

	Название статьи	Страницы	Цит.
<input type="checkbox"/>	ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗОНАЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ Ширяев А.Г., Горбунова И.А.	3-11	1
<input type="checkbox"/>	ЛЕСНЫЕ МХИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ Писаренко О.Ю.	12-18	1
<input type="checkbox"/>	ПОЛИМОРФИЗМ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ЕЛЕЙ ПОДРОДА PICEA (PINACEAE) В ВОСТОЧНЫХ РАЙОНАХ ОБИТАНИЯ Потемкин О.Н., Рудиковский А.В., Потемкина О.В.	19-26	0
<input type="checkbox"/>	МОРФОЛОГИЯ И КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ У ВИДОВ РОДА PICEA (PINACEAE) ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ДЕНДРАРИЯ ИНСТИТУТА ЛЕСА ИМ. В.Н. СУКАЧЕВА СО РАН Горячкина О.В., Седаева М.И.	27-32	0
<input type="checkbox"/>	ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СИБИРСКИХ ВИДОВ ЛИСТВЕННИЦ ПО ДАННЫМ ИЗОФЕРМЕНТНОГО АНАЛИЗА Орешкова Н.В.	33-42	2
<input type="checkbox"/>	ХРОМАТОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ COLURIA GEOIDES (ROSACEAE) Мяделец М.А., Дутова С.В.	43-48	1
<input type="checkbox"/>	ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ASTRAGALUS AUSTROSIBIRICUS (FABACEAE) В ГОРНОМ АЛТАЕ Жмудь Е.В.	49-55	5
<input type="checkbox"/>	ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ LATHYRUS VERNUS (FABACEAE) Лобанова И.Е., Чанкина О.В.	56-61	2
<input type="checkbox"/>	ПРИМЕНЕНИЕ АНАЛИЗА МЕЖМИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ УЧАСТКОВ ГЕНОМНОЙ ДНК ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НА ПРИМЕРЕ HEDYSARUM THEINUM (FABACEAE) Звягина Н.С., Дорогина О.В.	62-65	1
<input type="checkbox"/>	ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ЛАТЕНТНОГО ПЕРИОДА РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ СЕКЦИИ MIRABILES РОДА VIOLA (VIOLACEAE). I. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН Елисафенко Т.В.	66-72	1
<input type="checkbox"/>	АНАЛИЗ ЛИСТОВЫХ РЯДОВ ВИДОВ EUPHORBIA BOREALIS И E. MICROCARPA (EUPHORBIACEAE) Соловьев С.В., Байков К.С.	73-77	0
<input type="checkbox"/>	ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА РАСТЕНИЙ THYMUS ELEGANS (LAMIACEAE) Гордеева Н.И., Пшеничкина Ю.А.	78-81	2
<input type="checkbox"/>	РИТМЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ ВИДОВ ЛУКОВ (ALLIUM, ALLIACEAE) НА АЛТАЕ Клементьева Л.А., Пошелюжина О.В.	82-86	0
<input type="checkbox"/>	ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ СТУ-ГЕНОМНЫМИ ВИДАМИ ELYMUS PENDULINUS, E. BRACHYPODIOIDES И E. VERNICOSUS (TRITICEAE: POACEAE) Кобозева Е.В., Овчинникова С.В., Агафонов А.В.	87-93	1
<input type="checkbox"/>	К ВОПРОСУ О РЕЛИКТАХ ВО ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ Намзалов Б.Б.	94-100	5
<input type="checkbox"/>	ОБЛИГАТНАЯ ФРАКЦИЯ ПСАММОФИТНОЙ ФЛОРЫ СИБИРИ Дулупова Н.А., Королюк А.Ю.	101-107	3
<input type="checkbox"/>	АНКЛАВ ЛЕСОВ ПОРЯДКА SALAMAGROSTIO EPIGEI-BETULETALIA PENDULA EKOROLYUK EX ERMAKOV ET AL. 2000 НА ЗАПАДЕ КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ Лашинский Н.Н., Гуляева А.Ф.	108-113	1
<input type="checkbox"/>	СИНТАКСОНИЯ СУХОДОЛЬНЫХ НАСТОЯЩИХ ЛУГОВ ПОДТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ Тищенко М.П.	114-126	1
<input type="checkbox"/>	АССОЦИАЦИЯ CARICI AQUATILIS-JUNCETUM BRACHYSPATHI ASS. NOV. ИЗ ПОЙМЫ РЕКИ ОБЬ Таран Г.С., Тюрин В.Н.	127-131	0
<input type="checkbox"/>	АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ В ПРИГОРОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ С УЧАСТИЕМ В ТРАВСТОЕ ПАПОРОТНИКА ОРЛЯКА (PTERIDIUM PINETORUM) Ершова Э.А.	132-138	0

<input type="checkbox"/>	<i>О СОХРАНЕНИИ VIBURNUM EDULE (VIBURNACEAE) IN SITU И EX SITU</i> Васильев Н.П., Волчанская А.В., Сорокин А.А., Фирсов Г.А.	139-141	1
<input type="checkbox"/>	<i>ОПЫТ СОЗДАНИЯ ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ HEDYSARUM THEINUM (FABACEAE)</i> Карнаухова Н.А., Сыева С.Я.	142-149	0
<input type="checkbox"/>	<i>ИЗМЕНЕНИЕ УРОВНЕЙ АДАПТИРОВАННОСТИ РЕДКИХ ВИДОВ ДЕНДРОФЛОРЫ РОССИИ, ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ ЗА ПРОШЕДШИЕ 100 ЛЕТ</i> Фирсов Г.А., Волчанская А.В.	150-153	4
<input type="checkbox"/>	<i>XI УБСУНУРСКИЙ МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ ЭКОСИСТЕМЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ: ИССЛЕДОВАНИЯ, СОХРАНЕНИЕ, РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ (КЫЗЫЛ, 3-8 ИЮЛЯ 2012 Г.)</i> Науменко Ю.В., Зибзеев Е.Г., Самбыла Ч.Н.	154-155	0

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗОНАЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.Г. Ширяев¹, И.А. Горбунова²

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН,
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, e-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: fungi2304@gmail.com

Исследованы три зональных комплекса клавариоидных грибов юго-восточной части Западной Сибири (Новосибирская область и Алтайский край). Степной микокомплекс самый бедный, включает 27 видов, лесостепной богаче в 2 раза (56 видов), но лишь один вид специфичен для них. В противоположность этому, гемибореальный микокомплекс Салаирского кряжа заметно богаче, объединяет 100 видов, 44 из которых специфичны для него. Сравнение таксономической структуры исследованных микокомплексов с аналогичными восточно-европейским, уральским и восточно-сибирским позволяет провести микогеографические линии, отделяющие равнинный западно-сибирский комплекс от горных, – уральского и салаирского.

Ключевые слова: биоразнообразие, клавариоидные грибы, Западная Сибирь, Салаирский кряж, Новосибирская область, Алтайский край, лесостепь, степь, гемибореальные леса, Южный Урал.

THE DISTRIBUTION SPECIFICITY OF THE ZONAL CLAVARIOID MYCOCOMPLEXES IN THE SOUTH-EASTERN PART OF WEST SIBERIA

A.G. Shiryayev¹, I.A. Gorbunova²

¹Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS,
620144, Ekaterinburg, 8 March str., 202, e-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

²Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: fungi2304@gmail.com

The three zonal complexes of clavarioid fungi at the south-eastern part of West Siberia (Novosibirsk region and Altai Krai) were investigated. The steppe mycocomplex is the poorest, includes 27 species, forest-steppe richer half (56 species). Only one species is specific for both of them. In contrast, the hemiboreal mycocomplex of the Salair Ridge is considerably richer, unites 100 species, 44 of them found only here. Comparison of the taxonomic structure at investigated mycocomplexes with those of the Eastern European, Urals and East Siberian help for creating of mycogeographical lines which are separating the West Siberian plain from the mountain range, the Urals and Salair.

Key words: biodiversity, clavarioid fungi, West Siberia, Salair Ridge, Novosibirsk region, Altai, forest-steppe, steppe, hemiboreal forest zone South Urals.

ВВЕДЕНИЕ

За последние годы данные об уровне видового богатства и таксономической структуре арктической и таежной микобиоты Палеарктики значительно пополнились, однако лесостепные и степные районы, а также большая часть сибирской тайги до сих пор остаются “белым пятном” в данном аспекте. Это относится и к группе клавариоидных грибов (Basidiomycota, “Arhyllorphorales”), представляющих все три основные функциональные группы макромицетов: являясь паразитами, сапротрофами и симбионтами (включая микоризообразование и “базидиолишайники”), что объясняет их значимое участие в основных процессах жизни различных наземных биомов (Ширяев, 2006; Shiryayev, 2007b).

Выявление видового богатства комплексов клавариоидных грибов и их структуры в степных и лесостепных экосистемах находится лишь на начальной стадии. Однако можно констатировать, что степной микокомплекс является обедненным вариантом лесного (Ширяев, 2006). Почти все виды, встреченные в степи, характерны и для лесов. Наиболее хорошо исследованы уральский степной и лесостепной комплексы клавариоидных грибов (Ширяев, 2006, 2008; Ширяев и др., 2012; Shiryayev et al., 2010), установлены основные параметры аналогичных восточно-европейских, южно- и восточно-сибирских микокомплексов (Ширяев, 2008; Ширяев и др., 2012, 2013; Ширяев, Волобуев, 2013). Крупномасштабное изучение сибир-

ской тайги началось сравнительно недавно (Растения..., 2003; Ширяев, 2007, 2008; Ширяев, Агафонова, 2009; Ширяев и др., 2012; Shiryayev et al., 2010). К началу настоящей работы в юго-восточной части Западной Сибири (в пределах Новосибирской области и Алтайского края) было известно лишь 25 широко распространенных видов клавариоидных грибов (Потатосова, 1960; Николаева, 1961; Пармасто, 1965; Жуков, 1972; Пономаренко, 1998; Перова, Горбунова, 2001; Ткаченко и др., 2005; Горбунова, 2006; Красная кни-

га..., 2006, 2008a,б; Ширяев, 2006, 2008; Флора..., 2007; Власенко, 2009; Hoshino et al., 2009).

Таким образом, цель настоящего исследования – определить видовое богатство зональных микокомплексов клавариоидных грибов юго-восточной части Западной Сибири (в Новосибирской области и Алтайском крае), установить широтные и долготные закономерности изменения таксономического разнообразия и возможные микогеографические границы в регионе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Лесостепные и степные районы исследуемой территории относятся к Западно-Сибирской лесостепной и Заволжско-Казахстанской степной провинциям (Восточно-Казахстанской степной подпровинции), Причерноморско-Казахстанской подобласти, Евразийской степной области (Лавренко и др., 1991). Сообществам умеренно сухих сосново-березовых и мелколиственно-темнохвойных субнеморальных (черневых) лесов Салаира свойственны черты континентальных гемибореальных лесов (Ермаков, 2003).

В степных районах региона господствует *Stipa capillata*, а содоминирует *S. zaleskii*, постоянно примесь *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca* и нередко *Helictotrichon desertorum* s.l. Здесь высока доля видов восточного распространения – восточно-палеарктических, восточно-казахстанских, восточноказахстанско-южносибирско-монгольских и др. (Лавренко и др., 1991): *Artemisia glauca*, *A. latifolia*, *A. sericea*. Постоянно встречается *Peucedanum morisonii*. Среди многочисленного разнотравья следует отметить *Artemisia latifolia*, *A. sericea*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago romanica*, *Veronica spuria* и др. Средние высоты здесь составляют 105–120 м над ур. моря, а среднегодовое количество осадков – 250 мм.

Западно-Сибирская лесостепная подпровинция протягивается широкой полосой от Урала до Кузнецкого Алатау и Салаирского кряжа. Средние высоты составляют 105–125 м над ур. моря, а среднегодовое количество осадков – 300 мм. Для подпровинции характерны небольшие массивы (колки), состоящие из мелколиственных пород, главным образом *Betula pendula* и *Populus tremula*, связанные с западинами, а на песчаных террасах рек растут сосновые (*Pinus sylvestris*) леса. Широколиственные леса отсутствуют. По флористическому составу западно-сибирская лесостепь обеднена по сравнению с восточно-европейской.

Гемибореальная подзона таежной зоны в исследуемом регионе представлена умеренно сухими сосново-березовыми и мелколиственно-темнохвойными субнеморальными (черневыми) высокотравными лесами, широко распространенными на Салаире, который относится к особому типу гумидных низкогорий (не выше 600 м над ур. моря) северной части Алтае-Саянской горной области (Лашинский, 2009). В оро-

графическом смысле Салаирский кряж обрамляет Западно-Сибирскую низменность с юго-востока. Несмотря на континентальный климат, среднегодовое количество осадков в этом районе составляет 900 мм, уровень снегового покрова – 180 см, что полностью предохраняет почву от промерзания, хотя морозы достигают –51 °С. Среднегодовая температура чуть выше нуля. Благодаря этому в составе травяного покрова черневых лесов присутствует ряд видов растений, которые обычно являются спутниками широколиственных лесов европейской части России и Дальнего Востока. К таким растениям относятся: *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Campanula trachelium*, *Circaea lutetiana*, *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium montanum*, *Festuca gigantea*, *Osmorhiza aristata*, *Sanicula europaea* и др. Наиболее интересно здесь – существование реликтовых липняков (*Tilia sibirica*). Собственно горы Южной Сибири – Алтае-Саянский массив – не рассматриваются.

Коллекционный материал, анализируемый в работе, хранится в микологическом отделе гербария Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург (SVER(F)) и в гербарии Центрального сибирского ботанического сада, Новосибирск (NS). Использованы следующие таксономические показатели: доля одновидовых родов (1G, %) от общего числа родов и BG, % – доля трех ведущих родов (*Clavaria* s.l. [*Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis*], *Ramaria* и *Typhula* s.l. [*Typhula*, *Pistillina*, *Pistillaria*]) от общего числа родов. Для оценки преобладания бореальных или умеренных черт установлено соотношение между родами *Typhula* (бореальный род) и *Ramaria* (умеренный род) на видовом уровне (T/R). Вычислена средняя доля видового разнообразия (ΔДВР, %), выражающая среднюю долю видового богатства в точке исследования от общего числа видов в микокомплексе (например, в степном).

Исследованы восемь точек, расположенных в трех природных зонах/подзонах (табл. 1). *Степная зона*: 1 – Новосибирская область, Баганский р-н, Шарчинская степь; 2 – Новосибирская область, Карасукский р-н, Троицкая степь. *Лесостепная зона*: 3 – Новосибирская область, Довольненский р-н, Буготакские сопки и урочище Золотая Нива; 4 – окрестности Новосибирска, Академгородок; 5 – Алтайский край, Ку-

**Распределение клавариоидных грибов по степному, лесостепному и гемибореальному комплексам
в юго-восточной части Западной Сибири**

Вид	Равнина					Салаир		
	Комплекс							
	степной (S = 27)		лесостепной (S = 56)			гемибореальный (S = 100)		
	1	2	3	4	5	6	7	8
1	2	3	4	5	6	7	8	9
* <i>Artomyces pyxidatus</i> (Pers.) Jülich	+		+	+	+	+	+	+
<i>Ceratellopsis sagittaeformis</i> (Pat.) Corner		+	+					+
* <i>Clavaria argillacea</i> Fr.	+			+	+	+		
* <i>C. falcata</i> Pers.	+		+	+	+	+		+
* <i>C. fragilis</i> Holmsk.				+	+	+	+	+
* <i>C. fumosa</i> Pers.						+	+	
<i>C. incarnata</i> Weinm.			+					+
<i>C. pullei</i> Donk							+	
<i>C. purpurea</i> Fr.							+	
<i>C. rosea</i> Dalman: Fr.		+			+			+
<i>C. sphagnicola</i> Boud.							+	
<i>C. zollingeri</i> Lév.								+
* <i>Clavariadelphus ligula</i> (Schaeff.) Donk						+	+	
<i>C. pistillaris</i> (L.) Donk					+		+	
<i>C. truncatus</i> (Qué.) Donk							+	+
<i>Clavicornia taxophila</i> (Thom) Doty							+	
* <i>Clavulina cinerea</i> (Bull.) J. Schröt.		+		+	+	+	+	+
* <i>C. coralloides</i> (L.) J. Schröt.	+	+	+	+		+		+
<i>C. rugosa</i> (Bull.) J. Schröt.				+	+		+	+
<i>Clavulinopsis corniculata</i> (Schaeff.) Corner	+		+					+
<i>C. helvola</i> (Pers.) Corner					+		+	
<i>C. laeticolor</i> (Berk. et M.A. Curtis) R.H. Petersen		+	+		+		+	+
<i>C. luteoalba</i> (Rea) Corner							+	
<i>C. luteo-ochracea</i> (Cavara) Corner							+	
<i>C. umbrinella</i> (Sacc.) Corner								+
* <i>Lentaria afflata</i> (Lagger) Corner						+	+	
<i>L. byssiseda</i> Corner							+	+
<i>L. dendroidea</i> (O.R. Fr.) J.H. Petersen							+	
<i>L. subcaulescens</i> (Rebent.) Rauschert							+	
<i>L. surculus</i> (Berk.) Corner								+
* <i>Macrotyphula fistulosa</i> (Holmsk.) R.H. Petersen				+	+	+	+	+
<i>M. juncea</i> (Alb. et Schwein.) Berthier					+		+	+
<i>Mucronella bresadolae</i> (Qué.) Corner							+	
* <i>M. calva</i> (Alb. et Schwein.) Fr.						+		+
* <i>Multiclavula delicata</i> (Fr.) R.H. Petersen							+	
<i>M. mucida</i> (Pers.) R.H. Petersen							+	
<i>M. vernalis</i> (Schwein.) R.H. Petersen							+	
<i>Pterula gracilis</i> (Desm. et Berk.) Corner					+		+	+
* <i>P. subulata</i> Fr. [<i>P. multifida</i> Chevall.]					+	+		+
* <i>Ramaria abietina</i> (Pers.) Qué.						+	+	
* <i>R. apiculata</i> (Fr.) Donk							+	
<i>R. botrytis</i> (Pers.) Ricken					+			+
<i>R. corrugata</i> (P. Karst.) Schild							+	
* <i>R. eumorpha</i> (P. Karst.) Corner [<i>Clavaria invalii</i> Cotton et Wakef.]		+		+		+	+	+
<i>R. fennica</i> (P. Karst.) Ricken							+	+
* <i>R. flaccida</i> (Fr.) Bourdot [<i>R. crispula</i> (Fr.) Qué.]	+			+	+	+	+	+
<i>R. flava</i> (Schaeff.) Qué.								+
<i>R. flavescens</i> (Schaeff.) R.H. Petersen					+		+	
<i>R. cf. flavicingula</i> R.H. Petersen								+
<i>R. flavobrunnescens</i> (G.F. Atk.) Corner					+		+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>R. formosa</i> (Pers.) Quél.								+
* <i>R. gracilis</i> (Pers.) Quél.				+	+	+	+	
<i>R. holorubella</i> (G.F. Atk.) Corner								+
<i>R. karstenii</i> (Sacc. et P. Syd.) Corner							+	
<i>R. mutabilis</i> Schild et R.H. Petersen							+	
<i>R. obtusissima</i> (Peck) Corner								+
<i>R. pallida</i> (Schaeff.) Ricken							+	
<i>R. rubella</i> (Schaeff.) R.H. Petersen							+	
* <i>R. stricta</i> (Pers.) Quél.				+	+	+	+	+
<i>R. subdecurrens</i> (Coker) Corner [? <i>R. altaica</i> Schwarzman et Philimonova]							+	
<i>R. suecica</i> (Fr.) Donk							+	+
<i>R. testaceoflava</i> (Bres.) Corner			+		+			+
<i>Ramariopsis asperulospora</i> (G.F. Atk.) Corner							+	
* <i>Ramariopsis biformis</i> (G.F. Atk.) R.H. Petersen			+		+			+
* <i>R. crocea</i> (Pers.) Corner		+			+			+
* <i>R. kunzei</i> (Fr.) Corner				+	+			+
<i>R. pulchella</i> (Boud.) Corner	+	+	+		+			+
<i>R. rufipes</i> (G.F. Atk.) Corner [<i>C. microspora</i> Joss.]					+			+
<i>R. subtilis</i> (Coker) Schild		+			+	+		+
<i>R. tenuicula</i> (Bourdote et Galzin) R.H. Petersen				+	+			+
<i>R. tenuiramosa</i> Corner					+		+	+
<i>R. vestitipes</i> (Peck) Corner								+
* <i>Sparassis crispa</i> (Wulfen) Fr.				+	+	+	+	
<i>Typhula abietina</i> (Fuckel) Corner							+	
<i>T. anceps</i> P. Karst.			+		+			+
<i>T. capitata</i> (Pat.) Berthier		+	+		+		+	+
<i>T. caricina</i> P. Karst.		+			+		+	+
<i>T. chamaemori</i> L. Holm et K. Holm							+	
<i>T. crassipes</i> Fuckel.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. culmigena</i> (Mont. et Fr.) J. Schröt.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. curvispora</i> (Corner) Berthier							+	
* <i>T. erythropus</i> (Pers.) Fr.		+	+	+	+	+	+	+
<i>T. euphorbiae</i> (Fuckel) Fr.	+	+	+		+			
<i>T. graminum</i> P. Karst.	+			+	+		+	+
<i>T. gyrans</i> (Batsch) Fr. [<i>T. setipes</i> (Grev.) Berthier]	+	+	+	+	+	+	+	+
* <i>T. incarnata</i> Lasch	+			+	+	+	+	
* <i>T. ishikariensis</i> S. Imai				+			+	
<i>T. lutescens</i> Boud.					+		+	+
<i>T. micans</i> (Pers.: Fr.) Berthier	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. olivascens</i> Berthier							+	+
<i>T. phacorrhiza</i> (Reichard: Fr.) Fr.		+	+	+	+	+	+	+
<i>T. quisquiliaris</i> (Fr.: Fr.) Henn.				+	+	+	+	+
<i>T. sclerotoides</i> (Pers.) Fr.					+	+	+	+
<i>T. spathulata</i> (Corner) Berthier					+			+
<i>T. struthiopteridis</i> Corner							+	+
<i>T. subhyalina</i> Courtec. [<i>T. hyalina</i> (Quél.) Berthier]							+	
<i>T. subvariabilis</i> Berthier								+
<i>T. todei</i> Fr.					+		+	
<i>T. trifolii</i> Rostr.			+				+	
<i>T. umbrina</i> Remsberg					+			+
<i>T. uncialis</i> (Grev.) Berthier	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. variabilis</i> Riess	+	+		+	+		+	+
Число видов	17	19	21	27	50	29	68	63
Процент от числа видов в комплексе	61	73	37	48	89	29	68	63

* Звездочкой обозначены виды, ранее отмечаемые на территории региона.

лундинский сосновый бор, окр. пос. Куликово. *Гемибореальные* (подтаежные) леса: 6 – Новосибирская область, Тогучинский р-н, окр. пос. Мирный и Которово, сосново-березовые разнотравные и черневые пихтово-осиновые леса; 7 – Новосибирская область, Маслянинский р-н, склоны горы Медвежья Сопка, черневая тайга; 8 – Алтайский край, Заринский р-н, Аламбайский лесхоз, бассейн р. Уда, липово-осиновые высокоотравные и папоротниковые леса. Средний размер каждой точки исследования составляет 100 км².

Изученные три зональных комплекса клавариоидных грибов (степной, лесостепной и гемибореальный) сравниваются с аналогичными: восточно-европейским (Ширияев, Волобуев, 2013); уральским (Ширияев, 2006; Ширияев и др., 2012; Shiryaev, 2007a; Shiryaev et al., 2010); юго-западной части Западной Сибири – зауральским (Растения..., 2003; Ширияев, 2006, 2007; Ширияев и др., 2012; Shiryaev et al., 2010) и восточно-сибирским – даурским (Ширияев и др., 2013; Shiryaev, 2007b).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В юго-восточной части Западной Сибири выявлено 16 родов клавариоидных грибов, включающих 101 вид (см. табл. 1), что составляет 37 % видов грибов этой группы, известных в России; 76 видов впервые указываются для изучаемой территории.

Среди трех исследованных зональных микокомплексов степной самый бедный, объединяет 27 видов из 8 родов (табл. 2). Выявленное видовое богатство сходно с аналогичным в комплексе юго-западной части Западной Сибири (зауральским), но существенно ниже по сравнению с восточно-европейским и уральским и выше, чем в восточно-сибирском (даурском) (рис. 1, а). Род *Typhula* – крупнейший, объединяет 13 видов, что составляет 48.1 % от общего числа видов в микокомплексе. Другие роды состоят не более чем из трех видов: *Clavaria*, *Ramariopsis* – по 3 вида, *Clavulina*, *Clavulinopsis*, *Ramaria* – по 2, а *Artomyces* и *Ceratellopsis* – одновидовые. Тифуловые грибы значительно преобладают как в степных (Ширияев, 2006), так и в других “безлесных” микокомплексах, в частности тундровых и луговых (Ширияев, 2006, 2008; Ширияев и др., 2012, 2013; Shiryaev, 2007b; Shiryaev et al., 2010). Видовая насыщенность рода составляет 3.4, что существенно ниже, чем в восточно-европейском и уральском степных микокомплексах, но сходно с зауральским и несколько выше, чем в восточно-сибирском (см. рис. 1, б). Средняя доля видового разнообразия составляет 68 % (см. табл. 2), который максима-

лен для трех исследуемых зональных микокомплексов. В долготно-секторальном направлении этот показатель имеет тенденцию к уменьшению от ультраконтинентального восточно-сибирского комплекса к субконтинентальному восточно-европейскому (см. рис. 1, в). Доля одновидовых родов (1G – 28.6 %) и трех ведущих родов (BG – 84.6 %) незначительно уменьшается в западном направлении (понижение континентальности) (см. рис. 1, г, д). Сходная тенденция характерна и для соотношения тифуловых и рамариевых грибов (см. рис. 1, е), причем здесь оно в 3.5 раза выше аналогичного восточно-европейского. По сравнению с другими зональными микокомплексами исследуемого региона здесь этот показатель заметно выше (см. табл. 2).

Лесостепной комплекс клавариоидных грибов в 2 раза богаче степного, однако почти в 2 раза беднее аналогичного восточно-европейского – 56 видов против 92 (см. табл. 2). Видовая насыщенность рода *Typhula* возрастает до 22 видов, но по сравнению со степным комплексом его доля снижается до 39.3 % от общего числа видов. Другие роды включают не более восьми видов: *Ramaria* и *Ramariopsis* (по 8), *Clavaria* (5), *Clavulinopsis* (3), *Clavulina*, *Macrotyphula*, *Pterula* (по 2 вида), а *Artomyces* и *Ceratellopsis*, *Clavariadelphus* и *Sparassis* – одновидовые. В отличие от восточно-европейского лесостепного микокомплекса, где рамариевые находятся на первом месте среди трех ведущих

Таблица 2

Сравнение таксономических показателей степного, лесостепного и гемибореального комплексов клавариоидных грибов юго-восточной части Западной Сибири

Таксономические показатели	Зональный комплекс клавариоидных грибов		
	степной	лесостепной	гемибореальный
Число видов (S)	27	56	100
Число родов (G)	8	12	16
S/G	3.4	4.7	6.2
1G, %	28.6	33.3	25
BG, %	84.6	82.1	79
T/R	7.5	2.75	1.2
ΔДВР, %	68	60	51

Примечание: S/G – видовая насыщенность рода; 1G – доля одновидовых родов; BG – доля трех ведущих родов; T/R – отношение родов *Typhula* и *Ramaria*; ΔДВР – средняя доля видового разнообразия.

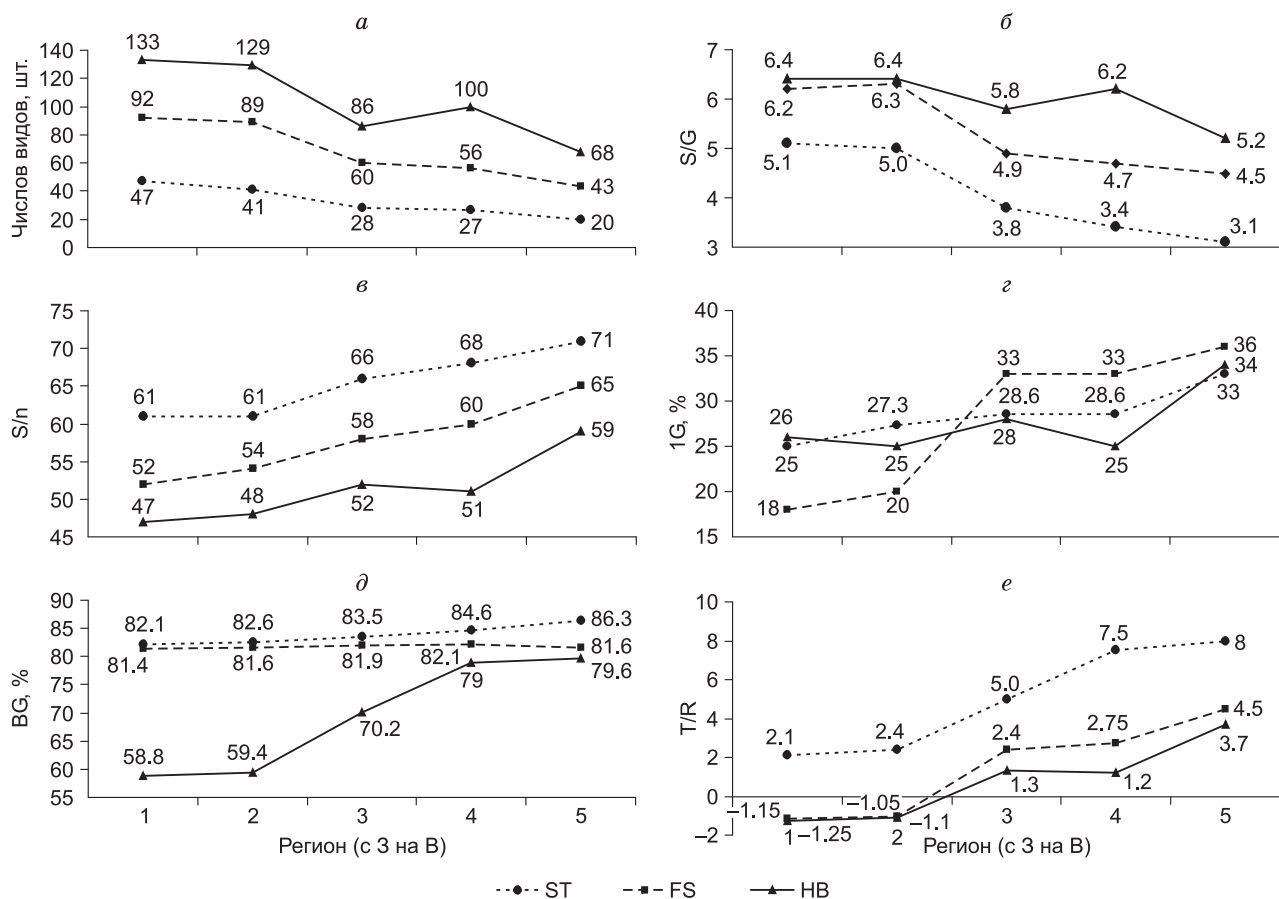


Рис. 1. Долготные изменения таксономических показателей в степном, лесостепном и гемибореальном комплексе клавариоидных грибов:

а – видовое богатство; *б* – видовая насыщенность рода (S/G); *в* – средняя доля видового разнообразия (ΔДВР), *г* – одновидовых родов (1G); *д* – трех ведущих родов (BG); *е* – соотношения родов *Typhula* и *Ramaria* (T/R).

Долготно-секторальные комплексы (расположены с запада на восток): 1 – восточно-европейский; 2 – уральский; 3 – юго-западный Западной Сибири (зауральский); 4 – юго-восточный Западной Сибири (данное исследование); 5 – восточно-сибирский (даурский). Широтно-зональные комплексы: ST – степные, FS – лесостепные, NB – гемибореальные.

родов клавариоидных грибов (Ширияев, Волобуев, 2013), здесь они занимают лишь третье место, заметно уступают не только тифуловым, но и оказываются в 2 раза беднее клавариевых (22:16:8). Сходные тенденции характерны как при продвижении в более континентальные районы (Ширияев и др., 2013), так и на север, в глубь таежной зоны – вплоть до лесотундры (Ширияев и др., 2012). Тифуловых грибов почти в 3 раза больше, чем рамариевых (T/R = 2.75). Видовая насыщенность рода сходна с другими сибирскими континентальными микокомплексами, но существенно отличается от восточно-европейских и уральских (см. рис. 1, б). Средняя доля видового разнообразия составляет 60 %, что ниже, чем в степном микокомплексе, но выше, чем в восточно-европейском лесостепном комплексе (см. рис. 1, в). Доля одновидовых родов составляет 33 % (см. табл. 2), что почти в 2 раза превышает аналогичный показатель для восточно-европейского микокомплекса (см. рис. 1, з).

Гемибореальный комплекс клавариоидных грибов в 2 раза богаче лесостепного (100 видов из 16 ро-

дов) и в 4 раза степного (см. табл. 2), тем самым значительно отличаясь от них. Тифуловые грибы включают 28 видов, однако их доля от общего числа видов достигает минимального показателя – 28 %. Одновременно роль рода *Ramaria* резко возрастет до 23 % (23 вида). Другие роды включают не больше 10 видов: *Clavaria* (10), *Ramariopsis* (9), *Clavulinopsis* (6), *Lentaria* (5), *Clavariadelphus*, *Clavulina*, *Multiclavula* (по 3 вида), *Macrotyphula*, *Mucronella*, *Pterula* (по 2 вида), а *Arctomyces*, *Ceratellopsis*, *Clavicornona* и *Sparassis* – одновидовые. Соотношение тифуловых и рамариевых грибов (T/R – 1.22) в 2 раза ниже по сравнению с лесостепным комплексом (2.75) и в 6 раз ниже, чем в степном (см. табл. 2), что также значительно отличает рассматриваемый микокомплекс. Видовая насыщенность рода на треть выше, чем в лесостепном комплексе, и почти в 2 раза выше по сравнению со степным (см. рис. 1, б). Средняя доля видового разнообразия минимальна (51 %) по сравнению с другими зональными микокомплексами (см. табл. 2). В целом, чем менее богатый и проще устроенный микокомплекс, тем выше этот па-

раметр (см. рис. 1, в). В гемибореальном комплексе клавариоидных грибов отсутствует лишь один вид из 101 выявленного на территории исследования (*Typhula euphorbiae*), и он специфичен для степного и лесостепного комплексов. В то же время 44 вида встречаются только в гемибореальном микокомплексе (*Clavaria purpurea*, *Clavariadelphus truncatus*, *Clavicornia taxophila*, *Lentaria afflata*, *Mucronella bresadolae*, *Ramaria fennica*, *R. formosa*, *R. karstenii*, *R. subdecurrens*, *Typhula abietina*, *T. olivascens*, *T. subvariabilis* и др.), что в очередной раз демонстрирует его значительное отличие от равнинного лесостепного и степного микокомплексов. Также это подтверждает, что степной комплекс клавариоидных грибов является обедненным вариантом лесного (Ширияев, 2006).

Выше показано, что видовое богатство и таксономическая структура восточно-европейского и уральского степного и лесостепного микокомплексов значительно отличаются от юго-западного-, юго-восточного западно- и восточно-сибирского комплексов, что, возможно, определяет Южный Урал как значимую микогеографическую границу, отделяющую континентальную микобиоту от приморских и субконтинентальных. На востоке похожую границу можно провести по Большому Хингану, где отмечаются значительные скачки в изменении видового богатства и структуры микокомплексов (Ширияев и др., 2013). В целом западная граница континентальной микобиоты проходит по восточному склону Южного Урала, где выклиниваются европейские широколиственные леса и лесостепь приобретает характерные западно-сибирские черты, становясь сосново-березовой или березово-осиновой.

Значительное отличие видового богатства и таксономической структуры восточно-европейского лесостепного микокомплекса (включая уральский) от континентального сибирского также наблюдается при анализе изменения роли трех ведущих родов (рис. 2, а). Если в восточно-европейском и уральском

микокомплексах различия между рамариевыми и тифуловыми грибами минимальны (порядка 4 %), то в континентальных комплексах они составляют уже 30 %. Более того, если в восточно-европейском и уральском микокомплексах рамариевые грибы находятся на первом месте, то в континентальных – тифуловые, причем рамариевые уступают не только тифуловым, но и клавариевым. Гемибореальный комплекс во многом повторяет тренд, установленный для лесостепного. Различие заключается лишь в салаирском микокомплексе, который оказывается значительно ближе к уральскому (см. рис. 2, б), чем к сибирским континентальным микокомплексам.

В гемибореальном комплексе клавариоидных грибов Салаира кроме широко распространенных и редких таежных видов присутствуют виды – типичные обитатели европейских и европейско-восточно-азиатских широколиственных и гемибореальных лесов (*Clavaria zollingeri*, *Ramaria fennica*, *R. flavicingula*, *R. holorubella*, *R. obtusissima*, *Ramariopsis asperulospora* и др.). Также здесь встречаются неморальные американо-восточноазиатские виды – *Ramariopsis vestitipes*, *Typhula curvispora* и типичный тропический – *Lentaria surculus*. Однако роль подобных видов заметно выше в лесах Горной Шории и Алтае-Саян. В целом порядка 35 % видов гемибореального микокомплекса могут быть отнесены к условной “южной” группе, тогда как в лесостепном и степном микокомплексах – лишь 7 %.

Повышенное видовое богатство и концентрация неморальных элементов на Салаирском кряже также свойственны для флоры цветковых растений, мхов и лишенофлоры (Флора..., 2007). В лишенофлоре отмечается значительное число видов, которые имеют “южное” распространение или центры их активности приходятся на Средиземноморье, Европу, Северную Америку, Новую Зеландию и другие субтропические области Земли (Седелникова, 1977; Флора..., 2007; и др.). Высокую роль субтропических, а также немо-

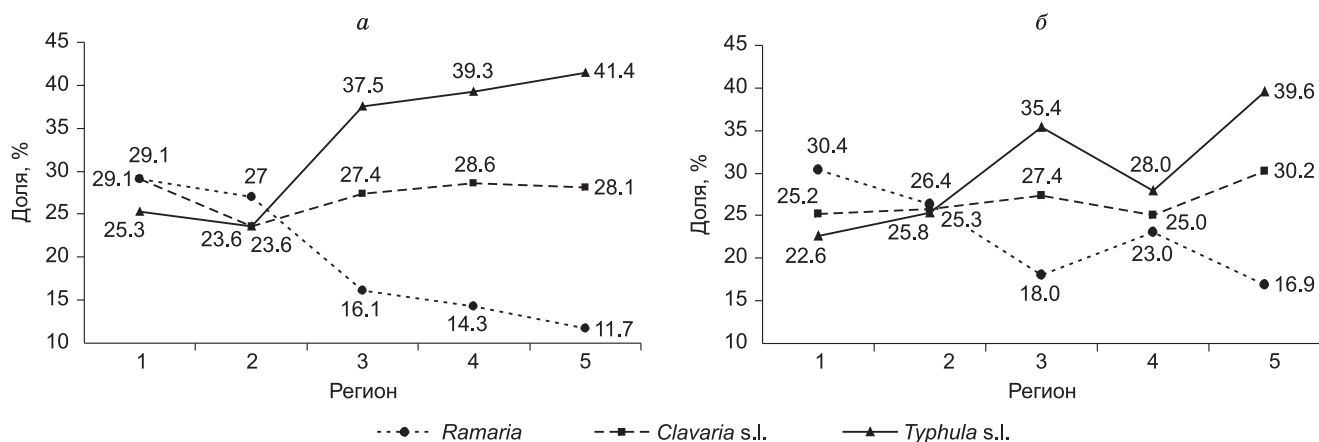


Рис. 2. Долготные изменения роли трех ведущих родов – *Ramaria*, *Clavaria*, *Typhula* в пяти долготных секторах лесостепного (а) и гемибореального (б) комплексов клавариоидных грибов.

Названия долготно-секторальных комплексов и регионов см. на рис. 1.

ральных видов дереворазрушающих афиллофоровых грибов с европейским и американо-европейским распространением отмечает здесь Е.А. Жуков (2005), подчеркивая заметное отличие микобиоты Салаира от окружающих равнин.

При этом равнинный юго-западный западно-сибирский комплекс заметно беднее уральского и салаирского и более сходен с лесостепным (см. рис. 1, а). Аналогичная тенденция обеднения гемибореального равнинного комплекса отмечена в Томской области (Ширяев, Агафонова, 2009). В целом вышесказанное также подтверждается на основе анализа трофических и экоморфологических показателей (Ширяев и др., 2012). Для степных микокомплексов секторальные границы менее значимы. Им не свойственны рез-

кие скачки в структуре, которые очевидны для лесостепных и гемибореальных комплексов. Сходные тенденции наблюдаются и для цветковых растений (Лавренко и др., 1991; Банникова, 1998; Ермаков, 2003).

Таким образом, очевидно, что видовое богатство и таксономическая структура клавариоидных грибов существенно выше и сложнее в уральском и салаирском горном микокомплексах, чем в равнинном западно-сибирском, расположенном между ними. Аналогичная закономерность распределения характерна и для других криптогамных организмов: флоры мхов (Ignatov, 1993) и лишайников (Урбанавичюс, 2011). Однако для флоры цветковых растений изменение уровней видового богатства носит преимущественно широтный характер (Мальшев, 1975).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди трех исследованных зональных комплексов клавариоидных грибов юго-восточной части Западной Сибири видовое богатство закономерно возрастает от степного к гемибореальному, причем от степного к лесостепному этот параметр возрастает в 2 раза (с 25 до 56 видов) и также в 2 раза от лесостепного к гемибореальному (с 56 до 100 видов). В целом упрощение таксономической структуры микокомплексов происходит не только от гемибореальных лесов к степям, но и при увеличении континентальности климата.

Однако орографический фактор вносит существенные особенности в вышесказанное. Так, южно-уральский "горный" комплекс клавариоидных грибов характеризуется более богатым видовым составом и сложной таксономической по сравнению с аналогичным Западно-Сибирской равнины. "Горный" микокомплекс Салаирского кряжа также существенно бо-

гаче западно-сибирского равнинного. В целом гемибореальный микокомплекс юга Западно-Сибирской низменности на треть беднее обрамляющих его горных (южно-уральского и салаирского), что также присуще и другим криптогамным организмам (мхам и лишайникам), но отлично от распределения цветковых растений. Для криптогамных организмов ведущее значение имеет фактор увлажнения, гораздо более выраженный в горных районах, тогда как для цветковых растений – температурный.

Установленные существенные различия в таксономической структуре между горными и равнинными микокомплексами – континентальными и приморскими – позволяют выделить следующие микogeографические районы: Южно-Уральский и Алтае-Саянский горные, между которыми расположен Западно-Сибирский равнинный.

