются условия экстракции, физико-химические свойства и стабильность красного пигмента (Zhu et al., 2008; Zulfiya, 2008). Исследуют также другие фенольные соединения, придающие селитрянкам целебные свойства, а именно – флавоноиды (Liu et al., 2002), проантоцианидины (Wu, Wang, 2005). Примечательно, что флавонолы *N. retusa* (Forsk.) Aschers. представлены изорамнетином и шестью его гликозидами (Halim, Saad, 1995).

Несмотря на перечисленные литературные источники, химические компоненты видов *Nitraria* до настоящего времени остаются мало изученными.

Цель настоящего исследования – биохимическая оценка сибирских видов *N. schoberi* и *N. sibirica* по содержанию и составу биологически активных соединений, преимущественно полифенолов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

N. sibirica – селитрянка сибирская – раскидистые или распластано ветвистые кустарники 30–80 см высотой с серовато-белой корой. Молодые веточки отстоят друг от друга по одной стороне старых ветвей на расстоянии 1.5–4.0 см. Листья в пучках по 2–4 до 13 мм длиной и 4 мм шириной. Цветки мелкие, белые, в щитковидных дихазиях на концах годичных веточек. Чашечки до половины надрезанные, доли их яйцевидные. Лепестки 3–4 мм длиной, продолговатые, на верхушке башлычковидно стянутые. Костянки с темно-синим соком, черные, почти шаровидные или широкояйцевидные. Косточки около 5 мм длиной, яйцевидные, притупленные. Произрастает в межгорных котловинах на солонцах, солончаках, в чиевых и волоснецовых степях. Азиатский вид: районы Западной, Средней и Восточной Сибири, Средняя Азия, Китай, Монголия.

N. schoberi L. – селитрянка Шобера – отличается от селитрянки сибирской большей величиной куста, более крупными плодами, листьями и лепестками цветка, формой и размером косточки (до 9 мм длиной), более светлым соком плодов. Вид распространен преимущественно в равнинных степных и пустынных районах Турана и Арало-Каспийской низмен-

ности, достигая на юге, через Закавказье, Сирию и имея на западе два оторванных местонахождения – в Восточном Крыму и Южной Румынии (Бобров, 1965). В Западной Сибири представлен отдельными популяциями восточной части ареала.

Образцы для биохимических исследований отбирали в популяциях Алтайского края, Новосибирской области и Республики Алтай в 2007–2010 гг., преимущественно в период плодоношения (табл. 1).

Для определения содержания веществ (флавонолов, катехинов, антоцианов, дубильных веществ, алкалоидов, пектинов, протопектинов, сахаров), антиоксидантной активности экстрактов и кислотности в листьях и плодах использовали гербарный материал и сырье, высушенное в тени в проветриваемых помещениях.

Количественное определение флавонолов проводили по методике, основанной на методе В.В. Беликова и М.С. Шрайбера (1970), в котором использована реакция комплексообразования флавонолов с хлоридом алюминия. Точную навеску воздушно-сухого сырья (около 0.5 г), измельченного и просеянного через сито с отверстиями диаметром 1 мм, помещали в колбу емкостью 100 мл и проводили исчерпывающую

Пункты сбора материала

Популяция	Местонахождение
H1	Алтайский край, Михайловский р-н, окр. пос. Малиновое озеро (N 51°41.388'; E 79°45.325')
H2	Алтайский край, Благовещенский р-н, оз. Кулундинское (N 52°56.447'; E 79°42.915')
HS1	Там же (N 52°52.948'; E 79°43.015')
S1	Алтайский край, окр. г. Рубцовск (N 51°33.289'; E 81°15.066')
S2	Там же (N 51°31.974'; E 81°09.576')
S3	Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Тобелер (N 49°54.505'; E 88°48.914')
S4	Новосибирская обл., Карасукский р-н, вблизи оз. Чаган, оз. Калининское и пос. Первомайский (N 53°27.767'; E 77°41.633')
S5	КНР, пров. Внутренняя Монголия, в 50 км западнее г. Байчен

экстракцию 70%-м этиловым спиртом, контролируя полноту экстракции реакцией с 5%-м раствором NaOH (до исчезновения желтой окраски), измеряли объем профильтрованного объединенного экстракта. Далее в мерную пробирку вносили 0.1 мл экстракта, приливали 0.2 мл 2%-го раствора $AlCl_3$ в 96%-м этиловом спирте и доводили объем до 5 мл этанолом такой же концентрации. В контрольном варианте к 0.1 мл экстракта приливали 1–2 капли 30%-й уксусной кислоты и далее доводили объем до 5 мл. Растворы перемешивали и через 40 мин измеряли оптическую плотность раствора с хлоридом алюминия на спектрофотометре СФ-26 при 415 нм в кювете с толщиной слоя 1 см, используя для сравнения раствор с кислотой.

Суммарное содержание флавоноидов (в % от массы абсолютно сухого сырья) определяли как $X(\%) = Y \cdot V_1 \cdot V_2 \cdot 100 / M \cdot V_3 \cdot 10^6$, где Y – содержание флавоноидов в 1 л испытываемого раствора, найденное по калибровочному графику, построенному по рутину, мкг; V_1 – объем экстракта, мл; V_2 – объем разведения, мл; V_3 – объем экстракта, взятый для анализа, мл; M – масса абсолютно сухого сырья, г.

Катехины определяли спектрофотометрическим методом. В пробирке отбирали по 0.8 мл 80%-го спиртового экстракта, приливали 4 мл 1%-го раствора ванилина в концентрированной соляной кислоте, а в контрольные пробирки – 4 мл концентрированной соляной кислоты и доводили объемы до 5 мл. Через 5 мин появлялась розовая окраска в случае присутствия катехинов. Содержание катехинов в пробе определяли по калибровочной кривой, построенной по (\pm)-катехину “Sigma” (Кукушкина и др., 2003).

Количество антоцианов определяли спектрофотометрически при длине волны 510 нм, используя спиртовую вытяжку из гомогената плодов, подкисленную 3.5%-й соляной кислотой (Кривенцов, 1982).

Содержание дубильных веществ определяли титриметрическим методом (Государственная фармакопея СССР, 1987). Точную навеску воздушно-сухого сырья (0.5–1.0 г) экстрагировали водой на кипящей водяной бане в течение 45 мин 5–10 мл полученного экстракта оттитровывали 0.1 *n*-раствором перманганата калия в стакане с 400 мл воды в при-

сутствии индигокармина при постоянном перемешивании до золотисто-желтого цвета. Параллельно проводили контрольное титрование без исследуемого экстракта. 1 мл 0.1 *n*-раствора перманганата калия эквивалентен 4.157 мг дубильных веществ в пересчете на танин.

Для анализа растительного материала на наличие алкалоидов использовали капельные качественные реакции. Применяли следующие реактивы: 1%-й раствор кремневольфрамовой кислоты, реактив Вагнера. Экстракцию растительного материала проводили следующим образом: 1 г измельченного сырья помещали в колбу емкостью 100 мл, добавляли 12 мл 1%-го раствора соляной кислоты и нагревали на кипящей бане в течение 5 мин. После охлаждения раствор фильтровали, отстаивали в течение 1 сут и декантировали. Объем полученного экстракта – 5–7 мл. В пробирки отбирали по 0.5 мл и по каплям добавляли вышеназванные реактивы. Оценивали в баллах по количеству осадка (Ермаков и др., 1987).

Пектиновые вещества определяли карбозольным методом, основанным на получении специфического фиолетово-розового окрашивания уроновых кислот с карбазолом в сернокислой среде. Плотность окрашенных растворов измеряли на фотоэлектроколориметре ФЭК-56М при длине волны 535 нм в кювете с рабочей длиной 5 мм. Содержание пектиновых веществ определяли по калибровочной кривой, построенной по галактуроновой кислоте (Ермаков и др., 1987).

Для определения сахаров использовали метод А.С. Швецова и Э.Х. Лукьяненко, основанный на восстановлении феррицианида калия редуцирующими сахарами в щелочной среде до ферроцианида. Последний в присутствии желатина образует с сернокислым железом устойчивую синюю окраску, интенсивность которой измеряли на СФ-26 при длине волны 690 нм. Количество сахаров определяли по калибровочному графику, построенному по глюкозе (Ермаков и др., 1987).

Анализ кислотности основан на титровании аликвоты вытяжки из плодов 0.05 *n* NaOH в присутствии индикатора фенолфталеина (Кривенцов, 1982).

Антиоксидантную активность экстрактов определяли на приборе Цвет-Яуза 01.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Биологически активные вещества селитрянков, произрастающих на территории Сибири, ранее не изучались. Наши исследования надземной части растений *N. schoberi* и *N. sibirica* являются первым этапом фитохимического исследования этих перспективных сибирских видов.

Выше отмечалось, что листья селитрянков обладают высокой питательной ценностью, превышающей по ряду показателей полезные качества плодов (Zhang et al., 2007). Растения *N. schoberi* и *N. sibirica* дают большую надземную массу в тех районах, где выживают немногие виды, поэтому оценка их по биохимическим показателям чрезвычайно важна.

Фенольные соединения представлены в наших исследованиях несколькими группами веществ, а именно флавонолами, дубильными веществами (танинами), катехинами и антоцианами, т. е. вторичными метаболитами, проявляющими биологическую, в том числе антиоксидантную, активность. Содержание флавонолов, наиболее окисленных веществ, достаточно высокое – 1.9–3.9 %, причем у *N. schoberi* этот показатель более выравнен (2.3–2.7 %) по сравнению с *N. sibirica*. Листья последней содержат флавонолов больше – до 3.9 % (популяция S3). Количество дубильных веществ невысокое – от 1.0 до 8.0 %, при этом наблюдается положительная динамика в их накоплении к осени. Содержание катехинов, представляющих восстановленную форму фенольных соединений, находится в пределах 100–146 мг%. И по дубильным веществам, и по катехинам *N. schoberi* и *N. sibirica* несколько отличаются. Антоцианов в листьях нет. Антиоксидантная активность невысокая – 0.39–1.01 мг/г, что объясняется незначительным содержанием катехинов (табл. 2). Оценку количества

алкалоидов проводили по балльной системе. В листьях *N. schoberi* алкалоидов больше (+++), чем у *N. sibirica* (++).

Анализ индивидуальных растений *N. schoberi* из Михайловского района Алтайского края показал, что в одном растении 2.1–2.7 % флавонолов, а в одном растении *N. sibirica* из окрестностей г. Рубцовска – 1.8–2.3 %. При учете среднего показателя в пересчете на одно растение по каждой группе соединений отмечается у обоих видов практически одинаковое содержание флавонолов и увеличение у *N. sibirica* дубильных веществ (почти в 2 раза) и катехинов (в 1.5 раза). Антиоксидантную активность в этих растениях не определяли (табл. 3). Для 10 растений *N. sibirica* из популяции S3 Республики Алтай средний показатель по этим группам веществ мало отличался от предыдущих данных, отмечено 3.2 % флавонолов, 4.5 % дубильных веществ, 123 мг% катехинов. Антиоксидантная активность в среднем составляет 0.61 мг/г. Варьирование содержания веществ в этих экземплярах растений более выражено. Так, в двух растениях из десяти флавонолов мало – 1.7 %, а в одном очень много – 7.6 %. Пределы варьирования содержания дубильных веществ – 3.7–6.2 %, катехинов – 80–170 мг%. ССА находится в интервале 0.21–1.31 мг/г (см. табл. 3).