ЛИТЕРАТУРА

- Банникова И.А.** Лесостепь Евразии (оценка флористического разнообразия) / Под ред. И.А. Губанова. М., 1998. 146 с.
- Власенко В.А.** Афиллофороидные дереворазрушающие грибы сосновых лесов правобережья верхнего Приобья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 16 с.
- Горбунова И.А.** Редкие виды макромицетов Академгородка, возможность их сохранения на территории ботанических садов // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее: Материалы Всерос. конф. Новосибирск, 2006. С. 84–86.
- Ермаков Н.Б.** Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск, 2003. 232 с.
- Жуков А.М.** К микофлоре черневой тайги Салаира // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока: Тр. Всесоюз. конф. Ч. 2(4). Новосибирск, 1972. С. 166–177.
- Жуков Е.А.** Афиллофороидные грибы низкогорных темнохвойных формаций Западной Сибири: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 192 с.
- Красная книга Алтайского края.** Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул, 2006. 262 с.
- Красная книга Новосибирской области:** животные, растения и грибы. Новосибирск, 2008а. 528 с.
- Красная книга Российской Федерации** (растения и грибы). М., 2008б. 855 с.
- Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И.** Степи Евразии. Л., 1991. 146 с.
- Лашинский Н.Н.** Растительность Салаирского кряжа. Сер. Растительность Сибири / Отв. ред. В.П. Седельников. Новосибирск, 2009. 263 с.
- Мальшев Л.И.** Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 2. С. 221–232.
- Николаева Т.Л.** Ежовиковые грибы // Флора споровых растений СССР. VI. М.; Л., 1961. 433 с.
- Пармасто Э.Х.** Определитель рогатиковых грибов сем. *Clavariaceae* СССР. М.; Л., 1965. 167 с.
- Перова Н.В., Горбунова И.А.** Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск, 2001. 158 с.

- Пономаренко Н.В.** Сельскохозяйственные ресурсы Новосибирской области. Новосибирск, 1998. 14 с.
- Потатосова Е.Г.** Грибы рода *Typhula* в СССР // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 4. С. 567–572.
- Растения и грибы национального парка “Припышминские боры”** / В.А. Мухин, А.С. Третьякова, Д.В. Прядин, А.Г. Пауков, М.М. Юдин, К.А. Фефелов, А.Г. Ширяев. Екатеринбург, 2003. 204 с.
- Седельникова Н.В.** Флора лишайников Горной Шории // Природные комплексы низших растений Западной Сибири: Тр. Всесоюз. конф. Новосибирск, 1977. С. 194–208.
- Ткаченко О.Б., Хосино Т., Сайто И.** Низкотемпературные склеротияльные грибы – паразиты растений, их биология и географическое распространение // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева в Ботаническом ин-те им. В.Л. Комарова РАН. Т. 2. СПб., 2005. С. 233–237.
- Урбанавичюс Г.П.** Особенности разнообразия лишайнофлоры России // Изв. РАН. Сер. геогр. 2011. № 1. С. 66–78.
- Флора Салаирского кряжа** / Отв. ред. Н.Н. Лашинский. Новосибирск, 2007. 252 с.
- Ширяев А.Г.** Клавариоидные грибы Урала: Дис... канд. биол. наук. СПб., 2006. 193 с.
- Ширяев А.Г.** Новые данные об афиллофороидных грибах национального парка “Припышминские боры” // Новости сист. низш. раст. 2007. Т. 41. С. 173–179.
- Ширяев А.Г.** Биоразнообразие и распространение грибов семейства *Typhulaceae* Julich в России (предварительный результат) // Высшие базидиальные грибы: индивидуумы, популяции, сообщества: Материалы Междунар. конф. М., 2008. С. 136–142.
- Ширяев А.Г., Агафонова Н.Н.** Разнообразие и распространение клавариоидных грибов в таежных лесах Томской области // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43, вып. 6. С. 72–83.
- Ширяев А.Г., Арефьев С.П., Котиранта Х.** Афиллофоровые, гетеробазидиальные и экзобазидиальные грибы российской части Даурии // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47, вып. 1. С. 34–43.
- Ширяев А.Г., Волобуев С.В.** Клавариоидные грибы лесостепной зоны Орловской области // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47 (в печати).
- Ширяев А.Г., Мухин В.А., Котиранта Х., Ставищенко И.В., Арефьев С.П., Сафонов М.А., Косолапов Д.А.** Биоразнообразие афиллофоровых грибов Урала // Биоразнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: Тр. Всерос. конф. Екатеринбург, 2012. С. 311–313.
- Hoshino T., Xiao N., Tkachenko O.B.** Cold adaptation in the phytopathogenic fungi causing snow molds // Mycoscience. 2009. V. 50. P. 26–38.
- Ignatov M.S.** Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // Arctoa. 1993. No. 2. P. 13–47.
- Shiryayev A.G.** Clavarioid fungi of the Urals. II. The nemoral zone // Karstenia. 2007a. V. 47(1). P. 27–45.
- Shiryayev A.G.** A preliminary check-list of the clavarioid fungi in Russia // Abstracts of XV Congress of European Mycologists. St.-Petersburg, 2007b. P. 147–148.
- Shiryayev A.G., Kotiranta H., Mukhin V.A., Stavishenko I.V., Ushakova N.V.** Aphyllophoroid fungi of Sverdlovsk region, Russia: biodiversity, distribution, ecology and the IUCN threat categories. Ekaterinburg, 2010. 304 p.

ЛЕСНЫЕ МХИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

О.Ю. Писаренко

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

Бриологическое обследование лесов Западно-Сибирской равнины проведено на серии широтных трансект от подтайги до северной тайги. В лесных сообществах было отмечено 111 видов листостебельных мхов. Приводится список видов с указанием встречаемости и перечнем точек находжений, а также характеристика распространения в Западной Сибири по имеющимся литературным данным.

Ключевые слова: *Западная Сибирь, тайга, лес, мхи, бриофлора.*

MOSSSES OF WEST SIBERIAN FORESTS: OCCURRENCE AND DISTRIBUTION

O.Yu. Pisarenko

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

Forest communities of West Siberia have been studied on a number of latitude transects from subtaiga to north taiga. Generally 111 moss species recorded in the communities. The annotated list of the species with occurrence and characteristic of the species distribution is given.

Key words: *West Siberia, taiga, forest, mosses, bryoflora.*

ВВЕДЕНИЕ

Западная Сибирь в силу особенностей рельефа и геологического строения (равнинность подавляющей части территории на протяжении от арктической до степной зоны и относительная однородность поверхностных отложений) предоставляет уникальную возможность для выяснения закономерностей широтно-зонального распределения видов растений. Однако из-за огромных площадей и слабо развитой дорожной сети Западно-Сибирская равнина остается ботанически и, в частности, бриологически, слабоизученной. В таблице приведен перечень публикаций по мхам различных регионов равнины. Местоположения районов исследований указаны на картосхеме (см. рисунок).

Как ни парадоксально, наиболее полно и тщательно бриологически изученной на сегодня является самая труднодоступная часть – п-ов Ямал (Czernyadjeva, 2001), полностью лежащий в тундровой зоне.

Таежная зона, раскинувшаяся полосой более 1000 км с севера на юг и занимающая подавляющую часть территории Западной Сибири, исследована недостаточно и неравномерно. Опубликованные данные относятся преимущественно к южной половине таежной зоны, материалы по мхам подзон редколесий и северной тайги практически отсутствуют. Но даже и в южной половине большинство работ были сфокусированы на исследовании болотных (Храмов, Валуцкий, 1977; Болотные системы..., 2001; Кузьмина, Королева, 2001; Лапшина, 2003; Писаренко и др., 2011; Lapshina, Muldiyarov, 1998) и пойменных сообществ (Писаренко, Таран, 2001; Таран и др., 2006; Дьяченко, Таран, 2011). Лесам плакорных местообитаний внимания уделялось существенно меньше. Настоящая работа направлена на восполнение этого пробела.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала выполнен в 2007–2010 гг., в рамках проекта лаборатории геосистемных исследований ЦСБС СО РАН “Растительность Западной Сибири”. В центральной части Западно-Сибирской равнины на меридиональном профиле от подтаежной до северотаежной зоны выполнялись геоботанические описания, сопровождаемые сбором мхов. Основное

внимание уделялось плакорным малонарушенным лесным сообществам на суглинистых субстратах. Выполнено около 200 полных геоботанических описаний. На картосхеме (см. рисунок) изображены границы подзон таежной зоны (по И.С. Ильиной и др. (Растительный покров..., 1985)) и конкретные точки геоботанических описаний, районы работ перечисле-

**Опубликованные данные по мхам Западно-Сибирской равнины
(при наличии для района обобщающей работы – указывается только последняя)**

Литературный источник	Район	Номер на рисунке
Czernyadjeva, 2001	П-ов Ямал, подзона арктических тундр	1
»	П-ов Ямал, подзона северных гипоарктических тундр	2
»	П-ов Ямал, подзона южных гипоарктических тундр	3
Чернядьева, 1994	Гыданский п-ов, низовья р. Чугорьяха	4
Волкова, Ребристая, 1989	Тазовский п-ов, реки Пойловаяха и Лайяха	5
Чернядьева, 1998	П-ов Ямал, Приуральская часть, окр. оз. Юнто	6
Дьяченко и др., 1995	ХМАО, заповедник “Малая Сосьва”	7
Нешатаева, Чернядьева, 2001;	ХМАО, окр. оз. Вонтынглор	8
Кузьмина, Королева, 2001	ХМАО, р. Тромъеган в верхнем течении	
Чернядьева, Потемкин, 2002	ЯНАО, Верхне-Тазовский заповедник	9
Писаренко, Таран, 2001	ХМАО, Елизаровский заказник	10
Чернядьева, Кузьмина, 2002	ХМАО, окр. г. Сургут	11
Lapshina, Muldiyarov, 1998;	Томская обл., окр. г. Стрежевой	12
Таран и др., 2006	Томская обл., пойма р. Обь между реками Вах и Тым	
Кузьмина, Чернядьева, 2005	ХМАО, бассейн р. Сабун	13
Воронова, 2008	Тюменская обл., Уватский р-н	14
Lapshina, Muldiyarov, 1998	Томская обл., междуречье Васюгана и Югана	15
Там же	Томская обл., междуречье Кети и Тыми	16
»	Томская обл., междуречье Кети и Чулыма в нижнем течении	17
Дьяченко, Таран, 2011	Томская обл., окр. пос. Колпашево	
Lapshina, Muldiyarov, 1998	Томская обл., р. Чулым в среднем течении	18
Ивановский, 1913	Тюменская обл., окр. г. Тобольск	19
Мамонтов, Писаренко, 2011	Омская обл., зона южной тайги	20
Lapshina, Muldiyarov, 1998;	Томская обл., верховья р. Васюган	21
Писаренко и др., 2011	Граница Томской и Новосибирской областей, Васюганская равнина	
Косачева, 1974; Lapshina, Muldiyarov, 1998	Томская обл., бассейн рек Икса и Бакчар	22
Воронова и др., 2005; Воронова, Седько, 2005;	Тюменская обл., Нижнетавдинский р-н	23
Воронова, 2007; Рябикова и др., 2011		
Мамонтов, Писаренко, 2011	Омская обл., зона подтайги	24
Lapshina, Muldiyarov, 1998	Томская обл., южная часть, пойма р. Обь	25
»	Томская обл., р. Бакса	26

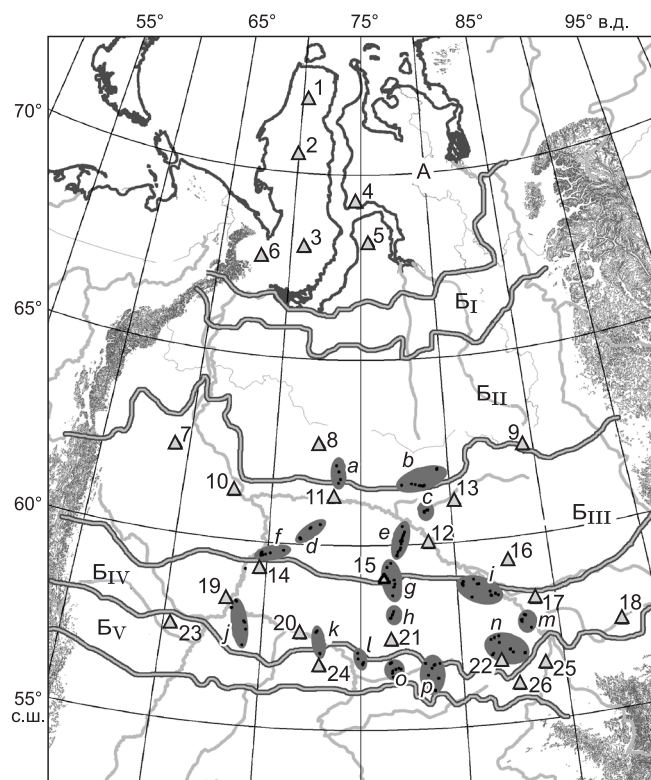
ны в примечании к картосхеме. Собранные образцы мхов хранятся в NSK. Номенклатура следует “Списку

мхов Восточной Европы и Северной Азии” (Ignatov et al., 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведен список видов мхов, обнаруженных в лесных ценозах. Виды расположены в алфавитном порядке; для каждого указывается встречаемость по шкале: широко распространенные и обычные (*Wd*) – отмечены более чем в 30 % выполненных геоботанических описаний; часто (*Cm*) – в 10–30 % описаний; спорадично (*Sp*) – менее чем в 10 %; редко (*R*) – 1–3 раза. Дан перечень районов, в которых вид был встречен. В квадратных скобках указано распространение вида в Западной Сибири по литературным данным. Обозначения районов работ (малые латинские буквы) и литературных данных (арабские цифры с указанием зональной принадлежности: А – тундровая зона, Б – бореальная) соответствуют рисунку и таблице. Звездочкой (*) маркированы виды, найденные только в долинных или заболоченных лесах и не отмеченные в плакорных лесных сообществах.

Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch et al. – **Cm**: a, c, d, f, j, k, l, m, n, o, p – [**A**: 3; **B**: 7–15, 17–26].
Atrichum flavisetum Mitt. – **R**: i, n – [**B**: 14, 16, 18, 19, 22].
Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv. – **R**: j – [**B**: 14, 18, 24].
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwagr. – **Wd**: b, c, d, e, g, h, i, k, l, m, n, o, p – [**A**: 1–6; **B**: 7–13, 15–26].
Brachytheciastrum velutinum (Hedw.) Ignatov et Huttunen – **R**: n – [**B**: 7, 10, 11, 12, 18, 20, 24, 26].
Brachythecium capillaceum (F. Weber et D. Mohr) Giacom. – ***Sp**: j, k, p – [**B**: 11, 17, 20].
Brachythecium mildeanum (Schimp.) Schimp. – **Sp**: d, k, l, n, o, p – [**A**: 1–6; **B**: 7–13, 17, 18, 20–25].
Brachythecium salebrosum (F. Weber et D. Mohr) Bruch et al. – **Cm**: b, c, d, e, f, g, h, i, j, l, m, n, o, p – [**A**: 1, 2, 3, 5, 6; **B**: 7, 9–26].



Картограмма Западной Сибири: районы работ и литературные данные по мхам.

Биоклиматические зоны (по: (Ильина и др., 1985)): А – тундровая, Б – бореальная (таежная): Б_I – подзона редколесий (лесотундры), Б_{II} – северная тайга, Б_{III} – средняя тайга, Б_{IV} – южная тайга, Б_V – подтайга.

Районы работ выделены серыми овалами и обозначены малыми латинскими буквами: **a** – Ханты-Мансийский АО, Сургутский р-н, водораздел к р. Тромъеган на участке поселков

Федоровский–Русскинская; 61°40′–62°08′ с.ш., 73°38′–73°53′ в.д., 50–80 м над ур. м.; **b** – Ханты-Мансийский АО, Нижневартовский р-н, междуречье Агана и Колекъегана; 61°32′–61°00′ с.ш., 77°21′–79°23′ в.д., 80–110 м; **c** – Ханты-Мансийский АО, Нижневартовский р-н, междуречье Ваха и Трайгородской; 60°50′–60°54′ с.ш., 78°32′–78°43′ в.д., 50–100 м; **d** – Ханты-Мансийский АО, Нефтеюганский р-н, междуречье Бол. Салыма и Мал. Балыка; 60°08′–60°32′ с.ш., 71°45′–72°49′ в.д., 70–100 м; **e** – Томская обл., Александровский р-н, бассейн р. Ларьеган; 59°42′–60°29′ с.ш., 76°58′–77°24′ в.д., 70–120 м; **f** – Тюменская обл., Уватский р-н, бассейн рек Туртас и Демьянка в нижнем течении; 59°14′–59°48′ с.ш., 69°42′–70°54′ в.д., 50–110 м; **g** – Томская обл., Каргасокский р-н, правобережье р. Васюган и р. Катыльга; 58°38′–59°30′ с.ш., 76°13′–76°50′ в.д., 80–140 м; **h** – Томская обл., Каргасокский р-н, междуречье Пачелги и Черталы и Васюгана и Елле-Кагана; 58°01′–58°12′ с.ш., 76°32′–76°43′ в.д., 90–150 м; **i** – Томская обл., Каргасокский, Парабельский и Колпашевский р-ны, бассейн рек Васюган, Парабель и Шуделька в нижнем течении; 58°28′–58°57′ с.ш., 80°17′–81°58′ в.д., 70–120 м; **j** – Тюменская обл., Тобольский, Вагайский и Аромашевский р-ны, бассейны рек Аремзянка и Вагай; 57°10′–58°21′ с.ш., 68°24′–69°14′ в.д., 50–110 м; **k** – Омская обл., Тевризский и Большеуковский р-ны, бассейн р. Иртыш, реки Туй и Бол. Аев в нижнем течении; 57°04′–57°40′ с.ш., 72°47′–73°01′ в.д., 80–120 м; **l** – Омская обл., Седельниковский и Тарский р-ны, междуречье Иртыша и Уя в нижнем течении; 56°47′–57°05′ с.ш., 74°53′–75°08′ в.д., 130–150 м; **m** – Томская обл., Чаинский р-н, междуречье Чемондаевки и Кулеги; 57°41′–57°44′ с.ш., 83°07′–83°11′ в.д., 120–170 м; **n** – Томская обл., Бакчарский р-н, верховья рек Бакчар, Андарма, Парбиг; 56°50′–57°22′ с.ш., 81°31′–82°34′ в.д., 90–150 м; **o** – Новосибирская обл., Кыштовский р-н, реки Майзас и Чека в нижнем течении; 56°26′–56°49′ с.ш., 76°29′–77°00′ в.д., 100–160 м; **p** – Новосибирская обл., Северный р-н, бассейны рек Кама, Тартас, Тара в верхнем течении; 56°01′–56°46′ с.ш., 78°00′–78°49′ в.д., 120–170 м.

Треугольники с арабскими цифрами (1–26) маркируют районы, для которых опубликованы бриологические данные; нумерация соответствует таблице.

Breidleria pratensis (W.D.J. Koch ex Spruce) Loeske – ***Sp**: с, к, о, р – [А: 2, 3, 4, 6; Б: 15, 18, 20, 21, 22, 24, 25, 26].

Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) P.C. Chen – ***R**: к, n – [А: 1–6; Б: 9, 12, 17, 18, 19, 22, 24, 25].

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Schreb. – ***Sp**: к, n, o – [А: 1, 2, 3, 5, 6; Б: 7, 9–12, 14, 15, 17–26].

Callicladium haldanianum (Grev.) H.A. Crum – ***Sp**: a, e, j, n, o, p – [Б: 7–15, 17, 18, 20–26].

Calliargon cordifolium (Hedw.) Kindb. – ***Cm**: a, b, c, d, h, k, l, m, n, o, p – [А: 1–6; Б: 7–26].

Calliargon giganteum (Schimp.) Kindb. – ***R**: l, n, o – [А: 1–6; Б: 7, 9, 10, 12, 17, 18, 20–26].

Calliargon richardsonii (Mitt.) Kindb. – ***Sp**: l, m, o – [А: 1, 2, 3, 5, 6; Б: 9, 12, 17, 19, 21, 24].

Calliargonella cuspidata (Hedw.) Loeske – ***Sp**: к, l, o – [А: 3; Б: 12, 15, 17, 18, 20–26].

Calliargonella lindbergii (Mitt.) Hedenas – ***Sp**: a, k, l, m, n, o, p – [А: 2–6; Б: 7, 9–19, 21–26].

Campylidium sommerfeltii (Myrin) Ochyra – ***Sp**: a, c, d, j, o, p – [Б: 7, 10–13, 15–26].

Campylium stellatum (Hedw.) C.E.O. Jensen – ***Sp**: k, n, o – [А: 1–4, 6; Б: 10–13, 15, 18–26].

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. – ***Sp**: o – [А: 1–6; Б: 7–26].

Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout – ***R**: i – [Б: 7, 12, 18, 24, 26].

Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr – ***Cm**: a, d, f, h, i, j, k, l, m, n, o, p – [А: 3, 5, 6; Б: 7–26].

Conardia compacta (Drumm. ex Muell. Hal.) H. Rob. – ***R**: l – [Б: 24].

Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp. – ***R**: i – [Б: 13, 14, 17, 20].

Dicranum bonjeanii De Not. – ***Sp**: k, o, p – [А: 2–6; Б: 8–18, 21–26].

Dicranum flagellare Hedw. – ***Sp**: g, i, m, n, o, p – [Б: 7–26].

Dicranum fragilifolium Lindb. – ***Sp**: a, f, g, j, l, n, o, p – [Б: 7, 9–15, 17–26].

- Dicranum fuscescens* Turner – **Cm**: a, b, c, d, e, f, h, i, j, k, m, n, o, p – [**A**: 3, 6; **B**: 7–18, 20–26].
- Dicranum majus* Turner – **R**: d, j, n – [**A**: 1–6; **B**: 13, 15, 18].
- Dicranum montanum* Hedw. – **Sp**: b, d, f, j, l, n, o, p – [**B**: 7, 8, 10, 11, 13, 14, 17–26].
- Dicranum polysetum* Sw. – **Wd**: b, c, d, e, f, g, h, i, k, m, n, o, p – [**A**: 3; **B**: 7–18, 20–26].
- Dicranum scoparium* Hedw. – **Sp**: b, j, k, m, n, o – [**B**: 7, 10, 12–15, 17, 18, 21–25].
- Dicranum undulatum* Schrad. ex Brid. – ***R**: k, o – [**A**: 5; **B**: 7–12, 15–17, 19–22, 24, 26].
- Distichium capillaceum* (Hedw.) Bruch et al. – ***R**: o – [**A**: 1–6; **B**: 19, 22, 25].
- Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. – **Sp**: b, k, l, n, o, p – [**A**: 1–6; **B**: 7, 9–13, 15–26].
- Eurhynchiastrium pulchellum* (Hedw.) Ignatov et Huttunen – ***Sp**: l, n, p – [**A**: 2–6; **B**: 7, 9–11, 14, 17, 18, 20–24, 26].
- Fissidens bryoides* Hedw. – ***R**: a, o – [**A**: 2, 3, 5, 6; **B**: 9, 12, 13, 15–20, 24].
- Funaria hygrometrica* Hedw. – ***R**: j – [**A**: 2–6; **B**: 7, 10–12, 15–25].
- Haplocladium microphyllum* (Hedw.) Broth. – **Sp**: j, n, o, p – [**B**: 10, 11, 12, 14, 15, 17, 19, 20, 22, 24].
- Helodium blandowii* (F. Weber et D. Mohr) Warnst. – **Cm**: b, d, e, g, h, k, l, m, n, o, p – [**A**: 3, 5; **B**: 7–12, 15–26].
- Herzogiella turfacea* (Lindb.) Z. Iwats. – ***R**: o, p – [**B**: 7, 10, 13–18, 20–24].
- Homalia trichomanoides* (Hedw.) Bruch et al. – ***R**: a, o, p – [**B**: 16, 18, 22, 25].
- Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. – **Wd**: a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, k, l, m, n, o, p – [**A**: 1–6; **B**: 7–26].
- Isopterygiopsis pulchella* (Hedw.) Iwats. – **R**: c, d, o – [**A**: 1–6; **B**: 9, 10, 13, 15, 21–23].
- Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils. – ***Sp**: k, l, n, o – [**A**: 1–6; **B**: 7–13, 15–26].
- Leskea polycarpa* Hedw. – ***R**: o, p – [**A**: 3; **B**: 7, 9–13, 16–18, 20–26].
- Mnium stellare* Hedw. – **Sp**: d, k, l, n, o, p – [**A**: 4; **B**: 7, 9–11, 15, 17, 18, 20–22, 24–26].
- Myrinia pulvinata* (Wahlenb.) Schimp. – ***R**: a, n – [**B**: 7, 9, 11, 13, 16, 19, 22, 25].
- Neckera pennata* Hedw. – **Sp**: d, f, h, i, l, m, n, p – [**B**: 10, 15, 19, 20, 22, 24, 26].
- Oncophorus wahlenbergii* Brid. – **Sp**: a, c, e, j, n, o, p – [**A**: 1–6; **B**: 7–13, 15–26].
- Orthotrichum obtusifolium* Brid. – **Sp**: b, c, d, e, f, j, l, n, o – [**B**: 7, 9–13, 15, 17, 18, 20–22, 24, 25].
- Orthotrichum speciosum* Nees – **Sp**: c, d, e, f, h, i, j, l, n, o, p – [**A**: 3; **B**: 7–11, 13, 15–22, 24–26].
- Plagiomnium confertidens* (Lindb. et Arnell) T.J. Kop. – **Sp**: m, n, p – [**B**: 7, 9, 13, 15, 18, 22].
- Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J. Kop. – **Wd**: c, d, e, f, h, i, j, k, l, m, n, o, p – [**B**: 7, 9–26].
- Plagiomnium drummondii* (Bruch et Schimp.) T.J. Kop. – **Sp**: d, f, j, m, n, o, p – [**B**: 10–12, 14–19, 21, 22, 24–26].
- Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.J. Kop. – **Cm**: c, d, g, h, i, k, l, m, n, o – [**A**: 1–6; **B**: 7–18, 20–26].
- Plagiomnium medium* (Bruch et al.) T.J. Kop. – **Sp**: f, g, i, j, m, n, o, p – [**B**: 10, 12, 18, 22, 24, 25].
- Plagiomnium rostratum* (Schrad.) T.J. Kop. – ***R**: a, k – [**A**: 2, 6; **B**: 12, 21, 22, 24–26].
- Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Z. Iwats. – ***R**: a – [**A**: 1–3; **B**: 9, 12].
- Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Bruch et al. – **Sp**: a, f, g, i, k, n, o, p – [**A**: 2–6; **B**: 7–26].
- Plagiothecium laetum* Bruch et al. – **Sp**: a, b, c, f, i, k, o – [**A**: 3, 4, 8–11, 13, 17, 18, 20–26].
- Plagiothecium latebricola* Bruch et al. – ***R**: p – [**B**: 10–13, 15, 17, 20, 22, 24].
- Platygyrium repens* (Brid.) Bruch et al. – ***Sp**: j, l, n, p – [**B**: 10, 12, 14, 17, 18, 20, 22–24].
- Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. – **Wd**: a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, k, l, m, n, o, p – [**A**: 1–6; **B**: 7–18, 20–26].
- Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb. – ***Sp**: a, m – [**A**: 1–6; **B**: 9, 11, 19, 20, 25].
- Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. – **Cm**: a, b, c, d, f, g, j, k, m, o, p – [**A**: 1–6; **B**: 7–26].
- Pohlia prolifera* (Kindb.) Lindb. ex Broth. – ***R**: a – [**A**: 1–6; **B**: 9, 11, 13, 15, 24].
- Polytrichastrum longisetum* (Sw. ex Brid.) G.L. Sm. – **R**: a, m, n – [**A**: 1–6; **B**: 8–13, 16, 17, 22, 24, 26].
- Polytrichum commune* Hedw. – **Wd**: a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, m – [**A**: 1–6; **B**: 7–18, 20–26].
- Polytrichum juniperinum* Hedw. – **Sp**: e, i, j, n, o, p – [**A**: 1–6; **B**: 7–18, 20–26].
- Polytrichum strictum* Brid. – **Sp**: b, c, d, e, g, k, o, p – [**A**: 1–6; **B**: 7–9, 11–13, 15–25].
- Polytrichum swartzii* Hartm. – **R**: f – [**B**: 12, 17].
- Pseudobryum cinclidioides* (Huebener) T.J. Kop. – ***Sp**: a, b, d, g, j, m – [**A**: 1–6; **B**: 7–13, 15–18, 20–26].
- Pseudoleskeella nervosa* (Brid.) Nyholm – ***R**: j – [**A**: 6, 12, 22, 23, 25].
- Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. – **Wd**: a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, l, m, n, o, p – [**A**: 3, 5, 6; **B**: 7–26].
- Pylaisia polyantha* (Hedw.) Bruch et al. – **Cm**: a, b, d, e, f, h, i, j, l, n, o, p – [**B**: 7–13, 15–26].
- Pylaisia selwynii* Kindb. – **Sp**: d, f, j, l, p – [**B**: 9, 10, 13, 15, 17, 20, 24].
- Rhizomnium pseudopunctatum* (Bruch et Schimp.) T.J. Kop. – ***Sp**: a, c, d, g, k, m, n, o – [**A**: 1–6; **B**: 9–13, 15, 17, 18, 20–23, 25, 26].
- Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. – **Sp**: f, j, l, m, o – [**B**: 7, 11, 14, 15, 17–19, 22, 24].
- Rhytidiadelphus subpinnatus* (Lindb.) T.J. Kop. – ***Sp**: a, i – [**A**: 5; **B**: 7, 9, 14, 17, 18].
- Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. – **Cm**: a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, k, l, m, n, o, p – [**A**: 3–6; **B**: 7, 9–12, 15–26].

Saelania glaucescens (Hedw.) Broth. – *R: a, o – [A: 2, 4, 6; B: 9, 19, 22].

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske – Cm: a, b, c, d, e, f, i, j, l, n, o, p – [A: 1–6; B: 7–26].

Schistostega pennata (Hedw.) F. Weber et D. Mohr – R: j – [B: 13, 25].

Sciuro-hypnum curtum (Lindb.) Ignatov – Sp: d, f, i, j, m, n, p – [A: 3, 6; B: 7–14, 17, 18, 20–25].

Sciuro-hypnum reflexum (Starke) Ignatov et Huttunen – Sp: f, i, n, o, p – [A: 2–6; B: 9–13, 15, 17, 18, 21–26].

Sciuro-hypnum starkei (Brid.) Ignatov et Huttunen – Sp: d, i, j, p – [A: 3, 6; B: 7, 10, 13, 17, 18, 21–23, 26].

Sphagnum angustifolium (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen – Cm: b, c, d, e, g, i, m, n, o – [A: 3, 4, 6; B: 7–9, 11–25].

Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw. – Sp: b, e, g, o – [A: 2–6; B: 7–10, 12–19, 21–25].

Sphagnum centrale C.E.O. Jensen – Sp: b, g, h, i, m, n, o – [A: 3; B: 7–13, 15–18, 21, 22, 24–26].

Sphagnum fallax (H. Klinggr.) H. Klinggr. – *R: e, i – [B: 7–18, 20–22, 24].

Sphagnum flexuosum Dozy et Molk. – Sp: b, e, h, o – [A: 2, 3, 6; B: 7–9, 11–18, 21, 22, 24].

Sphagnum fuscum (Schimp.) H. Klinggr. – *R: g, k, n – [A: 1, 3, 6; B: 7–9, 11–13, 15–26].

Sphagnum girgensohnii Russow – Cm: a, b, c, d, e, f, g, h, i, k, m, n, o – [A: 1–4, 6; B: 7–9, 11–19, 21–24].

Sphagnum magellanicum Brid. – Cm: b, d, e, g, h, i, m, n – [A: 3, 6; B: 7–9, 11–18, 20–26].

Sphagnum riparium Angstr. – R: b, e, g – [A: 2–4, 6; B: 7–25].

Sphagnum russowii Warnst. – Cm: b, c, d, e, g, h – [A: 3, 6; B: 7–13, 15–18, 21–24].

Sphagnum squarrosum Crome – *Sp: a, c, g, k, m, n, o – [A: 1–4, 6; B: 7–26].

Sphagnum subsecundum Nees – *R: d – [A: 2, 3; B: 7–9, 11, 12, 15–19, 21, 22, 24].

Sphagnum teres (Schimp.) Angstr. – *R: l – [A: 1–4, 6; B: 7, 9, 10, 12, 14, 15, 17, 18, 20–25].

Sphagnum warnstorffii Russow – Cm: b, c, d, e, g, h, i, k, l, m, n, o – [A: 1–4, 6; B: 7–9, 12, 15–18, 20–26].

Sphagnum wulfianum Girg. – Cm: b, c, d, e, f, g, h, i, j, m, n – [B: 7, 9, 11, 12, 15–19, 21, 22, 24–26].

Stereodon pallescens (Hedw.) Mitt. – *Sp: j, l, o, p – [B: 7, 10, 11, 14, 17, 19–24].

Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenas – *Sp: b, d, e, g, h – [A: 1–6; B: 7–13, 15–18, 21–24, 26].

Tetraphis pellucida Hedw. – Cm: a, b, c, d, e, f, g, k, m, n, o, p – [B: 7–26].

Tetraplodon angustatus (Hedw.) Bruch et al. – *R: b – [A: 3; B: 7–9, 13, 15, 16].

Thuidium assimile (Mitt.) A. Jaeger – *R: l, o, p – [A: 6; B: 18, 21–25].

Thuidium recognitum (Hedw.) Lindb. – Sp: f, k, l, n, o, p – [B: 15, 17–26].

Timmia megapolitana Hedw. – *Sp: e, k, l, n, o, p – [B: 9, 10, 15, 17–26].

Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske – *Sp: k, n, o – [A: 1–6; B: 7, 9, 12, 15–22, 24–26].

Warnstorffia pseudostraminea (Muell. Hal.) Tuom. et T.J. Kor. – R: b, n, o – [A: 2, 3, 6; B: 8–13, 15, 21].

В геоботанических описаниях лесов зарегистрировано 111 видов листостебельных мхов. Это составляет более 1/3 от общего числа видов, известных для Западной Сибири вне Арктики (310 видов мхов) (Ignatov et al., 2006).

Однако лишь 65 из них были найдены в зональных лесных сообществах – в темнохвойных южно- и среднетаежных лесах на дренированных плакорных участках. В целом видовое разнообразие парциальной лесной бриофлоры обеспечивается за счет азональных долинных и заболоченных лесов; только с такими сообществами связаны находки, например, *Breidleria pratensis*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Fissidens bryoides*, *Pseudobryum clinidioides*, ряда видов *Sphagnum* и др.

Большинство (74) отмеченных в лесах видов в широтном распространении не ограничены пределами лесной зоны, а встречаются и в тундровой. При этом почти половина проникает на север вплоть до подзоны арктических тундр. Часть видов при этом остается массовыми (*Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum juniperinum*, *P. strictum*, *Sanionia uncinata*, *Tomentypnum nitens*), другие резко сокращают здесь встречаемость (*Brachythecium mildeanum*, *Polytrichum longisetum*, *Polytrichum commune*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Sphagnum fuscum*, *S. warnstorffii*). Для второй половины видов в тундровой зоне предел распространения лежит южнее, в подзоне северных субарктических или южных субарктических тундр (например, *Breidleria pratensis*, *Calliergonella lindbergii*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Funaria hygrometrica*, *Plagiothecium denticulatum*, *Sciurohypnum reflexum*, *Sc. starkei*, *Calliergonella cuspidata*, *Climacium dendroides*, *Dicranum fuscescens*, *Helodium blandowii*, *Mnium stellare*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sphagnum angustifolium*, *S. russowii*).

В Западной Сибири севернее лесной зоны не встречены лишь 36 видов (например, *Callicladium haldanianum*, *Dicranum flagellare*, *D. fragilifolium*, *D. montanum*, *Haplocladium microphyllum*, *Orthotrichum obtusifolium*, *Plagiomnium confertidens*, *P. cuspidatum*, *P. drummondii*, *Platygyrium repens*, *Pylaisia polyantha*, *P. selwynii*, *Rhodobryum roseum*, *Sphagnum wulfianum*, *Stereodon pallescens*, *Tetraphis pellucida*, *Thuidium recognitum*, *Timmia megapolitana* и др.).

Очень немногие виды являются постоянными в лесных сообществах; лишь 7 видов были зарегистрированы более чем в 30 % геоботанических описаний и еще 18 – более чем в 10 % (в порядке убывания встречаемости): *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium*

splendens, *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Aulacomnium palustre*, *Ptilium crista-castrensis*, *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sanionia uncinata*, *Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Pylaisia polyantha*, *Sphagnum warnstorffii*, *S. angustifolium*, *Calliergon cordifolium*, *Helodium blandowii*, *Tetraphis pellucida*, *Pohlia nutans*, *Dicranum fusce-*

scens, *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *S. wulfianum*, *S. magellanicum*. Одновременно 25 видов были зарегистрированы лишь 1–2 раза: *Atrichum undulatum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Conardia compacta*, *Fissidens bryoides*, *Herzogiella turfacea*, *Isopterygiopsis pulchella*, *Plagiothecium latebricola*, *Schistostega pennata* и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лесах таежной зоны Западно-Сибирской равнины зарегистрировано 111 видов листостебельных мхов. Лишь 65 из них были найдены в зональных лесных сообществах; остальные связаны с долинными и заболоченными лесами. Менее 1/4 из найденных видов мхов являются постоянными и обычными в таежных сообществах; остальные встреча-

ются эпизодически или редко. Большинство отмеченных в лесах видов в широтном распространении не ограничены лесной зоной и проникают далеко на север Западной Сибири – до субарктических и арктических тундр; лишь 36 из собранных видов не изучены в регионе за северным пределом лесной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

- Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение** / О.Л. Лисс, Л.И. Абрамова, Н.А. Аветов и др.; под ред. В.Б. Куваева. Тула, 2001. 584 с.
- Волкова Л.А., Ребристая О.В.** К бриофлоре Тазовского полуострова (Западная Сибирь) // *Новости сист. низш. раст.* 1989. Т. 26. С. 150–157.
- Воронова О.Г.** Бриофлора ельников комплексного регионального памятника природы “Заморозовский” (Тюменская область) // *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии*. Тюмень, 2007. С. 279–283.
- Воронова О.Г.** Видовое разнообразие и ценотическая приуроченность листостебельных мхов Уватского р-на (Тюменская область) // *Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века*. Ч. 2: Альгология, микология, лихенология, бриология: Материалы Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сент. 2008 г.). Петрозаводск, 2008. С. 291–293.
- Воронова О.Г., Седько В.Л.** Видовое разнообразие и эколого-ценотическая приуроченность листостебельных мхов окрестностей озера Кучак (Тюменская область) // *Вестн. Тюмен. гос. ун-та*. 2005. № 4. С. 213–224.
- Воронова О.Г., Седько В.Л., Дьяченко А.П., Воронов А.А.** Видовое разнообразие листостебельных мхов памятника природы “Урочище Орлы” // *Актуальные проблемы бриологии: Сб. ст. по материалам Междунар. совещ., посвящ. 90-летию со дня рождения А.Л. Абрамовой*. СПб., 2005. С. 44–51.
- Дьяченко А.П., Таран Г.С.** К бриофлоре пойменных лесов реки Оби в подзоне южной тайги // *Вестн. ТГУ*. 2011. № 3 (15). С. 75–91.
- Дьяченко А.П., Васина А.Л., Гаврилов М.И.** Флора листостебельных мхов заповедника “Малая Сосьва” (Западная Сибирь) // *Arctoa*. 1995. № 5. С. 35–38.
- Ивановский В.А.** Список листовых мхов из окрестностей г. Тобольска // *Тр. Бот. музея Императ. Акад. Наук*. 1913. Т. 10. С. 168–184.
- Косачева Л.А.** Листостебельные мхи Среднего Приобья // *Новости сист. низш. раст.* 1974. Т. 11. С. 338–350.
- Кузьмина Е.Ю., Королева Т.М.** Листостебельные мхи грядово-мочажинно-озерковых болот в верховьях р. Тромъеган (Западная Сибирь) // *Новости сист. назш. раст.* 2001. Т. 35. С. 293–247.
- Кузьмина Е.Ю., Чернядьева И.В.** Листостебельные мхи бассейна р. Сабун (среднее течение р. Обь, Западная Сибирь) // *Новости сист. низш. раст.* 2005. Т. 38. С. 340–356.
- Лапшина Е.Д.** Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск, 2003. 294 с.
- Мамонтов Ю.С., Писаренко О.Ю.** Флора мохообразных Омской области (Западная Сибирь) // *Turczaninowia*. 2011. Т. 14(1). С. 90–103.
- Нешатаева В.Ю., Чернядьева И.В.** Геоботаническая и бриофлористическая характеристика окрестностей озера Вонтынглор // *Биологические ресурсы и природопользование*. Сургут, 2001. Вып. 4. С. 51–75.
- Писаренко О.Ю., Таран Г.С.** Мохообразные Елизаровского заказника (нижняя Обь) // *Krylovia*. 2001. Т. 3, № 2. С. 88–98.
- Писаренко О.Ю., Лапшина Е.Д., Мульдьяров Е.Я.** Ценотические позиции и экологические амплитуды мхов в растительных сообществах Большого Васюганского болота // *Сиб. экол. журн.* 2011. Т. 3. С. 379–393.
- Растительный покров Западно-Сибирской равнины** / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко и др. Новосибирск, 1985. 250 с.
- Рябикова В.А., Воронова О.Г., Дьяченко А.П.** Мускофлора памятников природы государственного комплексного биологического заказника федерального значения “Тюменский” // *Вестн. Тюмен. гос. ун-та*. 2011. № 6. С. 83–88.
- Таран Г.С., Казановский С.Г., Мульдьяров Е.Я.** Бриофлора Вах-Тымского отрезка поймы Оби в про-

- странстве растительных сообществ // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут, 2006. Вып. 9. С. 80–108.
- Храмов А.А., Валуцкий В.И.** Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья. Новосибирск, 1977. 220 с.
- Чернядьева И.В.** Листостебельные мхи низовьев р. Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, Западно-Сибирская Арктика) // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 8. С. 57–67.
- Чернядьева И.В.** Листостебельные мхи окрестностей оз. Юнто (Западно-Сибирская Арктика) // *Arctoa*. 1998. V. 7. P. 1–8.
- Чернядьева И.В., Кузьмина Е.Ю.** Мхи окрестностей г. Сургут (Западная Сибирь) // *Новости сист. низш. раст.* 2002. Т. 36. С. 255–268.
- Чернядьева И.В., Потемкин А.Д.** Флора мохообразных заповедника // *Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника*. СПб., 2002. С. 239–247.
- Czernyadjeva I.V.** Moss flora of Yamal Peninsula (West Siberian Arctic) // *Arctoa*. 2001. V. 10. P. 121–150.
- 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.
- Lapshina E.D., Muldiyarov E.Ya.** The bryophyte flora of the Middle Western Siberia // *Arctoa*. 1998. V. 7. P. 25–32.

ПОЛИМОРФИЗМ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ЕЛЕЙ ПОДРОДА *PICEA* (*PINACEAE*) В ВОСТОЧНЫХ РАЙОНАХ ОБИТАНИЯ

О.Н. Потемкин¹, А.В. Рудиковский², О.В. Потемкина¹

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: 1964o@mail.ru

²Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,
66403, Иркутск, ул. Лермонтова, 132, e-mail: prod@sifibr.irk.ru

Подрод *Picea* на материковой части Азиатской России представлен двумя близкими видами: елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и елью корейской (*P. koraiensis* Nakai). В силу морфологического сходства между ними и неопределенностью границ ареала для ели корейской на территории Дальнего Востока России видовой статус последней у ряда исследователей вызывает сомнение. Рассмотрен полиморфизм основных морфологических характеристик, на основании которых произрастающие в дальневосточных регионах ели подрода *Picea* определялись как ель корейская. Предполагается отсутствие ели корейской на российском Дальнем Востоке.

Ключевые слова: подрод *Picea*, *Picea obovata*, *P. koraiensis*, популяция, изменчивость.

POLYMORPHISM OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE SUBGENUS *PICEA* (*PINACEAE*) IN THE EASTERN REGIONS OF HABITATION

O.N. Potemkin¹, A.V. Rudikovskiy², O.V. Potemkina¹

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: 1964o@mail.ru

²Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS,
664033, Irkutsk, Lermontova str., 132, e-mail: prod@sifibr.irk.ru

On the mainland of Asian Russia the subgenus *Picea* is represented by two closely related species: *P. obovata* and *P. koraiensis*. Due to morphological similarity between them and uncertainty of the area limits of *P. koraiensis* in the Russian Far East, some researchers doubt its species independence. The paper deals with polymorphism of the main morphological characteristics on the base of which spruces of the subgenus *Picea* growing in the Russian Far Eastern regions are identified as *P. koraiensis*. Assumptions of their species independence have been made.

Key words: subgenus *Picea*, *Picea obovata*, *P. koraiensis*, population, polymorphism.

ВВЕДЕНИЕ

На материковой части Азиатской России среди елей можно выделить два абсолютно различающихся морфологических типа, которые по последним таксономическим разработкам, касающимся рода *Picea* A. Dietr, соответствуют рангам подрода – подрод *Picea* и подрод *Casicta* (Liu, 1982; Alden, 1987; Schmidt, 1989, 1991). Последний подрод представлен елью аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. Из подрода *Picea* – это ели сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и корейская (*P. koraiensis* Nakai). При этом ель сибирская занимает практически всю территорию Сибири и Дальнего Востока, распространена во всех областях и природных зонах, ель корейская, по мнению ряда исследователей, произрастает лишь в некоторых дальневосточных регионах.

До настоящего времени остается открытым вопрос о видовом статусе ели корейской. Одни исследователи признают ее видовую самостоятельность (Бобров, 1971, 1978; Кабанов, 1977; Соколов и др., 1977; Усенко, 1984; Усов, 1987), другие – считают выделение ели корейской как самостоятельный вид не совсем обоснованным и рассматривают последнюю в качестве разновидности ели сибирской (Васильев, Уханов, 1949; Орлов, 1955; Колесников, 1956; Воробьев, 1968; Коропачинский, Встовская, 2002; Rehder, 1949).

Ель корейская в качестве самостоятельного вида была описана Такиношином Накай в 1919 г. из округа Мусанг как эндемик Северной Кореи (Nakai, 1919). В более поздней работе он подтвердил эти данные (Nakai, 1952). Благодаря определителю растений Даль-

невосточного края (Комаров, Клобукова-Алисова, 1931) и Флоре СССР (Комаров, 1934) *Picea koraiensis* покинула пределы Кореи и начала распространяться по Дальнему Востоку России как самостоятельный вид подрода *Picea*. Считается, что в южной части Хабаровского края ель сибирская замещается елью корейской. Граница между этими двумя видами достоверно не установлена вследствие их морфологической и экологической близости и наличия переходных форм. В результате этого северная граница распространения ели корейской определена различными авторами неодинаково (Соловьев, 1958; Куренцова, 1968; и др.). Д.П. Воробьев (1968) показывает границу между этими видами в южной части Хабаровского края, в бассейне рек Хор и Самарга. Н.В. Усенко (1984) ограничивает распространение ели корейской 49° с.ш., но в большинстве работ присутствие *P. koraiensis* указывается гораздо севернее линии, про-

веденной Д.П. Воробьевым, – в бассейне р. Тумнин (Сочава, 1945, 1946), низовьях Амура (Розенберг, 1959), в бассейне р. Урми (Манько, 1967), в северо-западных и центральных районах Амурской области (Куваев, 1964; Губанов и др., 1981; Петелин, 1984). Н.Е. Кабанов (1977) и И.Ю. Коропачинский (1989) ели сибирскую и корейскую рассматривают не как викарирующие виды, а как совместно произрастающие на всей территории Дальнего Востока России. Таким образом, в настоящее время говорить о географической определенности в отношении ели корейской на территории российского Дальнего Востока, на наш взгляд, не имеет смысла.

Цель исследований – установить морфологические особенности, на основании которых ели подрода *Picea*, произрастающие на территории Дальнего Востока России, можно охарактеризовать как самостоятельный вид – ель корейскую.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для изучения полиморфизма морфологических характеристик и сопоставления структуры популяций ели сибирской в различных регионах ее обитания сравнивалась изменчивость основных признаков, положенных в основу определительных ключей видов рода *Picea*. Для выявления морфологической индивидуальности дальневосточных популяций изменчивость последних сопоставляется с изменчивостью признаков в центре ареала и на северном пределе распространения вида. Изучены популяции подрода *Picea* в различных природных зонах и экологически контрастных местах обитания (рис. 1). Эколого-географические характеристики мест произрастания популяций ели приведены в табл. 1. В работе использованы метрические и качественные признаки. Метрические признаки следующие: *A* – длина хвои; *B* – ширина хвои; *C* – высота хвои на поперечном срезе; *L* – длина женской шишки; *K* – ширина семенной чешуи; *N* – ширина семенной чешуи при окончании крыла семени; *S* – ширина крыла семени; *M* – высота крыла семени; *T* – высота семенной чешуи, *O* – рас-

стояние от окончания крыла семени до окончания семенной чешуи в мм (оттянутость верхнего края семенной чешуи). Для характеристики уплощенности хвои использован коэффициент *C/B*, определяемый как отношение высоты хвои на поперечном срезе к ее ширине. Схема измерения хвои и семенной чешуи показана на рис. 2. Уровни изменчивости признаков определялись по шкале, предложенной С.А. Мамаевым (1972), где до 6 % уровень изменчивости определяется как очень низкий, от 6 до 12 % – низкий, от 12 до 18 % – средний, до 24 % – высокий и далее очень высокий.

Признак “опушение молодых однолетних побегов” является определяющей качественной характеристикой при диагностике большинства видов елей (Комаров, 1934; Строгий, 1934; Воробьев, 1968; Бобров, 1978; Ворошилов, 1982; Усенко, 1984; Крюссман, 1986; Коропачинский, 1989; Коропачинский, Встовская, 2002; Потемкин, 2005; Elwes, Henry, 1906; Lacasagne, 1934; Lindquist, 1948; Schmidt, 1989, 1991). Оценка изменчивости опушения однолетних побегов проводилась по известным методикам Б. Линдквиста (Lindquist, 1948) и Е. Андерсона (Andersson, 1949) и усовершенствованным разработкам метода балльной оценки Г.Н. Зайцева (1983) при использовании пятибалльной шкалы. Нами приняты следующие градации в опушении однолетних побегов:



Рис. 1. Места сбора образцов.

Опушение	Балл
Полное отсутствие опушения	– 0
Единичное (отдельные редкие волоски)	– 1
Слабое (редкие волоски по всей поверхности побега)	– 2
Густое (опушение до 50 % площади побега)	– 3
Очень густое (опушение 50–100 % площади побега)	– 4

Следует отметить, что сплошного (шерстистого) опушения, при котором единица площади побега

Эколого-географические характеристики популяций ели

Популяция	Координаты в град. с.ш.–в.д.	Место обитания; рельеф	Тип леса, состав
<i>Северные районы обитания</i>			
E ₁	65.80–88.00	Красноярский край, окр. г. Туруханск; ровный	Лиственничник мохово-болотный, 7ЛЗЕ+Б
E ₂	68.45–112.80	Республика Саха (Якутия), Оленекский район, окр. пос. Оленек, правый берег р. Оленек; ровный	Голубично-мохово-лишайниковое лиственничное редколесье, 8Л2Е
E ₃	66.90–123.30	Республика Саха (Якутия), Жиганский район, правый берег р. Лена, 25 км ниже г. Жиганск; ровный	Лиственничник голубично-лишайниковый, 7ЛЗЕ+Б
E ₄	67.65–133.30	Республика Саха (Якутия), Верхоянский район, правый берег р. Яна, 20 км ниже г. Верхоянск; ровный	Лиственничник мохово-болотный, 8Л2Е+Б
<i>Центр ареала</i>			
E ₅	50.10–87.60	Республика Алтай, Кош-Агачский район, 60 км юго-восточнее пос. Курай, предгорье Северо-Чуйского хребта, левый берег р. Актуру; юго-восточный склон 30°	Ельник горный, каменистый, разнотравный, 7ЕЗЛ+Б
E ₆	56.50–85.00	Томская область, окр. г. Томск; ровный	Кедрово-пихтово-еловая зеленомошная тайга, 4Е2К4П+Б+Ос
E ₇	54.80–99.00	Иркутская область, окр. г. Нижнеудинск; северо-восточный склон 10°	Ельник болотно-разнотравный, 10Е+Б
E ₈	56.21–113.53	Республика Бурятия, Северо-Байкальский район, правый берег р. Муякан, окрестности г. Северомуйск, Муяканский хребет; северо-восточный склон 35°	Лиственничник голубично-багульниковый, 7ЛЗЕ
<i>Восточные районы обитания</i>			
E ₉	48.52–140.14	Хабаровский край, Советский район, окр. пос. Коппи; ровный	Ельник зеленомошный, 8Е2П+Б+Ос+Кл
E ₁₀	44.90–131.53	Приморский край, Пограничный район, хр. Пограничный; юго-восточный склон 40°	Ельник зеленомошно-разнотравный, 7ЕЗП+Б+Кл+Яс+Л
E ₁₁	44.48–134.09	Приморский край, Дальнегорский район, окр. пос. Уборка, предгорья хр. Сихотэ-Алинь; западный склон 15°	Ельник зеленомошный, 10Е+П+К+Б+Кл
E ₁₂	43.90–133.20	Приморский край, Анучинский район, окр. пос. Муравейка, предгорья хр. Восточный Синий; незначительный южный склон 7°	Ельник зеленомошный, 8Е2П+Б+Кл+Л
E ₁₃	43.25–132.51	Приморский край, Партизанский район, 30 км на юг от г. Партизанск; ровный	Ельник папоротниково-разнотравный, 6ЕЗК1П+Л+Яс+Б+Кл

была бы покрыта абсолютно полностью, подобно опущению однолетних побегов берез (Данченко, 1972; Шемберг, 1986), у елей, как правило, не встречается. Поэтому под максимальным проявлением признака мы принимали опущение, присутствующее на 60–70 % квадратного миллиметра площади побега. В редком случае процент опущения достигал значения 80–85. Покрытие единицы площади оценивалось в трех различных точках побега. Как заключение принимался средний результат.

Для оценки изменчивости в каждой из популяций ели использовали не менее чем 30 случайно выбранных плодоносящих и нормально развитых деревьев примерно одного возраста. С каждого дерева собирали по пять веточек с неповрежденными побегами текущего года и закладывали в гербарий. Полученный таким образом материал значительно перекрывает то необходимое число экземпляров, которое достаточно для анализа полиморфизма в большинстве случаев. Однако в популяциях с высокой степенью изменчивости большое количество данных

позволяет более надежно оценить индивидуальную дисперсию признаков (Мамаев, 1972; Глотов, 1983; Шемберг, 1986).

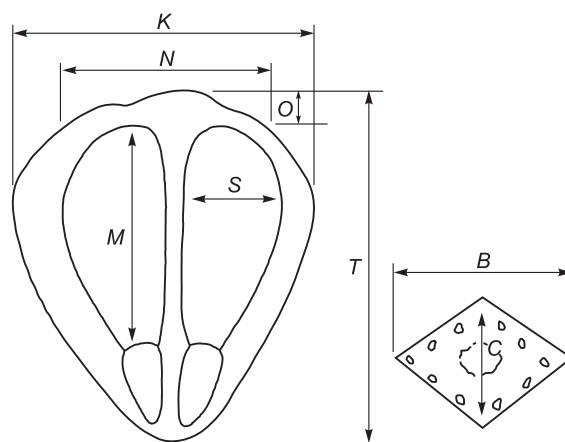


Рис. 2. Метрические признаки, используемые в диагностике елей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение полиморфизма в пределах ареала позволяет судить о некоторых тенденциях в направленности изменчивости основных морфологических характеристик в подроде *Picea* в Сибири и на Дальнем Востоке России. Метрические показатели большинства изученных признаков в центре ареала подрода и в восточных районах совпадают на 80–100 % (рис. 3). Исключение составляют высота хвои на поперечном срезе (признак С), отношение высоты хвои на поперечном срезе ее ширине (признак С/В) и оттянутость верхнего края семенной чешуи (признак О). Средние значения первого признака составляют от 1.0 до 0.9 мм, что характеризует хвою в восточных

районах как более плоскую. Расстояние от окончания крыла семени до верхнего края семенной чешуи по направлению от центра ареала в восточные районы обитания подрода увеличивается от 1.99 до 2.24 мм. Соответственно в данном направлении увеличивается и высота семенной чешуи от 13.20 до 14.04 мм. При этом уровень полиморфизма метрических признаков в центре ареала имеет в основном средние и высокие показатели (табл. 2).

Значительно уменьшаются параметры признаков в северных районах. Это характерно и для вегетативных органов и особенно для генеративных. Так, на северном пределе распространения у ели короче хвоя

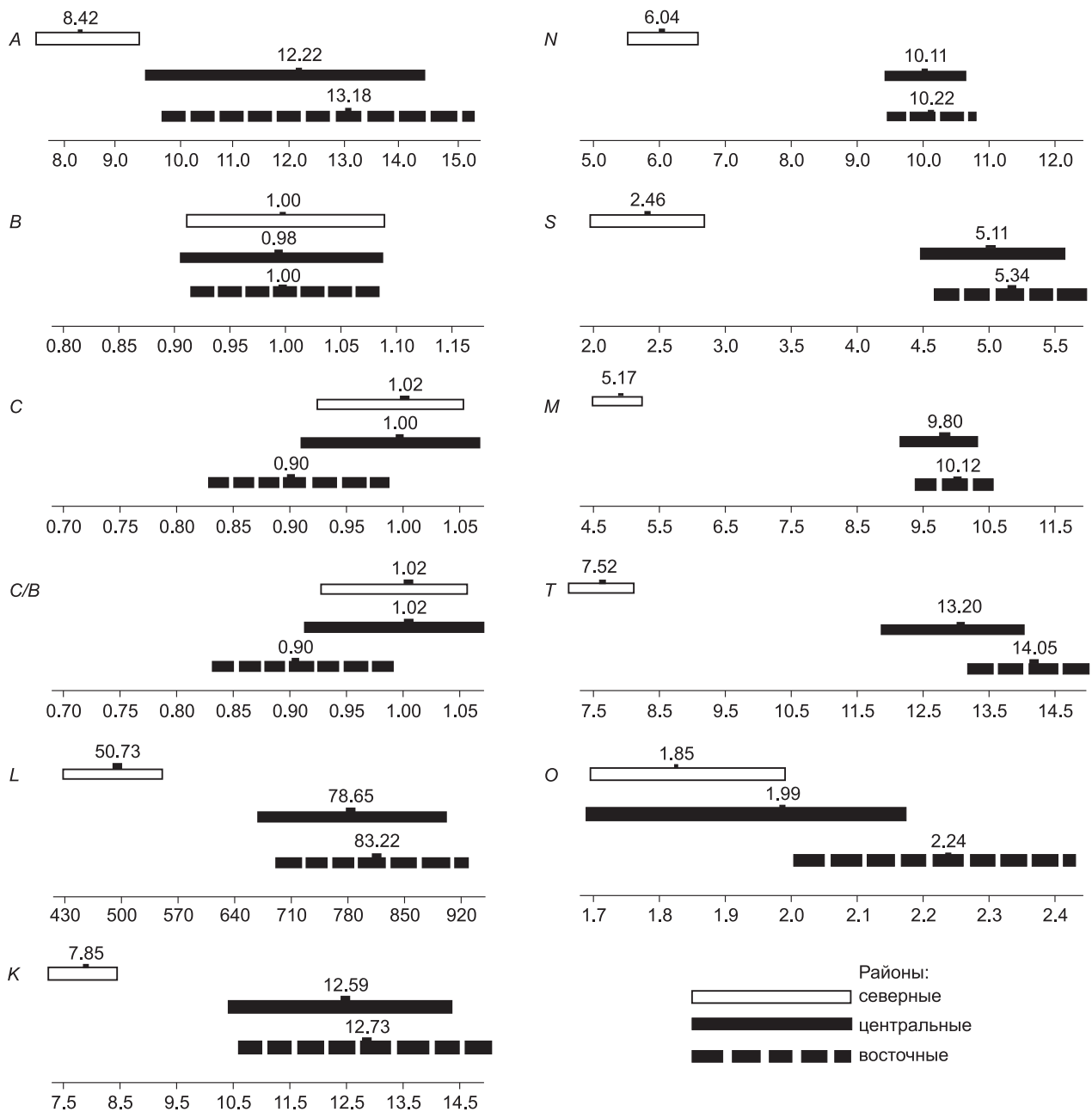


Рис. 3. Полиморфизм морфологических признаков елей подрода *Picea* в различных частях ареала.

Средние значения и коэффициенты вариации морфологических признаков ели в северных районах обитания, в центре ареала и восточных районах

Признак	Северные районы		Центр ареала		Восточные районы	
	\bar{x}/lim	C, %	\bar{x}/lim	C, %	\bar{x}/lim	C, %
Длина хвои, мм	8.44	7.18	12.22	20.1	13.18	18.4
	7.0–9.34		9.5–14.7		9.6–15.2	
Ширина хвои, мм	1.00	8.83	0.98	14.22	1.00	17.81
	0.93–1.06		0.90–1.06		0.91–1.06	
Высота хвои на поперечном срезе, мм	1.02	6.23	1.00	11.45	0.90	17.44
	0.93–1.08		0.90–1.07		0.83–1.00	
Отношение высоты хвои к ее ширине	1.02	8.56	1.02	13.88	0.90	15.24
	0.93–1.08		0.91–1.09		0.84–0.99	
Длина женской шишки, мм	50.73	9.88	78.65	21.14	83.22	19.65
	43.0–56.7		67.0–91.2		68.4–93.4	
Ширина семенной чешуи, мм	7.85	8.34	12.59	13.22	12.73	14.65
	7.40–8.46		10.53–14.20		10.68–14.78	
Ширина семенной чешуи при окончании крыла семени, мм	6.04	6.83	10.11	11.57	10.22	10.64
	5.62–6.56		9.53–10.78		9.58–10.84	
Ширина крыла семени, мм	2.46	5.62	5.11	10.88	5.34	13.21
	2.00–2.86		4.55–5.62		4.65–5.78	
Высота крыла семени, мм	5.17	6.12	9.80	8.35	10.12	11.54
	4.63–5.33		9.34–10.22		9.52–10.48	
Высота семенной чешуи, мм	7.52	7.54	13.20	14.22	14.05	10.18
	7.34–7.80		12.07–14.02		13.10–15.02	
Расстояние от окончания крыла семени до окончания семенной чешуи, мм	1.84	6.16	1.99	11.74	2.24	13.27
	1.72–2.10		1.70–2.19		2.03–2.46	

Примечание. \bar{x} – средние значения; C – изменчивость; lim – пределы изменчивости.

(признак A), мельче шишка и ее структуры (признаки L, K, N, S, M, T). Незначительно изменяются лишь параметры хвои на поперечном срезе, а высота хвои на поперечном срезе (и отношение высоты хвои к ее ширине), как и в центре ареала, близка к единице (см. рис. 3). Уменьшение метрических характеристик закономерное как для елей (Воропанов, 1950; Цепляев, 1961), так и для других групп древесных растений (Дылис, 1961; Махнев, 1970, 1971, 1987; Мамаев, 1972; Правдин, 1975; Абаимов, Коропачинский, 1984; Шемберг, 1986, 1993; Усов, 1987). При этом одним из лимитирующих факторов развития особей выступают климатические показатели северных регионов, в частности снижение годовой суммы положительных температур и связанное с этим уменьшение вегетационного периода.

Уровень изменчивости всех метрических признаков уменьшается в северных районах. В большинстве случаев полиморфизм в центре ареала и в восточных районах обитания ели в 2 раза и более выше, чем в северных популяциях (см. табл. 2).

Признак “опушение молодых побегов” для елей подрода *Picea* на материковой части Дальнего Востока России имеет особое диагностическое значение.

Именно он стал наиболее значимым при выделении *Picea koraiensis*. из *P. obovata* (Комаров, Клобукова-Алисова, 1931; Комаров, 1934). По В.Л. Комарову, для первого вида характерны гладкие молодые побеги, у второго однолетние побеги опушены. И хотя этот признак фигурирует во всех определительных ключах для ели корейской в качестве самого информативного, в настоящее время нам известна лишь одна работа (Усов, 1987), где наряду с другими морфологическими признаками этого вида рассматривается и полиморфизм в опушении молодых побегов.

Анализ изменчивости опушения молодых побегов дальневосточной ели подрода *Picea* показал, что во всех изученных местах распространения ели корейской изменчивость данного признака достаточно велика и имеются все варианты его проявления – от полного отсутствия до густого и очень густого опушения молодых побегов (рис. 4). Особи с неопушенными молодыми побегами преобладают в популяции из самой южной точки сбора образцов (E₁₃). Здесь их доля достигает 50 %. При продвижении к северу Приморского края отмечается постепенное увеличение в составе популяций числа деревьев с опушенными и густо опушенными молодыми побегами (рис. 5).

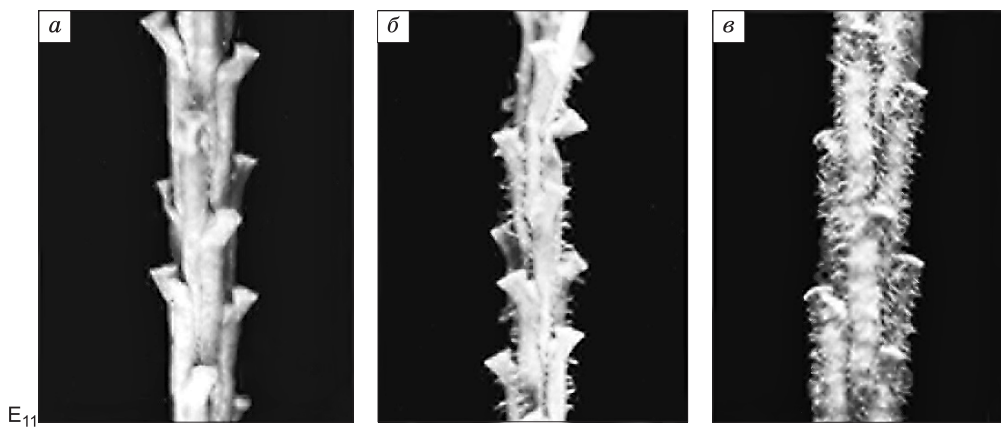


Рис. 4. Индивидуальное опушение молодых побегов ели в популяции E₁₁ (a–в).

Максимальная степень опушения в восточных популяциях подрода *Picea* наблюдается в окрестностях пос. Коппи (E₉), где однолетние побеги большинства елей опушены. Полученные данные соответствуют изменчивости признака в центре ареала подрода (популяции E₆, E₇), где присутствует весь спектр проявления признака (табл. 3).

Несколько обособленно от общей направленности в межпопуляционной изменчивости признака в изучаемом регионе стоит популяция E₁₀. Здесь также высок процент особей с густым и очень густым опушением молодых побегов, хотя эта популяция расположена гораздо южнее, чем E₉. Можно предположить, что в этом случае проявляется зависимость между приуроченностью ели восточной части ареала к горным местам произрастания и опушением однолетних побегов. Подобная картина наблюдалась и в центре ареала подрода (популяции E₅, E₈), где у особей, произрастающих в горах, были опушены молодые побеги независимо от широты месторасположе-

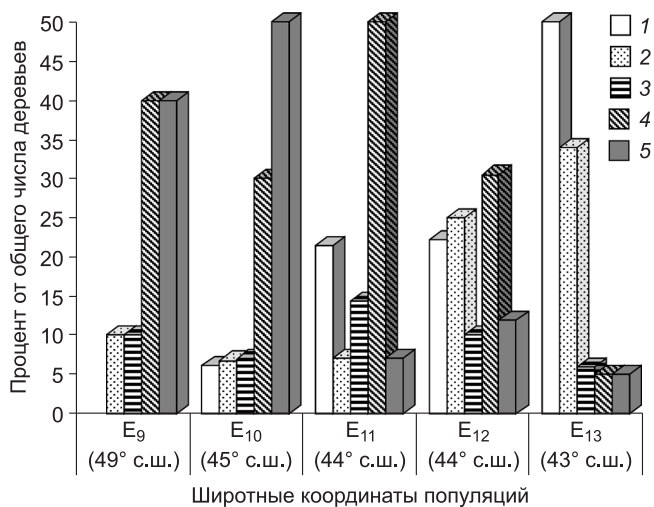


Рис. 5. Распределение особей по степени опушения побега в восточной части ареала подрода *Picea*:

1 – побеги не опушены; 2–5 – опушение: 2 – единичное, 3 – слабое, 4 – густое, 5 – очень густое.

ния популяции (см. табл. 3). Ели, произрастающие на северном пределе распространения вида, как правило, имеют опушенные и густоопушенные молодые побеги (Потемкин, 2005).

Таким образом, можно сделать заключение о значительном полиморфизме рассматриваемого признака как внутри отдельных популяций, так и в пределах всего ареала ели подрода *Picea* на Дальнем Востоке России. В связи с утверждением, что ель сибирская “имеет побеги, густо покрытые короткими рыжеватыми волосками” (Соколов, 1949; Станков, Талиев, 1957; Крюсман, 1986) или “молодые побеги гладкие” для ели корейской (Комаров, Клобукова-Алисова, 1931; Комаров, 1934; Соколов, 1949; Бобров, 1978; Ворошилов, 1982) – не совсем точно отражает природную картину в закономерностях проявления признака внутри подрода.

Таблица 3

Изменчивость опушения молодых побегов елей подрода *Piceae* в различных частях ареала

Популяция	Индекс опушения, % от общего числа деревьев				
	0*	1	2	3	4
<i>Северные районы обитания</i>					
E ₁	–	–	–	22.7	77.3
E ₂	–	–	–	37.0	63.0
E ₃	–	–	8.6	8.6	82.6
E ₄	–	–	–	24.0	76.0
<i>Центр ареала</i>					
E ₅	–	–	9.5	37.5	53.0
E ₆	26.0	21.7	30.4	10.0	12.0
E ₇	23.0	23.0	8.5	30.1	15.4
E ₈	–	–	37.5	18.8	43.7
<i>Восточные районы обитания</i>					
E ₉	–	10.0	10.0	40.0	40.0
E ₁₀	6.2	6.8	7.0	30.0	50.0
E ₁₁	21.4	7.1	14.4	50.0	7.1
E ₁₂	22.5	25.0	10.0	30.5	12.0
E ₁₃	50.0	34.0	6.0	5.0	5.0

* 0–4 – градация опушения однолетних побегов в баллах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяции ели подрода *Picea*, произрастающие на восточной границе ареала, морфологически сходны с популяциями, произрастающими в центральных районах. В работе Т.В. Карпюк с коллегами (2005) отмечено, что кариотип ели корейской во многом сходен с кариотипом ели сибирской. В.В. Потенко (2004) пишет, что ель корейская в Азиатской России генетически не отличается от ели сибирской. Так, ели подрода *Picea*, произрастающие на изученной терри-

тории, не имеют характерных для самостоятельных видов определенной географической приуроченности и морфологической индивидуальности. Таким образом, представление этих елей как ель корейская на сегодняшний день не совсем обосновано, по крайней мере для Дальнего Востока России.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 11-04-00793а.

ЛИТЕРАТУРА

- Абаимов А.П., Коропачинский И.Ю.** Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск, 1984. 121 с.
- Бобров Е.Г.** История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости сист. высш. раст. 1971. Т. 7. С. 5–40.
- Бобров Е.Г.** Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.
- Васильев Я.Я., Уханов В.В.** Род *Picea* A. Dietr. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1949. Т. 1. С. 122–155.
- Воробьев Д.П.** Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. 278 с.
- Воропанов П.В.** Ельники севера. М.; Л., 1950. 179 с.
- Ворошилов В.Н.** Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 612 с.
- Глозов Н.В.** Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3–10.
- Губанов И.А., Игнатов М.С., Новиков В.С., Петелин Д.А.** Сосудистые растения // Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М., 1981. С. 86–166.
- Данченко А.М.** Внутривидовая изменчивость берез бородавчатой и пушистой в Северном Казахстане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1972. 24 с.
- Дылис Н.В.** Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М., 1961. 209 с.
- Зайцев Г.Н.** Методика биометрических расчетов. М., 1983. 256 с.
- Кабанов Н.Е.** Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М., 1977. 173 с.
- Карпюк Т.В., Владимирова О.С., Муратова Е.Н.** Кариологический анализ ели корейской // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2005. № 4. С. 67–77.
- Колесников Б.П.** Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. бот. 1956. Т. 2(4). 262 с.
- Комаров В.Л.** Род *Picea* A. Dietr. // Флора СССР. Т. 1 / Под ред. В.Л. Комарова. Л., 1934. С. 142.
- Комаров В.Л., Клобукова-Алисова Е.Н.** Определитель растений Дальневосточного края. Л., 1931. Т. 1. 622 с.
- Коропачинский И.Ю.** Род *Picea* A. Dietr. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. Л., 1989. С. 9.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.** Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.
- Крюссман Г.** Хвойные породы. М., 1986. 255 с.
- Куваев В.Б.** Ботанико-географический профиль через левобережье Амура в Южную Якутию // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 4. С. 511–522.
- Куренцова Г.Э.** Растительность Приморского края. Владивосток, 1968. 192 с.
- Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.
- Манько Ю.И.** Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня. Л., 1967. 244 с.
- Махнев А.К.** Закономерности географической изменчивости вегетативных органов берез // Тр. Ин-та экол. раст. и живот. Свердловск, 1970. Вып. 75. С. 28–36.
- Махнев А.К.** Изменчивость генеративных органов березы в связи с эколого-географическими и генетическими факторами // Тр. Ин-та экол. раст. и живот. Свердловск, 1971. Вып. 82. С. 30–79.
- Махнев А.К.** Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. М., 1987. 128 с.
- Орлов А.Я.** Хвойные леса Амгунь-Буреинского междуречья. М., 1955. 208 с.
- Петелин Д.А.** Темнохвойные леса центрального участка Байкало-Амурской магистрали (на примере ельников восточной части хребта Тукурингра): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 17 с.
- Потемкин О.Н.** Использование признака опушение молодых побегов в диагностике видов рода *Picea* A. Dietr. // Сиб. экол. журн. 2005. № 4. С. 615–624.
- Потенко В.В.** Полиморфизм изоферментов и филогенетические взаимоотношения хвойных видов Дальнего Востока России: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. Владивосток, 2004. 38 с.
- Правдин Л.Ф.** Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975. 176 с.
- Розенберг В.А.** Темнохвойные леса северной оконечности Сихотэ-Алиня // Сообщ. Дальневост. фил. СО АН СССР. Биология. 1959. Вып. 11. С. 17–23.
- Соколов С.Я.** Род *Picea* A. Dietr. // Деревья и кустарники СССР / Под ред. С.Я. Соколова, Б.К. Шишкина. М.; Л., 1949. Т. 1. С. 122–153.
- Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А.** Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1977. Т. 1. 163 с.
- Соловьев К.П.** Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаровск, 1958. 367 с.

- Сочава В.Б.** Элементы растительного покрова северного Сихотэ-Алиня и их взаимоотношения // Сов. ботаника. 1945. Т. 13, № 1. С. 14–32.
- Сочава В.Б.** Тайга и гольцы северного Сихотэ-Алиня // Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А.И. Герцена. Каф. физической географии. 1946. Т. 49. С. 126–163.
- Станков С.С., Талиев В.И.** Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1957. 742 с.
- Строгий А.А.** Деревья и кустарники Дальнего Востока. Хабаровск, 1934. 235 с.
- Усенко Н.В.** Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск, 1984. 270 с.
- Усов В.Н.** К систематике и внутривидовой изменчивости ели корейской // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 177–186.
- Шемберг М.А.** Береза каменная: систематика, география, изменчивость. Новосибирск, 1986. 175 с.
- Шемберг М.А.** Березы Сибири и Дальнего Востока (Систематика, изменчивость, естественная гибридизация, интродукция): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1993. 21 с.
- Цепляев В.П.** Леса СССР. М., 1961. 455 с.
- Alden V.** Taxonomy and geography of the genus *Picea* // Intern. Dendrol. Soc. Yearb. 1987. P. 85–96.
- Andersson E.** Introgressive hybridization. N.Y., 1949. 110 p.
- Elwes H.J., Henry A.** The trees of Great Britain and Ireland. Edinburgh: Privately Printed, 1906. V. 1. P. 75–92.
- Lacassagne M.** Etudes morphologique, anatomique et systematique dy genre *Picea* // Travaux du Laboratoire forestier de Toulouse. Toulouse, 1934. V. 2, Pt. 3, No. 1. P. 1–292.
- Lindquist B.** The main varieties of *Picea abies* [L.] Karst. in Europe with a contribution to the theory of a forest vegetation in Scandinavia during the last Pleistocene glaciation // Acta Horti berg. 1948. V. 14, No. 7. P. 249–342.
- Liu Tang-shui.** A new proposal for the classification of the genus *Picea* // Acta Phytotax. Geobot. 1982. V. 4. P. 227–245.
- Nakai T.W.** Notulae and Plantas Japoniae et Koreae // Botan. Mag. 1919. No. 395. P. 195–216.
- Nakai T.W.** A synoptical sketch of korean flora // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1952. No. 3. P. 152.
- Rehder A.** Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y., 1949. 996 p.
- Schmidt P.A.** Beitrag zur Systematik und Evolution der Gattung *Picea* A. Dietr. // Flora. 1989. Bd. 182. S. 435–459.
- Schmidt P.A.** Beitrag zur Kennttnis der in Deutschland anbaufahigen Fichten (Gattung *Picea* A. Dietr.) // Mitt. Dtsch. Dendrol. 1991. Ges. 80. S. 7–72.

**МОРФОЛОГИЯ И КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ У ВИДОВ РОДА *PICEA* (*PINACEAE*)
ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ДЕНДРАРИЯ ИНСТИТУТА ЛЕСА ИМ. В.Н. СУКАЧЕВА СО РАН**

О.В. Горячкина, М.И. Седаева

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28, e-mail: kvitko@ksc.krasn.ru, msedaeva@ksc.krasn.ru

Установлены особенности формирования и морфологические параметры пыльцы четырех видов *Picea* A. Dietr. из коллекции дендрария Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Выявлено высокое качество пыльцы у декоративной формы местного вида *P. obovata* и интродуцированных видов *P. ajanensis* и *P. mariana*. Пыльца *P. pungens* имеет более низкую жизнеспособность (71.6 %) и повышенное число аномалий (14.1 %).

Ключевые слова: *Picea*, микрогаметогенез, пыльца, жизнеспособность, интродукция.

**POLLEN MORPHOLOGY AND QUALITY IN *PICEA* (*PINACEAE*)
SPECIES FROM COLLECTION OF V.N. SUKACHEV INSTITUTE OF FOREST SB RAS**

O.V. Goryachkina, M.I. Sedaeva

V.N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS,
660036, Krasnoyarsk, Academgorodok, 50/28, e-mail: kvitko@ksc.krasn.ru, msedaeva@ksc.krasn.ru

Peculiarities of pollen formation and morphological parameters of pollen grains in 4 *Picea* A. Dietr. species from collection of Institute of Forest SB RAS Arboretum (Krasnoyarsk) were determined. High pollen quality of ornamental form of local species *P. obovata* and introduced species *P. ajanensis* and *P. mariana* has been shown. Decreased viability (71.6 %) and high frequency of abnormal grains (14.1 %) were character for *P. pungens* pollen.

Key words: *Picea*, microgametogenesis, pollen, viability, introduction.

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода *Picea* A. Dietr. широко используются в садово-парковом строительстве и ландшафтном озеленении благодаря своей высокой декоративности и неприхотливости к почвенным условиям. Процессы половой репродукции елей изучены довольно подробно, однако данные об особенностях развития мужских генеративных структур у разных видов при искусственном разведении и интродукции немногочисленны (Размологов, 1964; Смирнов, 1977; Кищенко, Тихова, 1994). При выращивании древесных растений в ботанических садах и дендрариях новые природно-климатические условия могут спровоцировать у них экологический стресс, аномалии роста и развития, а также привести к повышению внутривидовой дифференциации и снижению продуктивности (Некрасов, 1991; Мамаев, Андреев, 1996). Осо-

бенная чувствительность к новым условиям характерна для ювенильной стадии онтогенеза и начала репродуктивной фазы, когда процессы споро- и гаметогенеза входят в соответствие с новым температурным и световым режимом (Шкутко, 1973). Изучение генеративной сферы растений в условиях интродукции особенно актуально для выявления их репродуктивной способности. Определение качества пыльцы растений, вступивших в фазу семеношения, позволяет судить об их репродуктивной способности и степени адаптации к условиям интродукции.

Настоящая работа посвящена сравнительному изучению морфологии и качества пыльцы, а также особенностей формирования мужского гаметофита у видов рода *Picea* при интродукции в условиях Центральной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования служили интродуцированные виды *Picea*: два североамериканских (*Picea mariana* B.S.P. и *P. pungens* Engelm.) и один дальневосточный (*P. ajanensis* Fisch. ex Carr.), а также декоративная форма местного вида *P. obovata* Ledeb. f. *semin-*

skiensis Lucznik. Деревья произрастают в дендрарии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, который расположен в 38 км к северу от Красноярска в пределах Красноярской лесостепи (Черепнин, 1957). В настоящее время возраст деревьев составляет 45 лет.

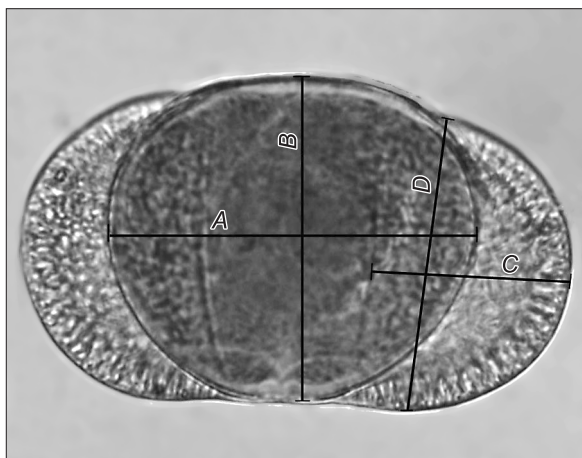


Рис. 1. Морфометрические параметры пыльцевых зерен *Picea*:

A – длина, *B* – высота тела; *C* – длина, *D* – высота воздушного мешка.

В районе исследований преобладают дерновые сильно- и среднеподзолистые легкосуглинистые почвы, тип леса – сосняк вейниково-разнотравно-зеленомошный и бруснично-разнотравно-зеленомошный с примесью березы (*Betula pendula* Roth) и подлеском из шиповника (*Rosa acicularis* Lindl.). Климат резко континентальный. По многолетним данным средняя годовая температура воздуха составляет 1,6 °С, средняя многолетняя норма зимних осадков – 80 мм, сумма осадков теплого периода – 350 мм, безморозный период длится 85 дней, а вегетационный – 140 дней (Бугаева, Назимова, 2009).

В качестве материала исследовались мужские генеративные почки, собранные в период их весеннего развития в конце апреля–начале мая. Микростробилы фиксировали уксусным алкоголем (три части 96-градусного этилового спирта и одна часть ледяной уксусной кислоты) и окрашивали ацетогематоксилином для изучения стадий развития мужского гаметофита. Цитологический анализ проводился на времен-

ных давленных препаратах с помощью микроскопов МБИ-6, Микмед-6 и цифровой камеры-окуляра DCM 130.

Пыльцу собирали в период массового пыления: у *Picea ajanensis* и *P. obovata* – во второй декаде мая, у *P. pungens* – в третьей декаде мая и у *P. mariana* – в первой декаде июня 2008 г. Для исследования морфологии сухую пыльцу окрашивали ацетокармином. В каждом образце просматривали 500–1000 пыльцевых зерен, подсчитывали количество нормальной и аномальной пыльцы, определяли частоту встречаемости и спектр аномалий. Морфометрические параметры определяли у 30 нормально развитых и лежащих в одной плоскости пыльцевых зерен в каждом образце. В полярном положении у пыльцевого зерна измеряли следующие параметры: длину (*A*) и высоту (*B*) тела, ширину (*C*) и высоту (*D*) воздушных мешков (рис. 1). Помимо определения абсолютных величин, производилось вычисление отношений между этими параметрами (Монозон-Смолина, 1949). Рассчитывался индекс B/A , характеризующий форму тела пыльцевого зерна, которая у изучаемых видов варьирует от округлой до эллиптической. Сравнение полученных данных проводили при помощи *t*-критерия Стьюдента по стандартной методике.

Жизнеспособность пыльцы определяли стандартным методом проращивания на 15%-м растворе сахарозы (Паушева, 1980). Пыльцу проращивали в термостате при 26 °С в течение 3–7 суток. Для определения динамики прорастания каждые сутки подсчитывалось количество проросших пыльцевых зерен. После этого определяли суммарное количество жизнеспособных пыльцевых зерен и измеряли длину пыльцевых трубок. Жизнеспособными считались пыльцевые зерна, образующие трубки длиной, превышающей диаметр зерна. Кроме того, учитывали количество пыльцевых трубок с необычной морфологией (с ветвлениями, вздутиями и т. п.) и определяли частоту их встречаемости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Микрогаметогенез. Весеннее развитие микростробилов у представителей рода *Picea* начинается в апреле. Мейоз в материнских клетках пыльцы у *P. ajanensis* и местного вида *P. obovata* проходит в третьей декаде апреля, у *P. pungens* и *P. mariana* – несколько позднее, в первой декаде мая. Тетрады гаплоидных микроспор в микроспорангиях наблюдаются в течение 3–5 дней (рис. 2, а), затем микроспоры начинают увеличиваться в размерах, формируются воздушные мешки (см. рис. 2, б). Развитие мужского гаметофита начинается после кратковременного периода покоя. В результате первых двух митотических делений в пыльцевом зерне образуются две проталлиальные клетки. После прохождения еще двух делений с образованием сифоногенной, сперматогенной и

стерильной клеток, зрелый мужской гаметофит имеет пятиклеточное строение (см. рис. 2, в). Прохождение четвертого митотического деления до вылета пыльцы свидетельствует о благоприятных погодных-климатических условиях региона для развития мужского гаметофита исследуемых видов ели (Некрасова, 1983). Раскрытие микроспорангиев и вылет пыльцы у *P. obovata*, *P. ajanensis* и *P. pungens* происходит во второй–третьей декаде мая, у *P. mariana* – несколько позднее, в первой декаде июня.

У *P. mariana* были обнаружены как пяти-, так и шестиклеточные пыльцевые зерна, содержащие три проталлиальные клетки (см. рис. 2, г). Эта находка представляет определенный интерес, поскольку ранее было установлено, что у всех представителей семей-

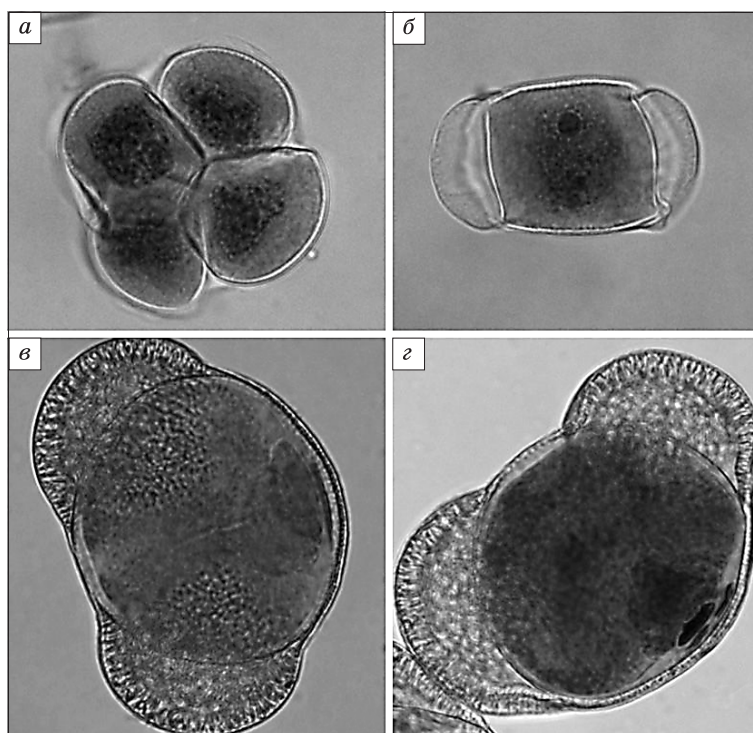


Рис. 2. Развитие мужского гаметофита *Picea* (на примере *P. mariana*):

a – тетрада гаплоидных микроспор после формирования; *б* – молодая микроспора с возникающими воздушными мешками; *в* – пятиклеточное пыльцевое зерно; *г* – пыльцевое зерно с тремя проталлиальными клетками.