Плоды *N. schoberi* и *N. sibirica* представляют собой резерв ценных биологически активных веществ. Они

Таблица 3

Фенольные соединения и антиоксидантная активность в листьях отдельных растений *N. schoberi* и *N. sibirica*

Популяция	Номер растения	Флавонолы, %	Дубильные вещества, %	Катехины, мг%	ССА, мг/г
<i>N. schoberi</i>					
Н1, 11.09.2010 г.	1	2.1	5.8	205	–
	2	2.7	3.4	196	–
	3	2.0	4.8	281	–
<i>N. sibirica</i>					
S2, 11.09.2010 г.	1	2.2	12.2	425	–
	2	2.3	7.1	288	–
	3	2.2	7.9	289	–
	4	1.8	6.3	287	–
S3, 09.08.2010 г.	1	2.6	3.7	140	1.01
	2	2.2	4.5	140	0.68
	3	2.9	4.3	150	1.31
	4	2.9	4.6	150	0.94
	5	7.6	4.0	140	0.33
	6	5.2	4.8	170	0.56
	7	2.7	4.7	80	0.21
	8	1.7	4.5	80	0.36
	9	1.7	6.2	80	0.29
	10	2.2	4.1	100	0.43

Таблица 2

Фенольные соединения и антиоксидантная активность листьев *N. schoberi* и *N. sibirica*

Популяция и дата сбора	Флавонолы, %	Дубильные вещества, %	Катехины, мг%	Антоцианы, %	ССА, мг/г
<i>N. schoberi</i>					
Н1, 07.08.2007 г.	2.7	1.0	118	Нет	–
Н2, 10.09.2010 г.	2.3	5.7	130	»	1.01
HS1, 10.09.2010 г.	2.4	6.4	130	»	0.76
<i>N. sibirica</i>					
S1, 25.07.2008 г.	1.9	1.8	146	»	–
HS1, 10.09.2010 г.	3.4	8.0	100	»	0.39
S3, 17.09.2010 г.	3.9	7.7	120	»	0.44
S5.26.06.2008 г. (цветение)	3.7	4.9	120	»	0.78

Примечание. Прочерк – анализ не проводился; “Нет” – вещества отсутствуют; ССА – антиоксидантная активность. Все показатели рассчитаны на абсолютно сухую массу сырья.

Биологически активные вещества плодов *N. schoberi* и *N. sibirica*

Вид, популяция, дата сбора	Сахара, %	Флавонолы, %	Кислотность, %	Дубильные вещества, %	Антоцианы, %	Катехины, мг%	Пектины, %	Протопектины, %
<i>N. schoberi</i> , Н1, 04.08.2009 г.	8.9	Нет	1.80	1.86	0.8	73.2	0.23	0.67
<i>N. sibirica</i> , S4, 02.08.2009 г.	13.9	Нет	2.41	1.70	0.6	160.2	0.68	1.18

Примечание. “Нет” – вещества отсутствуют. Все показатели рассчитаны на абсолютно сухую массу сырья.

могут быть использованы не только как источник интенсивного красителя, но и в целях обогащения пищевой продукции физиологически важными соединениями, повышающими адаптационные свойства и устойчивость к неблагоприятным факторам среды. Плоды селитрянки исследованы нами по расширенной программе (табл. 4).

Кислотность плодов небольшая, но сахаров достаточно много, особенно в плодах *N. sibirica* (13.9 %). Флавонолов, желтых пигментов, в плодах нет, они синтезируются в листьях; в плодах содержатся антоцианы (до 0.8 %) (см. табл. 4). Исследование китайскими учеными антоцианинов плодов *N. sibirica* показало, что они представлены пеларгонидин-3-рамноглюкозидом, цианидин-3-рамноглюкозидом и дельфинидин-3-галактозидом (Lu et al., 2009). Относительно антоцианов

N. schoberi никаких сведений нами не обнаружено. В ботаническом описании видов отмечено, что сок плодов *N. sibirica* темно-синего цвета, а *N. schoberi* – красноватого (Пешкова, 1996). Следует предположить, что различный цвет сока этих видов обусловлен разным качественным составом антоцианов, и если это предположение в будущем подтвердится, то можно будет с уверенностью отличать их по этому биохимическому признаку. Вяжущие свойства плодов незначительные – дубильных веществ до 1.86 %. У *N. sibirica* в 2 раза больше катехинов и протопектинов и в 3 раза больше пектинов. Почти по всем биохимическим показателям плоды *N. sibirica* превосходят *N. schoberi*. Сок из плодов *N. sibirica* содержит 0.12 мкг/мл катехинов, 53.0 мг/мл антоцианов и обладает антиоксидантной активностью – до 1.15 мг/л.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растения сибирских видов *Nitraria schoberi* и *N. sibirica* обладают высокой питательной ценностью и представляют определенный интерес для медицины, так как содержат богатый комплекс биологически активных веществ. Содержание флавонолов в листьях достаточно высокое – до 3.9 %. Количество дубильных веществ варьирует в пределах 1.0–8.0 %, катехинов – 100–146 мг%. Антиоксидантная активность находится в интервале 0.39–1.01 мг/г. Листья *N. sibirica* содержат флавонолов больше, чем *N. schoberi*, а алкалоидов – меньше. Анализ индивидуальных растений показал, что у *N. sibirica* больше дубильных веществ (почти в 2 раза) и катехинов (в 1.5 раза). Для 10 растений *N. sibirica* из популяции S3 Республики Алтай отмечено, в среднем, 3.2 % флавонолов, 4.5 % дубиль-

ных веществ, 123 мг% катехинов. Варьирование содержания веществ значительное: флавонолов – 1.7–7.6 %, дубильных веществ – 3.7–6.2 %, катехинов – 80–170 мг%, антиоксидантной активности – 0.21–1.31 мг/г.

Плоды *N. schoberi* и *N. sibirica* могут быть источником пищевого красителя и физиологически важных соединений, повышающих адаптационные свойства человека. Кислотность плодов небольшая. Сахаров – до 13.9 % (*N. sibirica*), антоцианов – до 0.8 %. Вяжущие свойства плодов незначительные – дубильных веществ до 1.86 %. Почти по всем биохимическим показателям плоды *N. sibirica* превосходят *N. schoberi*. В плодах *N. sibirica* в 2 раза больше катехинов и протопектинов и в 3 раза больше пектинов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бадгаа Д. Исследование культурных и дикорастущих плодов и ягод Могольской Народной Республики с целью их рационального использования: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М., 1978. 36 с.
- Базарон Э.Г., Асеева Т.А. “Вайдурья-онбо” – трактат индо-тибетской медицины. Новосибирск, 1984. 118 с.
- Беликов В.В., Шрайбер М.С. Методы анализа флавоноидных соединений // Фармация. 1970. № 1. С. 66–72.
- Бобров Е.Г. О происхождении флоры пустынь Старого света в связи с обзором рода *Nitraria* L. // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 8. С. 1053–1067.
- Государственная фармакопея СССР. М., 1987. 11-е изд. Вып. 1. С. 286–287.
- Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.А. Методы биохимического исследования растений. Л., 1987. 429 с.
- Ибрагимов А.А., Маех С.Х., Юнусов С.Ю. Строение нитрамина // Химия природ. соед. 1975. № 2. С. 275.
- Ибрагимов А.А., Османов З., Ягудаев М.Р., Юнусов С.Ю. Алкалоиды *Nitraria sibirica* // Химия природ. соед. 1983. № 2. С. 213–216.

- Кривенцов В.И. Методические рекомендации по анализу плодов на биохимический состав. Ялта, 1982. 21 с.
- Кугач В.В., Никульшина Н.И., Ищенко В.И. Лекарственные формы флавоноидов // Хим.-фарм. журнал. 1988. Т. 22. С. 1018–1025.
- Кукушкина Т.А., Зыков А.А., Обухова Л.А. Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) как источник лекарственных средств // Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения. СПб., 2003. С. 64–69.
- Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск, 1991. 430 с.
- Норматов М., Юнусов С.Ю. Исследование алкалоидов *Nitraria schoberi*: структура нитрарина // Химия природ. соед. 1968. № 2. С. 139.
- Османов З., Ибрагимов А.А., Юнусов С.Ю. Алкалоиды *Nitraria sibirica* // Химия природ. соед. 1982. № 1. С. 126–127.
- Пахритдинов Б.М., Новгородова Н.Ю., Норматов М., Юнусов С.Ю. Тетраметилентетрагидро-β-карболин из *Nitraria schoberi* // Химия природ. соед. 1970. № 5. С. 641–642.
- Пешкова Г.А. Семейство *Nitrariaceae* – селитрянковые. 1. *Nitraria* L. – селитрянка // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 34–35.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Rutaceae–Elaeagnaceae*. Л., 1988. 357 с.
- Bohm H., Boeing H., Hempel J., Raab B., Kroke F.L. Flavonols, flavones and anthocyanins as native antioxidants of food and their possible role in the prevention of chronic diseases // Z. Ernährungs. Wissensch. 1998. V. 37, N 2. P. 147–163.
- Gao H., Li T., Suo Y. Analysis on the mineral elements in *Nitraria sibirica* Pall. and *Nitraria tangutorum* Bobr. in Tsaidam Region // Guangdong Weiliang Yuansu Kexue. 2002. V. 9, N 8. P. 52–54.
- Geng Q., Du Sh., Shang Y., Zhang H., Li C., Zhang Y. Compared analysis of the nourishment composition in the fruits of *Nitraria sibirica* Pall. and *Nitraria tangutorum* Bobr. // Shipin Keji. 2008. V. 3. P. 101–103.
- Halim A.F., Saad H.-E.A. Flavonol glycosides from *Nitraria retusa* // Phytochemistry. 1995. V. 40, N 1. P. 349–351.
- He Y.-l., Zhang L.-p., Liu Y.-h., Wu G., Zhang A.-h. Trace element analysis in *Nitraria sibirica* Pall. produced in Inner Mongolia // Weiliang Yuansu Yu Jiankang Yanjiu. 2007. V. 24, N 2. P. 28–36.
- Liu J., Zhao W., Wang H., Zhu Sh. Ультразвуковая экстракция – ТСХ для идентификации флавоноидов // Huaxi Yaoxue Zazhi. 2002. V. 17, N 2. P. 141–143.
- Lu Ch., Shan Y., Liu H. Study of *Nitraria sibirica* wine // Niangjiu. 2009. V. 36, N 1. P. 83–84.
- Middleton E., Kandaswami C., Theoharis C.T. The effects of plant flavonoids on mammalian cells: implications for inflammation, heart disease, and cancer // Pharmacol. Rev. 2000. V. 52. P. 673–751.
- Rice-Evans C.A., Miller N.J. Antioxidant activities of flavonoids as bioactive components of food // Biochem. Soc. Trans. 1996. V. 24, N 3. P. 790–795.
- Tulyaganov T.S., Allaberdiev F.Kh. Alkaloids of *Nitraria sibirica*. Dihydroshoberine and nitrabirine N-oxide // Chem. of Natural Compounds. 2001. N 37 (6). P. 556–558.
- Tulyaganov T.S., Allaberdiev F.Kh. Alkaloids of *Nitraria sibirica*. Structures of nitraramidine and nitraraidine // Chem. of Natural Compounds. 2002. V. 38, N 6. P. 602–604.
- Tulyaganov T.S., Allaberdiev F.Kh. Alkaloids from plants of the *Nitraria* genus. Structure of sibiridine // Chem. of Natural Compounds. 2003. V. 39, N 3. P. 292–293.
- Wang J., Kang W. Volatiles in stem of *Nitraria tangutorum* and *Nitraria sibirica* // Jingxi Huagong. 2009. V. 26, N 8. P. 773–775.
- Wu P., Wang M. Study on optimum extracting conditions of proanthocyanidins from seeds of *Nitraria sibirica* Pall. by ultrasound // Shipin Yu Fajiao Gongye. 2005. V. 31, N 5. P. 158–160.
- Zhang Y., Li P., Li C., Pan H., Zhao Y., Chen Sh. Nutrient contents in leaf of three species of *Nitraria* plants in Gansu Province // Caoye Kexue. 2007. V. 24, N 7. P. 37–39.
- Zhang F., Zhao Y., Liu Y., Suo Y. Comparative analysis of water-soluble vitamins in fruit powders of *Nitraria*, wolfberry and sea buckthorn grown in Qinghai-Tibetan Plateau // Shipin Kexue. 2010. V. 31, N 2. P. 179–182.
- Zhao K., Fan H., Jiang X., Song J. Improvement of saline soil by planting halophytes // Yingyong Yu Huanjing Shengwu Xuebao. 2002. V. 8, N 1. P. 31–35.
- Zhou L.-b., Wu Q.-x. Principal component analysis of trace elements in *Nitraria* leaf from Qinghai Region // Weiliang Yuansu Yu Jiankang Yanjiu. 2006. V. 23, N 5. P. 25–27.
- Zhu Y., Liu J., Wang H., Zhao W., Xiang Y. Comparison and analysis on fruit oils of *Nitraria* prepared by supercritical CO₂ fluid extraction and impregnation method // Shipin Yu Fajiao Gongye. 2006. V. 32, N 12. P. 84–86.
- Zhu Y., Liu J., Cheng Y., Du H. Stability of red pigment extracted from fruit of *Nitraria sibirica* Pall. // Shipin Kexue. 2008. V. 29, N 3. P. 113–115.
- Zulfiya Y. Study on red pigment extraction technology from fruit of *N. sibirica* Pall. // Shipin Kexue. 2008. V. 29, N 6. P. 181–185.

**ИЗМЕНЕНИЕ МЕТАБОЛИЗМА *LONICERA CAERULEA* L. (*CAPRIFOLIACEAE*)
В ТЕКТОНИЧЕСКИ АКТИВНОЙ ЗОНЕ ГОРНОГО АЛТАЯ (СЕВЕРО-ЧУЙСКИЙ ХРЕБЕТ)**

И.Г. Боярских¹, В.Г. Васильев², Т.А. Кукушкина¹

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: irina_2302@mail.ru
²Новосибирский институт органической химии им. Н.Н. Ворожцова СО РАН,
630090, Новосибирск, просп. Акад. Лаврентьева, 9, e-mail: vgvasil@nioch.nsc.ru

Изучен индивидуально-групповой состав биологически активных фенольных соединений листьев жимолости синей в геологически активной зоне Горного Алтая. В микропопуляции *Lonicera caerulea* L. s. l., находящейся в зоне активного тектонического разлома, наряду с увеличением дисперсии стабильных признаков жимолости, наблюдалось более интенсивное накопление в листьях основных индивидуальных компонентов биофлавоноидов.

Ключевые слова: *Lonicera caerulea*, активный тектонический разлом, магнитное поле, ВЭЖХ-МС анализ, флавоноиды, гидроксикоричные кислоты.

**CHANGE OF METABOLISM *LONICERA CAERULEA* L. (*CAPRIFOLIACEAE*)
IN TECTONIC ACTIVE ZONE OF THE MOUNTAIN ALTAI (NORTH CHUYA RANGE)**

I.G. Boyarskikh¹, V.G. Vasiliev², T.A. Kukushkina¹

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: irina_2302@mail.ru
²Novosibirsk N.N. Vorozhtsov Institute of Organic Chemistry, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Lavrentjev ave., 9, e-mail: vgvasil@nioch.nsc.ru

An individual-group composition of biologically active phenolic compounds of blue honeysuckle leaves was studied in the geoactive zone of the Altai Mountains. In *Lonicera caerulea* L. s. l. micropopulation in the zone of an active tectonic fault a more intensive accumulation of the basic individual ingredients of bioflavonoids in leaves was observed along with increase in a dispersion of stable signs of a honeysuckle.

Key words: *Lonicera caerulea*, active tectonic fault, magnetic field, LC-MS analysis, flavonoids, cinnamic acids.

Комплекс космических, геологических, климатических, атмосферных, гидрологических факторов непрерывно воздействует на биотический компонент экосистемы. На современном этапе в центре внимания экологии – познание и изучение последствий техногенного загрязнения природной среды. В отличие от техногенных процессов природные геологические процессы функционируют непрерывно, обуславливая глобальную миграцию вещества, в том числе максимальную величину повсеместного поступления тяжелых металлов в окружающую среду. В геоактивных зонах спектр геохимических, геофизических и геодинамических полей может оказывать совместное воздействие на биоту (Барабошкина, 2002).

У древесных растений (в связи с их долговечностью) защитные биологические реакции формируются под влиянием повторяющихся длительное время стрессов. Визуально фиксируемые признаки неблагополучия, такие как замедление роста, изменение окраски, морфологические отклонения, могут быть

индикаторами уже необратимых изменений в метаболизме растения, но любым морфологическим изменениям предшествует перестройка метаболизма. Анализируя биохимические реакции на определенные природные стрессы и сравнивая их с правильно подобранным контролем, можно сделать важные выводы о состоянии среды даже при отсутствии внешних симптомов повреждения у растений (Судачкова и др., 1997).

К наиболее распространенным соединениям вторичного метаболизма растений относятся фенольные соединения, в частности фенилпропаноиды (флавоноиды и гидроксикоричные кислоты), образование которых происходит практически во всех растительных клетках. Флавоноидные соединения будучи постоянными и универсальными компонентами растительных тканей, несут значительную функциональную нагрузку: играют важную роль в окислительно-восстановительных и защитных реакциях; защищают растительные ткани от избыточной сол-

нечной радиации; влияют на проницаемость мембран; являются субстратами ряда ферментов. Защита растений против широкого спектра стрессовых факторов обеспечивается способностью флавоноидов противодействовать окислительным процессам. Различные неблагоприятные факторы вызывают повреждения растений, при этом они усиливаются окислительными реакциями, в ответ на которые происходит активизация биосинтеза флавоноидов, являющихся мощными природными антиоксидантами. Значительное повышение концентрации флавоноидов может свидетельствовать о наличии негативного воздействия на организм растения (Запрометов, 1996).

Для выявления спектра ответных реакций растений на комплекс факторов, связанных с неоднородностью геологической среды, ранее была изучена внутривидовая изменчивость плодов жимолости синей – *Lonicera caerulea* L. s. l. в локальной геологически активной зоне Горного Алтая (Boyarskikh, Shitov, 2010). Участок характеризуется высокой сейсмической активностью (связан с эпицентральной частью Чуйского землетрясения 2003 г., подновляющимися тектоническими разломами (Алтайское (Чуйское) землетрясение..., 2004), находится у подножия Северо-Чуйского хребта, на границе с Курайской межгорной котловиной, в долине р. Ак-Туру, на высотах 1660–2100 м над ур. м. (Кош-Агачский р-н). Геоморфологически в форме неотектонических уступов на этом участке проявлены два активных разлома, зоны которых перекрыты моренными отложениями. Тектонические разломы хорошо картируются в магнитном поле, поскольку многие горные породы являются магнитными. Сопоставление магнитометрических исследований с картой активных тектонических разломов (Карта..., 1997) позволило выделить опытные микроучастки (A1 и A2) в зонах активных разломов и контрольные (K1–K6) – вне их. Для сравнительного анализа выбраны экологически сходные микроучастки, различающиеся по геофизическим характеристикам.

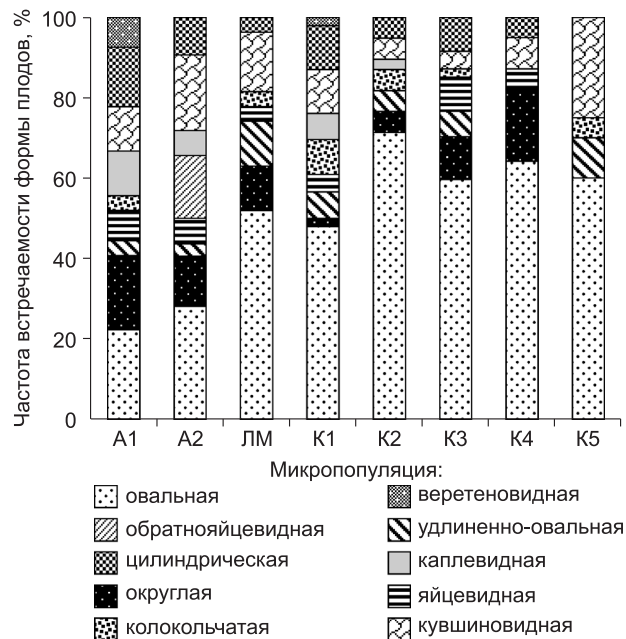


Рис. 1. Распределение растений *L. caerulea* в микропопуляциях долины р. Ак-Туру по форме плодов.

Исследования показали, что в микропопуляциях A1 и A2, находящихся в зонах магнитных аномалий, увеличивается дисперсия наиболее стабильных признаков жимолости синей (морфометрические показатели плодов). В целом в исследуемом районе, как и в других популяциях жимолости Горного Алтая, чаще встречались растения с овальной формой плодов, однако их доля различалась в зависимости от близости расположения микропопуляций к зонам с магнитными аномалиями (рис. 1). На микроучастках с аномальными изменениями магнитного поля (A1 и A2) форма плодов достоверно отличалась от контрольных участков меньшей выравненностью, асимметричностью (табл. 1). Вне зон с аномалиями магнитного поля увеличивалась частота встречаемости растений с плодами правильной овальной формы. На нижнем по вертикальному профилю микроучастке в аномальной

Таблица 1

Значения критерия χ^2 на аномальных и контрольных участках

Микроучастки	Между показателями частоты встречаемости различной формы плодов			Между показателями частоты встречаемости вкусовых вариаций плодов		
	A1	A2	LM	A1	A2	LM
K1	1.4	4.3	2.7	4.4	5.5	26.9
K2	19.5	27.3	2.9	3.3	5.2	24.6
K3	16.6	24.1	1.8	10.1	12.7	39.6
K4	19.9	27.8	3.1	56.4	59.8	96.7
K5	2.5	6.1	1.6	82.9	89.1	127.4
	Критическое значение критерия $\chi^2_{0.05} = 3.84$, $\chi^2_{0.01} = 6.64$, $\chi^2_{0.01} = 10.0$			Критическое значение критерия $\chi^2_{0.05} = 5.99$, $\chi^2_{0.01} = 9.2$		

Примечание. Выделенные жирным шрифтом значения критерия χ^2 превышают их критическое значение, что говорит о наличии существенной разницы между частотой встречаемости разных форм в данном варианте сравнения.