ства *Pinaceae* в мужском гаметофите содержится две проталлиальные клетки (Цингер, Размологов, 1972; Fernando et al., 2010). Недавно пыльцевые зерна с тремя проталлиальными клетками были найдены и у других представителей рассматриваемого семейства – *Abies sibirica* Ledeb. (Bazhina et al., 2009) и *Larix leptolepis* Gord. (Zhang et al., 2008). На примере последнего показано, что в некоторых случаях проталлиальные клетки мужского гаметофита не только не дегенерируют, но и сохраняют способность к делению, а возможно, и функциональность.

Морфология пыльцы. Морфометрические показатели пыльцевых зерен изученных видов *Picea* приведены в табл. 1. Наиболее мелкая пыльца образуется у *P. mariana*. Тело пыльцевого зерна округлое либо несколько вытянутой формы – отношение высоты к длине (индекс B/A) варьирует от 0.90 до 0.99. Полученные данные в целом соответствуют результатам исследования пыльцы *P. mariana* в пределах ее естественного распространения (Lindbladh et al., 2002; Major et al., 2005). Однако форма тела пыльцевых зерен в различных участках ареала ближе к эллиптической –

Таблица 1

Морфометрические параметры пыльцы изученных видов рода *Picea*

Вид	Номер дерева	Размер тела пыльцевого зерна				Размер воздушного мешка			
		A		B		C		D	
		$X \pm S_x$, мкм	CV, %	$X \pm S_x$, мкм	CV, %	$X \pm S_x$, мкм	CV, %	$X \pm S_x$, мкм	CV, %
<i>P. obovata</i>	1	74.7 ± 1.26	9.2	64.6 ± 1.26	10.6	43.6 ± 1.00	12.6	50.7 ± 1.30	14.0
<i>P. pungens</i>	1	85.6 ± 1.83	11.7	85.1 ± 1.70	10.9	47.3 ± 1.45	16.8	65.7 ± 1.51	12.6
<i>P. ajanensis</i>	1	82.3 ± 1.42	9.4	80.5 ± 1.82	8.3	47.7 ± 0.90	10.3	62.3 ± 1.30	11.7
	1	56.1 ± 1.12	10.9	54.9 ± 0.74	7.3	33.4 ± 1.00	16.4	40.1 ± 1.34	18.3
<i>P. mariana</i>	2	61.6 ± 1.46	13.0	61.4 ± 0.98	8.7	34.6 ± 1.05	16.6	46.6 ± 1.19	14.0
	3	59.3 ± 1.13	10.5	58.1 ± 0.97	9.2	33.9 ± 0.84	13.5	46.8 ± 1.27	14.9
	4	57.7 ± 1.21	11.5	54.0 ± 0.96	9.7	35.7 ± 0.94	14.5	43.1 ± 0.98	12.4
	5	54.0 ± 1.57	15.9	48.7 ± 1.12	12.6	35.3 ± 0.96	14.9	42.4 ± 0.98	12.7

Примечание. $X \pm S_x$ – среднее значение и его ошибка; CV – коэффициент вариации.

индекс V/A составляет 0.76 и 0.89. Можно предположить, что высота тела пыльцевого зерна у данного вида характеризуется довольно высокой внутривидовой изменчивостью.

Пыльца *P. pungens* и *P. ajanensis* крупнее, чем у *P. mariana*. Тело пыльцевого зерна округлое, индекс V/A составляет 0.99 и 0.98 соответственно. Воздушные мешки крупные, симметричные, но у *P. pungens* наблюдается значительное варьирование по их размеру. Пыльца декоративной формы местного вида *P. obovata* занимает промежуточное положение по морфометрическим параметрам – она крупнее, чем у *P. mariana*, но мельче, чем у *P. pungens* и *P. ajanensis* (различия статистически значимы при $P < 0.05$). По форме тела пыльцевые зерна более вытянутые, индекс V/A составляет 0.86. Полученные данные в целом соответствуют результатам исследования пыльцы ели сибирской из природных популяций Сибири (Некрасова, 1983; Владимирова и др., 2008).

У всех видов отмечались аномально мелкие пыльцевые зерна с 1–2 воздушными мешками. Размер тела у таких зерен был в 1.9–2.1 раза меньше средних показателей для вида, воздушных мешков – в 1.4–1.6 раза. Они могли быть как цитологически выполненными, так и проявлять признаки некробиоза. Их появление, возможно, связано с нарушениями мейоза, при которых происходит потеря части генетического материала в результате повреждения веретена деления или хромосомных мутаций (Бессонова, 1992; Махнева и др., 2003). У *P. obovata* мелкие пыльцевые зерна наблюдались с очень низкой частотой (0.2 %) и являлись единственным типом аномалий. У *P. mariana* и *P. ajanensis* доля мелких зерен несколько выше (1.5 и 1.8 % соответственно). У *P. pungens* наблюдался более широкий спектр аномалий: мелкие пыльцевые зерна (13.9 %), зерна нормального размера с 3–4 воздушными мешками (0.2 %), а также линзовидные (0.1 %).

Жизнеспособность пыльцы. Максимальная интенсивность прорастания пыльцы у всех видов наблюдалась в первые сутки эксперимента (рис. 3). В на-

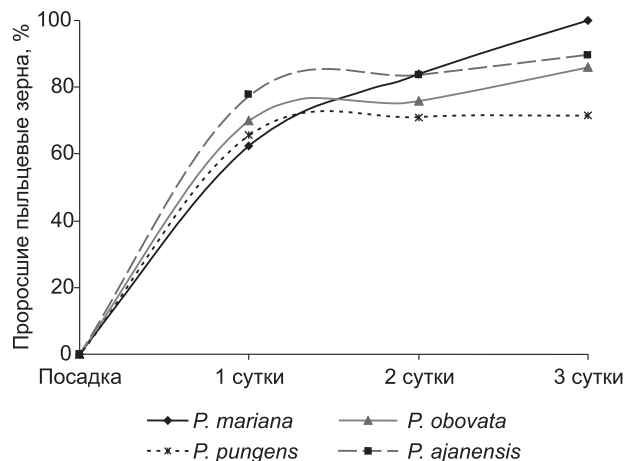


Рис. 3. Динамика прорастания пыльцы видов рода *Picea*.

чале прорастания пыльцевое зерно набухает, из пор выпячивается интина. Одновременно с набуханием начинается синтез крахмала, который продолжается до окончания роста пыльцевых трубок. Пыльцевые трубки появляются уже через 14–18 часов после посева. Наблюдения проводились в течение 7 дней, однако уже на 3 сутки количество проросшей пыльцы у всех видов ели достигало максимального значения и впоследствии практически не изменялось.

Согласно литературным источникам, для большинства видов *Picea* характерна высокая жизнеспособность пыльцы – 85–90 % (Владимирова и др., 2008; Owens, Molder, 1980; Cram, Lindquist, 1984; Major et al., 2005). Исследуемые нами виды различались по жизнеспособности пыльцы и длине формирующихся пыльцевых трубок (табл. 2). Наилучшие показатели были установлены для *P. mariana* (длина трубок 81.8–557.6 мкм, жизнеспособность пыльцы 84.5–97.0 % у разных деревьев). Близкие значения показаны у *P. ajanensis* и местного вида *P. obovata*. Пыльца *P. pungens* имеет более низкую жизнеспособность и формирует более короткие пыльцевые трубки. Проведенный регрессионный анализ показал наличие высокой отрицательной связи между количеством аномальных пыльцевых зерен (x) и жизнеспособностью пыльцы (y) ($y = -1.7155x + 91.587$; $R^2 = 0.9735$), а также положительной связи между жизнеспособностью пыльцы (x) и длиной пыльцевых трубок (y) ($y = 0.0563x^2 - 4.7131x + 211.01$; $R^2 = 0.8507$).

В процессе формирования пыльцевые трубки елей могут ветвиться, образовывать изгибы и вздутия (рис. 4). Причины появления таких трубок и их влияние на фертильность пыльцы неясны. Некоторые исследователи связывают ветвление пыльцевых трубок елей с избыточной влажностью среды при лабораторном проращивании (Смирнов, 1977). По мнению Н.В. Цингер и В.П. Размологова (1972), ветвление пыльцевых трубок у голосеменных является приспособительным признаком, поскольку увеличение поверхности трубок компенсирует более низкую, чем у покрытосеменных, ферментную активность цитоплазмы и стенок пыльцевых трубок.

Таблица 2

Жизнеспособность пыльцы и длина пыльцевой трубки изученных видов рода *Picea*

Вид	Номер дерева	Кол-во проросших пыльцевых зерен, %	Длина пыльцевой трубки		
			$\bar{X} \pm S_x$, мкм	lim, мкм	CV, %
<i>P. obovata</i>	1	85.0	227.4 ± 14.76	79.4–397.9	35.5
<i>P. pungens</i>	1	71.6	181.5 ± 6.78	96.9–242.2	20.5
<i>P. ajanensis</i>	1	89.7	213.1 ± 12.83	96.9–346.0	32.9
<i>P. mariana</i>	2	84.5	184.9 ± 14.22	81.8–451.5	42.1
	3	92.4	295.1 ± 20.47	109.1–557.6	38.0
	4	97.0	280.8 ± 16.72	121.2–448.5	32.6
	5	92.7	262.9 ± 20.31	81.8–509.1	42.3

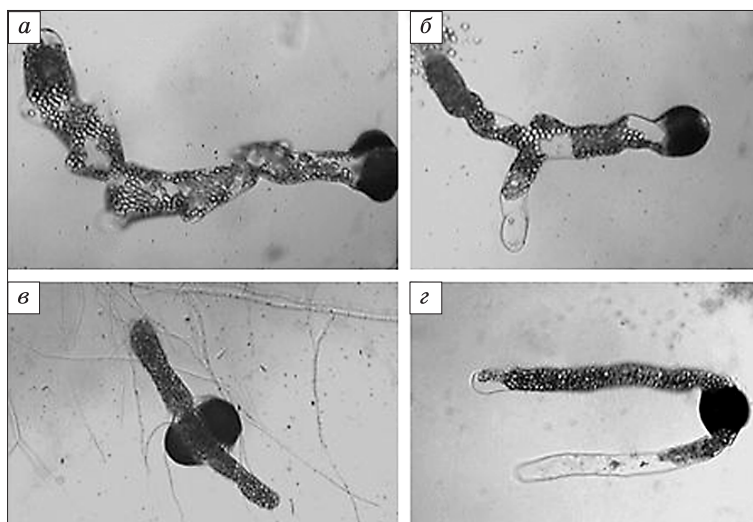


Рис. 4. Двойные (а, б) и разветвленные (в, з) пыльцевые трубки *Picea* (на примере *P. mariana*).

Наши исследования показали, что у 4.5 % проросших пыльцевых зерен *P. mariana* формировались двойные трубки, а 13.6 % трубок имели различные вздутия и изгибы. У *P. ajanensis* и *P. pungens* ветвление трубок наблюдалось в единичных случаях, а частота

встречаемости двойных трубок составила 18.7 и 29.8 % соответственно. У местного вида *P. obovata* количество трубок с необычной морфологией не превышало 1.5 %, что значительно меньше по сравнению с интродуцентами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования выявили высокое качество пыльцы *P. ajanensis* и *P. mariana* в условиях интродукции в Центральной Сибири. По жизнеспособности пыльцы эти виды сходны или даже превосходят местный вид *P. obovata* (84.5–97.0 %). В то же время у этих видов обнаружена высокая частота формирования аномальных пыльцевых трубок (до 29.8 %). Пыльца *P. pungens* содержит значительное количество аномальных зерен (14.1 %) и имеет более низкую жизнеспособность (71.6 %). Неоднородная по размеру и слабо прорастающая на питательной среде пыльца может свидетельствовать о том, что экологические условия района интродукции менее благо-

приятны для развития мужской генеративной сферы у этого вида.

Авторы выражают искреннюю благодарность заведующей лабораторией лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, д-ру биол. наук Е.Н. Муратовой, а также научному сотруднику Канадской лесной службы Дж. Майору за ценные советы и замечания при обсуждении результатов работы и при подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности, проект № 11-04-98081.

ЛИТЕРАТУРА

- Бессонова В.П.** Состояние пыльцы как показатель загрязнения среды тяжелыми металлами // Экология. 1992. № 4. С. 45–50.
- Бугаева К.С., Назимова Д.И.** Сосновые боры на северной границе Красноярской лесостепи: динамика фитоценотической структуры за последние 40 лет // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. С. 109–118.
- Владимирова О.С., Муратова Е.Н., Седаева М.И.** Пыльца ели сибирской, произрастающей в различных экологических условиях // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25, № 1–2. С. 98–102.
- Кищенко И.Т., Тихова М.А.** Характеристики пыльцевых зерен некоторых видов ели в условиях интродукции // Лесоведение. 1994. № 2. С. 36–41.
- Мамаев С.А., Андреев Л.Н.** Роль ботанических садов России в сохранении флористического разнообразия // Экология. 1996. № 6. С. 453–458.
- Махнева С.Г., Бабушкина Л.Г., Зуева Г.В.** Состояние мужской генеративной сферы сосны обыкновенной при техногенном загрязнении среды. Екатеринбург, 2003. 154 с.
- Моносзон-Смолина М.Х.** К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus* // Бот. журн. 1949. Т. 34, № 4. С. 352–480.
- Некрасов В.И.** Интродукция древесных растений и проблемы лесоведения // Лесоведение. 1991. № 6. С. 74–82.
- Некрасова Т.П.** Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск, 1983. 169 с.

- Паушева З.П.** Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.
- Размологов В.П.** О проращивании и хранении пыльцы некоторых голосеменных растений // Бюл. ГБС АН СССР. 1964. Вып. 52. С. 63–69.
- Смирнов И.А.** Жизнеспособность пыльцы некоторых видов хвойных интродуцентов // Бюл. ГБС АН СССР. 1977. Вып. 106. С. 32–37.
- Цингер Н.В., Размологов В.П.** Эволюция мужского гаметофита голосеменных // Биохимия и филогения растений. М., 1972. С. 163–198.
- Черепнин Л.М.** Особенности флоры юга Красноярского края // Уч. зап. Краснояр. пед. ин-та. Т. 10. Красноярск, 1957. С. 3–11.
- Шкутко Н.В.** Развитие генеративных почек у хвойных растений, интродуцированных в БССР // Половая репродукция хвойных: Материалы I Всесоюз. симпозиум. Новосибирск, 1973. Т. 2. С. 132–134.
- Bazhina E.V., Kvitko O.V., Muratova E.N.** Peculiarities of *Abies sibirica* Ledeb. pollen development in the West Sayan Mountains // Phytomorphology. 2009. V. 59, No. 1, 2. P. 41–46.
- Cram W.H., Lindquist C.H.** Pollen viability studies for *Picea pungens* // The Forestry Chronicle. 1984. V. 60, No. 2. P. 93–95.
- Fernando D.D., Quinn C.R., Brenner E.D., Owens J.N.** Male gametophyte development and evolution in extant gymnosperms // Int. J. Dev. Biol. 2010. No. 4 (Special Issue 1). P. 47–63.
- Lindbladh M., O'Connor R., Jacobson G.** Morphometric analysis of pollen grains for paleoecological studies: classification of *Picea* from Eastern North America // Amer. J. Bot. 2002. V. 89, No. 9. P. 1459–1467.
- Major J.E., Mosseler A., Johnsen K.H., Rajora O.P., Barasi D.C., Kim K.-H., Park J.-M., Campbell M.** Reproductive barriers and hybridity in two spruces, *Picea rubens* and *Picea mariana*, sympatric in eastern North America // Can. J. Bot. 2005. V. 83. P. 163–175.
- Owens J.N., Molder M.** Sexual reproduction of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) // Can. J. Bot. 1980. V. 58. P. 886–901.
- Zhang S.G., Yang W.H., Qi Y.C., Li M.X., Wang J.H., Sun X.M., Wang X.S., Qi L.W.** Development of male gametophyte of *Larix leptolepis* Gord. with emphasis on diffuse stage of meiosis // Plant Cell Reports. 2008. V. 27, No. 11. P. 1687–1696.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СИБИРСКИХ ВИДОВ ЛИСТВЕННИЦ ПО ДАННЫМ ИЗОФЕРМЕНТНОГО АНАЛИЗА

Н.В. Орешкова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
660036, Красноярск, Академгородок, д. 50/28, e-mail: institute_forest@ksc.krasn.ru; oreshkova@ksc.krasn.ru

С помощью изоферментных маркеров генов получены данные о генетическом разнообразии, структуре и степени дифференциации популяций лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера. Установлено, что исследованные виды отличаются по генетической структуре, а наиболее существенные различия наблюдаются между популяциями лиственницы сибирской и группой популяций лиственниц Гмелина и Каяндера.

Ключевые слова: лиственница, природные популяции, аллозимы, генетическое разнообразие, структура и дифференциация популяций.

GENETIC DIFFERENTIATION OF SIBERIAN LARCH SPECIES BASED ON ISOZYME ANALYSIS DATA

N.V. Oreshkova

V.N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS,
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28, e-mail: institute_forest@ksc.krasn.ru; oreshkova@ksc.krasn.ru

The data about a genetic variability, structure and degree of differentiation populations of Siberian larch, Gmelin larch and Cajanderi larch were obtained. It was established that studied species are differed in genetic structure, and the most significant differences are observed between populations of Siberian larch and group of populations of Gmelin larch and of Cajanderi larch.

Key words: larch, natural population, allozymes, genetic diversity, genetic structure and differentiation of populations.

ВВЕДЕНИЕ

Молекулярно-генетические исследования видов рода *Larix* Mill. с целью оценки генетического разнообразия, изучения популяционной структуры, внутри- и межвидовой дифференциации, гибридизационных процессов проводились с конца 1980-х годов как в России, так и за рубежом. Причем наиболее многочисленными оказались исследования на основе анализа белкового полиморфизма (изоферментный анализ).

За последние 30–35 лет с помощью изоферментных маркеров генов накоплен обширный материал о структуре, генетическом разнообразии, внутри- и межвидовой дифференциации популяций большого числа видов лиственниц (Тимерьянов и др., 1994, 1996; Потенко, Разумов, 1996; Гончаренко, Силин, 1997; Шигапов и др., 1998; Ларионова, Яхнева, 2003; Ларионова и др., 2003, 2004; Орешкова, 2010; Сурсо, 2009; Cheliak, Pitel, 1985; Fins, Seeb, 1986; Cheliak et al., 1988; Lewandowski, Mejnartowicz, 1990, 1991; Ying, Morgenstern, 1990, 1991; Liu, Knowles, 1991; Majer, 1992; Timerjanov, 1997; Semerikov, Lascoux, 1999; Oreshkova et al., 2006; и др.). Благодаря уникальной возможности быстрого получения количественной информации о частотах

аллелей и генотипов, гетерозиготности отдельных деревьев, степени генетических различий между популяциями и видами изоферментные маркеры генов стали одним из главных инструментов для изучения генетического разнообразия и генетической структуры популяций хвойных в целом.

Несмотря на определенные успехи и практические достижения в этой области, генетические ресурсы многих лесобразующих видов хвойных России, особенно на территории Сибири и Дальнего Востока, остаются слабоизученными. В первую очередь это относится к видам рода *Larix*. Исследованиями не охвачена большая часть районов ареала лиственницы, расположенных в азиатской части России, где она является основной лесобразующей породой.

В связи с этим целью работы было изучение с помощью изоферментных маркеров генов генетического разнообразия, структуры и степени дифференциации популяций трех видов лиственницы: сибирской (*L. sibirica* Ledeb.), Гмелина (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и Каяндера (*L. cajanderi* Mayr) в неисследованных ранее районах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования взяты выборки из 10 популяций лиственницы сибирской, произрастающие в различных районах ее ареала на территории Красноярского края, Республик Тыва и Алтай, 3 популяций лиственницы Гмелина из Забайкальского края и 5 популяций лиственницы Каяндера, располо-

женных в Республике Саха (Якутия) и Магаданской области. Видовую принадлежность лиственницы из Магаданской области определяли по классификации Е.Г. Боброва (1978). Названия популяций, их сокращенное обозначение и местоположение представлены в табл. 1.

Таблица 1

**Название, сокращенное наименование и географическое расположение популяций
исследованных видов лиственницы**

Вид	Популяция	Аббре- виатура	Район расположения	Географи- ческие ко- ординаты	N
<i>L. sibirica</i>	Красноярский край				
	Ванавара	ВНВ	Эвенкийский муниципальный район, окр. пос. Ванавара	60°19' с.ш. 102°15' в.д.	30
	Ялань	ЯЛН	Енисейский район, окр. д. Ялань	58°15' с.ш. 91°54' в.д.	23
	Степановка	СТП	Ирбейский район, окр. д. Степановка	55°20' с.ш. 95°43' в.д.	30
	Ужур-1	УЖ-1	Ужурский район, в 20 км на восток от г. Ужура	55°15' с.ш. 90°10' в.д.	31
	Ужур-2	УЖ-2	Ужурский район, на юго-восточном склоне Солгонского хребта	55°20' с.ш. 90°15' в.д.	29
	Республика Тыва				
	Балгазын	БЛГ	Тандинский район, окр. пос. Балгазын	51°03' с.ш. 95°06' в.д.	30
	Чадура	ЧДР	Улуг-Хемский район, окр. д. Чадура	51°22' с.ш. 92°53' в.д.	30
	Ак-Довурак	АК-ДВ	Борум-Хемчинский район, окр. г. Ак-Довурак	51°23' с.ш. 90°27' в.д.	30
	Республика Алтай				
	Перевал	ПРВ	Шебалинский район, окр. автодор. на Кукуйском перевале	51°27' с.ш. 85°15' в.д.	30
	Черга	ЧРГ	Шебалинский район, окр. с. Черга	51°29' с.ш. 85°32' в.д.	30
<i>L. gmelinii</i>	Забайкальский край				
	Куанда	КНД	Каларский район, окр. с. Куанда	56°19' с.ш. 116°05' в.д.	30
	Чара	ЧАР	Каларский район, окр. с. Чара	56°46' с.ш. 118°16' в.д.	30
Чита	ЧИТ	Читинский район, в 40 км юго-западнее г. Читы	51°51' с.ш. 113°10' в.д.	30	
<i>L. cajanderi</i>	Республика Саха (Якутия)				
	Среднеколымск	СРКЛ	Среднеколымский район, окр. с. Лобуя	67°20' с.ш. 153°55' в.д.	26
	Мегино-Кангалас	МГ-КНГ	Мегино-Кангаласский район, окр. с. Мата	62°25' с.ш. 130°40' в.д.	23
	Таттинск	ТАТ	Таттинский район, окрестности пос. Чичимах	62°50' с.ш. 134°00' в.д.	22
	Алдан	АЛД	Алданский район, долина р. Модут	59°20' с.ш. 126°50' в.д.	16
Магаданская область					
Магадан	МГД	Ольский район, в 250 км на северо-восток от г. Магадана, бассейн р. Яма	59°40' с.ш. 153°38' в.д.	30	

Примечание. N – число деревьев в выборке.

**Ферменты и буферные системы, использованные
для их электрофоретического разделения**

Фермент	Аббре-виатура	КФ	Буфер-ная система
Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37	I
Шикиматдегидрогеназа	SKDH	1.1.1.25	I
6-фосфоглюконатдегидрогеназа	6-PGD	1.1.1.44	I
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	I
Глутаматоксалоацетаттрансаминаза	GOT	2.6.1.1	II
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1	II
Фосфоглюкоизомераза	PGI	5.3.1.9	II
Формиатдегидрогеназа	FDH	1.2.1.2	II
Фосфоглюкомутаза	PGM	2.7.5.1	II
Глутаматдегидрогеназа	GDH	1.4.1.2	III
Фосфоенолпируваткарбоксилаза	PEPCK	4.1.1.31	III
Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	G-6PD	1.1.1.49	III
Супероксиддисмутаза	SOD	1.15.1.1	III

Примечание. I – трис-цитратная pH 6.2 (Adams, Joly, 1980); II – трис-цитратная pH 8.5/гидроокись лития-боратная pH 8.1 (Ridgway et al., 1970); III – трис-ЭДТА-боратная pH 8.6 (Markert, Faulhaber, 1965).

лярной вариации AMOVA (Weir, Cockerham, 1984) использовали для изучения распределения суммарной генетической изменчивости по иерархическим уровням: внутривидовой изменчивости, межвидовой изменчивости и компоненте изменчивости, связанной с межгрупповыми различиями между таксонами. Анализ связи между географическими и генетическими расстояниями проводили согласно тесту Мантела (Mantel, 1967). Кластеризацию по методу невзвешенных парногрупповых средних (UPGMA) с оценкой бутстреп-поддержки узлов ветвления проводили в программах PHYLIP v 3.2 (Felsenstein, 1989) и STATISTICA (StatSoft, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного исследования электрофоретической изменчивости 13 ферментных систем у лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера обнаружено 57 аллозимных вариантов, кодируемых аллелями 22 ген-ферментных локусов (табл. 3). Подробное описание, схематическое изображение и изучение характера наследования ферментных систем, включенных в анализ видов лиственниц, представлены в работах Н.В. Орешковой (2008) и А.П. Абаимова с соавторами (2010).

У всех трех видов идентифицированные локусы были одинаковыми, однако их аллельный состав существенно отличался. Наибольшее аллельное разнообразие наблюдалось у лиственниц сибирской (46 аллелей) и Каяндера (45 аллелей), наименьшее – у лиственницы Гмелина (40 аллелей). Около 53 % обнаруженных аллелей были у видов общими. Разли-

чия между видами наблюдались в основном по составу редких аллелей. У каждого вида обнаружены редкие аллели, не встречающиеся у других видов. У лиственницы сибирской таких аллелей 6 (*Mdh-1⁹³*, *Mdh-4²⁰⁰*, *Lap-2^{null}*, *Pgi-1⁹¹*, *Fdh⁷⁸*, *Sod⁶¹*), у лиственницы Гмелина – 2 (*Idh⁸⁵*, *Pgi-2¹⁰⁷*), у лиственницы Каяндера – 5 (*Mdh-2⁸⁸*, *Mdh-3¹³⁰*, *6-Pgd-1¹¹⁰*, *Idh⁷⁹*, *Pgi-2⁵⁶*).

Локусы *Lap-1*, *Gdh*, *Pepck*, *G-6pd* оказались полностью мономорфными, остальные же локусы обнаруживают изменчивость хотя бы в одной из изученных популяций. Локусы *Mdh-3*, *Lap-2*, *Pgi-2*, *Fdh*, у которых выявили от 6 до 4 аллелей, проявили себя как высокополиморфные. Остальные локусы менее полиморфны. Следует, однако, отметить, что в отдельных популяциях уровень полиморфизма локусов может меняться, вплоть до мономорфного.

Таблица 3

**Аллельный состав идентифицированных
у лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера
ген-ферментных локусов**

Локус	Аллель		
	<i>L. sibirica</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>L. cajanderi</i>
Mdh-1	Mdh-1 ⁹³ Mdh-1 ¹⁰⁰ –	– Mdh-1 ¹⁰⁰ Mdh-1 ¹¹⁴	– Mdh-1 ¹⁰⁰ Mdh-1 ¹¹⁴
Mdh-2	– Mdh-2 ¹⁰⁰ Mdh-2 ¹¹²	– Mdh-2 ¹⁰⁰ Mdh-2 ¹¹²	Mdh-2 ⁸⁸ Mdh-2 ¹⁰⁰ Mdh-2 ¹¹²
Mdh-3	Mdh-3 ²⁴ Mdh-3 ⁵² Mdh-3 ⁶⁸ Mdh-3 ¹⁰⁰ Mdh-3 ¹¹³ –	– – Mdh-3 ⁶⁸ Mdh-3 ¹⁰⁰ Mdh-3 ¹¹³ –	Mdh-3 ²⁴ Mdh-3 ⁵² Mdh-3 ⁶⁸ Mdh-3 ¹⁰⁰ Mdh-3 ¹¹³ Mdh-3 ¹³⁰
Mdh-4	Mdh-4 ¹⁰⁰ Mdh-4 ²⁰⁰	Mdh-4 ¹⁰⁰ –	Mdh-4 ¹⁰⁰ –
6-Pgd-1	6-Pgd-1 ¹⁰⁰ – –	6-Pgd-1 ¹⁰⁰ – 6-Pgd-1 ^{null}	6-Pgd-1 ¹⁰⁰ 6-Pgd-1 ¹¹⁰ 6-Pgd-1 ^{null}
6-Pgd-2	6-Pgd-2 ⁸⁵ 6-Pgd-2 ¹⁰⁰ 6-Pgd-2 ¹¹⁶	6-Pgd-2 ⁸⁵ 6-Pgd-2 ¹⁰⁰ –	– 6-Pgd-2 ¹⁰⁰ 6-Pgd-2 ¹¹⁶
Got-1	Got-1 ¹⁰⁰ Got-1 ¹⁰⁷	Got-1 ¹⁰⁰ Got-1 ¹⁰⁷	Got-1 ¹⁰⁰ –
Got-2	Got-2 ¹⁰⁰ Got-2 ¹¹¹	Got-2 ¹⁰⁰ Got-2 ¹¹¹	Got-2 ¹⁰⁰ Got-2 ¹¹¹
Got-3	– Got-3 ¹⁰⁰	Got-3 ⁴⁶ Got-3 ¹⁰⁰	Got-3 ⁴⁶ Got-3 ¹⁰⁰
Lap-1	Lap-1 ¹⁰⁰	Lap-1 ¹⁰⁰	Lap-1 ¹⁰⁰
Lap-2	Lap-2 ⁹⁶ Lap-2 ¹⁰⁰ Lap-2 ¹⁰⁵ Lap-2 ^{null}	– Lap-2 ¹⁰⁰ Lap-2 ¹⁰⁵ –	Lap-2 ⁹⁶ Lap-2 ¹⁰⁰ Lap-2 ¹⁰⁵ –
Idh	– – Idh ¹⁰⁰	– Idh ⁸⁵ Idh ¹⁰⁰	Idh ⁷⁹ – Idh ¹⁰⁰
Pgi-1	Pgi-1 ⁹¹ Pgi-1 ¹⁰⁰	– Pgi-1 ¹⁰⁰	– Pgi-1 ¹⁰⁰
Pgi-2	– Pgi-2 ⁹² Pgi-2 ¹⁰⁰ –	– – Pgi-2 ¹⁰⁰ Pgi-2 ¹⁰⁷	Pgi-2 ⁵⁶ Pgi-2 ⁹² Pgi-2 ¹⁰⁰ –
Pgm-1	Pgm-1 ⁹⁰ Pgm-1 ¹⁰⁰ Pgm-1 ¹⁰⁷	Pgm-1 ⁹⁰ Pgm-1 ¹⁰⁰ Pgm-1 ¹⁰⁷	Pgm-1 ⁹⁰ Pgm-1 ¹⁰⁰ Pgm-1 ¹⁰⁷
Pgm-2	Pgm-2 ¹⁰⁰ –	Pgm-2 ¹⁰⁰ Pgm-2 ¹²⁰	Pgm-2 ¹⁰⁰ Pgm-2 ¹²⁰
Fdh	Fdh ⁷⁸ Fdh ⁸⁶ Fdh ¹⁰⁰ Fdh ¹²⁵	– – Fdh ¹⁰⁰ Fdh ¹²⁵	– Fdh ⁸⁶ Fdh ¹⁰⁰ –
Gdh	Gdh ¹⁰⁰	Gdh ¹⁰⁰	Gdh ¹⁰⁰
Skdh-2	Skdh-2 ⁷⁶ Skdh-2 ¹⁰⁰ Skdh-2 ¹¹⁷	Skdh-2 ⁷⁶ Skdh-2 ¹⁰⁰ Skdh-2 ¹¹⁷	Skdh-2 ⁷⁶ Skdh-2 ¹⁰⁰ –
Pepca	Pepca ¹⁰⁰	Pepca ¹⁰⁰	Pepca ¹⁰⁰
G-6pd	G-6pd ¹⁰⁰	G-6pd ¹⁰⁰	G-6pd ¹⁰⁰
Sod-1	Sod-1 ⁶¹ Sod-1 ¹⁰⁰	– Sod-1 ¹⁰⁰	– Sod-1 ¹⁰⁰

Оценка основных параметров генетической изменчивости (табл. 4) по совокупности проанализированных локусов показала, что из трех видов лиственниц значения полиморфизма (P) и среднего числа аллелей на локус (N_a) оказались самыми высокими у *L. cajanderi* ($P = 40.91$ и $N_a = 1.54$), главным образом за счет редких аллелей, которые в свою очередь не оказывают значительного влияния на средний уровень наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности. Наиболее высокие значения как теоретически ожидаемой, так и наблюдаемой гетерозиготности выявлены у *L. sibirica* ($H_o = 0.090$, $H_e = 0.092$). Низкие же значения всех основных показателей генетической изменчивости у *L. gmelinii* (см. табл. 4).

Наблюдавшиеся в данном исследовании низкие значения полиморфизма у *L. gmelinii* по сравнению с *L. sibirica* и *L. cajanderi* связаны главным образом с малым числом включенных в анализ популяций этого широко распространенного вида.

Значения показателей генетической изменчивости для всех исследованных в настоящей работе выборок лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера сопоставимы с данными по другим видам рода *Larix* (табл. 5). Детальный анализ литературных материалов показал, что популяции трех видов лиственниц имеют более низкие значения параметров внутривидовой генетической изменчивости по сравнению с ранее изученными популяциями этих видов. Такое несоответствие полученных результатов зависит главным образом от существенно отличающихся методик проведения исследований, анализируемых наборов локусов, пропорции мономорфных и полиморфных локусов, используемых в работе.

Низкие значения генетического полиморфизма, аналогичные нашим, были выявлены у других видов лиственницы – *L. olgensis*, *L. occidentalis*, *L. sukaczewii* (см. табл. 5). По мнению ряда исследователей (Тимерьянов и др., 1996; Козыренко и др., 2004; Fins, Seeb, 1986; и др.), невысокое генотипическое разнообразие у лиственниц объясняется несколькими факторами: вытеснением в результате конкуренции темнохвойными породами на участки выхода многолетней мерзлоты, при этом наблюдается инбридинг вследствие самоопыления; эффектом “бутылочного горлышка”, возникающим или после пожаров (семенное размножение от немногочисленных особей), или вследствие географической изолированности популяций (образование рефугиумов в период плейстоценового оледенения); активными эволюционными процессами формо- и видообразования рода *Larix* на территории Сибири и Дальнего Востока.

Анализ популяционной структуры видов с помощью индексов фиксации С. Райта (Wright, 1965; Guiries, Ledig, 1982) показал, что каждая особь лиственниц сибирской и Гмелина обнаруживает в среднем слабый дефицит гетерозигот относительно популяции ($F_{is} = 0.004$ и $F_{is} = 0.013$ соответственно) и вида

Таблица 4

Значения основных показателей генетической изменчивости исследованных видов лиственниц

Популяция		P	N_a	N_e	Гетерозиготность		F
					H_o	H_e	
<i>L. sibirica</i>	ВНВ	36.36	1.50	1.18	0.085 ± 0.030	0.108 ± 0.038	0.105
	ЯЛН	36.36	1.50	1.18	0.097 ± 0.039	0.093 ± 0.038	-0.050
	СТП	36.36	1.50	1.12	0.070 ± 0.030	0.073 ± 0.032	-0.001
	УЖ-1	45.45	1.68	1.18	0.100 ± 0.043	0.090 ± 0.038	-0.064
	УЖ-2	40.91	1.59	1.19	0.096 ± 0.040	0.098 ± 0.040	0.008
	БЛГ	36.36	1.59	1.14	0.079 ± 0.029	0.092 ± 0.032	0.133
	ЧДР	31.82	1.50	1.19	0.102 ± 0.045	0.093 ± 0.040	-0.059
	АК-ДВ	36.36	1.45	1.17	0.103 ± 0.039	0.096 ± 0.036	-0.065
	ПРВ	27.27	1.41	1.16	0.085 ± 0.037	0.088 ± 0.037	0.015
	ЧРГ	31.82	1.50	1.18	0.085 ± 0.033	0.094 ± 0.037	0.058
В среднем для вида		35.91 ± 1.58	1.52 ± 0.054	1.17 ± 0.026	0.090 ± 0.011	0.092 ± 0.011	0.006 ± 0.012
<i>L. gmelinii</i>	КНД	27.27	1.36	1.08	0.050 ± 0.026	0.054 ± 0.026	0.115
	ЧАР	45.45	1.54	1.07	0.045 ± 0.022	0.048 ± 0.022	0.076
	ЧИТ	40.91	1.50	1.07	0.053 ± 0.021	0.053 ± 0.022	-0.035
	В среднем для вида		37.88 ± 5.46	1.47 ± 0.081	1.07 ± 0.024	0.049 ± 0.013	0.051 ± 0.013
<i>L. cajanderi</i>	СРКЛ	36.36	1.54	1.09	0.066 ± 0.026	0.068 ± 0.024	0.095
	МГ-КНГ	40.91	1.50	1.12	0.073 ± 0.023	0.079 ± 0.028	-0.024
	ТАГ	45.45	1.68	1.15	0.097 ± 0.035	0.090 ± 0.033	-0.073
	АЛД	40.91	1.54	1.09	0.063 ± 0.023	0.070 ± 0.024	0.101
	МГД	40.91	1.45	1.18	0.102 ± 0.034	0.109 ± 0.038	0.015
	В среднем для вида		40.91 ± 1.44	1.54 ± 0.073	1.13 ± 0.024	0.080 ± 0.013	0.083 ± 0.013
В среднем для всех изученных видов		37.63 ± 1.32	1.52 ± 0.038	1.14 ± 0.016	0.080 ± 0.008	0.083 ± 0.008	0.017 ± 0.011

Примечание. P – полиморфность; N_a – среднее число аллелей на локус; N_e – эффективное число аллелей на локус; H_o – наблюдаемая гетерозиготность; H_e – ожидаемая гетерозиготность; F – индекс фиксации.

Таблица 5

Значения основных показателей генетической изменчивости видов рода *Larix*

Вид	Число популяций	Число локусов	$P_{99\%}$	N_a	H_o	H_e	Литературный источник
<i>L. laricina</i>	36	19	50.0	1.80	0.220	0.220	Cheliak et al., 1988
	8	24	47.0	1.70	0.146	0.151	Ying, Morgenstern, 1991
	44	18	31.9	1.51	0.096	0.104	Liu, Knowles, 1991
<i>L. occidentalis</i>	19	23	30.4	1.50	0.061	0.082	Fins, Seeb, 1986
<i>L. decidua</i>	1	18	67.0	2.00	0.212	0.193	Lewandowski et al., 1991
	2	15	53.3	2.20	0.157	0.164	Semerikov et al., 1999
<i>L. sukaczewii</i>	8	20	31.2	1.51	0.091	0.112	Шигапов и др., 1998
<i>L. sibirica</i>	1	21	57.0	1.71	0.128	0.129	Шурхал и др., 1989
	3	18	59.3	1.90	–	0.137	Семерилов, 1993
	9	–	51.8	1.76	0.121	0.131	Семерилов, Матвеев, 1995
<i>L. gmelinii</i>	2	21	61.9	2.36	0.139	0.129	Потенко, Разумов, 1996
	6	15	65.6	2.21	0.154	0.158	Semerikov et al., 1999
<i>L. cajanderi</i>	1	15	53.3	2.00	0.126	0.120	
<i>L. czekanowskii</i>	1	15	73.3	2.10	0.147	0.167	
<i>L. olgensis</i>	3	15	55.5	1.83	0.099	0.098	
<i>L. amurensis</i>	1	15	66.7	2.30	0.160	0.178	
<i>L. ochotensis</i>	1	15	66.7	2.10	0.155	0.181	
<i>L. kamtschatica</i>	1	15	73.3	1.80	0.160	0.160	
<i>L. kaempferi</i>	1	15	53.3	1.80	0.117	0.117	
	1	20	50.0	1.60	0.106	0.106	Гончаренко, Силин, 1997
<i>L. kurilensis</i>	1	20	50.0	1.70	0.157	0.157	

($F_{it} = 0.039$ и $F_{it} = 0.036$) (табл. 6). У лиственницы Каяндера напротив был выявлен незначительный эксцесс гетерозиготных генотипов относительно популяции ($F_{is} = -0.004$), но относительно вида дефицит гетерозигот оказался почти в 2.4 раза большим ($F_{it} = 0.093$), чем у лиственниц сибирской и Гмелина.

Согласно оценке показателя F_{st} изученные популяции лиственницы Каяндера более дифференцированы ($F_{st} = 0.105$) по сравнению с популяциями лиственниц сибирской ($F_{st} = 0.037$) и Гмелина ($F_{st} = 0.023$). Локусы *6-Pgd-2*, *Pgi-2*, *Skdh-2* у лиственницы сибирской, *Got-3*, *Pgm-2* у лиственницы Гмелина и *Mdh-2*, *Pgi-2*, *Skdh-2* у лиственницы Каяндера оказывают наибольший вклад в межпопуляционную составляющую изменчивости внутри каждого вида.

Следует отметить, что установленные нами значения F -статистики для *L. cajanderi* отражают главным образом различия между группой якутских и магаданской популяциями. При включении в расчеты только популяций из Якутии показатели существенно снижаются. Так, например $F_{is} = -0.007$, $F_{it} = 0.028$, а значение F_{st} уменьшается более чем в 3 раза. Таким образом, на долю межпопуляционной изменчивости лиственницы Каяндера в Якутии приходится лишь 3.4 % от общей изменчивости.

Объединив популяции всех трех видов, были рассчитаны показатели F -статистик Райта в целом (табл. 7). В результате выяснилось, что в совокупной

выборке инбридинг особи относительно популяции составляет -0.002 , инбридинг особи относительно вида -0.091 , а оценка признака, отражающего степень подразделенности видов, показала, что чуть более 90 % выявленной изменчивости реализуется внутри популяций и только 9.6 % ($F_{st} = 0.096$) изменчивости распределяется между популяциями.

Наибольший вклад в межпопуляционную дифференциацию вносят локусы *Mdh-2* ($F_{st} = 0.208$), *Pgi-2* ($F_{st} = 0.299$), *Skdh-2* ($F_{st} = 0.211$). Представленные в табл. 7 данные χ^2 -тестов свидетельствуют о том, что статистически достоверная гетерогенность аллельных частот наблюдается у 14 из 18 полиморфных локусов. По совокупности полиморфных локусов межпопуляционные различия по частотам аллелей были высоко достоверными ($\chi^2 = 2857.198$, $df = 595$, $P < 0.001$).

У разных видов рода *Larix* величина показателя генетической подразделенности довольно сильно варьирует – от 2 % у *L. laricina* (Liu, Knowles, 1991; Ying, Morgenstern, 1991) и *L. gmelinii* (Semerikov, Lascoux, 1999; Semerikov et al., 1999) до 10 % у *L. occidentalis* (Fins, Seeb, 1986). Таким образом, исследованные нами популяции трех видов лиственниц характеризуются высокой степенью межпопуляционной генетической подразделенности.

Анализ распределения генетической изменчивости AMOVA с учетом иерархических уровней: популяции, группы популяций, видов рода *Larix*, пока-

Таблица 6

Значения показателей F -статистик Райта, рассчитанные отдельно по каждому из изученных видов лиственниц

Локус	<i>L. sibirica</i>			<i>L. gmelinii</i>			<i>L. cajanderi</i>		
	F_{is}	F_{it}	F_{st}	F_{is}	F_{it}	F_{st}	F_{is}	F_{it}	F_{st}
<i>Mdh-1</i>	-0.018	-0.002	0.016	-0.034	-0.011	0.022	-0.070	-0.013	0.053
<i>Mdh-2</i>	-0.037	-0.006	0.030	-0.034	-0.023	0.011	-0.082	0.190	0.252
<i>Mdh-3</i>	-0.007	0.031	0.038	-0.090	-0.075	0.013	0.081	0.121	0.044
<i>Mdh-4</i>	-0.018	-0.002	0.016	-	-	-	-	-	-
<i>6-Pgd-1</i>	-	-	-	-0.053	-0.017	0.034	-0.068	-0.048	0.019
<i>6-Pgd-2</i>	0.100	0.140	0.044	-0.034	-0.011	0.022	-0.053	-0.010	0.040
<i>Got-1</i>	0.026	0.050	0.024	-0.034	-0.011	0.022	-	-	-
<i>Got-2</i>	-0.084	-0.060	0.022	0.476	0.477	0.001	-0.156	-0.128	0.024
<i>Got-3</i>	-	-	-	0.221	0.286	0.083	-0.049	0.034	0.079
<i>Lap-2</i>	-0.053	-0.010	0.041	-0.017	-0.011	0.006	-0.056	-0.017	0.038
<i>Idh</i>	-	-	-	-0.017	-0.006	0.011	-0.060	-0.020	0.037
<i>Pgi-1</i>	-0.016	-0.002	0.015	-	-	-	-	-	-
<i>Pgi-2</i>	-0.002	0.043	0.046	-0.017	-0.006	0.011	0.077	0.516	0.476
<i>Pgm-1</i>	-0.059	-0.018	0.039	0.006	0.011	0.004	0.151	0.227	0.090
<i>Pgm-2</i>	-	-	-	-0.071	-0.023	0.045	-0.101	-0.082	0.017
<i>Fdh</i>	-0.023	-0.003	0.019	-0.053	-0.017	0.034	-0.023	-0.005	0.018
<i>Skdh-2</i>	0.272	0.387	0.157	-0.049	-0.022	0.026	0.354	0.532	0.276
<i>Sod-1</i>	-0.020	-0.004	0.016	-	-	-	-	-	-
Среднее	0.004 ± 0.019	0.039 ± 0.023	0.037 ± 0.008	0.013 ± 0.031	0.036 ± 0.031	0.023 ± 0.004	-0.004 ± 0.028	0.093 ± 0.044	0.105 ± 0.029

Примечание. Коэффициент инбридинга особи: F_{is} – относительно популяций, F_{it} – относительно вида, F_{st} – относительно вида в целом.

Значения коэффициентов инбридинга F_{is} , F_{it} , F_{st} и результаты χ^2 – теста на гетерогенность аллельных частот

Локус	Число аллелей	F_{is}	F_{it}	F_{st}	χ^2
<i>Mdh-1</i>	3	-0.051	-0.006	0.044	63.950(34)***
<i>Mdh-2</i>	3	-0.067	0.155	0.208	256.233(34)***
<i>Mdh-3</i>	6	0.003	0.116	0.114	393.773(85)***
<i>Mdh-4</i>	2	-0.018	-0.001	0.016	16.258(17)
<i>6-Pgd-1</i>	3	-0.066	-0.015	0.048	80.429(34)***
<i>6-Pgd-2</i>	3	0.094	0.213	0.131	192.510(34)***
<i>Got-1</i>	2	0.025	0.200	0.179	170.534(17)***
<i>Got-2</i>	2	-0.059	-0.030	0.027	27.498(17)
<i>Got-3</i>	2	0.017	0.161	0.146	149.399(17)***
<i>Lap-2</i>	4	-0.050	-0.011	0.037	84.725(51)***
<i>Idh</i>	3	-0.054	-0.006	0.045	70.844(34)***
<i>Pgi-1</i>	2	-0.016	-0.001	0.015	15.144(17)
<i>Pgi-2</i>	4	0.026	0.318	0.299	666.347(51)***
<i>Pgm-1</i>	3	0.043	0.138	0.100	186.382(34)***
<i>Pgm-2</i>	2	-0.096	-0.025	0.064	65.898(17)***
<i>Fdh</i>	4	-0.035	-0.005	0.029	70.701(51)*
<i>Skdh-2</i>	3	0.278	0.431	0.211	329.337(34)***
<i>Sod-1</i>	2	-0.020	-0.002	0.017	17.237(17)
Среднее		-0.002 ± 0.018	0.091 ± 0.029	0.096 ± 0.018	2857.198(595)***

Примечание. В скобках указано число степеней свободы. Различия достоверны при уровне значимости: * – $P < 0.05$; ** – $P < 0.01$; *** – $P < 0.001$.

зал, что изменчивость, которая приходится на межвидовые различия, составляет 17 %, между популяциями внутри видов – 10 %, а внутри популяций – 73 %. Подобный характер структуры изменчивости у некоторых видов рода *Larix* Северной Евразии был выявлен и в работе В.Л. Семерикова (2007).

Количественная оценка степени генетической дифференциации популяций лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера с помощью генетического расстояния D_N (Nei, 1972) показала, что наиболее сильные различия по частотам 22 проанализированных ген-ферментных локусов наблюдаются между популяциями лиственниц сибирской и Каяндера ($F_{st} = 0.096$). Генетическое расстояние между сравниваемыми парами популяций этих видов варьирует от 0.010 до 0.058, составляя в среднем 0.024 (табл. 8). Чуть менее дифференцированы между собой выборки *L. sibirica* и *L. gmelinii* ($F_{st} = 0.057$, $D_N = 0.017$). Самые же слабые различия в генетической структуре были отмечены между *L. gmelinii* и *L. cajanderi* – $F_{st} = 0.037$ (без учета лиственницы из Магаданской области), $F_{st} = 0.099$ (с учетом лиственницы из Магаданской области), $D_N = 0.010$. Среди всех исследованных популяций лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера наблюдались существенные статистически достоверные различия по частотам аллелей (см. табл. 8).

Согласно тесту Мантела, генетические расстояния между популяциями лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера, основанные на частотах 22 ген-ферментных локусов, достоверно коррелировали с их географическими расстояниями ($r = 0.663$, $P = 0.010$).

Дифференциацию популяций и генетические связи между ними наглядно иллюстрирует построенная на основе матрицы генетических дистанций UPGMA-дендрограмма (см. рисунок). Популяции исследованных видов сгруппированы в два кластера с довольно высокой степенью надежности порядка ветвления (индексы бутстрепа обоих кластеров составили 92 %). В первую группу вошли все популяции лиственницы сибирской. Генетическое расстояние между ними составило в среднем 0.005.

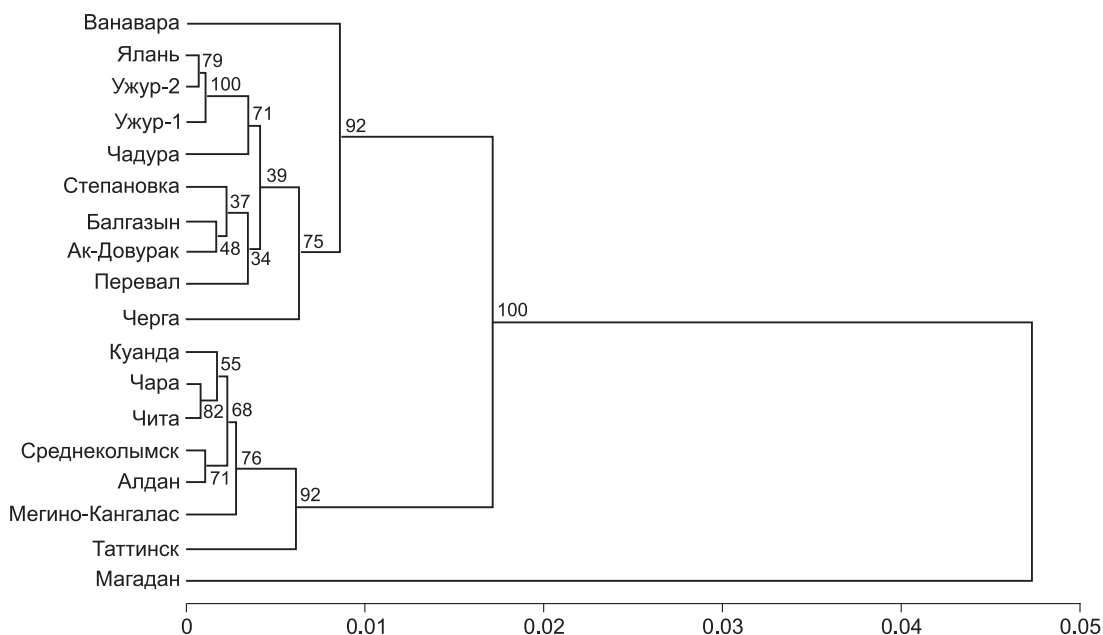
Вторую группу составили популяции лиственниц Гмелина и Каяндера (за исключением популяции из Магадана). Между этими видами хоть и отмечается слабая генетическая дифференциация, однако различия по составу и частотам аллелей изоферментных

Таблица 8

Генетические расстояния М. Неи между изученными видами лиственниц

Вид	Число исследованных популяций	<i>L. sibirica</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>L. cajanderi</i>
<i>L. sibirica</i>	10	0.005* (0.001–0.010)	–	–
<i>L. gmelinii</i>	3	0.017* (0.009–0.026)	0.002* (0.001–0.002)	–
<i>L. cajanderi</i>	5	0.024* (0.010–0.058)	0.010* (0.002–0.040)	0.019* (0.001–0.042)

* Генетические различия достоверны при $P < 0.001$.



UPGMA-дендрограмма генетических взаимоотношений между изученными популяциями лиственниц. Значения бутстрепа приведены при соответствующих узлах ветвления.

локусов (см. табл. 3) все же отчетливо наблюдаются, что позволило популяциям лиственницы Гмелина объединиться в одну группу внутри кластера с бутстреп-поддержкой в 55 %. Генетическое расстояние между этими двумя видами составило в среднем 0.010.

К вышеописанным кластерам примыкает популяция лиственницы Каяндера из Магаданской области со 100%-й бутстреп-поддержкой. Эта популяция оказалась наиболее дифференцированной от всех исследованных популяций лиственницы ($D_N = 0.038-0.058$). По классификации К.В. Крутовского (Крутовский и др., 1989), подобная степень генетической дифференциации у хвойных обычно выявляется у популяций, принадлежащих к разным расам одного вида или к близким видам. Аналогичные ре-

зультаты по дифференциации лиственницы из Магаданской области были получены и В.Л. Семериковым (2007). Он отнес лиственницу из данного региона к лиственнице охотской (*L. ochotensis*), которая ранее по морфологическим признакам была выделена Б.П. Колесниковым, но эта, на наш взгляд, пока генетически недостаточно обосновано. Нами и В.Л. Семериковым в исследования была включена только одна популяция из Магаданской области, чего явно недостаточно для характеристики таксона. Кроме того, в работах М.А. Полежаевой (2010; Polezhaeva et al., 2010) напротив показана сходная структура изменчивости хлоропластных и митохондриальных маркеров у выборок лиственницы из Магаданской области и Якутии. Автор эти выборки относит к одному виду – *L. cajanderi*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного электрофоретического исследования популяций лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера дана оценка генетической изменчивости и популяционной структуры по 22 генферментным локусам. Выявленные значения генетического разнообразия показали, что лиственница Гмелина из Забайкальского края генетически менее изменчива по сравнению с популяциями лиственниц сибирской и Каяндера. Анализ генетической структуры видов выявил, что невысокие значения индексов *F*-статистик Райта, рассчитанные для каждого вида в отдельности, свидетельствуют о том, что популяции этих видов находятся в состоянии, близком к равновесному. Согласно тесту AMOVA (анализ молекуляр-

ных вариантов), доля изменчивости, которая приходится на межвидовые различия, составляет 17 %, что говорит о значительной генетической дифференциации между видами. Однако эта дифференциация главным образом отражает подразделенность между лиственницей сибирской, с одной стороны, и лиственницами Гмелина и Каяндера – с другой. Несмотря на низкий уровень дифференциации между лиственницами Гмелина и Каяндера, отличия по генетической структуре хоть и слабые, но все же наблюдаются, что подтверждают и работы других исследователей (Потенко, Разумов, 1996; Semerikov et al., 1999; Semerikov, Lascoux, 1999). Выявленная слабая генетическая дифференциация между лиственницами

Гмелина и Каяндера, генетическая обособленность популяции из Магаданской области требуют проведения дальнейших популяционно-генетических ис-

следований с включением в анализ большего числа популяций и других, более современных молекулярно-генетических маркеров.

ЛИТЕРАТУРА

- Абаимов А.П., Адрианова И.Ю., Артюкова Е.В. и др.** Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. Новосибирск, 2010. 160 с.
- Айала Ф.** Введение в популяционную и эволюционную генетику. М., 1984. 230 с.
- Бобров Е.Г.** Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.
- Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е.** Руководство по исследованию древесных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. Гомель, 1988. 66 с.
- Гончаренко Г.Г., Силин А.Е.** К вопросу о генетической изменчивости и дифференциации лиственницы курильской (*Larix kurilensis* Mayr.) и лиственницы японской (*Larix kaempferi* Sarg.) // Докл. РАН. 1997. Т. 354, № 6. С. 835–838.
- Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Реунова Г.Д., Адрианова И.Ю., Журавлев Ю.Н.** Генетическая изменчивость и популяционная структура лиственниц Приморского края // Лесоведение. 2004. № 6. С. 34–41.
- Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П., Милотин Л.И., Кузнецова Г.В., Ирошников А.И., Воробьев В.Н., Воробьева Н.А.** Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *P. sibirica*. Сообщ. IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // Генетика. 1989. Т. 25, № 11. С. 2009–2032.
- Ларионова А.Я., Яхнева (Орешкова) Н.В.** Наследование аллозимных вариантов у лиственницы Гмелина // Хвойные бореальной зоны. 2003. Вып. 1. С. 60–66.
- Ларионова А.Я., Яхнева (Орешкова) Н.В., Кузьмина Н.А.** Генетическая изменчивость лиственницы сибирской в Нижнем Приангарье // Лесоведение. 2003. № 4. С. 17–22.
- Ларионова А.Я., Яхнева (Орешкова) Н.В., Абаимов А.П.** Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лиственницы Гмелина в Эвенкии (Средняя Сибирь) // Генетика. 2004. Т. 40, № 9. С. 1370–1377.
- Орешкова Н.В.** Аллозимный полиморфизм ферментов лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.) // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. XXV, № 1–2. С. 160–167.
- Орешкова Н.В.** Генетическая дифференциация лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII, № 1–2. С. 147–153.
- Полежаева М.А.** Генетическая изменчивость цитоплазматических маркеров и биогеография лиственниц (*Larix* Mill., *Pinaceae*) Дальнего Востока России: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2010. 137 с.
- Потенко В.В., Разумов П.Н.** Генетическая изменчивость и популяционная структура лиственницы даурской на территории Хабаровского края // Лесоведение. 1996. № 5. С. 11–18.
- Семериков В.Л.** Оценка генетической изменчивости лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) // Материалы совещ. “Вид и его продуктивность в ареале”. СПб., 1993. С. 332–334.
- Семериков В.Л.** Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Larix* Mill.: Дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2007. 260 с.
- Семериков В.Л., Матвеев А.В.** Изучение генетической изменчивости лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) по изоферментным локусам // Генетика. 1995. Т. 31, № 8. С. 1107–1113.
- Сурсо М.В.** Генетический полиморфизм популяций хвойных Европейского Севера // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1. С. 389–393.
- Тимерьянов А.Ш., Шигапов З.Х., Янбаев Ю.А.** Генетическая изменчивость лиственницы Сукачева на Южном Урале. I: Механизм генного контроля изоферментных систем // Генетика. 1994. Т. 30, № 9. С. 1243–1247.
- Тимерьянов А.Ш., Старова Н.В., Бахтиярова Р.М.** Генетическая изменчивость лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) на Южном Урале. II: Уровни изоферментной изменчивости в природных популяциях // Генетика. 1996. Т. 32, № 2. С. 267–271.
- Шигапов З.Х., Путенихин В.П., Шигапова А.Ш., Уразбахтина К.А.** Генетическая структура уральских популяций лиственницы Сукачева // Генетика. 1998. Т. 34, № 1. С. 65–74.
- Шурхал А.В., Подогас А.В., Семериков В.Л., Животовский Л.А.** Аллозимный полиморфизм лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) // Генетика. 1989. Т. 25, № 10. С. 1899–1901.
- Adams W.T., Joly R.I.** Genetics of allozyme variants in Loblolly Pine // Heredity. 1980. V. 71. P. 33–40.
- Brewer G.J.** Introduction to isozyme techniques. N.Y.; L., 1970. 186 p.
- Cheliak W.M., Pitel J.A.** Inheritance and linkage of allozymes in *Larix laricina* // Silvae Genet. 1985. V. 34. P. 142–148.
- Cheliak W.M., Wang J., Pitel J.A.** Population structure and genic diversity in tamarack, *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch // Can. J. For. Res. 1988. V. 18. P. 1318–1324.
- Felsenstein J.** PHYLIP – Phylogeny Inference Package (Version 3.2) // Cladistics. 1989. V. 5. P. 164–166.
- Fins L., Seeb L.W.** Genetic variation in allozymes of western larch // Can. J. Forest. 1986. V. 16. P. 1013–1018.
- Guries R.P., Ledig F.T.** Gene diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Evolution. 1982. V. 36. P. 387–402.
- Lewandowski A., Mejnartowicz L.** Inheritance of allozymes in *Larix decidua* Mill. // Silvae Genet. 1990. Bd. 39. S. 184–188.
- Lewandowski A., Mejnartowicz L.** Levels and patterns of allozyme variation in some European larch (*Larix decidua*) populations // Hereditas. 1991. V. 115, No. 3. P. 221–226.

- Lewandowski A., Berczyk J., Mejnartowicz L.** Genetic structure and the mating system in an old stand of polish larch // *Silvae Genet.* 1991. Bd. 40. S. 75–79.
- Liu Z., Knowles P.** Patterns of allozyme variation in tamarack (*Larix laricina*) from northern Ontario // *Can. J. Bot.* 1991. V. 69. P. 2468–2474.
- Majer J.** Genetic variability in European larch (*Larix decidua* Mill.) // *Ann. Sci. For.* 1992. V. 49. P. 39–47.
- Manchenko G.P.** Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels. CRC Press, Ins. 1994. 574 p.
- Mantel N.** The detection of disease clustering and a generalized regression approach // *Cancer Research.* 1967. No. 27. P. 209–220.
- Markert C.L., Faulhaber I.** Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish // *J. Exp. Zool.* 1965. V. 159, No. 2. P. 319–332.
- Nei M.** Genetic distance between populations // *Amer. Natur.* 1972. V. 106. P. 283–291.
- Oreshkova N.V., Larionova A.Ya., Milyutin L.I., Abaimov A.P.** Genetic diversity, structure and differentiation of Gmelin larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) populations from Central Evenkia and Eastern Zabaikalje // *Eurasian J. Forest Res.* 2006. V. 9-1. P. 1–8.
- Peakall R., Smouse P.E.** GenAlEx V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecular Ecology Notes.* 2006. V. 6, No. 1. P. 288–295.
- Polezhaeva M.A., Lascoux M., Semerikov V.L.** Cytoplasmic DNA variation and biogeography of *Larix* Mill. in Northeast Asia // *Molecular Ecology.* 2010. V. 19. P. 1239–1252.
- Ridgway G.J., Sherburne S.W., Lewis R.D.** Polymorphism in the Esterases of Atlantic Herring // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1970. V. 99. P. 147–151.
- Semerikov V.L., Lascoux M.** Genetic relationships among Eurasian and American *Larix* species based on allozymes // *Heredity.* 1999. V. 83. P. 62–70.
- Semerikov V.L., Semerikov L.F., Lascoux M.** Intra- and interspecific allozyme variability in Eurasian *Larix* Mill. species // *Heredity.* 1999. V. 82. P. 193–204.
- StatSoft I. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 1998.
- Timerjanov A.S.** Lack of allozyme variation in *Larix sukaczewii* Dyl. from the Southern Urals // *Silvae Genet.* 1997. Bd. 46, H. 2/3. S. 61–64.
- Weir B.C., Cockerham C.C.** Estimating F-statistics for the analysis of population structure // *Evolution.* 1984. V. 38. P. 1358–1370.
- Wright S.** The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating // *Evolution.* 1965. V. 19. P. 355–420.
- Ying L., Morgenstern E.K.** Inheritance and linkage relationships of some isozymes of *Larix laricina* in New Brunswick, Canada // *Silvae Genet.* 1990. Bb. 39, H. 5–6. S. 245–250.
- Ying L., Morgenstern E.K.** The population structure of *Larix laricina* in New Brunswick, Canada // *Silvae Genet.* 1991. Bd. 40, H. 5. S. 180–184.

ХРОМАТОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ *COLURIA GEOIDES (ROSACEAE)*

М.А. Мяделец¹, С.В. Дутова²

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

²Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова, кафедра фундаментальной медицины и гигиены,
655017, Абакан, ул. Ленина, 90, e-mail: coluria@mail.ru

Приведены результаты исследования фенольных соединений *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. методами бумажной, тонкослойной и высокоэффективной жидкостной хроматографии. Установлено 15 соединений фенольной природы, которые представлены флавоноидами, кумаринами и фенолкарбоновыми кислотами. Идентифицированы галловая, протокатеховая и эллаговая кислоты, кумарин, агликоны кверцетин и кемпферол, гликозиды кверцетина и кемпферола. Фенольные соединения в этом растении идентифицированы впервые.

Ключевые слова: *Rosaceae*, *Coluria geoides*, фенольные соединения, БХ, ТСХ, ВЭЖХ.

CHROMATOGRAPHIC STUDY OF THE PHENOLIC COMPOUNDS OF *COLURIA GEOIDES (ROSACEAE)*

M.A. Myadelets¹, S.V. Dutova²

¹The Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolynskaya str., 101, e-mail: MarinaMyadelets@yandex.ru

²Khakas State University, Faculty of fundamental medicine and hygiene,
655017, Abakan, Lenina str., 90, e-mail: coluria@mail.ru

Researches of phenolic compounds *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. by methods PC, TLC and HPLC chromatographies. Contents of 15 compounds of the phenolic nature which are presented of flavonoids, coumarins and phenolcarboic acids was established. The gallic, protocatechuic and ellagic acids, coumarin, aglycons quercetin, kaempferol, glycosides of quercetin and kaempferol was identified. Phenolic compounds in this plant are identified for the first time.

Key words: *Rosaceae*, *Coluria geoides*, phenolic compounds, PC, TLC, HPLC.

ВВЕДЕНИЕ

Coluria geoides (Pall.) Ldb. (колюрия гравилатовидная) – многолетнее короткокорневищное травянистое растение сем. *Rosaceae*, гемизндемик Южной Сибири (Флора Сибири, 1988). Известно как пряно-ароматическое и лекарственное растение. Это ценный эфирнонос – заменитель гвоздичного дерева (*Eugenia caryophyllata* Thunb.), в корнях и корневищах растения накапливается эфирное масло, содержащее 96 % эвгенола (эвгенол включен в отечественную фармакопею). Колюрия гравилатовидная широко используется в народной медицине для лечения воспалительных заболеваний верхних дыхательных путей (Крылов, 1992; Дикорастущие... растения..., 2001). Эфирное масло и водное извлечение из сырья (надземная и подземная части) *C. geoides* проявили выраженную антимикробную активность в отношении золотистого стафилококка и синегнойной палочки (Водолазова и др., 2011). В связи с перспективностью использования *C. geoides* введена в культуру на территории Хакасии М.К. Ворониной

(2002) и в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) Г.П. Семеновой (2007) (Лекарственные растения..., 2011). Урожайность подземных органов с двухлетней плантации составляет 2–3 т/га (сырой массы), семян – 25 кг/га (Новосибирская обл.). При двухлетней культуре можно получить 15 кг/га эвгенола (Растительные ресурсы..., 1987).

Химический состав этого вида изучен недостаточно. Из биологически активных веществ (БАВ) обнаружены кумарины, дубильные вещества, полисахариды, флавоноиды, фенолкарбоновые кислоты, незначительное количество сесквитерпеновых лактонов и полиацетиленовых соединений (Лекарственные растения..., 2011), а также эфирное масло, компонентный состав которого установлен (Горяев, 1952; Водолазова, Ткачев, 2006).

Цель настоящей работы – исследовать в сырье *C. geoides* содержание и состав фенольных соединений, так как это одна из самых значимых групп БАВ лекарственных растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали сырье *Coluria geoides* L. (надземная и подземная части), собранное в фазе цветения на территории Республики Хакасия (Аскизский район, окр. оз. Баланкуль, караганово-злаково-осоковая луговая степь). Для хроматографического исследования брали извлечения, полученные из воздушно-сухого сырья, измельченного до размера частиц 1 мм. Проводили исчерпывающую экстракцию 70- и 40%-м этанолом (Высочина, 2004). Полученные извлечения концентрировали выпариванием растворителя на водяной бане (до уменьшения объема в 2 раза). Хроматографировали на бумаге FN-5 в системах растворителей изопропиловый спирт–муравьиная кислота–вода (2:5:5) (первое направление) и *n*-бутанол–уксусная кислота–вода (40:12:28) (второе направление), наиболее эффективных для разделения фенольных соединений растительного происхождения (Хроматография..., 1962; Запрометов, 1974; Высочина, 2004). Хроматограммы просматривали в видимом и УФ-свете до и после обработки парами аммиака и раствором алюминия хлорида. Идентификацию веществ выполняли по флюоресценции в УФ-свете и сравнивали со стандартными веществами (рутином, кверцетином, миррицетином, кемпферолом, лютеолином, кофейной, галловой, хлорогеновой кислотами).

Анализ веществ кумариновой природы проводили в извлечениях из подземных органов, так как именно в них чаще всего локализуются соединения этой группы. Выделение суммы кумаринов проводили 10%-м этанолом с последующей очисткой и извлечением хлороформом. Качественный состав кумаринов изучали методом тонкослойной хроматографии (ТСХ) на пластинках "Silufol" в хлороформе с использованием качественных реакций для определения веществ кумариновой природы (Химический анализ..., 1983).

Для более детального изучения качественного состава применяли метод высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) как один из самых надежных для определения индивидуальных фенольных соединений (Верниковская, 2011). Для идентификации фенольных соединений использовали экстракты, приготовленные как и в случае бумажной хроматографии (БХ), и стандартные образцы фенолокислот, кумаринов и флавоноидов. Критериями для идентификации компонентов были времена удерживания исследуемых веществ, УФ-спектры, базы данных и обзорные статьи по основным спектральным характеристикам природных соединений.

Для определения содержания флавонолгликозидов в образцах проводили анализ агликонов, образу-

ющихся после кислотного гидролиза соответствующих гликозидов. Для кислотного гидролиза к 0.5 мл водно-этанольного растительного экстракта прибавляли 0.5 мл HCl (2 н) и нагревали на кипящей водяной бане в течение 2 ч. После охлаждения гидролизат разбавляли бидистиллированной водой до объема 5 мл и пропускали через концентрирующий патрон Диапак С16 (ЗАО "БиоХимМак") для освобождения от примесей гидрофильной природы, затем агликоны смывали 96%-м этанолом.

Анализ проб выполняли на аналитической ВЭЖХ-системе, состоящей из жидкостного хроматографа "Agilent 1200" с диодно-матричным детектором и системы для сбора и обработки хроматографических данных ChemStation. Диодно-матричный детектор позволил осуществить детектирование и запись спектров поглощения в диапазоне длин волн 255–370 нм. Разделение осуществляли на колонке Zorbax SB-C18 размером 4.6 × 150 мм с диаметром частиц 5 мкм при градиентном режиме элюирования. В подвижной фазе содержание метанола в водном растворе ортофосфорной кислоты (0.1 %) изменялось от 50 до 52 % за 18 мин. Скорость потока элюента – 1 мл/мин. Объем вводимой пробы – 5 мкл. Температура колонки – 26 °С. Детектирование – при λ 360 (агликоны), 370 нм (гликозиды). Перед использованием подвижную фазу фильтровали через мембранный фильтр с диаметром пор 0.45 мкм. Для приготовления подвижных фаз использовали метанол, ортофосфорную кислоту, бидистиллированную деионизированную воду. Стандартные растворы готовили в концентрации 10 мкг/мл.

Количественное определение неидентифицированных соединений проводилось в пересчете на государственный стандартный образец (ГСО) кверцетина.

Определение индивидуальных компонентов проводили по методу внешнего стандарта как наиболее оптимальному для хроматографического анализа многокомпонентных смесей. Содержание индивидуальных компонентов (C_x) вычисляли по формуле (%) (Храмова, Комаревцева, 2008)

$$C_x = C_{ст} \times S_1 \times V_1 \times V_2 \times 100 / S_2 \times M \times (100 - B),$$

где $C_{ст}$ – концентрация соответствующего раствора ГСО, мкг/мл; S_1 – площадь пика компонента в анализируемой пробе; S_2 – площадь пика ГСО; V_1 – объем элюата после вымывания фенольных соединений с концентрирующего патрона, мл; V_2 – общий объем экстракта, мл; M – масса навески, мг; B – влажность сырья, %.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Методом двумерной хроматографии в сырье *Coluria geoides* (надземная и подземная части) обнаружили не менее 17 веществ фенольной природы (рис. 1).

В УФ-свете большинство зон адсорбции имели желтую и светло-желтую окраску, характерную для

флавонолов и их 7-гликозидов (табл. 1). Одно вещество имело желто-коричневую окраску, что свойственно для флавонов, флавонол-3-гликозидов, флаванонов и халконов. Пять веществ проявились в виде зон адсорбции с голубой, фиолетовой, сине-фиолето-

Таблица 2

Хроматографическая характеристика веществ кумариновой природы подземных органов *C. geoides*

Но- мер пятна	Rf	Окраска в видимом свете	Свечение в УФ		Окраска после обработки диазоре- активом
			до прояв- ления	после прояв- ления	
1	0.07	Желто- коричневая	–*	Желтое	Коричневая
2	0.09	Бледно- желтая	–	–	Оранжево-красная
3	0.13	»	–	Желтое	Коричневая
4	0.21	–	–	–	Бледно-коричневая
5	0.32	Желто- коричневая	Желтая	Ярко- желтая	Коричневая
6	0.64	–	–	–	Бледно-коричневая
7	0.82	Светло- красная	–	–	Вишневая

* Прочерк – отсутствие свечения.

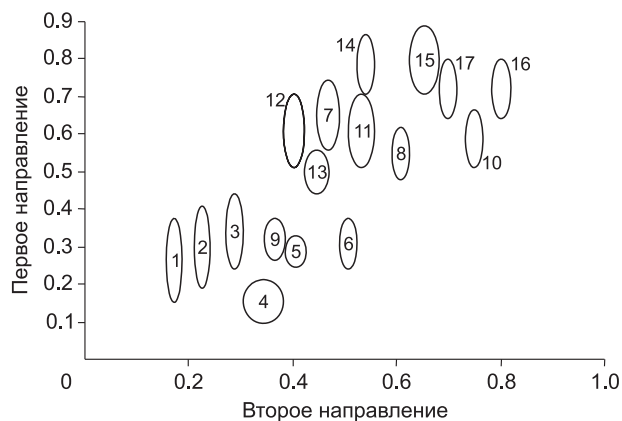


Рис. 1. Схема хроматограммы фенольных соединений *C. geoides*:

I направление – система изопропанол–муравьиная кислота–вода (2:5:5); II направление – система *n*-бутанол–уксусная кислота–вода (40:12:28). 1–17 – номера пятен.

вой, бирюзовой флуоресценцией. Подобную окраску могут давать кумарины, фенолкарбоновые кислоты и некоторые флавоноиды (изофлавоны, флавоон-5-гликозиды).

Таблица 1

Хроматографическая характеристика веществ фенольной природы *C. geoides*

Номер пятна	Rf ₁	Rf ₂	Свечение в УФ		
			до прояв- ления	после обработ- ки NH ₄ OH	после обработ- ки 5%-м спир- товым раство- ром AlCl ₃
1	0.25	0.17	Желтое	Желтое	Усиление окраски
2	0.28	0.22	То же	»	»
3	0.33	0.29	»	Фиолетовое	Желтое
4	0.15	0.34	Фиолетовое	Усиление окраски	Фиолетовое
5	0.28	0.50	Желтое	Желтое	Усиление окраски
6	0.35	0.53	То же	»	»
7	0.63	0.47	»	Желто- коричневое	Желто- коричневое
8	0.54	0.61	»	»	Желтое
9	0.30	0.40	Светло- желтое	Желтое	Усиление окраски
10	0.56	0.75	То же	Светло- фиолетовое	Фиолетовое
11	0.60	0.53	»	Желтое	Усиление окраски
12	0.60	0.40	Желто- коричневое	»	»
13	0.51	0.45	Голубое	Фиолетовое	Желтое
14	0.77	0.54	Фиолетовое	Желто- коричневое	Желто- коричневое
15	0.81	0.66	Сине- фиолетовое	Голубое	Фиолетовое
16	0.72	0.80	»	Фиолетовое	Голубое
17	0.71	0.70	Бирюзовое	Синее	Усиление окраски

Таблица 3

Характеристика и содержание фенольных соединений, обнаруженных в сырье *C. geoides*

Соединение	Время удержи- вания (t _R), мин	Спект- ральные данные (λ _{max}), нм	Количественное со- держание, % от мас- сы абс.-сух. сырья	
			Надзем- ная часть	Подзем- ная часть
<i>Экстракты до кислотного гидролиза</i>				
1. Галловая кислота	1.86	220, 280	10.13	0.15
2. Соединение I	4.47	250, 330	0.56	0.66
3. Соединение II	5.26	250, 320	0.29	0.18
4. Кумарин	13.52	215, 275	0.74	–*
5. Соединение III	18.52	215, 275	1.14	2.69
6. Соединение IV	22.26	220, 275	1.56	–
7. Соединение V	32.61	–	1.43	–
8. Соединение VI	35.85	–	0.91	0.11
9. Кверцетин	40.57	–	0.49	–
10. Соединение VII	43.99	–	0.12	0.17
11. Кемпферол	47.63	–	0.23	0.03
<i>Экстракты после кислотного гидролиза</i>				
12. Соединение VIII	1.37	220, 280	9.39	0.87
13. Протокатеховая кислота	1.75	210, 240, 280	1.51	1.22
14. Соединение IX	2.48	210, 250, 295	0.25	0.61
15. Эллаговая кислота	3.86	255, 370	5.26	1.01
16. Кверцетин	5.85	256, 370	0.42	0.24
17. Кемпферол	11.08	–	0.39	0.07

* Прочерк означает отсутствие соединения в исследуемом образце либо спектральные данные соединения не получены.

Методом ВЭЖХ в выбранных условиях хроматографического разделения в сырье *C. geoides* установлено не менее 15 соединений фенольной природы (табл. 3), 6 из которых (соединения VIII, IX, протокатеховая, эллаговая кислоты, агликоны кверцетин и кемпферол) были обнаружены в экстрактах после кислотного гидролиза. В экстрактах, не подвергавшихся кислотному гидролизу, отмечено 11 соединений. В подземных органах *C. geoides* выявлено только 7.

По времени удерживания стандартных веществ и по УФ-спектрам четыре соединения идентифицированы как гликозиды кверцетина, кемпферола, кумарин и галловая кислота, наличие которой подтверждено методом внутреннего стандарта (рис. 2, 3).

Неидентифицированные компоненты (соединения I–VII) были зарегистрированы на длине волны 360, 370 нм, что позволяет отнести их к группе феноль-

ных соединений. Соединения I, II имеют УФ-спектры, характерные для флавонов, флавонолов и веществ кумариновой природы (Клышев и др., 1978). Возможность определения других хроматографических пиков фенольных соединений образцов *C. geoides* была ограничена имеющимся набором индивидуальных фенольных соединений в качестве образцов сравнения.

Далее анализировались экстракты *C. geoides* после кислотного гидролиза. В результате выявлено еще четыре соединения. Из них идентифицированы протокатеховая и эллаговая кислоты. Неидентифицированные соединения VIII, IX можно отнести к фенолкарбоновым кислотам, так как их максимумы поглощения были зарегистрированы на длине волны 270 нм (рис. 4), а на 360, 370 нм пики этих соединений были отрицательными (рис. 5, 6). Принадлежность к фенолкарбоновым кислотам подтверждают и полученные

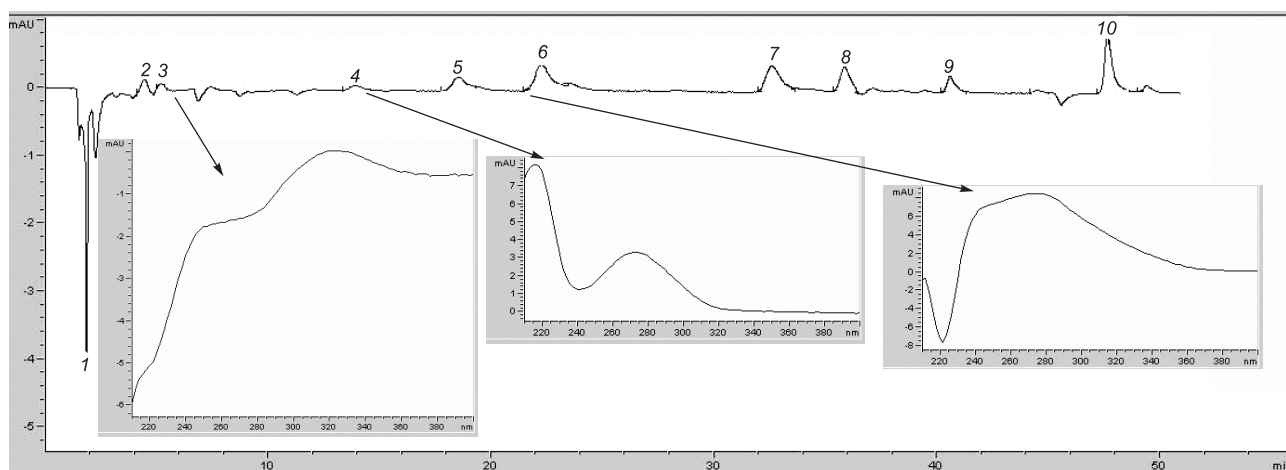


Рис. 2. Хроматограмма извлечения *C. geoides* (надземная часть) при 360 нм:

1 – галловая кислота ($t_R = 1.86$); 2 – соединение I ($t_R = 4.47$); 3 – соединение II ($t_R = 5.26$); 4 – кумарин ($t_R = 13.52$); 5 – соединение III ($t_R = 18.52$); 6 – соединение IV ($t_R = 22.26$); 7 – соединение V ($t_R = 32.61$); 8 – соединение VI ($t_R = 35.85$); 9 – кверцетин ($t_R = 0.58$); 10 – кемпферол ($t_R = 47.63$). Здесь и далее t_R в мин.

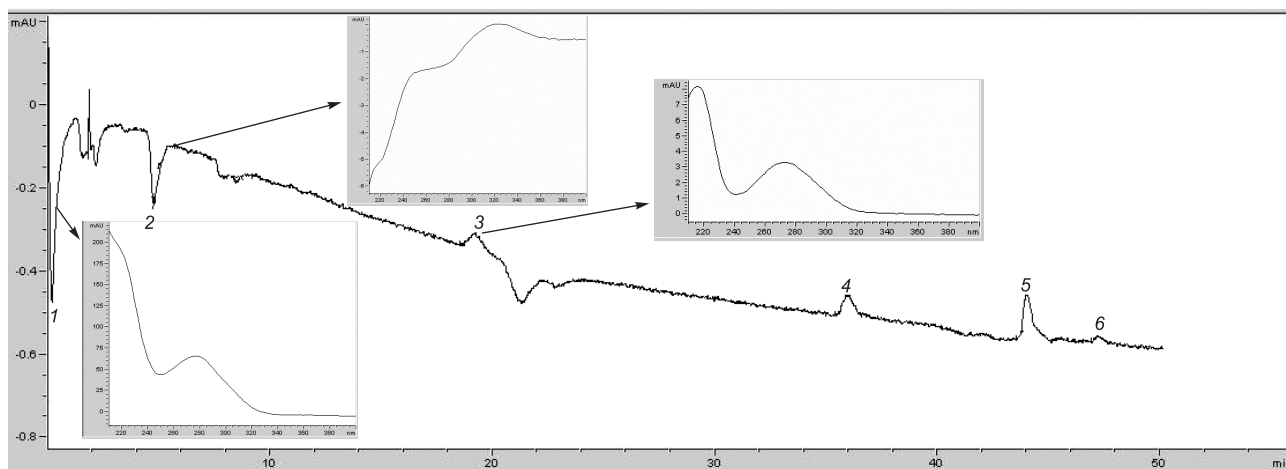


Рис. 3. Хроматограмма извлечения *C. geoides* (подземная часть) при 360 нм:

1 – галловая кислота ($t_R = 1.87$); 2 – соединение I ($t_R = 4.75$); 3 – соединение III ($t_R = 19.24$); 4 – соединение VI ($t_R = 35.93$); 5 – соединение VII ($t_R = 43.99$); 6 – кемпферол ($t_R = 47.18$).

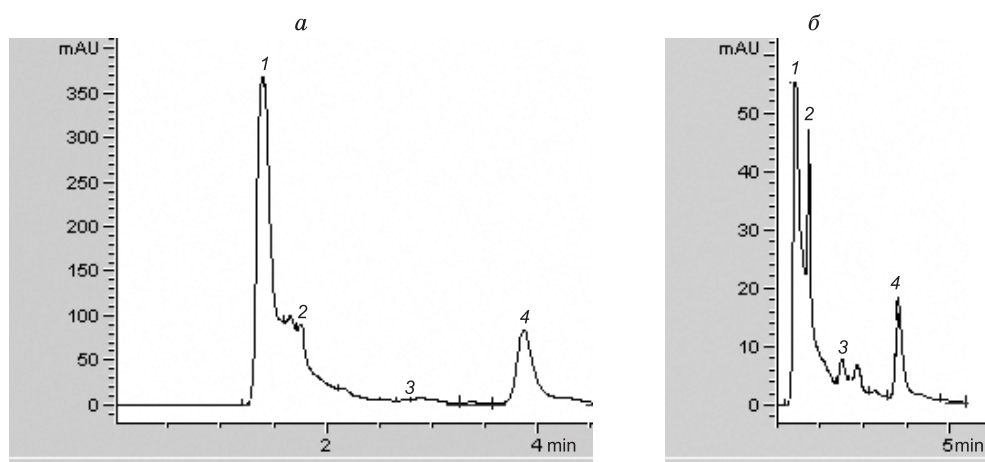


Рис. 4. Фрагменты хроматограмм извлечений *C. geoides* при 270 нм:
a – надземная часть; *б* – подземная часть. 1 – соединение VIII; 2 – протокатеховая кислота; 3 – соединение IX; 4 – эллаговая кислота.