Изменчивость морфометрических признаков плодов

Микропопуляция и высота над ур. м., м	Число растений	Длина плода		Ширина плода		Индекс плода	
		среднее, мм	V, %	среднее, мм	V, %	среднее, мм	V, %
A1, 1760–1780	26	13.0±0.76	29.4	8.1±0.67	41.2	1.70±0.09	26.3
A2, 1845–1855	32	13.1±0.40	16.6	8.5±0.29	17.9	1.60±0.07	23.9
K2, 1870–1880	38	14.8±0.44	18.8	9.5±0.28	18.1	1.60±0.04	16.4
K3, 1890–1920	47	14.8±0.36	16.9	9.7±0.19	13.6	1.52±0.03	15.1
K5, 2060–2100	23	14.3±0.39	12.3	9.7±0.31	14.1	1.50±0.06	17.9

зоне разлома (A1) плоды были самые мелкие, здесь же наблюдалась и наибольшая вариабельность как по длине, так и по ширине плода (повышенный и очень высокий уровни изменчивости). Микропопуляция в разломной зоне A2 также характеризуется мелкими плодами, но они более выровнены по размерам. На контрольных участках K2 и K3, расположенных вне зоны разломов, плоды более крупные. С увеличением высоты (K5) наблюдается тенденция к их уменьшению (табл. 2). Дисперсионный анализ морфометрических признаков показал, что для длины плодов ANOVA(5, 182) = 3.2, для ширины ANOVA(5, 182) = 4.6, для индекса ANOVA(5, 182) = 2.4, это говорит о достоверном влиянии месторасположения участков с вероятностью 99 % на длину и ширину плодов и с вероятностью 95 % на индекс плодов. По длине и ширине плодов A1 и A2 достоверно отличаются от ближайшего экологически сходного контрольного участка K4. Вариабельность всех морфометрических признаков на участке A1 достоверно выше, чем на контрольных участках. На участке A2 существует различие с ближним контрольным участком по индексу формы.

Известно, что горькоплодность является доминантным признаком *L. caerulea*, в большей части ее ареала вкус плодов горький и они не съедобны. В то же время популяции Камчатки, Курил, Сахалина, Охотского побережья, Приамурья и Забайкалья характеризуются низким процентом встречаемости горькоплодных растений (Скворцов, Куклина, 2002). Согласно нашим исследованиям, в долине р. Ак-Туру высокий полиморфизм вкусовых вариаций плодов отмечался в зонах магнитных аномалий, вследствие чего частота встречаемости растений с безгоречными плодами увеличивалась до 59 %. По мере удаления от этих микроучастков повышалась частота встречаемости растений с плодами горького и хинно-горького вкуса до 65 % (K5). Достоверная разница по показателю частоты встречаемости вкусовых вариаций плодов наблюдалась между микропопуляциями в зонах магнитных аномалий и удаленными от них контрольными участками K3, K4 и K5 (см. табл. 1). Это дает основание предположить о возможной связи активной тектоники с массовым проявлением рецессивного признака жимолости синей.

Широко известно для многих видов растений, что наибольший уровень внутривидовой изменчивости

наблюдается в неблагоприятных для данного вида условиях. Увеличение уровня изменчивости морфометрических и качественных признаков плодов, а также уменьшение их размеров указывают на вероятность угнетающего воздействия аномальных зон разлома на развитие растений. В литературе часто отмечается, что увеличение вариабельности, лабильности морфологических свойств является результатом адаптивных реакций биологических систем на изменившиеся условия существования (Мамаев, 1973; Позолотина, 1996).

К важнейшим ответным реакциям растений на стрессовое воздействие среды относится физиолого-биохимическая перестройка метаболических процессов в тканях растений. Проведенный сравнительный анализ суммарного содержания флавонолов в листьях растений жимолости из аномального A1 и контрольных (K4 и K5) участков показал, что содержание флавонолов в сумме (в процентах на абсолютно сухую массу) составляет: на участке A1 – 5.7 %, на K4 – 3.6, на K5 – 3.8 %, что свидетельствует об усилении биосинтеза общей суммы флавонолов под воздействием факторов, связанных с тектонической активностью (Боярских, Кукушкина, 2009).

Следует отметить, что хотя в настоящее время в мировой и отечественной литературе накоплен значительный объем данных об изменениях отдельных биохимических характеристик растительных объектов под воздействием абиотических факторов среды, интерпретация полученных результатов не всегда однозначна. Так, например, содержание фенольных соединений под воздействием загрязнений по данным одних исследователей повышается, а по данным других, наоборот, снижается (Судачкова и др., 1997; Loponen et al., 1998; Olsson et al., 1998; Giertych et al., 1999; Saleem et al., 2001). Подобные эффекты объясняются тем, что индивидуальные флавоноидные компоненты, возможно, формируют разные типы ответной реакции на неблагоприятное воздействие: синергизм, антагонизм либо индифферентность. Следовательно, предсказать результирующий отклик на воздействие того или иного фактора зачастую проблематично.

Для выявления влияния на метаболизм растений комплекса факторов, связанных с геологической активностью, в настоящей работе нами выполнено сравнительное изучение изменчивости содержания

фенилпропаноидов в листьях жимолости с акцентом на индивидуальные флавоноидные компоненты, включая и гидроксикоричные кислоты, поскольку, по мнению Р.А. Ларсона (Larson, 1988), наиболее перспективные соединения, повышенная концентрация которых может служить мерой устойчивости к различным окислителям, – это кофейная, хлорогеновая кислота и ее производные, включая кофеилхинную кислоту.

Поскольку фенольные соединения характеризуются широким спектром биологического действия, большое значение придавалось выбору опытных и контрольных микроучастков для сравнительного анализа. В связи с вертикальной зональностью, характерной для горных районов, микроучастки в зоне разлома (А3) и контрольный (К5), находящиеся в верхнем лесном поясе, отличаются по микроклиматическим условиям (повышенной влажностью и интенсивностью солнечной радиации) от А1, А2 и К6 (средний лесной пояс). В связи с тем, что эти факторы могут оказывать влияние на изменение содержания биологически активных веществ (БАВ) в тканях растений, сравнение проводилось между микроучастками, близкими по высоте и находящимися в сходных геоботанических условиях (табл. 3). Для определения содержания фенольных соединений в растениях *L. caerulea* отбирали среднюю пробу с 20–30 особей на каждом микроучастке.

Содержание флавоноидов и гидроксикоричных кислот в листьях жимолости определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Для получения экстрактов листьев жимолости точную навеску измельченного сырья (около 0.5 г) исчерпывающе экстрагировали 70%-м этанолом на водяной бане при температуре кипения растворителя. Перед анализом проводили пробоподготовку образца методом твердофазной экстракции через

патрон. На промытый водой патрон наносили раствор пробы, промывали 70%-м, затем 96%-м этанолом. Для работы брали объединенные фракции. Идентификация отдельных компонентов анализируемых экстрактов и оценка их относительного содержания проводились с помощью ВЭЖХ-МС анализа (Шинкаренко, Васильев, 2008). Сравнительный анализ содержания индивидуально-группового состава фенольных соединений в листьях растений из разных зон выполняли по площадям хроматографических пиков при длине волны 340/32 нм.

В состав системы для ВЭЖХ-МС анализа входили жидкостной хроматограф Agilent 1200 (с диодно-матричным детектором) и гибридный квадруполь-времяпролетный масс-спектрометр micrOTOF-Q (фирма Bruker). Колонка: Zorbax SB-Aq, 2.1 × 150 mm, 3.5 micron. Элюент: 2 % HCOOH-ACN (линейный градиент содержания ACN от 5 до 25 % с 0 до 15 мин, от 25 до 90 % с 20 до 25 мин). Скорость потока: 0.2 мл/мин. UV-Vis-детектирование выполнялось на пяти длинах волн: 255/16, 340/32, 370/80, 460/80 и 650/80 нм. Кроме этого, сохранялся каждый второй из доступных системе UV-Vis-спектров (150 спектров в минуту) в диапазоне 230–700 нм. Рабочие параметры масс-детектирования. Метод ионизации: электростатическое распыление при атмосферном давлении (API-ES). Сканирование отрицательных ионов в диапазоне m/z = 100–1000. Поток газа-осушителя (азот) – 8 л/мин, его температура – 240 °С, давление на распылителе – 2.0 бар.

На основании данных сравнительного анализа времени удерживания пиков вещества на хроматограммах анализируемых и стандартных образцов, а также компьютерного сравнения спектров поглощения, полученных при хроматографировании пиков, с имеющейся у нас библиотекой выявлено наличие в растворах хлорогеновой и дикофеилхинной кислот,

Таблица 3

Эколого-географические особенности микропопуляций *L. caerulea* в долине р. Ак-Туру (частично основана на опубликованных данных Н.Н. Лащинского (1960))

Популяция	Местонахождение	Рельеф, растительность
1-я аномальная зона (А1)	Северо-Чуйский хр., сев. макросклон, левый берег р. Ак-Туру, просека, сев.-вост. склон, 1780 м над ур. м.	Долинный кедрово-елово-лиственничный лес. Подлесок средней густоты, невысокий, представлен <i>L. caerulea</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>C. uniflora</i> , <i>Pentaphylloides fruticosa</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Caragana arborescens</i> , <i>Spiraea media</i> и <i>S. ehamaedrifolia</i> . Травянистый покров низкорослый и пятнистый, основной фон образует разнотравье: <i>Helictotrichon pubescens</i> , <i>Geranium pseudosibiricum</i> , <i>Carex macroura</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Vupleurum multinerve</i> , <i>B. aureum</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Artemisia macrantha</i> и <i>A. sericea</i> . Всего встречается до 35 видов. Зеленомошно-брусничные сообщества находятся в микропонижениях и среди подлеска
2-я аномальная зона (А2)	Северо-Чуйский хр., сев.-вост. склон, левый берег р. Ак-Туру, 1855 м над ур. м.	
Контроль-6 (К2)	Северо-Чуйский хр., сев.-вост. склон, левый берег р. Ак-Туру, 1700 м над ур. м.	
3-я аномальная зона (А3)	Северо-Чуйский хр., сев.-вост. склон, левый берег р. Ак-Туру, 2020 м над ур. м.	Долинный лиственнично-кедровый лес, в подлеске преобладают: <i>Betula rotundifolia</i> и <i>L. caerulea</i> . Остальные виды <i>Cotoneaster uniflora</i> , <i>Pentaphylloides fruticosa</i> , <i>Rosa acicularis</i> , <i>Caragana arborescens</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Salix reticulata</i> встречаются единично. В разреженном травяно-кустарничковом покрове 30 % участвует <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Cerastium lithospermifolium</i> , <i>Aegopodium hyemale</i> , <i>Equisetum hyemale</i> , <i>Viola altaica</i> , <i>Festuca altaica</i> , <i>Empetrum androgynum</i> . Моховой и лишайниковый покров обильный и сплошь покрывает почву плотным и упругим слоем в 7–10 см
Контроль-5 (К5)	Северо-Чуйский хр., сев.-вост. склон, левый берег р. Ак-Туру, 2070 м над ур. м.	