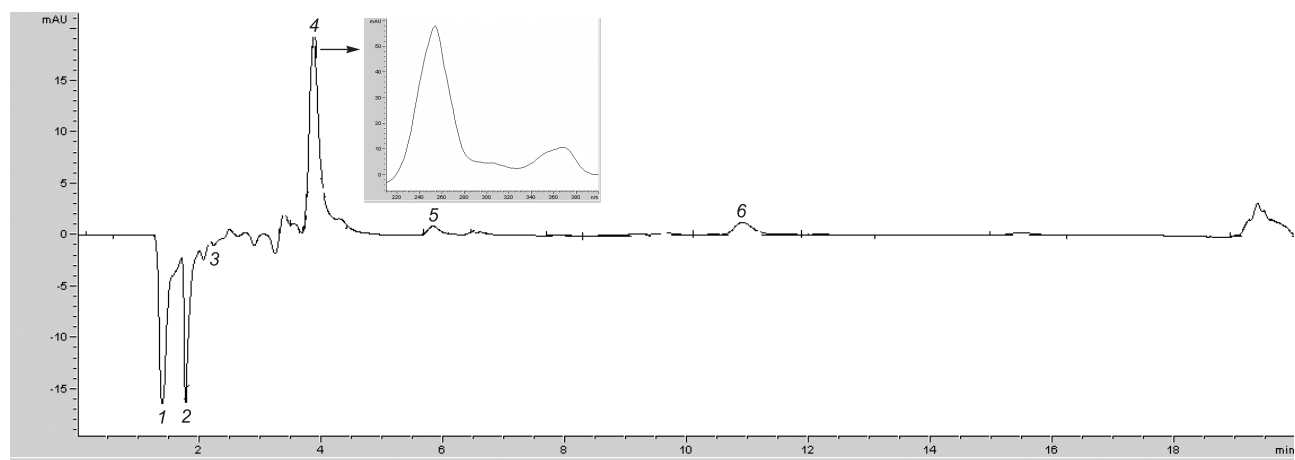


Рис. 5. Хроматограмма извлечения *C. geoides* (надземная часть) при 370 нм:
 1 – соединение VIII ($t_R = 1.38$); 2 – протокатеховая кислота ($t_R = 1.75$); 3 – соединение IX ($t_R = 2.40$); 4 – эллаговая кислота ($t_R = 3.86$);
 5 – кверцетин ($t_R = 5.83$); 6 – кемферол ($t_R = 10.91$).

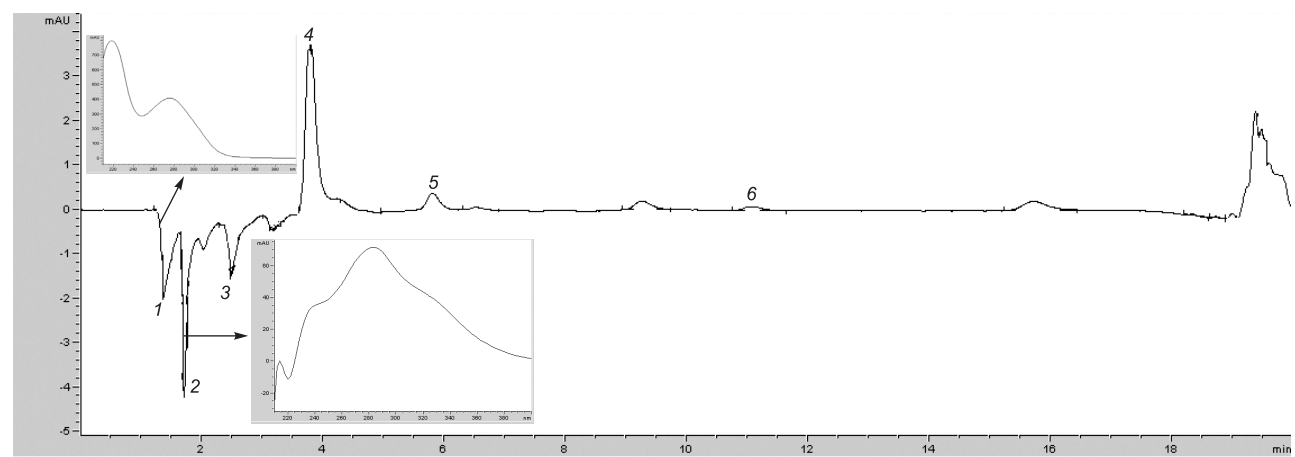


Рис. 6. Хроматограмма извлечения *C. geoides* (подземная часть) при 370 нм:
 1 – соединение VIII ($t_R = 1.40$); 2 – протокатеховая кислота ($t_R = 1.71$); 3 – соединение IX ($t_R = 2.49$); 4 – эллаговая кислота ($t_R = 3.83$);
 5 – кверцетин ($t_R = 5.85$); 6 – кемферол ($t_R = 11.08$).

УФ-спектры. Кроме того, по времени удерживания и спектральным характеристикам соединение IX сходно с ГСО ванилиновой кислоты.

Сравнивая процентное содержание кверцетина и кемпферола и их гликозидов, следует отметить, что кверцетин в экстрактах *C. geoides* практически весь находится в связанном виде, а кемпферол – большей частью в виде агликона.

Анализ состава фенольных соединений показал некоторые отличия в компонентном составе над-

земной и подземной частей *C. geoides*. Так, в надземной части обнаружено 15 фенольных соединений, из которых только 12 встречаются в подземных органах. Сравнивая процентное содержание общих для них фенольных соединений, следует отметить, что в большем количестве они содержатся в надземной части *C. geoides*. Особенно четко это прослеживается на количественном содержании галловой и эллаговой кислот, кверцетина, кемпферола.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, методом БХ в сырье *C. geoides* удалось выявить 17 веществ фенольной природы. Методом ТСХ суммы кумаринов из подземных органов *C. geoides* было обнаружено 7 веществ кумариновой

природы. С применением метода ВЭЖХ установлено наличие не менее 15 фенольных соединений, представленных фенолкарбоновыми кислотами, флавоноидами, веществами кумариновой природы.

ЛИТЕРАТУРА

- Верниковская Н.А.** Хроматографическое определение фенольных соединений и флавоноидов: Автореф. дис. ... канд. хим. наук. Краснодар, 2011. 24 с.
- Водолазова С.В., Ткачев А.В.** Антимикробные свойства и химический состав эфирного масла *Coluria geoides* (Pall.) Ldb. // Материалы I(IX) Междунар. конф. мол. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб., 2006. С. 141.
- Водолазова С.В., Мяделец М.А., Карпова М.Р., Саранчина Ю.В.** Антимикробная активность эфирных масел и водных извлечений из лекарственных растений Хакасии // Сиб. мед. журн. 2011. Т. 26, № 2, вып. 2. С. 54–58.
- Воронина М.К.** Мониторинг и интродукция редких видов флоры Хакасии в ботаническом саду Абакана // Бюл. Гл. бот. сада РАН. 2002. Вып. 184. С. 90–98.
- Высочина Г.И.** Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных. Новосибирск, 2004. 240 с.
- Горяев М.И.** Эфирные масла флоры СССР. Алма-Ата, 1952. 280 с.
- Дикорастущие** полезные растения России / Отв. ред. А.Л. Буданцев, Е.Е. Лесновская. СПб., 2001. 663 с.
- Запроматов М.Н.** Основы биохимии фенольных соединений. М., 1974. 248 с.
- Клышев Л.К., Бандюкова В.А., Алюкина Л.С.** Флавоноиды растений (распространение, физико-химические свойства, методы исследования). Алма-Ата, 1978. 220 с.
- Крылов Г.В.** Травы жизни и их искатели. Томск, 1992. 390 с.
- Лекарственные** растения Хакасии / Под ред. С.В. Водолазовой. Абакан, 2011. 164 с.
- Растительные ресурсы СССР:** Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Hydrangeaceae–Haloragaceae*. Л., 1987. 326 с.
- Семенова Г.П.** Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск, 2007. 408 с.
- Флора Сибири.** *Rosaceae*. Т. 8. Новосибирск, 1988. 200 с.
- Химический анализ** лекарственных растений: Учеб. пособие для фармац. вузов / Е.Я. Ладыгина, Л.Н. Сафронич, В.Э. Отряшенкова и др.; под ред. Н.И. Гринкевич, Л.Н. Сафронич. М., 1983. 176 с.
- Храмова Е.П., Комаревцева Е.К.** Изменчивость флавоноидного состава листьев *Potentilla fruticosa* (*Rosaceae*) разных возрастных состояний в условиях Горного Алтая // Раст. ресурсы. 2008. Т. 44, № 3. С. 96–102.
- Хроматография** на бумаге / Под ред. И.М. Хайса, К. Мацэка. М., 1962. 871 с.

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
ASTRAGALUS AUSTROSIBIRICUS (FABACEAE) В ГОРНОМ АЛТАЕ**

Е.В. Жмудь

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

Изучена изменчивость морфологических признаков растений *Astragalus austrosibiricus* (Fabaceae) на разной высоте над уровнем моря в разные годы наблюдений. Показан диапазон морфологической изменчивости в разных эколого-географических условиях, выявлен комплекс признаков, характеризующихся высокими коэффициентами корреляции, и установлена степень влияния изученных факторов на изменчивость отдельных морфологических признаков.

Ключевые слова: ценопопуляции, *Astragalus austrosibiricus* (астрагал южносибирский), изменчивость морфологических признаков, корреляции, факторный анализ.

**VARIABILITY OF ASTRAGALUS AUSTROSIBIRICUS (FABACEAE)
MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN ALTAI MOUNTAINS**

E.V. Zhmud

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

The variability of the morphological features of plants *Astragalus austrosibiricus* (Fabaceae) at different heights above sea level in different years of observations was studied. The range of morphological variability in different ecological and geographical conditions was shown. The complex of traits was revealed, which are characterized by high correlation coefficients and by set the degree of influence factors on the variability of some studied morphological attributes.

Key words: local populations, *Astragalus austrosibiricus*, the variability of morphological features, correlations, factor analysis.

ВВЕДЕНИЕ

Рациональное использование перспективных растений природной флоры должно базироваться на основе выявления их эколого-морфологических особенностей. Одним из перспективных кормовых и лекарственных растений в Горном Алтае является Астрагал южносибирский (*Astragalus austrosibiricus* Schischk.). Этот вид перспективен в кормовом отношении, так как рядом авторов отмечена его высокая поедаемость. Ранневесеннее отрастание и образование второй генерации листьев обуславливают использование вида в качестве пастбищно-сенокосного (Кормовые растения..., 1951; Пленник, 1976). В надземной части растений *A. austrosibiricus* найдены биологически активные вещества, что обуславливает их применение в народной медицине (Киселева и др., 1991; Растительные ресурсы..., 2010).

Ранее в Горном Алтае была описана жизненная форма, определен тип онтогенеза *A. austrosibiricus*, выявлены количественные и качественные признаки, характеризующие онтогенетические состояния расте-

ний, исследована структура 9 ценопопуляций (ЦП) и некоторые эколого-морфологические особенности растений в зависимости от приуроченности к определенным эколого-географическим условиям (Жмудь, Нозирова, 2002). На примере 8 ЦП вида показано, что растения, приуроченные к разным эколого-географическим условиям, достоверно отличались рядом морфологических признаков. Было выявлено, что крупными размерами характеризовались особи в степном поясе растительности и росшие на увлажненном субстрате на берегу реки. Минимальными были размеры особей, произраставших в пределах лесного пояса на высоте 1500 м над уровнем моря (Жмудь, Дорогина, 2005). Р.Я. Пленник (1976) отмечала, что растения *A. austrosibiricus* в Горном Алтае встречаются в широком диапазоне экологических условий, иногда в довольно большом обилии (cop1–cop2).

Цель настоящей работы – изучить изменчивость морфологических признаков *A. austrosibiricus* в Горном Алтае на разных высотах над уровнем моря в раз-

ные годы наблюдений. Задача нашего исследования заключалась в выявлении основных факторов изменчивости растений в Горном Алтае – высоты над уровнем моря и изменчивости растений по годам, диапа-

зона варьирования морфологических признаков растений вида в целом и морфологической структуры их побегов в зависимости от приуроченности к разным эколого-географическим условиям.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эколого-морфологические особенности растений *A. austrosibiricus* изучали в выборках (10–15 растений) 15 ЦП (исследовано около 200 растений), описанных в разных эколого-географических условиях Горного Алтая и Республики Бурятия в 2001–2011 гг. (табл. 1). Исследованные растения находились в средневозрастном генеративном состоянии в фазе цветения–начала плодоношения. Измерялись девять морфологических признаков: диаметр каудекса, число генеративных и вегетативных побегов у особей; на генеративных побегах изучены такие признаки, как длина побегов, длина и ширина листочков и соцветий, число междоузлий (метамеров), листьев, боковых побегов и соцветий. Статистическая обработка данных (вычисление средней величины признака (M), ее ошибки (m), коэффициента вариации (Cv , %) и факторный анализ) проведена с использованием пакета программ “MS Excel”. Факторный анализ сделан по схеме, предложенной П.Ф. Рокицким (1973).

Градациями фактора служили разные высоты над уровнем моря (выс. над ур. м.), которых насчитывалось в разных случаях от 8 до 11 в зависимости от проведенных измерений морфологических признаков, что отражено на рис. 2, 3. Величины морфологических признаков исследованы в популяциях на высотах 600–2150 м над ур. м. За границу отдельного фактора принимали разницу высот 100 ± 50 м. При исследовании влияния года измерений на внутривидовую изменчивость группирующим фактором было проведение исследований популяций вида в течение определенного года. Графики построены с использованием пакета программ “Statistica 8”. На графиках показаны средние величины морфологических признаков и их ошибки. В настоящей работе рассмотрены значительные и сильные (по классификации Г.Ф. Лакина (1973)) линейные корреляции морфологических признаков, составлявшие величину $r > 0.5$. Менее значительные корреляционные связи в работе

Таблица 1

Характеристика местообитаний ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* в 2001–2011 гг.

№ п/п	Номер популяции; год сбора; район исследований	Высота над уровнем моря; экспозиция склона	Фитоценоз
1	1-01; 2001 г.; Горный Алтай (ГА), Улаганский р-н, долина р. Чулышман, окр. с. Коо	600 м; левый берег реки	Тополево-березовое редколесье на каменистом берегу реки с караганой и кизильником
2	2-01; 2001 г.; ГА, Улаганский р-н, берег р. Башкаус в устье р. Чулышман	600 м	Сосново-березовое редколесье на каменистом берегу реки
3	5-01; 2001 г.; ГА, Улаганский р-н, долина р. Кубадру, подъем на Улаганский перевал	1500 м; склон южной экспозиции	Опушка лиственничного редколесья; остепненный луг на щебнистом склоне
4	1-02; 2002 г.; ГА, Улаганский р-н, окр. пос. Язула	1000 м; склон южной экспозиции	Разнотравный луг на поляне лиственничного редколесья с редкими валунами
5	3-02; 2002 г.; ГА, Улаганский р-н, 48-й км по дороге из Язулы на Саратан	1800 м; каменистый склон южной экспозиции	Остепненный луг под пологом лиственничного редколесья с валунами в долине р. Йолду
6	4-02; 2002 г.; ГА, Улаганский р-н, зимовье Карасу в верховье р. Башкаус	1600 м; склон южной экспозиции	Остепненный луг на поляне лиственничного леса
7	6-02; 2002 г.; ГА, Улаганский р-н, окр. с. Балыктуюль	1500 м	Разнотравно-злаковый луг на поляне лиственничного редколесья
8	9-02; 2002 г.; ГА, Улаганский р-н, дол. р. Кубадру, подъем на Улаганский перевал	1500 м; склон южной экспозиции	Злаково-разнотравный луг на опушке елово-лиственничного леса
9	1-03; 2003 г.; ГА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кокоря.	1700 м; обочина дороги	Разнотравно-бобово-злаковый остепненный луг
10	4-03; 2003 г.; ГА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Джазгор, лев. бер. р. Аргут, степь Самаха	1600 м	Под пологом лиственничника с северной его стороны; остепненный луг
11	2-09; 2009 г.; ГА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Бельгир	2150 м; склон северо-западной экспозиции	Парковый лиственничный лес; выпас
12	4-09; 2009 г.; ГА, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кызыл-Таш	1680 м; правый берег р. Ак-Туру	Злаково-разнотравный луг на опушке лиственничного леса
13	9-09; 2009 г.; ГА, Онгудайский р-н, окр. д. Кулада	1170 м; склон юго-восточной экспозиции	Злаково-разнотравная степь с каменистыми выходами
14	15-09; 2009 г.; Бурятия, Тункинский р-н, окр. д. Зун-Мурино	700 м	Правый берег р. Хын-Горхон
15	3-11; 2011 г.; ГА, Онгудайский р-н, перевал Чике-Таман	1050 м; склон северо-западной экспозиции	Остепненный луг под пологом разреженного лиственничника

не приводятся. Коэффициент варьирования признаков обсуждается с учетом следующих критериев: от 0 до 4 % – небольшое варьирование; 5–44 % – нормальное; 45–64 % – большое; 65–84 % – очень большое; 85–104 % – сверхбольшое, 105 % и выше – аномальное

(Зайцев, 1984). Использованные для описания морфологического строения побегов и соцветий термины даны в трактовке П.Ю. Жмылева с соавт. (2005), Т.В. Кузнецова с соавторами (1992), Ал.А. Федорова и З.Т. Артюшенко (1979).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Астрагал южносибирский – моноцентрическое каудексообразующее растение (рис. 1). Произрастает в сухих, орошаемых, опустыненных, крупнодерновинных степях, по галечникам, каменистым склонам и берегам рек и оврагов (Пленник, 1976; Выдрина, 1994). У генеративных растений формируются удлиненные орто- или плагиотропные побеги, ветвящиеся в благоприятных условиях. Нарастание побегов моноподиальное. Побеги обогащения образуются, как правило, в базальной части годовичного побега. Система годовичного генеративного побега также включает соцветия, представляющие собой брактеозную кисть, развивающиеся в апикальной части побега и закладывающиеся обычно в пазухах верхних листьев. В неблагоприятных условиях побеги *A. austrosibiricus* не ветвятся. Морфологические особенности побегов растений этого вида тесно связаны с эколого-географическими условиями произрастания.

Нами установлено, что особи этого вида произрастают в различных эколого-географических условиях. Особи вида исследованы нами в Горном Алтае на каменистых берегах рек, на полянах и опушках лиственничников и смешанных лесов, на разнотравных и остепненных лугах, в каменистых степях, на склонах южной и северо-западной экспозиций на различных высотах над уровнем моря (см. табл. 1). Ис-

следования показали, что растения характеризовались достаточно широкой амплитудой изменчивости морфологических признаков. Так, значения длины побегов у растений разных ЦП вида отличались в 5.6 раза, диаметр каудекса и число сформированных междоузлий осевых побегов – в 8 раз, длина и ширина листочка – в 6.7 и 3.7 раза соответственно, длина и ширина соцветий – в 6.5 и 4.7 раза, число листьев – в 9 раз, соцветий – в 6 раз. Наиболее ощутимыми были колебания величин числа генеративных и вегетативных побегов у особей в разных эколого-географических условиях, различавшиеся в 34 и 55 раз соответственно (табл. 2). Для растений вида в целом варьирование большинства морфологических признаков было нормальным. Это такие признаки, как длина побега, диаметр каудекса, размер листочков и соцветий, число листьев и междоузлий. Большим было варьирование числа генеративных побегов у растений и числа соцветий на побегах. Очень сильно изменялись числа вегетативных побегов у особей и числа боковых побегов на осевых генеративных. Побеги обогащения развивались у растений только в благоприятных условиях, чем и объясняется, возможно, большое варьирование их числа на осевых побегах особей разных ЦП (см. табл. 2). Так, например, на годовичных побегах особей в популяциях № 4-03 и 3-11 побеги обогащения



Рис. 1. Общий вид *Astragalus austrosibiricus* в Горном Алтае.

Таблица 2

**Величина морфологических признаков растений
Astragalus austrosibiricus в Горном Алтае (n = 171–210)**

Признак	M	m	Cv, %	max	min
Длина побега, см	30.27	0.68	31.53	68.70	12.00
Диаметр каудекса, см	5.77	0.15	33.77	12.00	1.50
Длина листочка, см	1.65	0.04	30.72	4.00	0.60
Ширина листочка, см	0.53	0.01	25.98	1.10	0.30
Длина соцветия, см	4.00	0.10	32.32	7.80	1.20
Ширина соцветия, см	1.50	0.03	27.08	2.80	0.60
Число:					
междоузлий	3.00	0.09	44.04	8.00	1.00
боковых побегов	0.91	0.11	174.89	7.00	0.00
листьев	3.72	0.08	31.91	9.00	1.00
побегов вегетативных	10.55	0.62	76.61	55.00	0
побегов генеративных	11.41	0.49	56.71	34.00	1.00
соцветий на побеге	1.82	0.07	51.33	6.00	1.00

не были сформированы. Общим для этих местообитаний было плотное затенение растений, в первом случае – пологом густого лиственничника, во втором – тенью склона северо-западной экспозиции.

Корреляционный анализ показал, что некоторые морфологические признаки в растениях *A. austrosibiricus* были тесно взаимосвязаны. Так, диаметр каудекса в значительной степени определялся числом генеративных побегов у особей. Это связано, вероятно, с их большей мощностью, так как вегетативные побеги у растений этого вида часто были развиты слабо. Листочки сложного листа в зависимости от условий также изменялись в размерах пропорционально, так как их длина тесно связана с шириной. Кроме того, у растений этого вида с высокими побегами отмечены более длинные листочки. Сильной степенью взаимосвязи отличались такие параметры, как число междоузлий, листьев, боковых побегов и соцветий на годовичном побеге (табл. 3), которые пропорционально изменялись в зависимости от высоты над уровнем моря.

Таблица 3

**Значительные и сильные корреляционные связи
морфологических признаков растений
*Astragalus austrosibiricus***

Признак	Коэффициент корреляции	
Диаметр каудекса	Число генеративных побегов	0.527 ± 0.006
Длина листочка	Ширина листочка	0.67 ± 0.001
	Высота побегов	0.659 ± 0.070
Число междоузлий	Число листьев	0.545 ± 0.003
	Число боковых побегов	0.765 ± 0.001
»	Число соцветий на побеге	0.706 ± 0.001
	»	»

Дисперсионный анализ показал, что изменчивость морфологических признаков зависела как от высоты над уровнем моря, так и от года наблюдений (табл. 4). Нами выявлено, что величина большинства исследованных морфологических признаков варьировала в зависимости от произрастания особей на той или иной высоте над уровнем моря. Изменчивость таких признаков, как длина побегов, число листьев и междоузлий, зависела исключительно от высоты над уровнем моря. Анализ признаков, обладающих сопряженной изменчивостью, показал следующее. На высотах 600–1000 м над ур. м. годовичные побеги растений исследуемого вида формировали 7–8 метамеров, до 4 боковых побегов, 5–6 листьев и 2–4 соцветия. Длина листочков колебалась от 11 до 25 мм. На высотах выше 1170 м амплитуда изменчивости практически всех исследованных признаков становилась меньше. Так, в этом случае побег состоял из 2–4 метамеров, на нем развивались 3–4 листа, 1 боковой побег и уже только 1–2 соцветия (рис. 2, а). Длина листочка изменялась у растений этих популяций в пределах 8–18 мм (см. рис. 2, в). В небольшой степени зависели от высоты над уровнем моря такие высоко сопряженные между собой признаки растений *A. austrosibiricus*, как диаметр каудекса и число генеративных побегов у особей (см. рис. 2). Вероятно, на эти параметры большее влияние оказывают микроэкологические условия – субстрат или наличие выпаса.

Анализ варьирования средних величин признаков по годам показал, что только диаметр каудекса и

Таблица 4

Степень влияния и оценка достоверности влияния на изменчивость морфологических признаков фактора приуроченности растений *Astragalus austrosibiricus* к разным высотам над уровнем моря и фактора наблюдений в разные годы в Горном Алтае ($t_{st} = 0.01$)

Признак	Разная высота над уровнем моря		Разные годы наблюдений	
	F (фактическое)	Степень влияния фактора, %	F (фактическое)	Степень влияния фактора, %
Длина побега	12.3*	31.1	0.24	–**
Диаметр каудекса	3.12	5.7	8.48	12.8
Длина листочка	15.7	36.9	4.14	6.0
Длина соцветия	4.3	8.5	3.5	5.4
Число:				
листьев	6.74	21.5	2.25	2.5
междоузлий	47.6	67.9	0.43	–
боковых побегов	37.2	62.3	14.74	21.8
генеративных побегов	6.5	12.2	6.33	8.2
соцветий на побег	25.5	52.6	15.06	22.2
Ширина листочка	0.85	–	5.6	8.6

* Жирным шрифтом выделены достоверные значения факторов.

** Прочерк означает отсутствие влияния фактора.

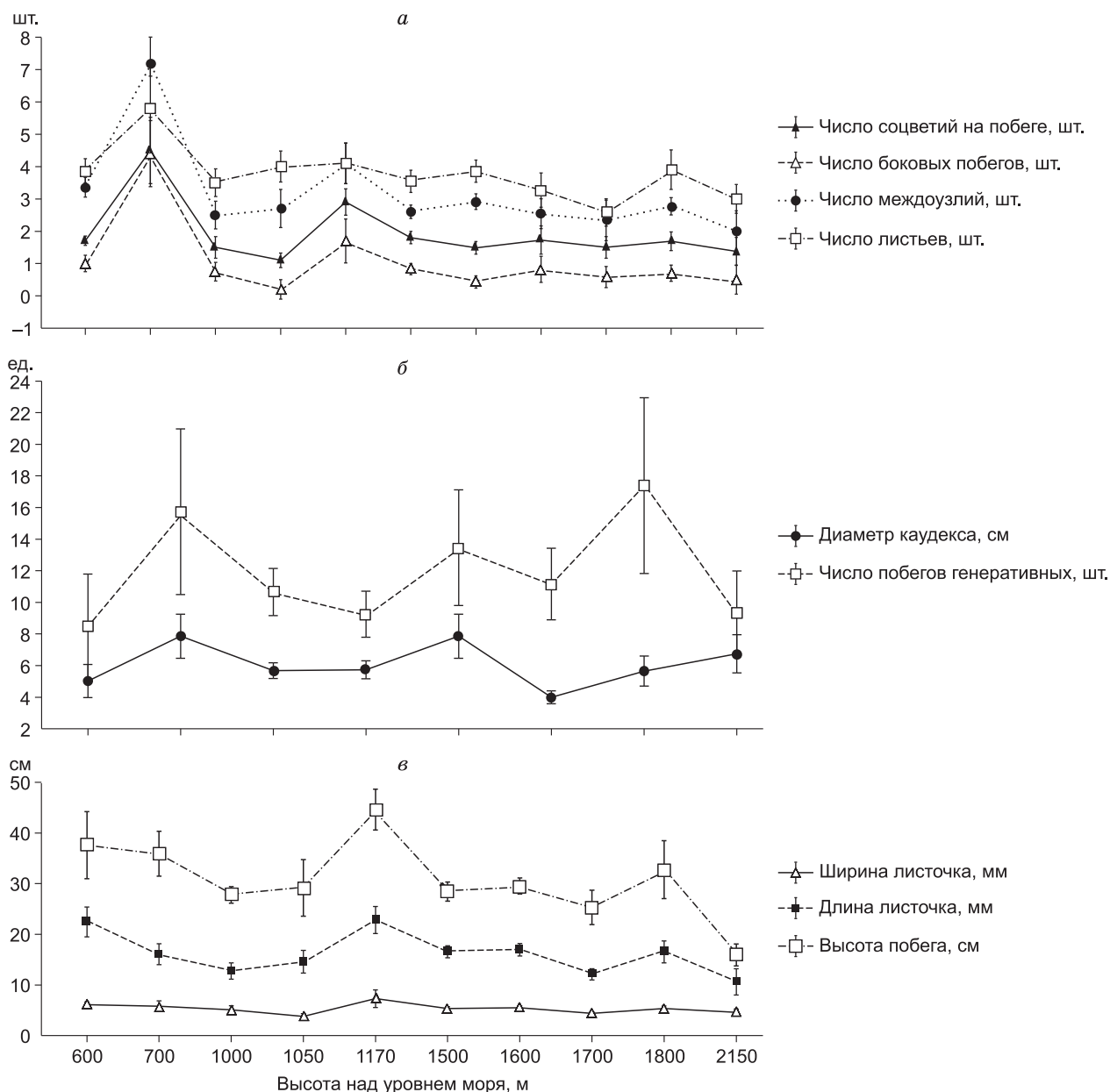


Рис. 2. Изменчивость морфологических признаков *Astragalus austrosibiricus* на разной высоте над уровнем моря: а – числа соцветий боковых побегов междоузлий и листьев на побеге, шт.; б – диаметра каудекса, см и числа генеративных побегов, шт.; в – длины и ширины листочка, высоты побегов, см. Здесь и на рис. 3 для наглядности ширина и длина листочка (в) приведены в увеличенном масштабе (10:1).

ширина листочка в большей степени зависели от года проведения наблюдений, чем от высоты над уровнем моря. При этом ширина листочка не связана с произрастанием особей вида на разной высоте над уровнем моря, а ее изменчивость варьировала в разные годы наблюдений. Несмотря на высокую корреляцию с шириной листочка, последняя в большей степени зависит от приуроченности особей вида к разной высоте над уровнем моря и является адаптивным признаком.

Градации воздействия двух исследованных факторов следующая: небольшое – до 25 %, среднее – 25–50 %, высокое – более 50 %. Исследование степени

влияния этих факторов показало, что их воздействие на морфологическую изменчивость растений было разным (см. табл. 4). Изменчивость практически всех изученных морфологических показателей в небольшой степени отличалась в годы наблюдений, что составило от 2 до 22 % для разных морфологических признаков (рис. 3). Изменчивость таких характеристик, как диаметр каудекса, число генеративных побегов, длина соцветия и число листьев, в небольшой степени зависели как от года наблюдений, так и от произрастания на определенной высоте над уровнем моря (см. рис. 2, б; 3, б). Ряд признаков отличался более высокой изменчивостью в связи с приуроченнос-

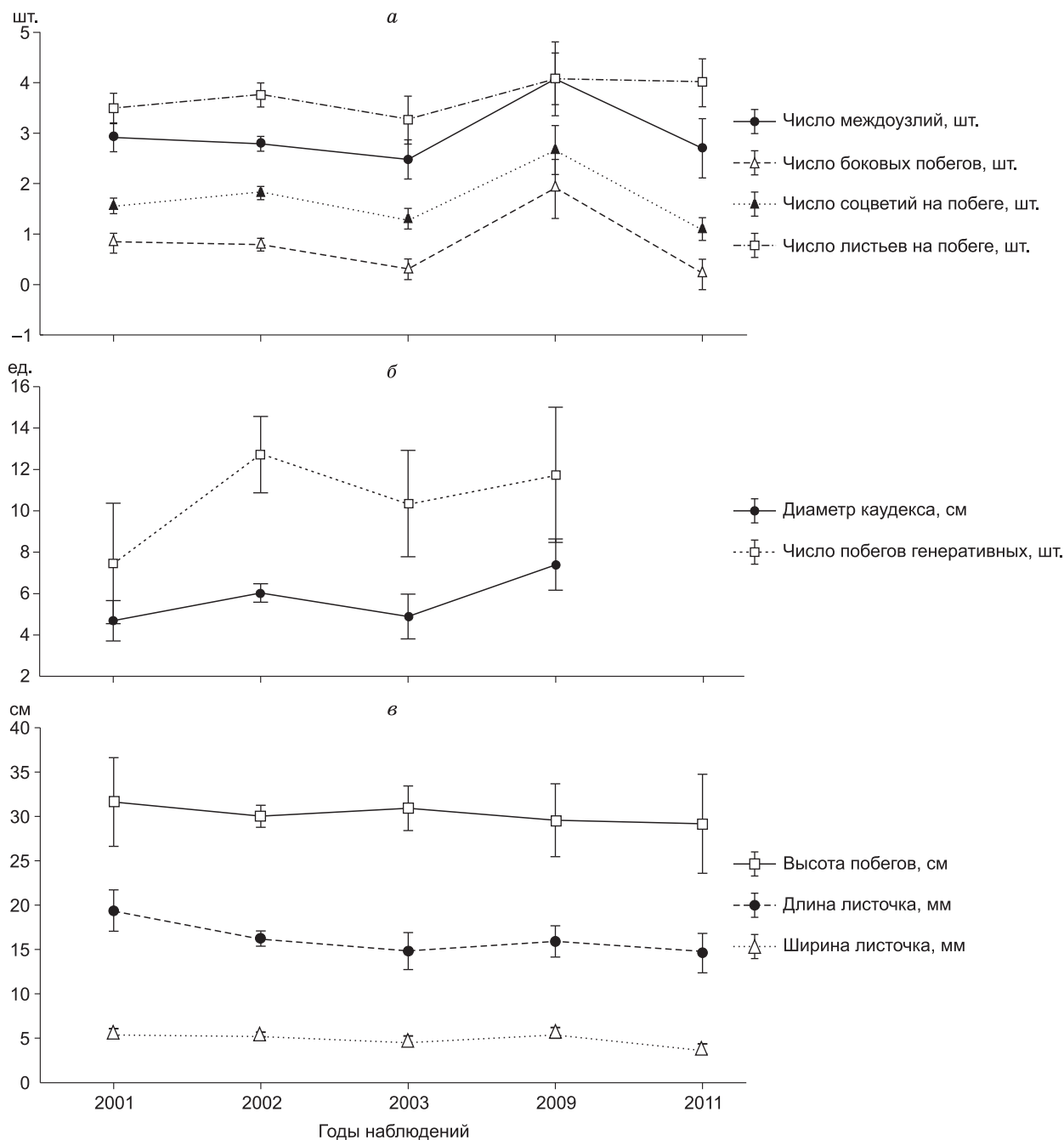


Рис. 3. Изменчивость морфологических признаков *Astragalus austrosibiricus* по годам:

а – числа соцветий боковых побегов междоузлий и листьев на побеге, шт.; *б* – диаметра каудекса, см и числа генеративных побегов, шт.; *в* – длины и ширины листочка, высоты побегов, см.

тью особей вида к определенной высоте над уровнем моря. Так, длина побегов и листочков в средней степени коррелировала с высотой над уровнем моря. Значительное влияние оказывала приуроченность растений к определенной высоте над уровнем моря на та-

кие сопряженные между собой признаки побега, как число междоузлий, соцветий на побеге и боковых побегов. Изменчивость величин этих морфологических признаков более чем наполовину зависела от градиента высоты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты показали, что растения *A. austrosibiricus* обладают широким экологическим ареалом и произрастают в интервале высот в Горном Алтае – от 600 до 2150 м. Пластичность его представителей, тяго-

теющих к разным эколого-географическим условиям, обеспечивается комплексом адаптивных реакций растений. Особи *A. austrosibiricus*, приуроченные к небольшой высоте над уровнем моря (600–1000 м),

характеризуются большей облиственностью, более крупными размерами побегов и листочков, большим числом метамеров, составляющих годичный осевой побег и несущих несколько побегов обогащения и несколько соцветий. На высоте свыше 1000 м растения *A. austrosibiricus* становятся в среднем несколько более низкорослыми, с более короткими листочками. Здесь сокращается число метамеров осевого побега, что ведет к формированию меньшего числа боковых побегов, листьев и соцветий, чем на небольших высотах над уровнем моря. Возможно, длина побегов не столь значительно уменьшается с высотой за счет интеркалярного роста междоузлий побега, обеспечивающего в среднем меньшую изменчивость этого признака, несущего ответственность за получение растениями достаточного освещения.

Вероятно, на этот процесс затрачивается меньшее количество энергии растения, чем на формирование структур метамера – развитие листа, побега обогащения или соцветия. В связи с этим морфологические признаки – число метамеров, а значит, листьев на побеге, боковых побегов и соцветий, сформирован-

ных на годичном побеге, можно считать адаптивными к комплексу экологических условий, сложившихся на данных высотах в Горном Алтае. В минимальной степени влиянию внешних условий подвержена изменчивость таких признаков, как диаметр каудекса растения и число генеративных побегов, а также длина соцветий. Изменчивость этих признаков определяется в основном генетическими особенностями растений вида, которые реализуются в каждой конкретной ЦП. Выявлено также, что морфологическая изменчивость растений вида в большей степени была обусловлена произрастанием на определенной высоте над уровнем моря и лишь в небольшой степени зависела от метеоусловий года проведения наблюдений. Анализ изменчивости признаков в популяциях вида по годам малоинформативен в том случае, когда необходим отбор определенных форм растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта № 30 по Программе Президиума РАН “Биологическое разнообразие” и Интеграционному проекту СО РАН № 20.

ЛИТЕРАТУРА

- Выдрина С.Н.** Род Астрagal (*Astragalus* L.) // Флора Сибири. Т. 9. *Fabaceae* (Leguminosae). Новосибирск, 1994. 277 с.
- Жмудь Е.В., Дорогина О.В.** Эколого-морфологические особенности и трипсинингибирующая активность листьев *Astragalus austrosibiricus* (*Fabaceae*) Горного Алтая // Раст. ресурсы. 2005. Вып. 1. С. 47–54.
- Жмудь Е.В., Нозирова Г.Р.** Онтогенез и эколого-морфологические особенности *Astragalus austrosibiricus* Schischk. в Горном Алтае // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского ботанического сада. Т. 7, вып. 1. Барнаул, 2002. 163 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.** Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учеб. пособие. Изд. 2-е, испр. и доп. М., 2005. 256 с.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
- Киселева А.В., Волхонская Т.А., Киселев В.Е.** Биологически активные вещества лекарственных растений Южной Сибири. Новосибирск, 1991. 136 с.
- Кормовые** растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 2 / Под ред. И.В. Ларина. М.; Л., 1951. 947 с.
- Кузнецова Т.В., Прякина Н.И., Яковлев Г.П.** Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992. 125 с.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия. М., 1973. 342 с.
- Пленник Р.Я.** Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* L.). Новосибирск, 1976. 215 с.
- Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность.** Т. 3. Семейства *Fabaceae*–*Ariaceae*. СПб.; М., 2010. 601 с.
- Рокицкий П.Ф.** Биологическая статистика. Минск, 1973. 320 с.
- Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л., 1979. 296 с.

ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ *LATHYRUS VERNUS* (FABACEAE)

И.Е. Лобанова¹, О.В. Чанкина²

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

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

Методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения определено содержание 19 химических элементов в вегетативных и генеративных органах *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. (чина весенняя) и в почвах, на которых она произрастает. Показано изменение элементного состава этого вида в течение вегетационного периода. Вычислены коэффициенты биологического накопления микроэлементов, характеризующие степень их концентрации.

Ключевые слова: элементный состав растений, Fabaceae, *Lathyrus vernus*.

ELEMENT COMPOSITION OF *LATHYRUS VERNUS* (FABACEAE)

I.E. Lobanova¹, O.V. Chankina²

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

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

By method of X-ray fluorescent analysis using of synchrotron radiation (RFA SI) Content of 19 chemical elements in vegetative and generative organs *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. and in soils, which he sprouts was studied. The change of element composition during a vegetation period is shown. The coefficients of biological accumulation of microelements (KBN) showing the degree of their concentration.

Key words: element composition of plants, Fabaceae, *Lathyrus vernus*.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение химических элементов в растительном сырье актуально как с теоретической, так и с практической точки зрения. Химические составляющие нативных комплексов растений могут быть использованы в качестве лекарственных и профилактических средств в комплексной терапии различных заболеваний, а также в качестве маркеров и индикаторов в биогеохимических, экологических и фитохимических исследованиях. Накопление и аккумуляция отдельных элементов могут рассматриваться как проявление видоспецифичности растений. Кроме того, существуют корреляции между концентрациями определенных элементов в растительных организмах и накоплением биологически активных веществ различного физиологического действия (Почему растения лечат, 1990). Растения рода *Lathyrus* L. издавна используются в народной медицине как противовоспалительные, ранозаживляющие, диуретические, гемостатические и седативные средства. Их широкая фармакотерапевтическая активность обусловлена макро- и микроэлементным составом, наличием фла-

воноидов и комплекса незаменимых аминокислот (Растительные ресурсы..., 1987; Зайчикова, 2003).

В настоящее время предложено использовать чину луговую и чину посевную в качестве лекарственного сырья и продуктов их переработки (Зайчикова, 2003). Химический состав чины весенней *Lathyrus (Orobus) vernus* (L.) Bernh. изучен недостаточно полно. Для растений этого вида определено содержание следующих элементов: Ca, K, Na, Mg, P, Si, Al, Fe, Mn, S, Cl, Co, Cu, Zn, Ni, Pb и даны рекомендации по использованию растений вида в качестве источника сырья, богатого макро- и микроэлементами, особенно Fe, Cu, Zn, Mn (Зайчикова и др., 2001). Опубликованные данные касаются чины весенней европейского ареала, работ по изучению элементного состава чины весенней сибирского региона нам не встречалось.

Цель настоящей работы – изучить сезонную динамику элементного состава в вегетативных и генеративных органах чины весенней, произрастающей в Западной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Таблица 1

Содержание элементов в почвенных образцах из мест произрастания чины весенней

Элемент	Содержание, мкг/г	Элемент	Содержание, мкг/г
K, мг/г	14.5 ± 0.6	Zn	37.0 ± 1.5
Ca, мг/г	12.6 ± 0.5	As	1.3 ± 0.8
Ti	35.5 ± 0.4	Br	2.0 ± 0.1
V	70.0 ± 11.9	Rb	5.0 ± 0.2
Cr	37.0 ± 22.2	Sr	183.0 ± 7.3
Mn	679.0 ± 20.4	Y	21.0 ± 1.5
Fe	19528.5 ± 1.0	Zr	315.0 ± 195.3
Co	9.8 ± 1.8	Nb	8.0 ± 2.2
Ni	24.0 ± 10.1	Mo	0.2 ± 0.01
Cu	14.0 ± 0.8	Pb	23.0 ± 2.5

Объект нашего исследования – *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. – евразийский вид, встречающийся в европейской части России (за исключением крайнего юго-востока), в Сибири, на Дальнем Востоке, за пределами России – в Европе, на Кавказе и в Малой Азии: в лесах, основных борах, на лесных лугах (Флора Сибири..., 1994).

Образцы вегетативных и генеративных органов чины весенней (вегетационный период 2009 г.) были собраны в дикорастущей популяции (смешанный лес) в окрестностях г. Новосибирска по фазам развития: начало вегетации (отрастание), цветение, начало и конец плодоношения. Для определения содержания химических элементов среднюю пробу для анализа брали с 25 особей (Методы..., 1987). Растения не промывали, разделяли на органы, освобождая от посторонних примесей, затем высушивали в тени до воздушно-сухого состояния.

Элементный состав в образцах определяли методом рентгенофлуоресцентного анализа с использованием синхротронного излучения (РФА СИ) на станции элементного анализа (накопитель ВЭПП-3) в Сибирском центре синхротронного излучения Института ядерной физики им. Г.И. Будкера СО РАН (Барышев и др., 1986). Пробоподготовка для анализа РФА СИ состояла в следующем. Навеску сухого сырья (1 г) размельчали и перетирали в агатовой ступке до однородного состояния (5–10 мин). Одновременно с отбором образцов растений брали пробы почв, на которых произрастали анализируемые растения. Почву отбирали из прикорневой зоны (исключив попадание листового опада), с почвенного горизонта А0–А1 на глубине до 15–20 см методом “конверта” (Доспехов, 1968). Почву также перетирали в агатовой ступке до порошкообразного состояния. Из подготовленной к анализу пробы брали навеску 30 мг, из которой в специально сконструированной пресс-форме прессовали таблетку диаметром 1 см. Образец в виде таблетки

упаковывали во фторопластовые кольца между двумя химически чистыми пленками толщиной 5 мкм.