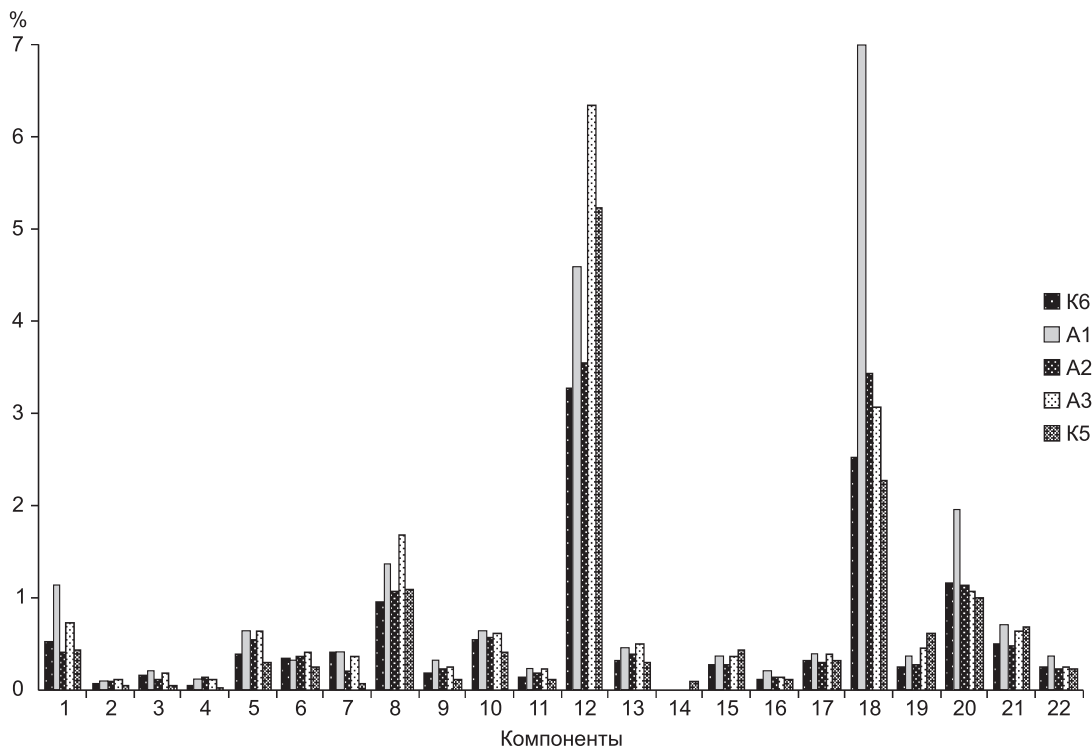


Рис. 2. Содержание фенольных соединений в листьях растений *L. caerulea* из разных по геофизическим характеристикам участков (площадь хроматографических пиков, %):

1 – хлорогеновая кислота (RT = 13.2); 3 – гликозид кверцетина (RT = 16.6); 5 – гликозид лютеолина (RT = 17.7); 6 – гликозид кверцетина (RT = 17.8); 7 – рутин (RT = 18.5); 8 – гликозид лютеолина (RT = 18.7); 10 – гликозид кверцетина (RT = 19.3); 11 – гликозид лютеолина (RT = 19.6); 12 – гликозид лютеолина (RT = 19.8); 13 – рутинозид лютеолина (RT = 20.1); 15 – гликозид апигенина (RT = 20.4); 18 – дикофеилхинная кислота (RT = 21.3); 19 – гликозид апигенина (RT = 21.9); 20 – дикофеилхинная кислота (RT = 22.1); 21 – гликозид лютеолина (RT = 22.7); 2, 4, 9, 14, 16, 17, 22 – неидентифицированные компоненты.

рутина, присутствие в большом количестве производных лютеолина, апигенина и кверцетина. Остальные компоненты пока не идентифицированы.

Сравнительный анализ хроматограмм экстрактов листьев *L. caerulea*, отобранных из разных по геофизическим характеристикам точек, показал сходный качественный состав фенолпропаноидов в листьях жимолости. Количественные показатели индивидуально-группового состава БАВ имели значительные отличия в зависимости от места произрастания растений (рис. 2).

При сравнении содержания отдельных групп фенольных соединений в листьях жимолости, собранных в среднем лесном поясе на участках А1, А2 и К6 (табл. 4), установлено, что в зоне магнитной аномалии (А1) суммарное содержание гидроксикоричных кислот, производных флавонов и суммы всех фенольных

компонентов, определенных хроматографическим методом, возрастает соответственно в 2,4, 1,4 и 1,7 раза по сравнению с контрольным микроучастком (К6) вне зоны магнитной аномалии. На участке А2 такой реакции мы не наблюдаем. Это свидетельствует о возможном влиянии комплекса геолого-геофизических и геохимических факторов, связанных с активной тектоникой, на усиление биосинтеза названных веществ, причем их воздействие проявляется локально в связи с тектонической неоднородностью. В верхнем лесном поясе также отмечается наличие биохимической реакции растений на проявление геологической активности, но разница по накоплению БАВ между аномальным и контрольным участками была небольшой. Не отмечено и значительного увеличения фенолпропаноидов в связи с высотой. При сравнении контрольных участков К5 и К6, расположенных на разных вы-

Таблица 4

Содержание отдельных классов фенольных соединений в листьях растений *L. caerulea* из разных по геофизическим характеристикам участков (площадь хроматографических пиков в %)

Класс фенолпропаноидов	К6, 1700 м	А1, 1780 м	А2, 1855 м	А3, 2020 м	К5, 2070 м
Сумма гидроксикоричных кислот	4.2	10.0	5.0	4.8	3.7
Сумма производных флавонов	6.4	9.1	7.0	11.1	8.7
Сумма флавонолов и их производных	1.5	1.6	1.2	1.6	0.8
Сумма фенолпропаноидов	12.6	21.8	14.0	18.4	14.1

сотах, снижалось накопление флавонолов и гидроксикоричных кислот и несколько увеличивались флавоны на высоте 2060–2100 м над ур. м. (К5). Суммарное значение флавонолов и их производных в зависимости от места произрастания жимолости изменялось незначительно, но наибольшие их значения относятся к микроучасткам в зонах разлома (А1 и А3).

Сравнительный анализ содержания индивидуальных фенольных компонентов в листьях жимолости, растущей на разных микроучастках долины р. Ак-Туру, показал, что их накопление происходило более интенсивно в зоне активного тектонического разлома на стыке Курайской степи и Северо-Чуйского хребта (А1). Реакция флавонолов (рутин и другие гликозиды кверцетина) на изменение условий среды на этом участке отличается большей индифферентностью. Небольшое снижение биосинтеза гликозидов апигенина и лютеолина ($RT = 22.7$) наблюдалось на микроучастке (А3) в зоне разлома в верхнем лесном ярусе (см. рис. 2).

Комплексные исследования в долине р. Ак-Туру (Горный Алтай, Северо-Чуйский хребет) показали, что в локальных зонах активных тектонических разломов увеличивался биосинтез отдельных групп фенольных соединений в растениях. В микропопуляциях *L. caerulea*, находящихся на этих участках, происходит более интенсивное накопление большинства индивидуальных компонентов флавоноидной природы. Наиболее значительна разница по содержанию

основных фенольных соединений, характерных для листьев жимолости, – хлорогеновой и дикофеилхиновой кислот, а также гликозидов лютеолина.

Изменение концентраций соединений вторичного метаболизма указывает на биохимическую перестройку в органах растений, связанную с адаптационными процессами и инициируемую геофизическими и геохимическими литосферными воздействиями, поскольку известно, что активные зоны тектонических разломов являются каналами, по которым происходит подъем глубинных жидкостей и газов на поверхность земли. Они изменяют химический состав почв и приземной атмосферы вдоль разломов, могут оказывать мутагенное влияние на биоту (Трифонов, 1999).

Фенотипический полиморфизм морфометрических и биохимических признаков растений на микроучастках в зонах геологической неоднородности проявляется локально. Это связано, по всей видимости, с различной степенью активности геохимического и геофизического воздействия в разных точках разлома.

О наличии связи между высоким полиморфизмом вкусовых вариаций плодов жимолости и, как следствие, увеличением частоты встречаемости растений с безгоречными плодами с активными геологическими процессами, говорит также и приуроченность сладкоплодных популяций *L. caerulea* к районам с высокой тектонической активностью (Камчатка, Курильские о-ва, Забайкалье).

ЛИТЕРАТУРА

- Алтайское (Чуйское) землетрясение: прогнозы, характеристики, последствия // Материалы науч.-практ. конф. Горно-Алтайск, 2004. С. 25–31.
- Барабошкина Т.А. Феномен эколого-геологического риска // Земля и Вселенная. 2002. № 1. С. 18–26.
- Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений / Судачкова Н.Е., Шеин И.В., Романова Л.И. и др. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1997. 176 с.
- Боярских И.Г., Кукушкина Т.А. Влияние геологической активности на увеличение полиморфизма ценных для интродукции признаков жимолости синей // Вестн. Алтай. гос. аграр. ун-та. 2009. № 12 (62). С. 28–33.
- Запрометов М.Н. Фенольные соединения и их роль в жизни растения. М., 1996. 45 с.
- Карта активных разломов Северной Евразии. М 1:5 000 000 / Под ред. В.Г. Трифонова. М., 1997.
- Лацинский Н.Н. Естественное возобновление лиственницы сибирской в главнейших типах леса Горного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1960. 18 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1973. 283 с.
- Позолотина В.Н. Адаптационные процессы у растений в условиях радиационного воздействия // Экология. 1996. № 2. С. 111–116.
- Скворцов А.К., Куклина А.Г. Голубые жимолости: Ботаническое изучение и перспективы культуры в средней полосе России. М., 2002. 160 с.
- Трифонов В.Г. Активная тектоника и геоэкология // Проблемы геодинамики литосферы. 1999. С. 44–62. (Тр. ГИН РАН; Вып. 511)
- Шинкаренко Ю.В., Васильев В.Г. Фенолкарбоновые кислоты *Myosotis krylovii* и *M. palustris* // Химия природ. соед. 2008. № 5. С. 512–513.
- Boyarskikh I.G., Shitov A.V. Intraspecific Variability of Plants: The Impact of Active Local Faults // Man and the Geosphere / I.V. Lorinsky (Ed.). N.Y., 2010. P. 145–167.
- Giertych M.J., Karolewski P., De Temmerman L.O. Foliage age and pollution alter content of phenolic compounds and chemical elements in *Pinus nigra* needles // Water, Air, and Soil Pollution. 1999. V. 110. P. 363–377.
- Larson R.A. The antioxidants of higher plants // Phytochemistry. 1988. V. 27, N 4. P. 969–978.
- Loponen J., Ossipov V., Lempa K., Haukioja E., Pihlaja K. Concentrations and among-compound correlations of individual phenolics in white birch leaves under air pollution stress // Chemosphere. 1998. V. 37, N 8. P. 1445–1456.
- Olsson L.C., Veit M., Weissenbock G., Bornman J.F. Differential flavonoid response to enhanced UV-B radiation in *Brassica napus* // Phytochemistry. 1998. V. 49, N 4. P. 1021–1028.
- Saleem A., Loponen J., Pihlaja K., Oksanen E. Effect of long-term open-field ozone exposure on leaf phenolics of European silver birch (*Betula pendula* Roth) // J. Chem. Ecol. 2001. V. 27, N 5. P. 1049–1062.

ИССЛЕДОВАНИЕ СОСТАВА И СОДЕРЖАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SPIRAEA* (*ROSACEAE*) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

В.А. Серебрякова¹, Г.И. Высочина²

¹Амурский филиал Учреждения Российской академии наук Ботанического сада-института ДВО РАН,
675000, Амурская область, Благовещенск, 2-й км Игнатьевского шоссе, e-mail: serebryakovava@mail.ru

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: vysochina_galina@mail.ru

Проведен сравнительный анализ основных групп биологически активных соединений в листьях и соцветиях растений девяти видов рода *Spiraea* L. из природных и интродукционных популяций Дальнего Востока России. Широко распространенные виды рода *Spiraea* характеризуются наиболее высоким содержанием действующих веществ. Содержание катехинов, антоцианов, сапонинов и сахаров в соцветиях больше, чем в листьях, дубильных веществ накапливается больше в листьях. Выявлены отличия видов по соотношению гликозидов кверцетина и кемпферола. Растения *S. pubescens* отличаются высоким содержанием гликозидов кверцетина (1.61 %), а *S. ussuriensis* – гликозидов кемпферола (1.77 %).

Ключевые слова: *Spiraea*, *Rosaceae*, биологически активные соединения, флавонолы, кверцетин, кемпферол, катехины, антоцианы, дубильные вещества, сапонины, кумарины, сахара.

RESEARCH ON THE COMPOSITION AND CONTENT OF BIOLOGICALLY ACTIVE SUBSTANCES OF FAR EAST REPRESENTATIVES OF GENUS *SPIRAEA* (*ROSACEAE*)

V.A. Serebryakova¹, G.I. Vysochina²

¹Amur Branch of Russian Academy of Sciences of Botanical Garden-Institute, FEB RAS,
Amur Region, Blagoveshchensk, 2nd km of Ignatievskaya line, e-mail: serebryakovava@mail.ru

²Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: vysochina_galina@mail.ru

A comparative analysis of the main groups of biologically active compounds in the leaves and inflorescences of plants of nine species of the *Spiraea* L. genus from Russian Far East natural and introduction populations is carried out. Widespread species of the genus *Spiraea* characterized by the high content of active substances. The content of catechins, anthocyanins, saponins and sugars in inflorescences more than the leaves, tannins accumulated more in leaves. Differences of species of the correlation glycosides of quercetin and kaempferol are revealed. Plants *S. pubescens* different by the high content of quercetin glycosides (1.61 %) and *S. ussuriensis* – kaempferol glycosides (1.77 %).

Key words: *Spiraea*, *Rosaceae*, biologically active compounds, flavonols, quercetin, kaempferol, catechins, anthocyanins, tannins, saponins, coumarins, sugar.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема поиска и внедрения новых перспективных лекарственных растений в настоящее время чрезвычайно актуальна, так как применение растительных средств для профилактики и лечения самых разнообразных заболеваний показало их неоспоримые преимущества. Потенциал биологической активности лекарственных растений определяется содержанием в них комплекса активных веществ, которые при поступлении в организм животных и человека оказывают целебное действие. Исследование химического состава растительного сырья – необходимый этап поиска перспективных видов и их предложения для практического использования. Современным подходом к решению проблемы поиска лекарствен-

ных растений является изучение представителей отечественной флоры, которые издавна применяются в народной медицине. В поисках новых источников биологически активных соединений (БАВ) нами изучены дальневосточные представители рода *Spiraea* L. (*Rosaceae* Juss.).

Данные большинства опубликованных работ по содержанию БАВ у дальневосточных спирей разрозненны и касаются вопросов выделения и изучения отдельных соединений: флавоноидов, фенольных кислот, азотсодержащих соединений, сапонинов (Растительные ресурсы..., 2009). Наиболее изучен химический состав спирей, ареал которых выходит за пределы Дальнего Востока – *S. salicifolia* L. и *S. media* Franz

Schmidt. Фитохимическая характеристика большинства видов неполная и носит фрагментарный характер. Данные по содержанию веществ у *S. dahurica* (Rupr.) Maxim., *S. pubescens* Turcz. и *S. schlothgaueriae* Ignatov et Worosch. вообще отсутствуют. Ранее нами исследовано содержание фенольных соединений у некоторых дальневосточных спирей, показавшее перспективность изучения этих растений (Карпова и др., 2011).

Цель настоящей работы – сравнительное изучение состава и содержания БАВ в листьях и соцветиях

растений природных и интродукционных популяций дальневосточных видов рода *Spiraea*.

Результаты исследования позволят объяснить сходство и различия изученных видов по составу и содержанию основных биологически активных компонентов, что поможет установить взаимосвязь между компонентным составом видов рода *Spiraea* и биологической активностью. Кроме того, данные о качественном составе можно будет применить для уточнения систематического положения спорных таксонов рода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Содержание биологически активных соединений в листьях и соцветиях растений девяти дальневосточных видов: *S. beauverdiana* Schneid., *S. betulifolia* Pall., *S. dahurica* (Rupr.) Maxim., *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess., *S. humilis* Pojark., *S. media* Franz Schmidt., *S. pubescens* Turcz., *S. salicifolia* L., *S. ussuriensis* Pojark. определяли в образцах из природных популяций Дальнего Востока, а также – в культивируемых растениях на базе Амурского филиала Учреждения Российской академии наук Ботанического сада-института ДВО РАН (АФ БСИ ДВО РАН), собранных в течение вегетационного периода 2007–2010 гг. (табл. 1). Из 10 видов спирей, произрастающих на Дальнем Востоке, один вид – *S. schlothgaueriae* Ignatov et Worosch. не был изучен в связи с отсутствием сборов. Все образцы для биохимического исследования были собраны в фазу массового цветения.

Сравнительный фитохимический анализ листьев и соцветий спирей проводили общепринятыми методами: спектрофотометрическим, титрометрическим, фотоколориметрическим и методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ).

Для хроматографического исследования фенольных соединений использовали этанольные извлечения из сырья, полученные экстракцией на водяной бане (Высочина, 2004). Для анализа агликонов применили аналитическую ВЭЖХ – систему, состоящую из жидкостного хроматографа Agilent 1200 с диодным 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 кверцетина и кемпферола производства фирмы “Fluka”. Содержание флавонолгликозидов рассчитывали с использованием коэффициентов пересчета по содержанию агликонов, образующихся после кислотного гидролиза экстрактов (Карпова и др., 2011). Содержа-

Таблица 1

Место сбора исследованных видов рода *Spiraea*

Вид	Место сбора
<i>S. beauverdiana</i>	Камчатская обл., Быстринский р-н, окр. пос. Эссо
<i>S. betulifolia</i>	Амурская обл., Благовещенский р-н, АФ БСИ ДВО РАН
<i>S. dahurica</i>	Там же, Селемджинский р-н, окр. с. Златоустовка
<i>S. flexuosa</i>	» Благовещенский р-н, АФ БСИ ДВО РАН
<i>S. media</i>	» » окр. пос. Мухинка
<i>S. pubescens</i>	Приморский край, Хасанский р-н, заповедник “Кедровая падь”
<i>S. ussuriensis</i>	Амурская обл., Благовещенский р-н, окр. с. Михайловка
<i>S. salicifolia</i>	Там же, Бурейский р-н, окр. с. Бахарево
<i>S. humilis</i>	» Благовещенский р-н, АФ БСИ ДВО РАН

ние флавонолов, катехинов и антоцианов определяли спектрофотометрически на приборе СФ-26 (Беликов, Шрайбер, 1970; Муравьева и др., 1987; Кукушкина и др., 2003). Количество флавонолов в пробе определяли по графику, построенному по рутину, а катехинов – по калибровочной кривой, построенной по (±) – катехину фирмы “Sigma”. Для определения сахаров использовали метод А.С. Швецова и Э.Х. Лукьяненко, основанный на восстановлении феррицианида калия редуцирующими сахарами в щелочной среде до ферроцианида. Количество сахаров определяли по калибровочному графику, построенному по глюкозе (Ермаков и др., 1987); дубильные вещества – титрометрически по методике ГФ XI (Государственная фармакопея..., 1987); наличие кумаринов в образцах – методом флюоресценции в ультрафиолете (Ермаков и др., 1987). Количественное определение сапонинов проводили фотоколориметрическим методом, основанным на образовании хлопьевидного осадка с ацетатом свинца (Киселева и др., 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В растениях девяти изученных дальневосточных видов спирей обнаружены фенольные соединения –

флавонолы, катехины, антоцианы, дубильные вещества, кумарины, а также сапонины и сахара (табл. 2).

Содержание основных групп БАВ в представителях рода *Spiraea* (% от абсолютно сухой массы)

Вид	Органы растения	Флавонолы	Катехины	Антоцианы	Дубильные вещества	Сапонины	Сахара	Кумарины
Секция <i>Calospira</i>								
<i>S. beauverdiana</i>	Листья	6.0	0.3	Нет	5.5	3.0	11.2	+++
	Соцветия	4.8	0.5	»	4.9	0.7	13.9	+++
<i>S. betulifolia</i>	Листья	4.0	1.1	»	8.6	1.5	9.2	Нет
	Соцветия	3.7	1.7	»	4.5	5.1	12.7	+++
Секция <i>Chamaedryon</i>								
<i>S. dahurica</i>	Листья	3.6	0.2	»	4.4	1.4	8.8	+++
	Соцветия	4.4	0.3	»	3.1	4.8	15.5	+++
<i>S. flexuosa</i>	Листья	3.2	0.1	»	4.7	2.7	8.3	Нет
	Соцветия	5.2	0.5	»	3.0	3.7	14.8	+++
<i>S. media</i>	Листья	3.9	1.5	»	5.9	1.3	6.0	+
	Соцветия	5.3	5.7	»	8.0	5.5	17.8	+++
<i>S. pubescens</i>	Листья	6.6	0.6	»	5.9	2.3	9.9	+++
	Соцветия	7.1	0.7	»	3.4	4.1	15.1	+++
<i>S. ussuriensis</i>	Листья	7.5	1.1	»	9.9	3.1	9.9	++
	Соцветия	7.5	0.9	»	2.4	5.1	20.7	+++
Секция <i>Spiraria</i>								
<i>S. salicifolia</i>	Листья	3.3	2.2	»	11.6	0.5	11.2	++
	Соцветия	5.6	2.9	0.1	5.9	5.1	11.7	+++
<i>S. humilis</i>	Листья	3.7	2.7	Нет	9.3	1.8	12.6	++
	Соцветия	3.7	3.4	0.1	6.4	3.8	12.5	+++

Примечание. “+” – мало; “++” – много; “+++” – очень много.

Распределение основных групп БАВ в листьях и соцветиях изученных видов различно. В соцветиях обнаружено более высокое содержание флавонолов, катехинов, антоцианов, сапонинов и сахаров по сравнению с листьями. Дубильных веществ, наоборот, больше в листьях, чем в соцветиях. Известно, что вторичные метаболиты растений играют определенную роль в процессах репродукции растений (Бахтенко, Курапов, 2008). Можно предположить, что у растений рода спирея именно эти вещества оказывают влияние на оплодотворение и последующее образование плодов.

Особый интерес у исследователей вызывают растения, содержащие флавоноиды, вследствие их ценности для медицины как источников лекарственных препаратов широкого спектра действия. Это противовоспалительные, капилляроукрепляющие, желчегонные, противолучевые, противоопухолевые, иммуномодулирующие и иные лечебные средства (Tijburg et al., 1997; Hollman et al., 1999; Hernandez et al., 2000). В последнее время особое внимание обращают на антиоксидантное действие флавоноидов, на их способность локализовать свободные радикалы и выводить их из организма (Rice-Evans, Miller, 1996; Zhu et al., 2001). Наиболее широко распространенной группой флавоноидов являются флавонолы. Содержание флавонолов в листьях почти всех спирей секций *Chamaedryon* и *Spiraria* ниже, чем в соцветиях, и находится в пределах от 3.2 % у *S. flexuosa* до 7.5 % у *S. ussuriensis*. Высоким содержанием флавонолов отличаются листья

S. pubescens (6.6 %). В листьях спирей секции *Calospira*, наоборот, флавонолов накапливается больше, чем в соцветиях. Наибольшее содержание флавонолов в листьях спирей этой секции у *S. beauverdiana* (6.0 %).

Высокой биологической активностью обладают катехины. Они проявляют Р-витаминную активность, укрепляя стенки кровеносных сосудов в организме человека и животных, обладают антибактериальными свойствами. Это уникальные природные антиоксиданты (Бахтенко, Курапов, 2008). Самое высокое содержание катехинов обнаружено в соцветиях *S. media* – 5.7 %, в листьях их значительно меньше – 1.5 %. Достаточно большое содержание катехинов в соцветиях и листьях *S. salicifolia* и *S. humilis* (секция *Spiraria*) – до 3.4 %. Во всех остальных видах количество катехинов менее 2.0 %. На проявление фармакологической активности *S. salicifolia* и *S. media* изучены лучше других видов. Им свойственны антибактериальная, антигельминтная, жаропонижающая, противовоспалительная и другие виды активности (Растительные ресурсы..., 2009). Возможно, именно катехины, содержащиеся в большом количестве в этих видах, обуславливают их высокие фармакологические свойства.