Метод РФА СИ, благодаря высокой интенсивности возбуждающего излучения, позволяет проводить элементный анализ образцов с чувствительностью обнаружения 10^{-7} г/г и воспроизводимостью по концентрациям элементов 5–20 %, а также Nb (28 %), Ni (42 %), Cr (60 %), Zr и As (по 62 %) Анализ проводили при энергии возбуждения – 22 кэВ. Для определения концентрации элементов (мкг/г) применяли метод внешнего стандарта. В качестве внешнего стандарта как наиболее близкого по составу к определяемым образцам использован российский стандарт растительного материала СО РМ 1 ГСО 8242-2003 для растительных тканей и БИЛ-1 ГСО 7126-94 для почвенных образцов.

По результатам анализа вычислены коэффициенты биологического накопления микроэлементов (КБН). КБН – отношение содержания элементов в растении к их содержанию в почве (Почему растения лечат, 1990). Результаты исследования представлены в табл. 1–3.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В вегетативных и генеративных органах чины весенней в течение вегетационного периода 2009 г. обнаружены 19 химических элементов: макроэлементы К и Са и микроэлементы Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Br, Y, Zr, Cu, Mo, Pb, Zn, Nb, Sr, Rb.

Содержание калия изменялось в течение периода вегетации от 3.9 до 28.0 мкг/г в разные фазы развития и в разных органах. Максимальное его количество накапливалось в начале плодоношения (в стеблях), а минимальное – в начале вегетации (в корнях). Валовое содержание калия (в листьях, стеблях и корнях) увеличивалось от начала вегетации к концу плодоношения. Содержание этого элемента в стеблях на протяжении всего периода вегетации находилось на уровне и выше, чем в листьях и цветках. Возможно,

это свидетельствует о специфике вида, так как виды бобовых являются концентраторами калия (Протасова и др., 2001). Содержание кальция варьировало в течение вегетационного периода от 2.2 до 25.8 мкг/г. Максимум установлен в конце плодоношения (в листьях), а минимум количества приходился на начало плодоношения (в зеленых семенах). Валовое содержание кальция, как и калия, также увеличивалось от начала вегетации к концу плодоношения. Соотношение максимальных и минимальных количеств для калия различалось приблизительно в 7 и для кальция в 12 раз.

Валовое содержание микроэлементов (МЭ) было наибольшим, причем в течение всей вегетации – в корнях: в фазу цветения (1545.5 мкг/г) – в фазу конца

Содержание элементов (мкг/г) в вегетативных и генеративных органах чины весенней по фазам развития

Элемент	Орган чины							
	листья				стебли			
	Начало вегетации	Цветение	Начало плодоношения	Конец плодоношения	Начало вегетации	Цветение	Начало плодоношения	Конец плодоношения
K, мг/г	22.4 ± 0.9	21.5 ± 0.9	20.4 ± 0.8	24.0 ± 1.0	22.0 ± 0.9	23.1 ± 0.9	28.0 ± 1.1	27.7 ± 1.1
Ca, мг/г	3.6 ± 0.1	7.0 ± 0.3	17.6 ± 0.7	25.8 ± 1.0	3.2 ± 0.1	3.4 ± 0.1	4.6 ± 0.2	3.8 ± 0.2
Ti	37.0 ± 4.1	12.0 ± 0.3	9.0 ± 1.0	12.0 ± 1.3	26.0 ± 2.9	3.0 ± 0.3	7.0 ± 0.8	6.0 ± 0.7
V	0.3 ± 0.1	0.1 ± 0.02	0.2 ± 0.03	0.2 ± 0.03	0.33 ± 0.1	0.03 ± 0.01	0.2 ± 0.03	0.2 ± 0.03
Cr	1.9 ± 1.1	3.1 ± 1.9	0.9 ± 0.5	Н.о.*	5.4 ± 3.2	0.8 ± 0.5	0.3 ± 0.2	0.6 ± 0.4
Mn	46.0 ± 1.4	75.0 ± 2.3	38.0 ± 1.1	55.0 ± 1.6	48.0 ± 1.4	23.0 ± 0.7	18.0 ± 0.5	11.0 ± 0.3
Fe	269.0 ± 13.5	271.0 ± 13.6	169.0 ± 8.5	398.0 ± 9.9	528.0 ± 26.9	107.0 ± 5.4	70.0 ± 3.5	56.0 ± 2.8
Co	0.1 ± 0.02	0.1 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.2 ± 0.03	0.2 ± 0.04	0.03 ± 0.01	0.01 ± 0.002	0.03 ± 0.01
Ni	9.1 ± 3.8	6.4 ± 2.7	1.7 ± 0.7	0.7 ± 0.3	8.0 ± 3.4	4.3 ± 1.8	1.5 ± 0.6	1.0 ± 0.4
Cu	7.0 ± 0.4	6.0 ± 0.4	4.1 ± 0.3	4.2 ± 0.3	6.6 ± 0.4	4.9 ± 0.3	2.9 ± 0.2	2.5 ± 0.2
Zn	77.0 ± 3.1	49.0 ± 2.0	20.0 ± 0.8	18.0 ± 0.7	52.0 ± 2.1	23.0 ± 0.9	8.0 ± 0.3	8.0 ± 0.3
Br	0.4 ± 0.02	0.9 ± 0.1	1.0 ± 0.1	1.6 ± 0.1	1.7 ± 0.1	2.0 ± 0.1	1.0 ± 0.1	1.0 ± 0.1
Rb	11.0 ± 0.4	11.0 ± 0.4	8.0 ± 0.3	7.0 ± 0.3	13.0 ± 0.5	9.0 ± 0.4	6.0 ± 0.2	8.0 ± 0.3
Sr	8.0 ± 0.3	10.0 ± 0.4	55.0 ± 2.2	90.0 ± 3.6	22.0 ± 0.9	18.0 ± 0.7	3.0 ± 1.2	37.0 ± 1.5
Y	0.7 ± 0.1	0.4 ± 0.03	0.5 ± 0.04	0.2 ± 0.01	2.1 ± 0.2	0.3 ± 0.02	0.2 ± 0.01	Н.о.
Zr	3.0 ± 1.9	3.9 ± 2.4	2.6 ± 1.6	16.4 ± 10.2	**	0.9 ± 0.6	0.7 ± 0.4	1.0 ± 0.6
Nb	12.1 ± 3.4	1.5 ± 0.4	0.8 ± 0.2	0.2 ± 0.1	Н.о	0.8 ± 0.2	Н.о.	0.7 ± 0.2
Mo	0.5 ± 0.02	0.1 ± 0.04	0.1 ± 0.004	Н.о	0.5 ± 0.02	1.4 ± 0.1	1.1 ± 0.04	1.3 ± 0.1
Pb	0.7 ± 0.1	0.8 ± 0.1	2.6 ± 0.3	4.6 ± 0.5	4.2 ± 0.5	2.0 ± 0.2	1.2 ± 0.1	1.9 ± 0.2
Сумма МЭ	483.8	451.3	313.6	608.3	718.0	200.5	148.2	136.3

Окончание табл. 2

Элемент	Орган чины							
	цветки	корни			семена		створки семян	
	Цветение	Начало вегетации	Цветение	Конец плодоношения	Начало плодоношения	Конец плодоношения	Начало плодоношения	Конец плодоношения
K, мг/г	23.7 ± 1.0	3.9 ± 0.2	5.3 ± 0.2	4.7 ± 0.2	7.2 ± 0.3	6.9 ± 0.3	13.1 ± 0.5	7.9 ± 0.3
Ca, мг/г	3.5 ± 0.1	5.2 ± 0.2	8.4 ± 0.3	10.4 ± 0.4	2.2 ± 0.1	3.0 ± 0.1	7.6 ± 0.3	7.2 ± 0.3
Ti	6.0 ± 0.7	40.0 ± 4.4	63.0 ± 6.9	27.0 ± 3.0	5.0 ± 0.6	3.0 ± 0.3	3.0 ± 0.3	4.0 ± 0.4
V	0.1 ± 0.02	0.6 ± 0.1	1.1 ± 0.2	0.7 ± 0.1	0.2 ± 0.03	0.1 ± 0.02	0.2 ± 0.03	0.1 ± 0.02
Cr	5.2 ± 3.1	21.0 ± 12.6	29.1 ± 17.5	19.3 ± 11.6	2.6 ± 1.6	0.6 ± 0.4	2.2 ± 1.3	0.7 ± 0.4
Mn	41.0 ± 1.2	93.0 ± 2.8	272.0 ± 8.2	142.0 ± 4.3	24.0 ± 0.7	25.0 ± 0.8	29.0 ± 0.9	16.0 ± 0.5
Fe	152 ± 7.6	536.0 ± 26.8	967.0 ± 48.4	456.0 ± 22.8	137.0 ± 6.9	83.0 ± 4.2	66.0 ± 3.3	59.0 ± 3.0
Co	0.1 ± 0.02	0.1 ± 0.02	0.2 ± 0.04	0.1 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.01 ± 0.002	0.02 ± 0.004	0.01 ± 0.002
Ni	8.4 ± 3.5	9.6 ± 4.0	10.4 ± 4.4	10.3 ± 4.3	77.0 ± 32.3	6.0 ± 2.5	6.6 ± 2.8	1.3 ± 0.6
Cu	5.9 ± 0.4	6.5 ± 0.4	24.5 ± 1.5	9.1 ± 0.6	4.1 ± 0.3	3.8 ± 0.2	3.8 ± 0.2	2.6 ± 0.2
Zn	44.0 ± 1.8	32.0 ± 1.3	40.0 ± 1.6	30.0 ± 1.2	25.0 ± 1.0	26.0 ± 1.0	14.0 ± 0.6	6.0 ± 0.2
Br	2.4 ± 0.1	1.1 ± 0.1	2.8 ± 0.1	1.2 ± 0.1	0.6 ± 0.03	0.3 ± 0.02	1.8 ± 0.1	0.3 ± 0.02
Rb	14.0 ± 0.6	2.0 ± 0.1	4.0 ± 0.2	3.0 ± 0.1	5.0 ± 0.2	4.0 ± 0.2	5.0 ± 0.2	3.0 ± 0.1
Sr	5.0 ± 0.2	44.0 ± 1.8	84.0 ± 3.4	63.0 ± 2.5	7.0 ± 0.3	11.0 ± 0.4	30.0 ± 1.2	31.0 ± 1.2
Y	0.1 ± 0.01	0.8 ± 0.1	6.6 ± 0.5	1.3 ± 0.1	0.04 ± 0.003	0.2 ± 0.01	0.1 ± 0.01	0.1 ± 0.01
Zr	1.8 ± 1.1	6.2 ± 3.8	36.2 ± 22.4	7.1 ± 4.4	1.0 ± 0.6	0.5 ± 0.3	0.4 ± 0.3	0.5 ± 0.3
Nb	0.4 ± 0.1	3.1 ± 0.9	Н.о	3.0 ± 0.8	1.0 ± 0.3	0.4 ± 0.1	0.8 ± 0.2	0.2 ± 0.06
Mo	0.4 ± 0.02	2.3 ± 0.1	4.6 ± 0.2	21.4 ± 0.9	3.9 ± 0.2	2.6 ± 0.1	0.4 ± 0.02	0.1 ± 0.004
Pb	0.6 ± 0.1	4.5 ± 0.5	**	16.0 ± 1.8	3.1 ± 0.3	1.6 ± 0.2	0.7 ± 0.1	0.4 ± 0.04
Сумма МЭ	287.3	802.8	1545.5	810.5	236.5	168.1	164.0	125.3

* Н.о – ниже предела обнаружения.

** Нет данных анализа.

плодоношения (810.5), далее – в фазу начала вегетации (802.8 мкг/г). В стеблях в начале вегетации накапливалось суммарно 718 мкг/г МЭ, а в листьях в конце плодоношения – 608.3 мкг/г (см. табл. 2).

Максимальные количества Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co (три пика максимума), Br, Y, Zr, Cu, а также Rb накапливались в фазу цветения. Первые 10 из 17 определенных МЭ – в корнях, а Rb – в цветках. Максимум Zn и Nb накапливался в начале вегетации, а Sr и Co (для Co второй максимум из трех обнаруженных) в конце плодоношения – в листьях (третий максимум Co был определен в начале вегетации в стеблях). Также в конце плодоношения было установлено максимальное содержание Mo и Pb, но в корнях. В целом содержание Pb – одного из главных компонентов химических загрязнений окружающей среды (Кабатта-Пендиас, Пендиас, 1989) в чине весенней составляет 0.4–16.0 мкг/г. При этом количество этого опасного элемента – токсиканта для растений и человека в корнях (16.0 мкг/г) превышает уровень ПДК для чая на 60 % (СанПиН, 2005). Но в вегетативных и генеративных органах надземной части этого вида свинца содержится до 4.6 мкг/г, что находится в диапазоне нормальных содержаний (0.1–10.0 мг/кг сухой массы) при средней концентрации 2 мг/кг (Кабатта-Пендиас, Пендиас, 1989) и не превышает уровня ПДК для чая, взятого за стандарт (СанПиН, 2005).

Минимальные значения накоплений 15 микроэлементов из 17 определенных характерны в основном для второй половины вегетации и локализованы они в разных органах (см. табл. 2). При этом ниже предела обнаружения отмечены: ниобий в начале вегетации и плодоношения (в стеблях), в фазе цветения (в корнях). Кроме этого, в период цветения ниже предела обнаружения находился ванадий (в стеблях), а в конце плодоношения – молибден и хром (в листьях), а Y – в стеблях. Содержание мышьяка в вегетативных и генеративных органах чины весенней в течение всего периода вегетации также было ниже предела обнаружения, несмотря на наличие мышьяка в почвенных пробах из мест произрастания исследуемого вида (см. табл. 1, 2). Подобные факты отсутствия некоторых химических элементов в растениях, даже если они определены в почвенных образцах в повышенных дозах, описаны в научной литературе, но достаточного объяснения им не дано (Кабатта-Пендиас, Пендиас, 1989).

Соотношения максимальных и минимальных значений содержания МЭ, независимо от их химической природы и физиологической значимости, варьировали в довольно широком интервале значений – от 3.6 до 214.0. Для Cu, Br, Rb это соотношение находилось в пределах до 10 раз, для Zn, Ti, V, Fe, Ni, Sr – в пределах 20, для Mn, Cr, Co, Pb, Nb – 20–50 раз, а для Y, Zr, Mo – 115–214. Эти соотношения, по мнению О.А. Ельчиновой (2009), могут быть в широких пределах, автор также считает, что в большей степени данный факт обусловлен систематической принадлеж-

ностью вида и исследованным органом растения, чем местом произрастания.

Ряд накопления микроэлементов по максимальным концентрациям (КБН в порядке убывания) для чины весенней выглядит следующим образом: Mo > Ni > Zn > Cu > Nb > Br > Cr > Pb > Sr > Mn > Y > Rb > Zr > Fe > Co > Ti > V.

Сравнивая коэффициенты биологического накопления, можно говорить о том, что чина весенняя является концентратором пяти микроэлементов (при КБН > 1): Ni (3.2), Zn (2.08), Cu (1.7), Nb (1.51), Br (1.33) и сверхконцентратором одного – Mo (КБН – 107). Значительно меньше накапливается Fe (КБН – 0.050), Co (0.024), Ti (0.018) и V (0.015) (см. табл. 3). Элементы-концентраторы в органах чины весенней в течение вегетационного периода накапливаются неравномерно, что отражено в табл. 3. Так, например, Ni (КБН – 3.2), необходимость которого для живых организмов доказана сравнительно недавно и который по механизму биологического действия сходен с Fe и Co (Ильин и др., 2001), накапливается в значительных количествах только в зеленых семенах (в начале плодоношения). В других органах и периодах развития чины КБН этого элемента не превышает 0.5. По литературным данным, виды семейства бобовых способны аккумулировать Ni в больших количествах (Кабатта-Пендиас, Пендиас, 1989).

Цинк – один из важнейших эссенциальных элементов, участвующий в метаболизме углеводов, протеинов и фосфатов, а также входящий в состав разнообразных ферментов (Кабатта-Пендиас, Пендиас, 1989), накапливался (при КБН > 1) в листьях (2.08) и стеблях (1.41) в начале вегетации, а также в листьях (1.32), цветках (1.19) и корнях (1.08) – в фазу цветения. Он также присутствует как приоритетный МЭ, но с КБН < 1, в ряду накопления для отдельных органов в определенные фазы развития (см. табл. 3). Медь (1.7) и ниобий (1.51) обнаружены, соответственно, только в корнях (цветение) и листьях (в начале вегетации). При этом Cu является одним из важнейших, как и Zn, элементов в физиологии растений, а Nb – химически и физиологически инертен. Бром как МЭ-накопитель (представитель галогенов, физиологическое действие которого пока точно не установлено) концентрировался в цветках (1.14), стеблях (0.95) и корнях (1.33) в фазу цветения. Что касается молибдена, то он может присутствовать в количествах сверхнакопления и накопления (в корнях, семенах и стеблях, цветках) – в течение всей вегетации, но в листьях Mo концентрируется только в начале вегетации. В периоды цветения и начала плодоношения КБН этого МЭ = 0.50, а в конце плодоношения он находится ниже предела обнаружения.

В растениях чины весенней было обнаружено совместное присутствие некоторых МЭ. В данном случае говорить о конкурентных или синергичных взаимодействиях элементов, необходимых для нормального

**Накопление микроэлементов в вегетативных и генеративных органах чины весенней
в течение периода вегетации**

Фаза	Общий ряд накопления МЭ чины по максимальным значениям																
	Mo	Ni	Zn	Cu	Nb	Br	Cr	Pb	Sr	Mn	Y	Rb	Zr	Fe	Co	Ti	V
<i>Листья</i>																	
Н. вег.	Mo	Zn	Nb	Cu	Ni	Rb	Br	Mn	Cr	Sr	Y	Pb	Fe	Zr	Ti	Co	V
КБН	2.5	2.1	1.5	0.5	0.4	0.2	0.2	0.1	0.1	0.04	0.03	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.004
Цвет.	Zn	Mo	Br	Cu	Ni	Rb	Nb	Mn	Cr	Sr	Pb	Y	Fe	Zr	Co	Ti	V
КБН	1.3	0.5	0.4	0.4	0.3	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.003	0.002
Н. пл.	Zn	Mo	Br	Sr	Cu	Rb	Pb	Nb	Ni	Mn	Y	Cr	Fe	Zr	Co	Ti	V
КБН	0.5	0.5	0.5	0.3	0.3	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.03	0.02	0.01	0.01	0.004	0.003	0.003
К. пл.	Br	Zn	Sr	Cu	Pb	Rb	Mn	Zr	Nb	Ni	Fe	Co	Y	Ti	V	Cr	Mo
КБН	0.8	0.5	0.5	0.3	0.2	0.1	0.1	0.1	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.003	0.003	Н.о.	Н.о.
<i>Цветки</i>																	
Цвет.	Mo	Zn	Br	Cu	Ni	Rb	Cr	Mn	Nb	Sr	Pb	Fe	Co	Y	Zr	Ti	V
КБН	2.0	1.2	1.1	0.4	0.4	0.3	0.1	0.1	0.1	0.03	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.002	0.001
<i>Стебли</i>																	
Н. вег.	Mo	Zn	Br	Cu	Ni	Rb	Pb	Cr	Sr	Y	Mn	Fe	Co	Ti	V	Zr	Nb
КБН	2.5	1.4	0.8	0.5	0.3	0.3	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.03	0.02	0.01	0.01	*	Н.о.
Цвет.	Mo	Br	Zn	Cu	Ni	Rb	Sr	Nb	Pb	Mn	Cr	Y	Fe	Co	Zr	Ti	V
КБН	7.0	1.0	0.6	0.4	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.03	0.02	0.01	0.01	0.003	0.003	0.001	Н.о.
Н. пл.	Mo	Br	Zn	Cu	Sr	Rb	Ni	Pb	Mn	Y	Cr	Fe	V	Ti	Zr	Co	Nb
КБН	5.5	0.5	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.03	0.01	0.01	0.004	0.003	0.002	0.002	0.001	Н.о.
К. пл.	Mo	Br	Zn	Sr	Cu	Rb	Nb	Pb	Ni	Cr	Mn	Zr	Fe	V	Co	Ti	Y
КБН	6.5	0.5	0.2	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	0.04	0.02	0.02	0.003	0.003	0.003	0.003	0.002	Н.о.
<i>Корни</i>																	
Н. вег.	Mo	Zn	Cr	Br	Cu	Ni	Nb	Sr	Pb	Mn	Rb	Y	Fe	Zr	Co	Ti	V
КБН	11.5	0.9	0.6	0.5	0.5	0.4	0.4	0.2	0.2	0.1	0.04	0.04	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01
Цвет.	Mo	Cu	Br	Zn	Cr	Pb	Sr	Ni	Mn	Y	Zr	Rb	Fe	Co	Ti	V	Nb
КБН	22.5	1.7	1.3	1.1	0.8	0.7	0.5	0.4	0.4	0.3	0.1	0.1	0.1	0.02	0.02	0.02	Н.о.
К. пл.	Mo	Zn	Pb	Cu	Br	Cr	Ni	Nb	Sr	Mn	Y	Rb	Fe	Zr	Co	V	Ti
КБН	107	0.8	0.7	0.7	0.6	0.5	0.4	0.4	0.3	0.2	0.1	0.1	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01
<i>Семена</i>																	
Н. пл.	Mo	Ni	Zn	Br	Cu	Pb	Nb	Rb	Cr	Sr	Mn	Fe	Co	Zr	Y	V	Ti
КБН	19.5	3.2	0.7	0.3	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.04	0.04	0.01	0.004	0.003	0.002	0.002	0.001
К. пл.	Mo	Zn	Cu	Ni	Br	Rb	Pb	Sr	Nb	Mn	Cr	Y	Fe	V	Zr	Ti	Co
КБН	13.0	0.7	0.3	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.04	0.02	0.01	0.004	0.002	0.002	0.001	0.001
<i>Створки бобов</i>																	
Н. пл.	Mo	Br	Zn	Ni	Cu	Sr	Nb	Rb	Cr	Mn	Pb	Y	Fe	V	Co	Zr	Ti
КБН	2.0	0.9	0.4	0.3	0.3	0.2	0.1	0.1	0.1	0.04	0.03	0.004	0.003	0.003	0.002	0.001	0.001
К. пл.	Mo	Cu	Sr	Zn	Br	Rb	Ni	Mn	Nb	Pb	Cr	Y	Fe	Zr	Co	Ti	V
КБН	0,5	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1	0,1	0,02	0,02	0,02	0,02	0,005	0,003	0,002	0,001	0,001	0,001

Примечание. Н. вег. – фаза начала вегетации; Цвет. – фаза цветения; Н. пл. – фаза начала плодоношения; К. пл. – фаза конца плодоношения. КБН – коэффициент биологического накопления. Н.о. – ниже предела обнаружения.

* Нет данных.

роста и развития растений (Кабатта-Пендиас, Пендиас, 1989), достаточно сложно, но возможно проследить некоторые совпадения их присутствия в органах чины в течение вегетации. Так, в листьях обнаружено максимальное количество Zn и Nb (в начале вегетации), а также максимум Ca, Sr и Co, но ниже предела обнаружения находились Cr и Mo (в конце плодоношения). В стеблях при максимальном содержании Co (начало вегетации) и K (начало плодоношения) было обнару-

жено минимальное, ниже предела обнаружения, количество Nb. В цветках максимуму Rb соответствовал минимум V. В корнях было зафиксировано максимальное содержание Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Cu, Br, Y, Zr (период цветения), минимальное, ниже предела обнаружения, – Nb. В корнях же установлены максимумы Mo и Pb (в конце плодоношения). В зеленых семенах максимальному накоплению Ni (начало плодоношения) соответствовало минимальное содержание Ca.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В растениях *Lathyrus vernus* методом РФА СИ были определены 19 химических элементов, 2 из которых являются макроэлементами. Распределение исследованных элементов по органам и фазам развития в течение вегетационного периода неравнозначно. Надземная часть чины весенней богата калием (листья, стебли и цветки в течение всей вегетации) и кальцием (листья в конце плодоношения), может служить источником этих макроэлементов. Максимум суммарного содержания МЭ (Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Br, Y, Zr, Cu, Mo, Pb, Zn, Nb, Sr, Rb) накапливался в фазу цветения в корнях, причем валовое содержание МЭ в корнях в течение всей вегетации было выше, чем в других органах чины. Коэффициенты биологического накопления, вычисленные по максимальным значениям, показали, что *Lathyrus vernus* L. является концентратором: Ni (3.2), Zn (2.08), Cu (1.7), Br (1.33),

Nb (1.51) и сверхконцентратором – Mo (107). При этом элементы-концентраторы присутствуют в разных фазах развития и в разных органах чины и имеют, кроме Ni, Cu и Nb, несколько пиков накопления. Меньше всего Fe (КБН – 0.050), Co (0.024), Ti (0.018) и V (0.015). Ниже предела обнаружения методом РФА СИ определяли: As – во всех вегетативных и генеративных органах *Lathyrus vernus* в течение всего периода вегетации, а также Mo, Nb, V, Cr, Y в отдельных органах чины в разные периоды вегетации. Содержание Pb в надземной части *Lathyrus vernus* находится в диапазоне общепринятых норм и не превышает уровень ПДК для чая.

Работа выполнена при использовании оборудования ЦКП СЦСТИ и финансовой поддержке Минобрнауки России.

ЛИТЕРАТУРА

- Барышев В.Б., Колмогоров Ю.П., Кулипанов Г.Н., Скринский А.Н. Рентгенофлуоресцентный элементный анализ с использованием синхротронного излучения // Журн. аналит. химии. 1986. Т. 41, вып. 3. С. 389–401.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1968. 336 с.
- Ельчинова О.А. Микроэлементы в наземных экосистемах Алтайской горной области: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Барнаул, 2009. 32 с.
- Зайчикова С.Г. Ботанико-фармацевтическое изучение некоторых представителей рода чина семейства бобовые и оценка их биологической активности: Автореф. дис. ... д-ра фармац. наук. М., 2003. 48 с.
- Зайчикова С.Г., Самылина И.А., Бурляева М.О. Белковый, аминокислотный и минеральный состав отдельных представителей рода чина // Хим.-фармацевт. журн. 2001. Т. 35, № 6. С. 51–53.
- Ильин В.Б., Сысо А.И. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области. Новосибирск, 2001. 229 с.
- Кабатта-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989. 439 с.
- Методы биохимического исследования растений. Л., 1987. 430 с.
- Почему растения лечат / М.Я. Ловкова, А.М. Рабинович, С.М. Пономарева, Г.Н. Бузук, С.М. Соколова. М., 1990. 256 с.
- Протасова Н.А., Беляев А.Б. Химические элементы в жизни растений // Соровский образоват. журн. 2001. Т. 7, № 3. С. 25–32.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Nyctaginaceae-Haloragaceae*. Л., 1987. 326 с.
- СанПиН 2.3.2.1078-01. Санитарные правила и нормы. Продовольственное сырье и пищевые продукты. М., 2005. 176 с.
- Флора Сибири: в 14 томах. Т. 9. *Fabaceae (Leguminosae)*. Новосибирск, 1994. 280 с.

**ПРИМЕНЕНИЕ АНАЛИЗА МЕЖМИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ УЧАСТКОВ ГЕНОМНОЙ ДНК
ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
НА ПРИМЕРЕ *HEDYSARUM THEINUM* (FABACEAE)**

Н.С. Звягина, О.В. Дорогина

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

Приведены сведения о генетической изменчивости эндемичного вида *Hedysarum theinum* Krasnob., выявленные методом межмикросателлитных участков геномной ДНК. Для анализа двух популяций *H. theinum* применялись три ISSR-маркера. Выявленный высокий полиморфизм ДНК позволяет рекомендовать ISSR-анализ для изучения внутривидовой изменчивости и генотипирования отдельных образцов.

Ключевые слова: генетическая изменчивость, *Hedysarum theinum*, ISSR-анализ.

**APPLICATION OF INTER-SIMPLE SEQUENCE REPEAT MARKERS
FOR INVESTIGATION OF GENETIC DIVERSITY:
A CASE STUDY OF *HEDYSARUM THEINUM* (FABACEAE)**

N.S. Zvyagina, O.V. Dorogina

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

The objective of the research described in this paper was to evaluate genetic diversity of endemic species *Hedysarum theinum* Krasnob. by inter-simple sequence repeats (ISSR) analysis of genomic DNA. Three ISSR markers were used to analyze the genetic structure of two *H. theinum* populations from Altai Republic, Russia. Revealed high DNA polymorphism allows using ISSR technique as a powerful and efficient approach for research an interpopulation diversity and genotype fingerprinting.

Key words: genetic diversity, *Hedysarum theinum*, ISSR markers.

ВВЕДЕНИЕ

Hedysarum theinum Krasnob. (Fabaceae) – Копеечник чайный, или Красный корень, – является Алтае-Саянским эндемиком и произрастает в гумидных высокогорных альпийских и субальпийских лугах Юго-Западного Алтая, Восточного Казахстана и Западной Монголии (Курбатский, 1994). Вид был описан на основании ряда морфологических признаков: высокий габитус, красный окрас многолетних корней на срезе, широкая окраина бобов и др. (Красноборов и др., 1985). Авторами было отмечено широкое использование отваров “красного корня” среди местного населения в качестве сильного тонизирующего средства, что нашло свое отражение в научном названии вида. Изучение биохимических особенностей корней копеечника чайного показало высокое содержание вторичных метаболитов группы изофлавоноидов: ононина, малонил ононина, тесказин гликозида, формононетина (Володарская и др., 1998; Вдовитченко и др., 2007; Высочина и др., 2011). За последние десятилетия возрастающие и неконтролируемые сборы этого растения привели к почти полному уничтожению некото-

рых наиболее доступных популяций вида, что послужило причиной для внесения его в региональную Красную книгу (Красная книга..., 1996, 2007) со статусом – 3(R). Вид охраняется на территории ряда природоохранных объектов Республики Горный Алтай: Катунского биосферного заповедника, Сумультинского республиканского комплексного заказника, памятников природы “Мультиинские озера” и “Источник Большой Яломанский” (Красная книга..., 2000).

В недавних исследованиях, посвященных вопросам интродукции *H. theinum*, выявлен значительный потенциал вида для выращивания в открытом грунте (Свиридова, Зиннер, 2008) и получения культуры ткани корней, способной к аккумуляции ценных вторичных метаболитов *in vitro* (Вдовитченко и др., 2007; Новикова и др., 2008). Однако для разработки эффективных программ по сохранению генофонда *H. theinum* необходимым условием является определение полиморфизма и генетической структуры вида на внутри- и межпопуляционном уровне. Метод анализа межмикросателлитных последовательностей (ISSR)

ядерного генома зарекомендовал себя как весьма эффективный, воспроизводимый и чувствительный среди анонимных методов молекулярного анализа (Lei et al., 2006; Nakki et al., 2010) и был успешно использован при решении вопросов систематики средиземноморских представителей близкородственных

родов *Hedysarum* L. и *Sulla* Medik. (Chennaoui-Kourda et al., 2007).

Цель настоящей работы – показать возможности ISSR-маркирования для выявления изменчивости *Hedysarum theinum* и оценить разрешающую способность и информативность праймеров.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор растительного материала производился из двух популяций: с территории биосферного заповедника “Катунский” (Kat) и из окрестностей горы Красная Усть-Коксинского района Республики Горный Алтай (Kras). Для молекулярного анализа из каждой популяции были отобраны восемь образцов. Растительный материал высушивали с помощью силикагеля. Экстракция геномной ДНК проводилась СТАВ-методом (Doyle J.J., Doyle J.L., 1987). Чистоту экстрактов определяли как соотношение величин оптической силы (A) экстракта при длине волн 260 и 280 нм, полученных с помощью спектрофотометра Biophotometer plus (Eppendorf, Germany). Концентрацию матрицы определяли спектрофотометрически. Для амплификации использовали три ISSR-праймера, подобранных для работы с *H. theinum*: HB14, 814 и M1. Температура плавления (T_m) для праймеров рассчитывалась по формуле

$$T_m = 4 \times (C + G) + 2 \times (A + T),$$

где C, G, A, T – количество нуклеотидов с соответствующими азотистыми основаниями.

Опираясь на рассчитанную величину температуры плавления, эмпирическим путем подбирались оптимальные температуры для отжига (T_a) праймеров, способствующие получению отчетливого полиморфного паттерна на электрофореграмме.

Полимеразная цепная реакция (ПЦР) проводилась в амплификаторе С 1000 Thermal Cycler (BioRad Laboratories, USA) по следующему протоколу: первичная денатурация ДНК 1.30 мин при 94 °С; 35 циклов амплификации, включающие денатурацию ДНК при 94 °С – 0.40 мин, отжиг праймера при 41–51 °С – 0.45 мин и элонгацию цепи при 72 °С – 1.30 мин; заключительный этап при 72 °С – 5 мин. Для амплификации готовилась смесь ПЦР-реактивов, содержащая приблизительно 400 нг матрицы и 1 ед. Taq – полимеразы (Медиген, Россия). Для оценки чистоты амплификационной смеси применялся отрицательный контроль, не содержащий матрицу.

Продукты амплификации разделялись при помощи электрофореза в 1.5%-м агарозном геле (рис. 1). На основе электрофореграмм были построены бинарные матрицы, где каждый ампликон рассматривается

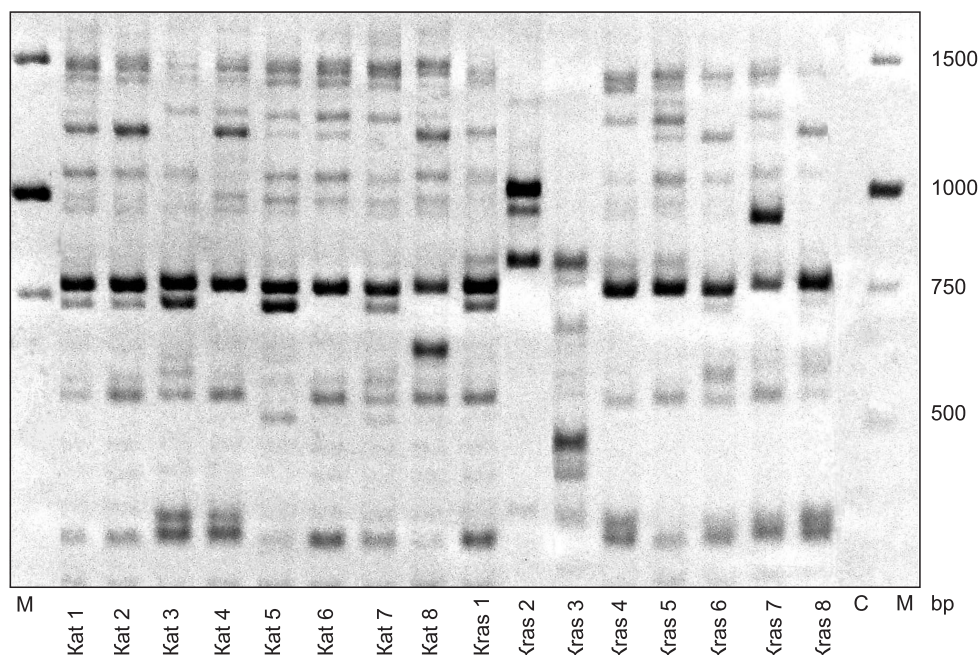


Рис. 1. Электрофоретический профиль продуктов ISSR-ПЦР для ДНК *Hedysarum theinum*, полученных при использовании праймера HB14.

Обозначены образцы из популяций: Kat 1–Kat 8 – “Катунская”, Kras 1–Kras 8 – “гора Красная”. С – отрицательный контроль; М – молекулярный маркер; bp – пары нуклеотидных оснований.

как признак (маркер) и для всех образцов отмечалось его наличие (1) или отсутствие (0). Расчет интервала *M. Nei* (1972) и построение UPGMA-дендрограмм производились в программе TFGA 1.3 (Miller, 1997).

Разрешающую силу праймеров (Resolving power, *Rp*) и их информативность (Average band Informativeness, *AvIb*) рассчитывали по формуле (Prevost, Wilkinson, 1999)

$$Rp = \sum Ib,$$

$$Ib = 1 - (2 \times |0.5 - p|),$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Средняя величина чистоты полученных экстрактов геномной ДНК *Hedysarum theinum* составила 1.74. Концентрация матрицы варьировала в широком диапазоне – от 60 до 560 кг/мл.

Характеристики использованных ISSR-праймеров приведены в таблице. Длина праймеров составляет от 8 до 16 нуклеотидов. Температура отжига (T_a) варьирует от 41 до 51°. Температура отжига для праймеров 814 и M1 оказалась ниже температуры плавления (T_m) на 3 и 9 °C соответственно, а для праймера HB14 – выше, чем температура плавления, на 3 °C. Применение этих праймеров позволило выявить 11, 17 и 24 маркера, что в сумме составило 52. Все полученные маркеры полиморфные. Разрешающая сила (*Rp*) и количество генотипов, которое может быть диагностировано (*x*), были наибольшими у праймера M1 ($Rp = 10.625$, $x = 59$), а наименьшими у HB14 ($Rp = 5.375$, $x = 24$). В то же время праймер HB14 оказался наиболее информативным ($AvIb = 0.489$), что отражает значительную величину информативности каждого из маркеров, полученных при амплификации, при их небольшом числе ($N = 11$). Среднее значение разрешающей силы изученных праймеров равно 7.7, среднее значение информативности – 0.450, что является удовлетворительным показателем эффективности праймеров. Так, H. Chennaoui-Kourda et al. (2007) для восьми ISSR-праймеров приводит среднее значение $Rp = 7.507$, среднее значение $AvIb = 0.594$.

Характеристики ISSR-праймеров, использованных в работе

Праймер	Нуклеотидная последовательность	T_m , °C	T_a , °C	Кол-во маркеров (<i>N</i>)	Разрешающая сила (<i>Rp</i>)	Информативность (<i>AvIb</i>)	<i>x</i>
HB14	(CTC) ₃ GC	38	41	11	5.375	0.489	24
814	(CT) ₈ TG	54	51	17	7.125	0.419	35
M1	(AC) ₈ CG	56	47	24	10.625	0.443	59
<i>Итого:</i>				52	В среднем: 7.7	В среднем: 0.450	118

Примечание. T_m – температура плавления; T_a – температура отжига; *x* – количество генотипов, которое может быть идентифицировано праймером.

где *Ib* – информативность каждого маркера, полученного при амплификации данного праймера; *p* – доля генотипов, содержащих данный маркер.

$$AvIb = Rp/N.$$

Здесь *N* – количество маркеров, полученных при амплификации праймера.

Для расчета количества генотипов, которое может быть идентифицировано праймером, определялась величина *x* (Prevost, Wilkinson, 1999):

$$x = (Rp - 1.8)/0.15.$$

Общее количество генотипов *H. theinum*, которое теоретически может быть идентифицировано при использовании праймеров M1, 814 и HB14, равно 118, что наполовину обеспечивается работой одного праймера – M1.

Абсолютный полиморфизм ампликонов (100 %), полученных в результате ПЦР, свидетельствует о высокой разрешающей способности ISSR-маркеров, что позволяет предположить возможности идентификации каждого генотипа и определения филогенетического родства близкородственных форм. UPGMA-дендрограмма, построенная методом расчета коэффициента *Nei* (1972), демонстрирует генетическое расстояние между образцами, варьирующее от 0.148 до 0.427 (рис. 2). Среднее значение составило 0.269, что означает высокий уровень генетического сходства между изученными популяциями. Так, например, для девяти видов рода *Hedysarum* и *Sulla* флоры Средиземноморья средний уровень генетического родства оказался равным 0.640 (Chennaoui-Kourda et al., 2007).

Из рис. 2 следует, что изученные образцы *H. theinum* образуют три основных кластера. В первый кластер вошли образцы из популяции “Катунская”, во второй – образцы из популяции “гора Красная” и один

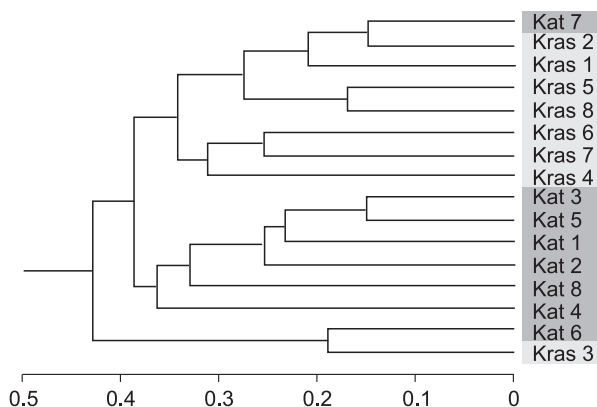


Рис. 2. UPGMA-дендрограмма, отражающая взаимоотношения между представителями двух популяций *Hedysarum theinum*, построенная методом расчета коэффициента *Nei* (1972).

Усл. обозн. см. на рис. 1.

образец из популяции “Катунская” (Kat 7). Третий кластер образуют два образца из разных популяций (Kat 6 и Kras 3). Таким образом, по данным ISSR-анализа 3 образца из 16 не были отнесены к соответствующим им популяциям.

Следовательно, для более точного и достоверного анализа генетической структуры *H. theinum* необходимо применение большего числа праймеров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования позволяют охарактеризовать СТАВ-метод выделения геномной ДНК у *H. theinum* как оптимальный, позволяющий получить экстракты, содержащие незначительное количество примесей ($A_{260}/A_{280cp} = 1.74$) и с высокой концентрацией матрицы (60–560 мкг/мл). Для определения генетической изменчивости вида подобраны три ISSR-праймера. Их длина составляет от 8 до 16 нуклеотидов, температура отжига варьирует от 41 до 51 °С.

На основании полученных результатов можно утверждать, что ISSR-маркирование является перспективным методом при изучении генотипического разнообразия *H. theinum*. Применение праймеров M1, HB14, 814 позволяет диагностировать отдельные генотипы *H. theinum*, что может быть использовано при идентификации и паспортизации хозяйственно ценных представителей этого вида, например, при отборе перспективных для селекции форм, обладающих высоким содержанием изофлавоноидов. Однако для анализа межпопуляционных связей требуется боль-

шее число маркеров, которые позволят дифференцировать обширное генотипическое разнообразие, выявленное для *H. theinum*.

Авторы выражают благодарность за помощь, оказанную при сборе материала, сотрудникам ЦСБС СО РАН канд. биол. наук И.А. Артемову и С.Б. Нечепуренко, научному сотруднику Катунского биосферного заповедника канд. биол. наук Т.В. Яшиной и его директору А.В. Затееву, а также сотрудникам Горно-Алтайского ботанического сада (Алтайский филиал ЦСБС СО РАН) и его директору канд. биол. наук А.А. Ачимовой. За консультации и помощь при постановке экспериментальных работ и при обработке данных авторы признательны сотрудникам ЦСБС СО РАН д-ру биол. наук А.В. Агафонову, канд. биол. наук Д.Е. Никоновой (Герус) и С.В. Асбаганову.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта № 23 Программы Президиума РАН “Биологическое разнообразие” и Интеграционному проекту СО РАН № 20.