Розовую окраску соцветий имеют спиреи секции *Spiraria*, соответственно, только у представителей этой секции обнаружены антоцианы – 0.1 %. У всех остальных видов спирей цветки белого цвета, и они не содержат антоцианов. Это подтверждает участие антоцианов в окраске соцветий.

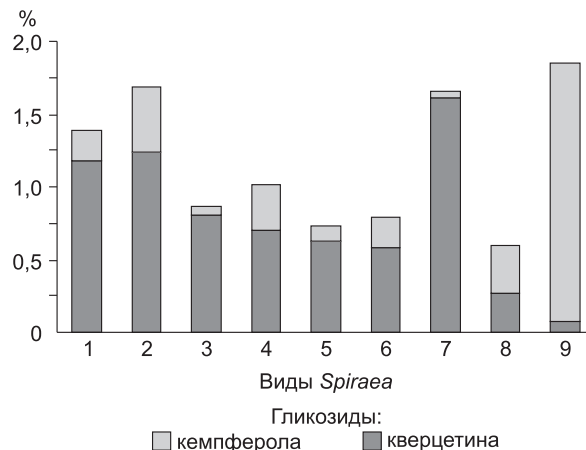
Многие виды спирей являются хорошими медоносами (Растительные ресурсы..., 2009). Значительное содержание в соцветиях сахаров, достигающее 20.7 %, доказывает их высокую медоносность. Наибольшим содержанием сахаров отличаются спиреи секции *Chamaedryon*.

Содержание сапонинов в соцветиях спирей колеблется от 0.7 до 5,5 %. Более 5 % сапонинов содержится в соцветиях *S. betulifolia*, *S. media*, *S. ussuriensis*, *S. salicifolia*. Эти виды можно рекомендовать как сапонинсодержащие растения, которые используются в медицине как отхаркивающие средства при заболеваниях дыхательных путей, а также как мочегонные, общеукрепляющие, стимулирующие и тонизирующие. Многие из них благотворно влияют на сердечно-сосудистую систему, эффективны при склерозе сосудов, а также атеросклерозе в сочетании с гипертонической болезнью и злокачественных новообразованиях (Захаров, Кабанов, 1964; Анисимов, Чирва, 1980).

Не менее ценными природными соединениями являются кумарины. В настоящее время известно более 30 видов биологической и фармакологической активности кумаринов. Широкий спектр фармакологического действия и сравнительно невысокая токсичность делают эту группу природных соединений перспективной для создания новых лекарственных препаратов специфической направленности (Комиссаренко и др., 1993). Содержание кумаринов у большинства видов выше в соцветиях, чем в листьях. В листьях *S. betulifolia* и *S. flexuosa* они не найдены.

При изучении состава флавонолов обнаружено, что у исследованных видов они представлены в основном гликозидами кверцетина и кемпферола. В листьях большинства спирей преобладают гликозиды кверцетина. Гликозидов кемпферола больше в гидролизатах двух видов – *S. flexuosa* и *S. ussuriensis* из секции *Chamaedryon* (см. рисунок).

Максимальное содержание гликозидов кверцетина характерно для *S. pubescens* (1.6 %), тогда как гликозиды кемпферола практически отсутствуют в данном виде. Гликозидов кемпферола больше накапливается у *S. ussuriensis* (1.8 %), гликозидов кверцетина в этом виде также практически нет. К сожалению, в настоящее время данных по фармакологической активности этих видов очень мало, для *S. pubescens* они вообще отсутствуют. Известна только антиоксидантная активность *S. ussuriensis* (Растительные ресурсы..., 2009). Можно предположить, что именно кемпферол играет большую роль в проявлении антиоксидантных свойств этого вида. Достаточно высоким содержанием гликозидов кверцетина отличаются также спиреи секции *Calospira*.



Содержание гликозидов кверцетина и кемпферола в листьях растений видов рода *Spiraea* (% от абсолютно сухой массы).

Секция *Calospira*: 1 – *S. beauverdiana*, 2 – *S. betulifolia*; секция *Spiraria*: 3 – *S. salicifolia*, 4 – *S. humilis*; секция *Chamaedryon*: 5 – *S. dahurica*, 6 – *S. media*, 7 – *S. pubescens*, 8 – *S. flexuosa*, 9 – *S. ussuriensis*.

В последнее время выдвигается гипотеза о том, что вторичные метаболиты выполняют экологическую функцию, обеспечивая биохимическую адаптацию растений и являясь важнейшими элементами их взаимодействия с окружающей средой (Бахтенко, Курапов, 2008). Накопление вторичных метаболитов, проявляющих биологическую активность, значимо не только для человека и животных, но и для самого растения. Так, например, фенольные соединения выполняют в растениях защитную функцию, придают растениям устойчивость к инфекциям, предохраняют ткани растений от проникновения УФ-радиации (Высочина, 2004).

Результаты исследований свидетельствуют о наиболее высоком содержании вторичных метаболитов у видов спирей, широко распространенных на Дальнем Востоке и за его пределами – *S. salicifolia*, *S. media*, *S. ussuriensis*. Скорее всего, изученные вещества играют большую роль в адаптивных реакциях спирей, и чем больше их содержится в растении, тем легче оно приспособливается к окружающей среде, тем оно конкурентоспособнее. Виды, имеющие на Дальнем Востоке ограниченный ареал, содержат незначительное количество вторичных метаболитов.

Таким образом, широко распространенные виды имеют наиболее высокие показатели по содержанию БАВ, что является важным условием при рекомендации того или иного растения в качестве лекарственного сырья. Именно качественный состав и высокое содержание этих соединений определяют фармакологические свойства растений тех или иных видов.

ВЫВОДЫ

1. Широко распространенные виды рода *Spiraea* L. характеризуются наиболее высоким содержанием биологически активных веществ. В соцветиях спирей больше катехинов, антоцианов, сапонинов и

сахаров по сравнению с листьями, дубильных веществ больше в листьях.

2. Содержание флавонолов в листьях спирей секций *Chamaedryon* и *Spiraria* ниже, чем в соцветиях, и

находится в пределах 3.2 % (*S. flexuosa*) – 7.5 % (*S. ussuriensis*). В листьях спирей секции *Calospira*, наоборот, флавонолов накапливается больше, чем в соцветиях.

3. Высоким содержанием катехинов в листьях и соцветиях отличаются *S. media* из секции *Chamaedryon* (5.7 %), *S. salicifolia* и *S. humilis* из секции *Spiraria* (2–3 %). Представители секции *Chamaedryon* содержат много сахаров (до 20.7 %). Более 5 % сапонинов обнаружено у *S. betulifolia*, *S. media*, *S. ussuriensis* и *S. salicifolia*. Кумарины содержат все виды; в соцветиях их больше, чем в листьях. В листьях *S. betulifolia* и *S. flexuosa* кумарины не обнаружены.

4. Выявлены отличия видов по соотношению в листьях гликозидов кверцетина и кемпферола. У семи видов преобладает кверцетин, у двух – кемпферол. Растения *S. pubescens* отличаются высоким содержанием гликозидов кверцетина (1.6 %), а *S. ussuriensis* – гликозидов кемпферола (1.8 %).

Выражаем глубокую признательность сотрудникам лаборатории фитохимии ЦСБС СО РАН Т.А. Кукушкиной и Е.А. Карповой за оказанную помощь в проведении эксперимента, заместителю директора по научной работе АФ БСИ ДВО РАН, канд. биол. наук Т.А. Поляковой за предоставленные для исследования образцы растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Анисимов М.М., Чирва В.Я. О биологической роли три-терпеновых гликозидов // Успехи современной биологии. 1980. Т. 6, № 3. С. 351–364.
- Бахтенко Е.Ю., Курапов П.Б. Многообразие вторичных метаболитов высших растений: Учеб. пособие. Вологда, 2008. 264 с.
- Беликов В.В. Шрайбер М.С. Методы анализа флавоноидных соединений // Фармация. 1970. № 1. С. 66–72.
- Высочина Г.И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных. Новосибирск, 2004. 240 с.
- Государственная фармакопея СССР. 11-е изд. Вып. 1. М., 1987. С. 286–287.
- Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.А. Методы биохимического исследования растений. Л., 1987. С. 133–134.
- Захаров А.М., Кабанов С.М. Действующие вещества некоторых видов растений флоры Тянь-Шаня // Аптечное дело. 1964. Т. 13, № 5. С. 46–49.
- Карпова Е.А., Серебрякова В.А., Высочина Г.И. Фенольные соединения некоторых видов рода *Spiraea* L. // Вестн. НГУ. Сер.: Биология, клиническая медицина. 2011. Т. 9, вып. 1. С. 51–57.
- Киселева А.В., Волхонская Т.А., Киселев В.Е. Биологически активные вещества лекарственных растений Южной Сибири. Новосибирск, 1991. 135 с.
- Комиссаренко Н.Ф., Сальникова С.И., Комиссаренко А.Н., Дроговоз С.М. Анаболическая, антиоксидантная, гепатозащитная и противовоспалительная активности некоторых природных кумаринов и хромонов // Раст. ресурсы. 1993. Т. 29, № 3. С. 1–6.
- Кукушкина Т.А., Зыков А.А., Обухова Л.А. Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) как источник лекарственных препаратов природного происхождения // Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения: Материалы VII Междунар. съезда. СПб., 2003. С. 64–69.
- Муравьева Д.А., Бубенчикова В.Н., Беликов В.Г. Спектрофотометрическое определение суммы антоцианов в цветках василька синего // Фармация. 1987. Т. 36, № 5. С. 28–29.
- Растительные ресурсы России: дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства *Actinidiaceae–Malvaceae*, *Euphorbiaceae–Haloragaceae*. СПб.; М., 2009. С. 246–247.
- Hernandez N.E., Tereschuk M.L., Abdala L.R. Antimicrobial activity of flavonoids in medicinal plants from Tafi del Valle (Tucuman, Argentina) // J. Ethnopharmacol. 2000. V. 73, N 1, 2. P. 317–322.
- Hollman P.C.H., Feskens E.J.M., Katan M.B. The flavonoids in cardio-vascular disease and cancer prevention // Proceed. Soc. Exp. Biol. Med. 1999. V. 220, N 4. P. 198–202.
- Rice-Evans C.A., Miller N.J. Antioxidant activities of flavonoids as bioactive components of food // Biochem. Soc. Trans. 1996. V. 24, N 3. P. 790–795.
- Tijburg L.B.M., Mattern T., Folts J.D., Weisgerber U.M., Katan M.B. Tea flavonoids and cardiovascular diseases. A review // Crit. Rev. in Food Sci. Nutrit. 1997. V. 37, N 8. P. 771–785.
- Zhu N., Sheng Sh., Li D., Lavoie E.J., Karwe M.V., Rosen R.T., Ho Ch. Antioxidative flavonoid glycosides from quinoa seeds (*Chenopodium quinoa* Willd) // J. Food Lipids. 2001. V. 8, N 1. P. 37–44.

**ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
“ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА СЕВЕРНОЙ АЗИИ
И ЕГО ГЕНОФОНДА”, ПОСВЯЩЕННАЯ 65-ЛЕТИЮ СО ДНЯ ОБРАЗОВАНИЯ
ЦЕНТРАЛЬНОГО СИБИРСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА И 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ
РОЖДЕНИЯ ПРОФЕССОРОВ К.А. СОБОЛЕВСКОЙ И А.В. КУМИНОВОЙ
(НОВОСИБИРСК, 23–25 АВГУСТА 2011 г.)**

Ю.В. Науменко, Е.В. Байкова

*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: botgard@ngs.ru*

**ALL-RUSSIA CONFERENCE
“PROBLEMS OF CONSERVATION OF PLANT LIFE AND GENE POOL OF NORTH ASIA”,
COMMEMORATING THE 65th ANNIVERSARY OF THE CENTRAL SIBERIAN BOTANICAL
GARDEN AND 100th ANNIVERSARY OF PROFESSORS K.A. SOBOLEVSKAYA
AND A.V. KUMINOVA (NOVOSIBIRSK, AUGUST 23–25, 2011)**

Yu.V. Naumenko, E.V. Baikova

*Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: botgard@ngs.ru*

23–25 августа 2011 г. в Новосибирске, в Учреждении Российской академии наук “Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения” РАН (ЦСБС СО РАН) прошла Всероссийская научная конференция “Проблемы сохранения растительного мира Северной Азии и его генофонда”, посвященная 65-летию со дня образования Центрального сибирского ботанического сада и 100-летию со дня рождения профессор К.А. Соболевской и А.В. Куминовой. Конференция была организована ЦСБС СО РАН совместно с Новосибирским отделением Русского ботанического общества, Советом ботанических садов Сибири и Дальнего Востока. В состав Программного и Оргкомитета конференции входили: директор ЦСБС СО РАН чл.-кор. РАН В.П. Седельников, академик РАН И.Ю. Коропачинский, д-р биол. наук, проф. Л.И. Малышев и другие авторитетные специалисты в различных направлениях ботаники и экологии растений.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН является крупнейшим академическим научным учреждением, проводящим комплексное изучение растительного мира Сибири. Он был создан по инициативе видного ботаника, Президента АН СССР В.Л. Комарова. С момента основания (постановление Президиума Академии наук СССР от 7 марта 1946 г.) ботанический сад пребывал в составе Западно-Сибирского филиала АН СССР, а после организации Си-

бирского отделения АН СССР вошел в него в 1958 г. в качестве самостоятельного научного подразделения. В 1964 г. ботанический сад был перенесен в новосибирский Академгородок, где занимает площадь около 850 га.

В течение 65-летнего существования в ЦСБС развивались различные научные направления и создавались научные школы, во главе которых в настоящее время стоят известные в стране и за рубежом ученые. Основные направления деятельности ботанического сада связаны с выполнением фундаментальных и прикладных научных исследований в области изучения и сохранения биоразнообразия растительного мира Сибири, рационального использования растительных ресурсов, акклиматизации, интродукции и селекции растений. Институт включает 12 научно-исследовательских лабораторий различного профиля, укомплектованных квалифицированными специалистами, среди которых 24 доктора и 73 кандидата наук. Исследования ведутся также в Горно-Алтайском филиале (Республика Алтай). В ЦСБС имеются крупнейшие в Сибири гербарии, в фондах которых содержится около 500 тыс. единиц хранения высших сосудистых растений и более 150 тыс. образцов грибов и лишайников. Уникальные коллекции живых растений в настоящее время насчитывают более 14 тыс. видов, сортов, садовых форм и гибридов.

На территории, обладающей большим пейзажным разнообразием, созданы 12 экспозиций, в том числе “Редкие и исчезающие виды растений Сибири”, “Сад непрерывного цветения”, “Парк бонсай”, “Вальс цветов”, “Систематикум”, тематические экспозиции полезных растений. В дендрарии, на участке с живописным рельефом площадью более 20 га, собрано свыше 500 видов, гибридов и форм древесных растений различного географического происхождения. Эта уникальная коллекция под открытым небом, созданная в виде живописного пейзажного парка в окружении природных ландшафтов, постоянно привлекает внимание жителей и гостей Новосибирска, является одним из любимых мест отдыха. В оранжереях на площади 1720 м² собрано около 6500 видов, форм и сортов тропических и субтропических растений из Азии, Африки, Европы и Америки, в том числе уникальные коллекции кактусов и суккулентов, папоротников, бегоний и ароидных.

Среди направлений исследований ЦСБС ведущее место занимает изучение редких и исчезающих растений Сибири с целью разработки научных основ их сохранения в естественных местообитаниях, интродукции и реинтродукции. Сотрудниками ЦСБС в последние годы создан ряд региональных Красных книг – Новосибирской, Кемеровской областей, республик Алтай, Тыва, Хакасия. Опубликована “Зеленая книга Сибири”, где дана развернутая характеристика 196 находящихся под угрозой исчезновения сообществ. Одним из основных достижений в области систематики высших растений является выпуск 14-томной “Флоры Сибири”. О значимости этой работы свидетельствует тот факт, что она переведена на английский язык. Изданы определители растений Новосибирской, Кемеровской областей и Алтайского края, Ханты-Мансийского округа. Вышла монография “Древесные растения для озеленения Новосибирска” и многие другие.

Специалистами ЦСБС разработаны технологии и ассортимент растений для ландшафтного строительства и озеленения городов и населенных пунктов Сибири. В течение многих лет осуществляется озеленение объектов на территории Новосибирска и области: передается цветочная рассада и саженцы декоративных кустарников и деревьев, оказываются консультации специалистов ботанического сада.

Одно из важнейших направлений деятельности ЦСБС – экологическое образование населения, популяризация знаний о природе и воспитание бережного отношения к ней. Особое внимание уделяется работе со школьниками: экскурсии по оранжереям и экспозициям, интеллектуальная игра на приз ЦСБС, работа в кружках юных натуралистов, летние практики школьников на базе ботанического сада не только дают ребятам знания, но и прививают любовь к родной природе. В оранжереях и на экспозициях откры-

того грунта регулярно проводятся экскурсии для посетителей, организуются тематические выставки, реализация комнатных растений и посадочного материала новых перспективных сортов плодовых, овощных и декоративных культур. Сотрудники ботанического сада читают научно-популярные лекции, выступают в средствах массовой информации. Продукция и разработки ботанического сада пользуются заслуженной популярностью у садоводов и цветоводов-любителей, неоднократно награждались медалями и дипломами Сибирской ярмарки.

В ЦСБС успешно развиваются тематики, направленные на улучшение здоровья населения сибирского региона. На основе изучения дикорастущих лекарственных растений разработаны рецептуры оздоравливающих безалкогольных бальзамов, завоевавших признание потребителей и награжденных Золотой медалью Сибирской ярмарки “МедСиб-2002” за экологическую безопасность и целебные качества продукта. Группой сотрудников ЦСБС совместно со специалистами Центра клинической и экспериментальной медицины СО РАМН разработаны технологии озеленения помещений детских дошкольных и медицинских учреждений фитонцидными растениями, позволяющие снизить частоту и длительность острых респираторных заболеваний детей в зимне-весенний период.

Среди перспективных проектов – разработка биотехнологий получения биологически активных веществ в культуре тканей лекарственных растений, а также микрклональное размножение ценных древесных растений, в том числе декоративных и холодоустойчивых форм.

Институт имеет широкие международные связи с учеными США, Китая, Канады, Чехии, Германии, Италии и других стран. Специалисты ЦСБС проводят подготовку кадров высшей квалификации через аспирантуру и докторантуру, ведут преподавательскую работу во многих вузах и колледжах Новосибирска и других городов. При ЦСБС работает Совет по защите докторских диссертаций по специальностям “ботаника” и “экология”. В последние годы Центральный сибирский ботанический сад развивается как центр интеграции ботанических исследований отечественных и зарубежных ученых. Яркое свидетельство этого – состоявшаяся юбилейная конференция, в которой приняли участие более 200 специалистов и гостей из институтов РАН, ботанических садов, заповедников, вузов и других учреждений. Приятно отметить участие в работе конференции коллег из ближнего зарубежья, постсоветский разрыв научных связей с которыми ощущается до сих пор. Это специалисты из Украины, Беларуси, Казахстана, Узбекистана, Таджикистана и Азербайджана. В работе ботанического форума участвовали также ученые из Германии. Материалы представили свыше 100 участников. Активному

обсуждению докладов способствовало издание сборника трудов “Проблемы сохранения растительного мира Северной Азии и его генофонда”: Материалы Всероссийской конференции (Новосибирск, 23–25 августа 2011 г.). – Новосибирск: Изд-во “Сибтехносерв”, 2011. – 254 с.

На ботаническом форуме ученые обменялись мнениями по вопросам, которые можно сгруппировать в три направления:

1. Роль ботанических садов в изучении, сохранении и восстановлении биологического разнообразия растительного мира.

2. Стратегия и тактика охраны генофонда полезных растений.

3. Роль ботанических садов в экологическом воспитании молодежи.

С обзорным докладом о деятельности ЦСБС СО РАН за 65-летний период выступил директор, профессор, д-р биол. наук В.П. Седельников. Заслушали выступления учеников и соратников К.А. Соболевской и А.В. Куминовой об их жизненном пути и работе.

Детальную информацию о тематике и содержании выступлений можно получить, ознакомившись со сборником материалов конференции.

На конференции была принята резолюция, в которой участники конференции обращают внимание на глобальное значение Сибири для сохранения биологического разнообразия Планеты и отмечают большую роль сибирских ботаников А.В. Куминовой и К.А. Соболевской в изучении растительного покрова Сибири и развитии ботанических исследований. В результате широкого и всестороннего обсуждения перспектив развития и проблем сохранения флористического разнообразия отмечено, что ботанические сады являются ключевыми организациями для сохранения растений *ex situ*. Констатирована необходимость дальнейшего усиления в Азиатской России флористических, лишенологических, биоморфологических исследований, фундаментальных основ интродукции растений и прикладных аспектов биотехнологии, что соответствует общим тенденциям развития ботанической науки. Участники конференции выразили обеспокоенность нарастающей в современном обществе тенденцией недооценки результатов интродукции растений.

Решено:

– признать состоявшуюся конференцию успешной и рекомендовать Совету ботанических садов Си-

бири и Дальнего Востока организовать проведение в городах Сибири и Дальнего Востока тематических конференций и совещаний по проблемам сохранения растительного мира;

– объединить усилия ботаников по разработке единой стратегии сохранения биологического разнообразия растительного мира Азиатской России, в том числе генофонда редких видов; особое внимание обратить на разработку научно обоснованной программы сохранения редких видов растений в культуре и их последующей реинтродукции;

– усилить экологическое просвещение населения; особое внимание уделить мероприятиям по экологическому воспитанию подрастающего поколения;

– обратить внимание научной общественности и специалистов на необходимость пропаганды ботанических знаний, содействовать написанию и публикации научно-популярной ботанической литературы;

– просить Президиумы СО РАН и ДВО РАН усилить финансирование интродукционных исследований в ботанических садах Сибири и Дальнего Востока;

– обратиться в Администрации Новосибирской области и других субъектов РФ с просьбой оказывать поддержку развитию ботанических садов и способствовать внедрению законченных разработок;

– обратиться в Мэрию г. Новосибирска с предложением о создании на территории бывшего ботанического сада (Заельцовский район г. Новосибирска) Центра эколого-биологического воспитания школьников;

– рекомендовать Совету ботанических садов Сибири и Дальнего Востока усилить работу по координации изучения, сохранения и интродукции редких и исчезающих растений Северной Азии;

– просить Управления природных ресурсов и охраны окружающей среды Приморского края и Амурской области принять действенные меры по сохранению видов *Taraxacum lineare* и *Saxifraga korzhinskii*, естественные места обитания которых оказываются в зоне затопления при строительстве Бурейского каскада ГЭС.

Участники конференции, отмечая высокий уровень ее организации и проведения, выражают благодарность администрации ЦСБС СО РАН и членам организационного комитета.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

	Стр.
<i>Primula</i> sect. <i>Crystallophlomis</i> (Rupr.) Fed subsect. <i>Tschuktschorum</i> Kovt. subsect. nova	44
<i>P. nivalis</i> Pall. subsp. <i>turkestanica</i> (Haage et Schmidt) Kovt. comb. et stat. nov.	43