ЛИТЕРАТУРА

- Вдовитченко М.Ю., Кузовкина И.Н., Пэтц Х., Шнайдер Б.** Культивируемые *in vitro* корни копеечника чайного и образование в них фенольных соединений // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 4. С. 604–613.
- Володарская С.Б., Виокурова Е.Ю., Шульц Е.Е.** Химическое исследование *Hedysarum theinum* // Материалы Междунар. конф., посвящ. памяти В.Г. Минаева “Физические и биохимические аспекты изучения лекарственных растений”. Новосибирск, 1998. С. 18–19.
- Высочина Г.И., Кукушкина Т.А., Карнаухова Н.А., Селютин И.Ю.** Флавоноиды дикорастущих и интродуцированных растений некоторых видов рода *Hedysarum* L. // Химия в интересах устойчивого развития. 2011. № 19. С. 365–371.
- Красная книга Республики Алтай (растения).** Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений / А.Г. Манеев, И.Н. Пшеничная, Н.В. Федоткина и др. Новосибирск, 1996. С. 23–24.
- Красная книга Республики Алтай: особо охраняемые территории и объекты.** Горно-Алтайск, 2000. С. 31, 48, 159, 198.
- Красная книга Республики Алтай (растения).** Горно-Алтайск, 2007. С. 29–30.
- Красноборов И.М., Азовцев Г.Р., Орлов В.П.** Новый вид рода *Hedysarum* L. (*Fabaceae* L.) из Южной Сибири // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 7. С. 968–973.
- Курбатский В.И.** Род *Hedysarum* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 165.
- Новикова Т.И., Набиева А.Ю., Полубоярова Т.В.** Сохранение редких и полезных растений в коллекции *in vitro* Центрального сибирского ботанического сада // Вестн. ВОГиС. 2008. Т. 12, № 4. С. 564–572.
- Свиридова Т.П., Зиннер Н.С.** Перспективы выращивания *Hedysarum alpinum* L. и *Hedysarum theinum* Krasnob. в условиях Томской области // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2008. № 2(3). С. 5–11.
- Chennaoui-Kourda H., Marghali S., Marrakchi M., Trifi-Farah N.** Genetic diversity of *Sulla* genus (*Hedysarea*) and related species using Inter-simple Sequence Repeat (ISSR) markers // Biochem. System. Ecol. 2007. V. 35. P. 682–688.
- Doyle J.J., Doyle J.L.** A rapid DNA isolation of fresh leaf tissue // Phytochem. Bull. 1987. V. 19. P. 11–15.
- Hakki E.E., Dogan B., Duran A., Martin E., Dinc M.** Phylogenetic relationship analysis of *Genista* L. (*Fabaceae*) species from Turkey as revealed by inter-simple sequence repeat amplification // African J. Biotechnol. 2010. V. 9(18). P. 2627–2632.
- Lei Y., Gao H., Tsering T., Shi S., Zhong Y.** Determination of genetic variation in *Rhodiola crenulata* from the Hengduan Mountains Region, China using inter-simple sequence repeats // Genetics and Molecular Biology. 2006. V. 29, No. 2. P. 339–344.
- Miller M.P.** Tools for populations genetic analyses (TFPGA). 1.3: A Windows programm for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. 1997.
- Nei M.** Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. V. 106. P. 283–292.
- Prevost A., Wilkinson M.J.** A new system of comparing PCR primers applied to ISSR fingerprinting to potato cultivars // Theor. and Appl. Genet. 1999. V. 98. P. 107–112.

ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ЛАТЕНТНОГО ПЕРИОДА РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ СЕКЦИИ *MIRABILES* РОДА *VIOLA* (*VIOLACEAE*).

I. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

Т.В. Елисафенко

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

Разработана методика изучения особенностей латентного периода для видов рода *Viola*. Для видов секции *Mirabiles* (*V. mirabilis* и *V. subglabra*) определены семенная продуктивность, грунтовая и лабораторная всхожесть. Выявлены условия прорастания семян и динамика их прорастания. Установлены всхожесть, энергия прорастания и интенсивность энергии прорастания семян в зависимости от срока хранения, а также продолжительность сохранения жизнеспособности семян.

Ключевые слова: *Violaceae*, *Viola*, семенная продуктивность, прорастание семян, продолжительность сохранения жизнеспособности семян.

INVESTIGATIONS OF FEATURES OF THE LATENT PERIOD OF PLANT BY THE EXAMPLE OF SECTION *MIRABILES* OF THE GENUS *VIOLA* (*VIOLACEAE*).

I. THE SEED PRODUCTION AND THE BIOLOGY OF SEED GERMINATION

T.V. Elisafenko

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

The method of studying of characteristics of the latent period for the species of the genus *Viola* was developed. The seed production, ground and laboratory germination, conditions for seed germination and dynamics of its germination were defined for species of section *Mirabiles* (*V. mirabilis* and *V. subglabra*). The dependence of the germination, the energy of germination and the intensity of energy of germination were identified. The duration of preservation of seed viability were found.

Key words: *Violaceae*, *Viola*, seed production, seed germination, preservation of seed viability.

Настоящее исследование – это часть разработки комплекса методов изучения редких и исчезающих видов растений. С 1979 г. на территории ЦСБС СО РАН интродуцируются виды рода *Viola* методом родовых комплексов. На данном этапе в коллекции представлены 90 популяций 47 видов, из них 37 видов произрастают на территории Сибири, из которых почти половина включена в региональные

Красные книги. Из-за короткого прегенеративного периода в условиях интродукции род *Viola* выбран модельным для разработки методов исследования редких и исчезающих видов растений Сибири.

Цель настоящей работы – изучить особенности латентного периода – начального этапа онтогенеза у видов секции *Mirabiles*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В роде *Viola* выделяют четыре подрода – *Nominium*, *Dischidium*, *Chamaemelanium* и *Melanium* (Конспект..., 2005). Секция *Mirabiles* принадлежит самому крупному подроду – *Nominium*. С.В. Юзепчук (1949) для флоры СССР выделил в секции *Mirabiles* два вида: *V. mirabilis* L. и *V. brachysepala* Maxim. Во Флоре Сибири В.В. Зуев (1996) последний вид описывает как подвид *V. mirabilis* subsp. *subglabra* (Ledeb.) Zuev comb. nov., указывая на то, что у этой восточной расы есть

единственный достоверный диагностический признак – голые черешки и стебли. В Конспекте флоры Сибири (2005) этому подвиду придается статус вида. В коллекции “*Violaceae*” Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск) произрастают оба вида: *V. mirabilis* представлен пятью популяциями из Алтайского края, Новосибирской области (НСО) и Республики Алтай, *V. subglabra* – одной популяцией из Республики Алтай. Данная секция интересна не

только малочисленностью видов, но и возможностью, по мнению В.В. Никитина (2007), гибридогенного происхождения *V. mirabilis*.

Основные классические методики по семеноведению разработаны для растений сельскохозяйственной, декоративной и лекарственной целей (Методические указания..., 1980; Флоря, 1987; Ишмуратова, Ткаченко, 2009). Наши объекты часто не имеют экономического значения, и как многие редкие и исчезающие виды недостаточно изучены, их популяции представлены малым количеством семян. Данные по их семеноведению в литературе отсутствуют. В связи с этим необходимо было для изучаемых объектов уточнить классические методы исследования. Далее предлагается принятая нами схема изучения латентного периода видов рода *Viola*.

Исследование латентного периода включает: семенную продуктивность, биологию прорастания и морфологию семян (масса семян, макроморфология, ультраскульптура поверхности семян) (рис. 1). Изучение биологии прорастания семян подразумевает определение условий и динамику прорастания семян, продолжительность сохранения их жизнеспособности, изучение периода покоя.

Реальную и потенциальную семенную продуктивность (РСП и ПСП) определяем по методу И.В. Вайнагий (1974), процент семенификации рассчитываем как отношение этих показателей, выраженное в процентах: $(РСП/ПСП) \cdot 100$. Плодоношение и диссеминация большинства видов рода *Viola* происходит длительно, в условиях культуры – в течение всего вегетационного сезона. Установить семенную

продуктивность на особь достаточно трудно как в природе, так и в культуре. Поэтому для видов рода *Viola* мы считаем семенную продуктивность на плод. Большинство видов рода *Viola* – баллисты и мирмекохоры (Beattie, 1975), за исключением видов секции *Hypocarpea* из подрода *Nominium*, которые являются исключительно мирмекохорами. У баллистов при высыхании створки плода схлопываются с разбрасыванием семян до 5 м. В связи с этим семенная продуктивность чаще изучается у свежесобранных плодов. У баллистов (большинство видов рода *Viola*) плод считается зрелым, когда он принимает вертикальное положение относительно плодоножки, часто это сопровождается изменением окраски плода (он становится более светлым). У видов секции *Hypocarpea* (мирмекохоров) плод не меняет своего положения. Его зрелость характеризуется размерами (наиболее крупный), плотностью (тактильно), окраской и растрескиванием створок. Хранение плодов при отсрочке изучения семенной продуктивности осуществляется двумя способами. Если семена необходимы для размножения, то плоды собираются в индивидуальные пакеты (с предварительными замерами плода). В дальнейшем подсчет высыпаемых семян из коробочки выражает реальную семенную продуктивность, а для установления числа семязачатков, не завязавших семена, следует высушить плод запарить кипятком. В раскрытых створках под лупой определяем данный показатель. Второй способ – хранение плодов во влажном состоянии до исследования в фиксаторе или в холодильнике. В последнем случае плоды помещаем во влажном фильтре в бьюкс или пакет.



Рис. 1. Схема исследования латентного периода.

Таблица 1

Условия опыта

Температура, °С	Свет	
	Наличие	Отсутствие
+25	Климокамера (продолжительность фотопериода 16.5 ч)	Термостат
+18	Комната	Шкаф
+3...+5	–	Холодильник

При изучении биологии прорастания семян конкретного вида необходимо конкретизировать режим опыта (лабораторный и полевой), ложе для семян, начало, конец и продолжительность этапов опыта. Полевой опыт проводят в три срока: весенний, летний, осенний, в четырехкратной повторности по 100 семян. Это позволяет выявить необходимость тепловой и холодной стратификации. Для лабораторных исследований режимы устанавливаются сочетанием двух важных факторов – света и температуры. Нами выбраны три варианта температуры и два света (табл. 1). В результате выделены шесть режимов: одноэтапный, двухэтапный (холодная (ХС) и тепловая (ТС) стратификация) и трехэтапный (открывается и заканчивается тепловой стратификацией). При одноэтапном режиме опыт начинается в марте. При двухэтапном опыте семена для первого этапа (ХС) закладываются в феврале. Первый этап длится 1 месяц. При трехэтапном режиме первый этап (ТС) начинается в ноябре и длится 2–4 недели. Второй этап (ХС) продолжается до марта. Если по предварительным опытам установлена необходимая длительность 2-го этапа – 2–4 недели, тогда первый этап трехэтапного опыта следует начинать в январе. Для определения покоя семян опыт проводят в нескольких повторностях, начиная со свежесобранных семян и повторяя через 1–2 месяца. Продолжительность одноэтапного и последнего этапа двух- и трехэтапного опыта – 30–60 дней от начала прорастания семян при растянутом прорастании. При активном прорастании опыт заканчиваем, если в течение 7 дней семена не прорастают. В каждом режиме – опыт в 4-кратной повторности по 100 семян. Если материал представлен малым числом семян, то уменьшаем повторность опыта до 2–3 или

число семян в повторности. Семена проращиваем в стеклянных или пластиковых чашках Петри среднего размера (9 см диаметра) на комбинированном ложе. Использование такого типа ложа (на дне – прокаленный кварцевый песок, на поверхности – один слой бумажного фильтра) позволяет удерживать влагу, и на поверхности фильтра хорошо видны мелкие семена фиалок. Чашки подписываем маркером и закрепляем скотчем, что позволяет длительно сохранять надпись (не выцветает и не смывается). Семена увлажняем через день. Семя считаем проросшим при формировании корешка размером с семя. Подсчет проросших семян проводим от начала прорастания ежедневно в течение недели, после – через день. При сильном поражении семян плесенью, их промываем в 50%-м растворе спирта и помещаем на чистое ложе.

Результаты опыта включают продолжительность периода до прорастания семян и периода их прорастания, всхожесть (%), энергию прорастания (%). Энергия прорастания – процент семян, проросших в первые 5 дней от начала прорастания (Флоря, 1987). Мы определяем дополнительный признак – интенсивность энергии прорастания как отношение всхожести и энергии прорастания семян (%). Этот признак показывает процент проросших семян в течение 5 суток от начала прорастания.

Данные по семенной продуктивности и морфологии плодов обрабатываются методом математической статистики. Определяем M – среднее арифметическое, m – его ошибка, V – коэффициент вариации, t_{05} – критерий Стьюдента при 95%-м уровне вероятности (Лакин, 1973). Представление результатов по прорастанию семян в методических указаниях предполагает статистическую обработку данных (Международные правила..., 1969; Методические указания..., 1980). В связи с небольшой повторностью опыта мы считаем, что целесообразнее указывать диапазон результатов и максимальную всхожесть семян. Графически представляем динамику прорастания семян в течение всего опыта (от начала до конца) и, если опыт состоит из нескольких этапов, отдельно отображаем основной этап прорастания. Для построения графика мы используем данные варианта с максимальной всхожестью семян.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для видов секции *Mirabeles* характерно наличие двух типов цветков – хазмо- и клейстогамных. Хазмогамное цветение наблюдается в мае–июне и вторичное – в августе, а клейстогамное – с мая по сентябрь. Нами изучалась семенная продуктивность двух видов у плодов от клейстогамных цветков. Для *V. mirabilis* данные представлены для образцов из интродукционной и природной популяций (табл. 2). Диапазон значений у всех популяций по числу семян, числу семязачатков, не завязавших семена, и по проценту семенификации – значителен. Этим объясняются очень

высокие коэффициенты вариации по данным признакам. Общее число семязачатков изменяется меньше (коэффициент вариации – 14–35 %) и составляет более 20 шт. в условиях культуры. Для природной популяции характерен более высокий коэффициент вариации (35–52 %) по всем элементам семенной продуктивности, чем для интродукционных популяций. Средние значения процента семенификации у всех популяций составляют более 50 %, причем у образцов из интродукционных популяций этот показатель более 70 %. Между двумя видами выявлены достовер-

Семенная продуктивность на плод видов секции *Mirabilis*

Вид; популяция; дата сбора	Показатель	Число, шт.			Процент семенификации
		семян	семязачтков, не завязавших семена	семязачтков	
<i>V. subglabra</i> ; культура; 14.06.2011	$M \pm m$	21.32 ± 1.99	9.36 ± 2.20	30.68 ± 0.92	70.57 ± 6.37
	V,%	43.87	110.57	14.13	42.37
	Диапазон значений	3–34	0–37	23–40	7.5–100
<i>V. mirabilis</i> ; Республика Алтай, культура; 14.06.2011	$M \pm m$	18.75 ± 2.29	7.25 ± 4.01	26 ± 1.87	74.69 ± 12.42
	V,%	24.39	110.56	14.39	33.27
	Диапазон значений	12–22	1–19	22–31	38.71–95.45
<i>V. mirabilis</i> ; Республика Алтай, природа; 14.06.2011	$M \pm m$	15.53 ± 1.91	14.71 ± 3.63	30.24 ± 2.58	56.62 ± 7.14
	V,%	50.76	101.74	35.19	52.02
	Диапазон значений	2–27	2–63	17–66	4.55–92.31
$t_{st} V. subglabra - V. mirabilis$		0.85	0.46	2.24	0.30
$t_{st} V. mirabilis$ природа–культура		1.08	1.38	1.33	1.26

Примечание. Данные достоверно различаются при $t_{05} = 2.03$ при 95%-м уровне вероятности ($n = 35$).

ные отличия только по числу семязачтков, наибольшее число у *V. subglabra* (30.68 ± 0.92). Остальные показатели достоверно не отличаются как между видами, так и между интродукционной и природной популяциями.

В конце мая–начале июня в коллекции у всех популяций отмечен массовый самосев. В течение вегетационного сезона, несмотря на постоянную диссеминацию с июня по сентябрь, проростки не появляются. Следовательно, для прорастания семян необходим этап с холодной стратификацией. Однако показатели грунтовой всхожести были невысокие (табл. 3). Причем у семян *V. mirabilis* (НСО) при летнем посеве наблюдались единичные всходы в этом же году, но массовое прорастание – весной следующего года. Для этой же популяции отмечено, что у позднесен-

них посевов всхожесть была в 2–3 раза ниже, чем у более раннего срока посева. У другой популяции этого вида (*V. mirabilis* – Алтай) установлена низкая грунтовая всхожесть при всех вариантах опыта. Максимальные значения выявлены у летних посевов, семена которых прошли ТС и ХС (см. табл. 3), а их всходы наблюдались в мае следующего года.

Для прорастания семян видов секции *Mirabilis* в лабораторных условиях необходим комбинированный режим проращивания, состоящий из трех этапов: ТС, длительная ХС (от 2 месяцев), тепловая стратификация. При таком режиме была достигнута всхожесть свыше 60 %. Наличие света увеличивает всхожесть в 10 раз, исключение составил один вариант из 3-кратной повторности. Опыт продолжался 226 дней (табл. 4). Во время ХС лопнула кожура у се-

Таблица 3

Грунтовая всхожесть видов секции *Mirabilis* в разные сроки посева

Вид	Популяция	Дата посева	Дата появления всходов	Всхожесть, %
<i>V. mirabilis</i>	Республика Алтай	27.07.2001	23.05.2002	2–10
		9.10.2001	–	0
		16.06.2005	23.05.2006	2
	Новосибирская обл.	3.10.2005	26.05.2006	2
		16.06.2005	5.07.2005 (единичные)	20–51
			18.05.2006 (массовые)	
		23.10.2005	19.05.2006	5–8
	3.10.2005	18.05.2006	13–29	
<i>V. subglabra</i>	Республика Алтай	16.06.2005	18.05.2006	14–31
		3.10.2005	26.05.2006	3–6

Таблица 4

Лабораторная всхожесть *V. mirabilis* в разных режимах (9.09.2010–23.04.2011)

Режим	Всхожесть, %	Энергия прорастания, %	Период до прорастания, дни	Период прорастания, дни
40 дней термостат – 123 дня холод–термостат	0	–	–	–
	66	2	167	25
	6	–	193	1
	6	–	198	3
163 дня холод–термостат	0	–	–	–
	0	–	–	–
163 дня холод–камера	0	–	–	–
	0	–	–	–
40 дней комната – 123 дня холод–камера	29	10	167	46
	36	2	170	43
	36	4	167	27
	39	2	167	34

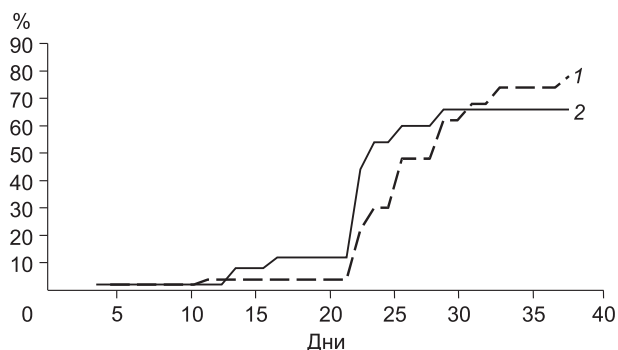


Рис. 2. Динамика прорастания семян *V. mirabilis* в течение 3-го этапа (тепловая стратификация):

1 – 40 дней комната – 123 дня холод–камера; 2 – 40 дней термостат – 123 дня холод–термостат.

мян (более 50 %), у которых первый этап – тепловая стратификация. Семена начали прорастать в обоих режимах (климокамера и термостат) через 4 дня после начала третьего этапа (ТС), но максимальная всхожесть установлена у семян в климатической камере (рис. 2). Прорастание было растянутое, энергия прорастания оказалась низкой (2–10 %).

Весной 2011 г. нами начаты исследования по определению продолжительности сохранения жизнеспособности семян у видов рода *Viola*. Семена *V. subglabra* и *V. mirabilis*, собранные в 2003–2010 гг., были заложены на проращивание в июле–августе

2011 г. Также в опыт были включены свежесобранные семена. С учетом предварительных исследований был выбран 3-этапный режим опыта: 1 этап – 30–55 дней ТС, 2 этап – 120 дней ХС и 3 этап – 30 дней ТС. Продолжительность опыта составила 180–204 дня (табл. 5). При первом этапе ТС через месяц проросли 0–1 % семян *V. subglabra*, 0–3 % *V. mirabilis* (НСО) – во всех случаях семена двухлетнего хранения. Семена *V. subglabra* сбора 2004 и 2005 гг. (7 и 6 лет хранения соответственно) сгнили в течение месяца. Через 1 месяц после начала 2 этапа (ХС) наблюдалась лопнувшая семенная кожура у семян двух-трехлетнего хранения *V. mirabilis* (НСО), а у *V. subglabra* семена пяти-шестилетнего хранения покрылись плесенью. Через 2 месяца у семян всех популяций четырехлетнего хранения и меньше лопнула семенная кожура. Таким образом, к началу третьего этапа наблюдались единично проросшие семена и от 1 до 97 % семян с лопнувшей семенной кожурой, причем с увеличением срока хранения доля таких семян уменьшается.

В результате исследования выявлено, что не все лопнувшие семена прорастают в течение третьего этапа, и наблюдается прорастание незначительного числа нелопнувших семян. Анализ данных по энергии прорастания и всхожести показал, что интенсивность энергии прорастания варьировала от 25 до 100 % среди семян урожая 2007–2011 гг. Причем у образцов ал-

Таблица 5

Жизнеспособность семян видов секции *Mirabiles* (интродукционные популяции)

Вид	Срок хранения семян, лет	Период до прорастания, дни	Период прорастания, дни	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Процент семян	
						сгнившие за 1-й этап	с лопнувшей семенной кожурой за 2-й этап
<i>V. subglabra</i>	7	–	–	–	–	100	–
	6	–	–	–	–	97–100	–
	4	177–178	1–22	1–4	1–6	0–81	1–19
	3	35–178	6–150	7–37	8–40	0–10	1–42
	2	177	2–12	57–76	57–77	1–23	63–80
	1	30–177	12–155	49–54	0–55	0–2	50–55
	0	177	2–12	80–85	80–85	0–1	80–86
<i>V. mirabilis</i> , Республика Алтай	6	–	–	–	0	9–25	–
	4	151–152	1–3	2–4	2–4	2–6	0–4
	3	148–151	3–27	6–35	6–39	2–4	2–4
	2	151	2–6	11–30	12–30	2–14	2–14
	0	133–151	5–23	34–70	44–71	2–5	0–72
<i>V. mirabilis</i> , Новосибирская обл.	8	–	–	–	0	0–3	–
	7	–	–	–	0	1–19	–
	6	–	–	–	0	0–50	–
	4	151–154	24–26	1–22	17–30	0–59	33–73
	3	31–166	9–126	2–33	8–37	0–3	15–39
	2	30–152	9–144	22–32	35–64	0–1	35–63
	1	151–152	19–26	19–61	31–64	1–5	43–64
0	10–151	8–124	34–90	86–96	0–1	89–97	

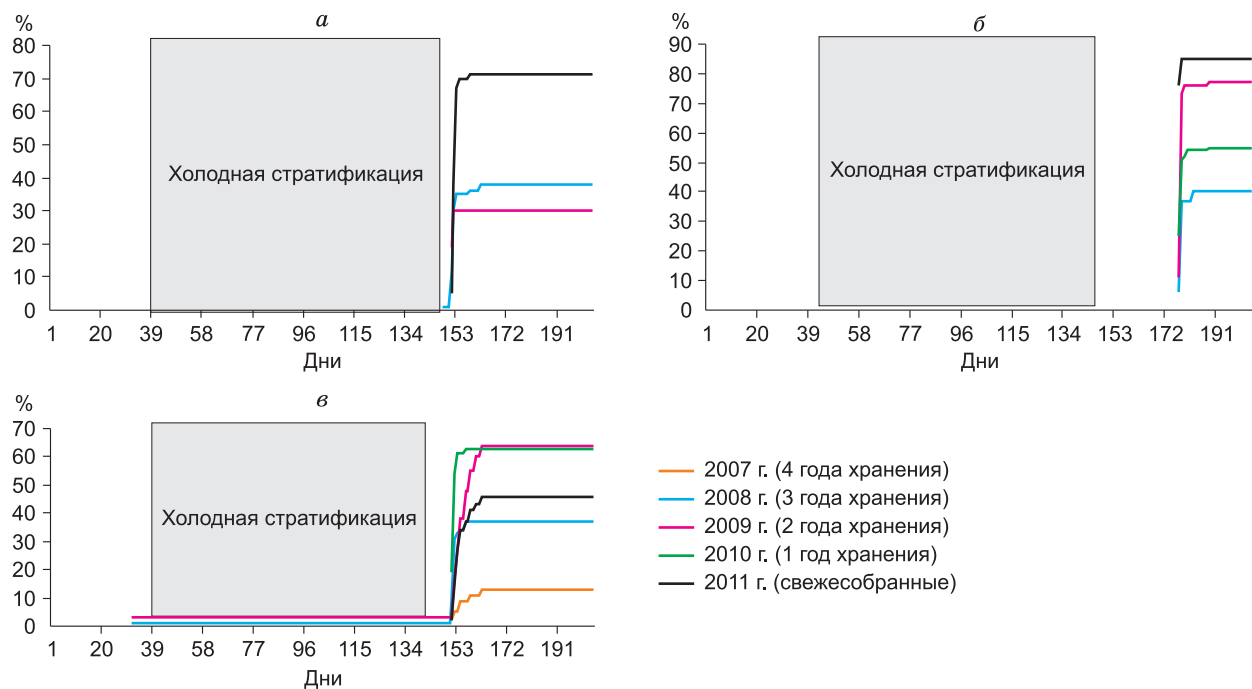


Рис. 3. Динамика прорастания семян видов секции *Mirabiles* разного срока хранения: а – *V. subglabra*; б – *V. mirabilis*, Республика Алтай; в – *V. mirabilis*, Новосибирская область.

тайских популяций (*V. subglabra* и *V. mirabilis*) этот показатель составил 94.10 ± 2.64 и 96.39 ± 1.58 % соответственно, для *V. mirabilis* (НСО) значение было ниже – 58.20 ± 7.02 %, а для секции в целом – 81.71 ± 3.63 %. Установлено, что интенсивность энергии прорастания не зависит от срока хранения семян, однако коэффициент изменчивости этого признака для первых двух популяций был 12.24 и 6.57 % соответственно. Для образцов новосибирской популяции выявлено сильное варьирование интенсивности энергии прорастания – 53 %, для секции этот показатель составил 33 %.

На всхожесть семян, по-видимому, оказывают влияние погодные условия, так для семян однолетне-

го срока хранения (сбор 2010 г.) отмечается пониженная всхожесть, чем для двухлетнего. Выявлено, что продолжительность сохранения жизнеспособности семян для всех популяций составляет 4 года, причем максимальная всхожесть наблюдается у “свежесобранных” семян, через 3 года хранения происходит снижение всхожести на 50 % от значения, характерного для свежесобранных семян (рис. 3). Отмечено, что доля нежизнеспособных, сгнивших семян за 1 этап значительно увеличивается с 4 лет хранения. Для секции в целом (2007–2011 гг.) всхожесть составила 33.31 ± 3.79 %, что в 2.5 раза ниже энергии прорастания, а коэффициент изменчивости, наоборот, выше в 2.5 раза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для изучения латентного периода на примере видов секции *Mirabiles* разработана методика, включающая исследования по семенной продуктивности, биологии прорастания семян. Уточнены методические приемы для определения семенной продуктивности и биологических особенностей прорастания семян для видов рода *Viola*. Определены основные признаки семенной продуктивности для видов секции *Mirabiles*. Отмечен высокий уровень изменчивости по числу семян и проценту семенификации. Последний признак в среднем составил более 50 % для всех изученных видов. Посев семян в грунт целесообразно проводить ранней осенью (грунтовая всхожесть – до 50 %). Для прорастания семян видов секции *Mirabiles* в

лабораторных условиях необходим 3-этапный режим с длительной холодной стратификацией во втором этапе и тепловой стратификацией на свету (всхожесть – до 96 %). Прорастание семян активное, энергия прорастания достигает 90 %. Интенсивность энергии прорастания составила от 58 % (новосибирская популяция) до 94–96 % (алтайские популяции) и не зависела от срока хранения семян. Максимальная всхожесть наблюдается у свежесобранных семян, на 3 год хранения происходит резкое снижение всхожести.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта № 30 по Программе Президиума РАН “Биологическое разнообразие”.

ЛИТЕРАТУРА

- Вайнагий И.В.** О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Зуев В.В.** Семейство *Violaceae* // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. С. 82–99.
- Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г.** Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа, 2009. 116 с.
- Конспект флоры Сибири.** Сосудистые растения. Новосибирск, 2005. 362 с.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия. М., 1973. 342 с.
- Международные правила определения качества семян.** М., 1969. 182 с.
- Методические указания по семеноведению интродуцентов.** М., 1980. 64 с.
- Никитин В.В.** Гибридизация в роде *Viola (Violaceae)* // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 2. С. 212–227.
- Флоря В.Н.** Интродукция и акклиматизация растений в Молдавии (лекарственные, витаминоносные, медоносные). Кишинев, 1987. 296 с.
- Юзепчук С.В.** Семейство *Violaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 350–451.
- Beattie A.J., Lyons N.** Seed dispersal in *Viola (Violaceae)* adaptations and strategies // Amer. J. Bot. 1975. V. 62, No. 7. P. 714–722.

**АНАЛИЗ ЛИСТОВЫХ РЯДОВ ВИДОВ
EUPHORBIA BOREALIS И *E. MICROCARPA* (*EUPHORBIACEAE*)**

С.В. Соловьев¹, К.С. Байков^{1,2}

¹Новосибирский государственный университет, 630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 2, e-mail: solovyev87@mail.ru

²Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, 630099, Новосибирск, ул. Советская, 18, e-mail: kbaikov@mail.ru

Выполнен сравнительный анализ полных листовых рядов двух морфологически близких видов рода *Euphorbia* из секции *Esula*: *Euphorbia borealis* и *E. microcarpa*. Выявлены и описаны новые параметры листьев, позволяющие проводить более точную диагностику этих видов: ширина и форма низовых листьев, ширина и форма срединных листьев, форма основания брактеев и др.

Ключевые слова: *Euphorbia*, листовая ряд, диагностика.

**ANALYSIS OF LEAVES SERIES
OF *EUPHORBIA BOREALIS* AND *E. MICROCARPA* SPECIES (*EUPHORBIACEAE*)**

S.V. Solovyev¹, K.S. Baikov^{1,2}

¹Novosibirsk State University, 630090, Novosibirsk, Pirogov str., 2, e-mail: solovyev87@mail.ru

²Institute of Soil Science and Agrochemistry, SB RAS, 630099, Novosibirsk, Sovetskaya str., 18, e-mail: kbaikov@mail.ru

Comparative analysis of leaf series for two similar species of genus *Euphorbia* section *Esula*: *Euphorbia borealis* and *E. microcarpa* is performed. New leaves parameters for the more accurate diagnostics of these species are revealed and described: width and shape of lower leaves, width and shape of middle leaves, form of the bract base, and some others.

Key words: *Euphorbia*, leaf series, diagnostics.

ВВЕДЕНИЕ

Виды секции *Esula* Dumort. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae* Juss.) представляют собой наиболее сложную в таксономическом отношении группу молочаев флоры Уральского региона. Сложность их диагностики обусловлена широкими пределами изменчивости морфологических признаков, их экологической пластичностью, слабой изученностью индивидуальной и внутривидовой изменчивости диагностических признаков, а также сезонной изменчивостью многих признаков. Решение данных вопросов невозможно без проведения детальных исследований качественных и количественных показателей. В диагностике молочаев признакам листьев уделяется особое внимание (Байков, 1992, 1996, 2007; Гельтман, 1996а,б; и др.). Для определения видов секции *Esula* в основном используются следующие показатели: длина и ширина листьев (обычно наиболее крупных), общая форма листьев (без указания их положения на стебле), положение максимальной ширины листовой пластинки (у основания, в нижней трети, в середине, выше середины, в верхней части), форма основания (клиновидная, округлая, сердцевидная и др.), признаки верхушки (закругленная, притупленная, острая,

заостренная, с шипиком и др.); длина и ширина брактеев (листьев на лучах соцветия), общая форма брактеев (обычно без привязки к порядку ветвления лучей).

Настоящее исследование проведено с целью выявления новых диагностических признаков двух близких видов рода *Euphorbia* из секции *Esula* путем сравнительного анализа их полных листовых рядов (серий). Эти виды хорошо различаются признаками столбиков, но их диагностика по признакам столбиков невозможна в период – до начала и после завершения плодоношения. Признаки же листьев в этом отношении более надежные, поскольку срединные и верховые листья, а также брактеев сохраняются до осеннего усыхания побегов. Для достижения поставленной цели были решены следующие задачи: 1) выполнены измерения длины и ширины листьев всех формаций у *Euphorbia borealis* Baikov и *E. microcarpa* (Prokh.) Kryl., построены графики, отражающие особенности изменения длины и ширины листьев; 2) проведен статистический анализ морфометрических признаков листьев, с выделением классов по длине и ширине; 3) выделены признаки, наиболее достоверно различающие эти виды.

Морфологические особенности листьев этих видов ранее были выявлены в основном по материалам, собранным в Сибири (Байков, 2007). Жирным шрифтом выделены наиболее контрастные диагностические признаки. Низовые листья *E. borealis* мелкие, чешуевидные, бурые. Срединные листья 2–4 см дл., 5–8 мм шир., **в 4–5 раз длиннее своей ширины, тонкие**, из клиновидного основания **узко-обратнояцевидные, наиболее широкие в верхней трети**, цельнокрайные, тупые; на боковых побегах более узкие. Листья верхней мутовки относительно короткие. **Брактеи из усеченного или сердцевидного основания почковидные**, наверху тупые, 5–10 мм дл., 8–15 мм шир., налегают основаниями друг на друга.

Низовые листья *E. microcarpa* мелкие, чешуевидные, рано усыхающие и опадающие. Срединные листья 2–3.5 см дл., 1–3(4) мм шир., **в 10 раз и более длиннее своей ширины**, более или менее **плотные, матовые**, из узкоклиновидного основания **линейные, наиболее широкие в средней части**, цельнокрайные, нередко с подвернутым вниз краем, наверху тупые или едва остроконечные. Листья верхней мутовки линейно-ланцетные, более короткие. **Наружные брактеи из клиновидного основания округло-ромбовидные или неправильно-ромбовидные**, наиболее широкие в середине или ниже, 4–8 мм дл., 5–10 мм шир.

С целью выявления региональных особенностей морфологических признаков листьев растений этих видов, обитающих в Уральском регионе, были проанализированы собственные сборы и гербарные материалы, собранные другими коллекторами. Для построения графиков полной листовой серии за основу были взяты растения *E. borealis*, собранные 15 июля

2009 г. в березово-сосновом лесу в окрестностях г. Далматово Далматовского района Курганской области, и образцы *E. microcarpa*, собранные 12 июня 2010 г. на опушке березового леса в окрестностях с. Советское Куртамышского района Курганской области. Дополнительно был учтен гербарный материал, хранящийся в коллекциях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, LE), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск, NS, NSK), Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, SVER). Всего было изучено более 70 гербарных экземпляров *E. borealis* и более 50 – *E. microcarpa*.

При описании листовой серии использовали разделение всех листьев годовичного побега на группы, или формации: низовые, срединные, верховые и брактеи, как это было сделано ранее при описании листовой серии *Euphorbia altaica* Ledeb. (Байков, 1997а). У исследованных видов границы между этими формациями достаточно хорошо выражены.

По длине и ширине листьев каждого растения *E. borealis* и *E. microcarpa* были построены графики, на рис. 1 и 2 представлены наиболее типичные из них.

Низовые листья исследованных видов преимущественно остающиеся (не опадающие), в числе 4–8 (редко 1–3). По сравнению с сибирскими экземплярами для уральских экземпляров не характерно раннее опадение листьев низовой формации. Эти виды хорошо отличаются размерами листьев низовой формации (см. рис. 1, 2), ширина которых у *E. borealis* превышает 1 мм и варьирует от (1)1.5 до 2 мм, тогда как у *E. microcarpa* она не превышает 1 мм. Следовательно, можно сделать вывод, что листья низовой формации

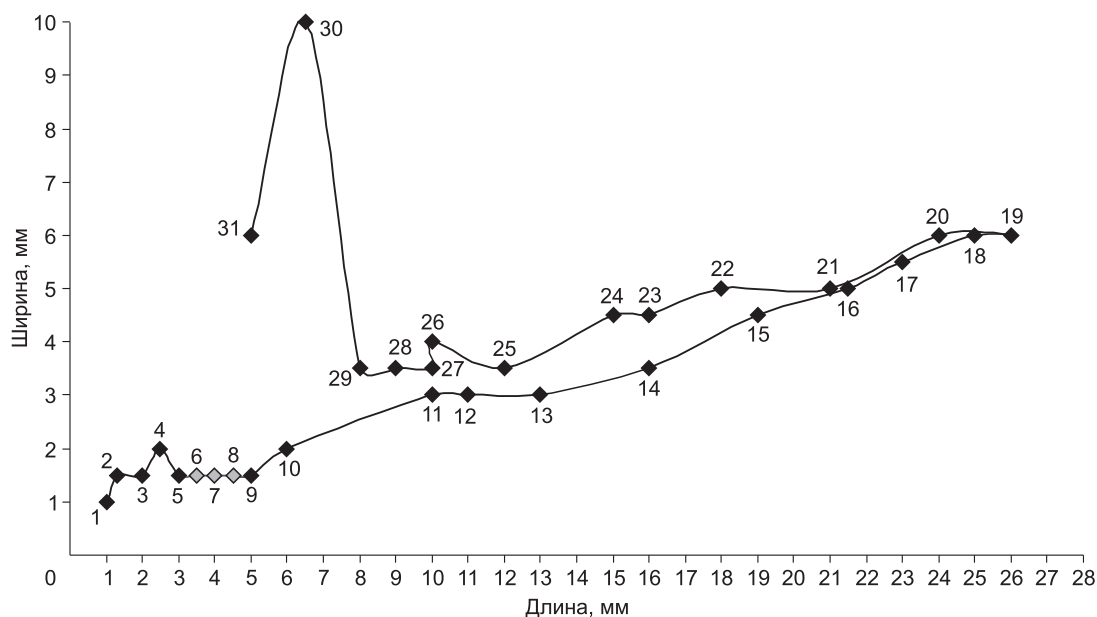


Рис. 1. График изменения длины и ширины листьев генеративного побега *E. borealis*:

1–5 – низовые листья; 6–8 – опадающие; 9–20 – срединные; 21–29 – верховые (21–24 – листья, в пазухах которых развиваются боковые лучи соцветия, 25–29 – листья мутовки); 30, 31 – брактеи на лучах верхушечного зонтиковидного соцветия (плейохазия).

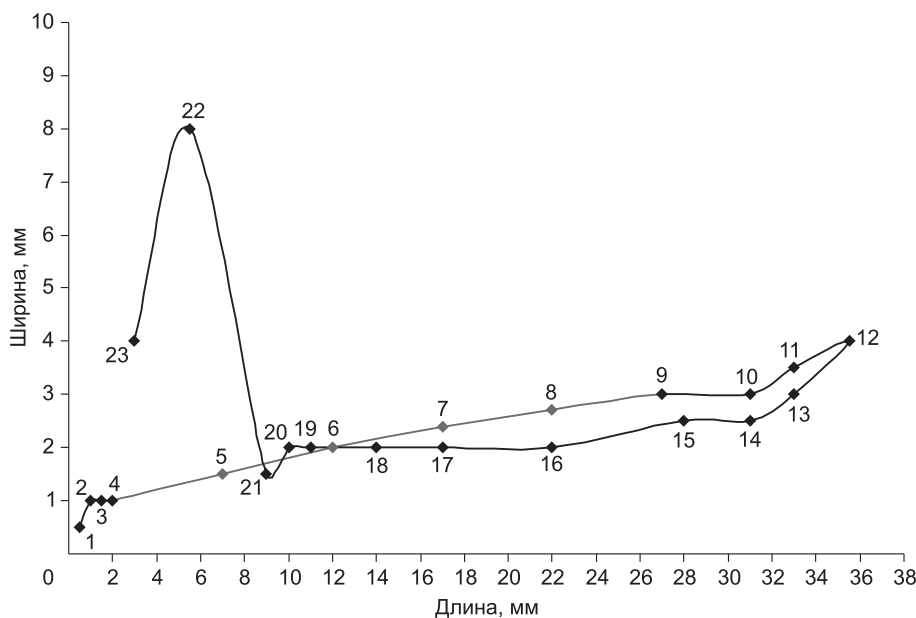


Рис. 2. График изменения длины и ширины листьев генеративного побега *E. microcarpa*:

1–4 – низовые листья; 5–8 – опавшие; 9–13 – срединные; 14–21 – верховые (14–17 – листья, в пазухах которых развиваются боковые лучи соцветия, 18–21 – листья мутовки); 22, 23 – бракети лучей верхушечного зонтиковидного соцветия (плейохазия).

E. borealis стандартно в 1.5–2 раза шире, чем у *E. microcarpa*.

Помимо отличий в размере листьев низовой формации выявлены различия по их форме. Низовые листья *E. borealis* яйцевидно-треугольные, наиболее широкие ниже середины (ближе к основанию), наверху притупленные, по направлению к верхушке побега листья низовой формации постепенно увеличиваются как в ширину, так и в длину. У *E. microcarpa* самые нижние низовые листья узкотреугольные, наиболее широкие в основании, по направлению к верхушке побега листья низовой формации удлинняются, но ширина их остается неизменной, они становятся почти линейными, наиболее широкие в средней части, наверху острые.

На границе перехода от низовых листьев к срединным находится зона, листья которой у исследованных видов достаточно рано опадают, поэтому их число определено по листовым рубцам: оно изменяется от 1 до 8 как у *E. borealis*, так и у *E. microcarpa*. Количество опавших листьев варьирует в зависимости от фенофазы растения: обычно, чем позднее фенологическая фаза развития растения, тем больше опавших листьев, т. е. в фазе плодоношения их больше, чем во время цветения. Опавшие листья следует относить к листьям срединной формации, так как по нашим наблюдениям у молодых растений они морфологически отличаются от низовых и более сходны со срединными.

Выше на побеге располагаются листья срединной формации, которые у уральских экземпляров *E. borealis* имеют по сравнению с сибирскими некоторые дополнительные особенности: для них характерны уз-

коклиновидное основание и закругленная верхушка листовой пластинки. Как видно из табл. 1, в выборке из 104 срединных листьев преобладают листья с длиной от 15 до 24.5 мм и шириной от 3 до 5.9 мм. По сравнению с листьями срединной формации *E. borealis* выборка из 56 срединных листьев *E. microcarpa* имеет следующие отличия: преобладают листья с длиной от 20 до 29.5 мм, т. е. в среднем они более длинные, и шириной в интервале от 2 до 3.9 мм (см. табл. 1), иными словами, они заметно более узкие. Для уральских экземпляров *E. microcarpa* характерны некоторые дополнительные особенности формы листовой пластинки по сравнению с сибирскими экземп-

Таблица 1

Распределение 104 листьев *E. borealis* и 56 листьев *E. microcarpa* срединной формации по длине и ширине

Интервал длины, мм	<i>E. borealis</i>	<i>E. microcarpa</i>	Интервал ширины, мм	<i>E. borealis</i>	<i>E. microcarpa</i>
5–9.5	10	3	1–1.9	1	2
10–14.5	14	3	2–2.9	12	25
15–19.5	22*	8	3–3.9	21	20
20–24.5	28	15	4–4.9	19	9
25–29.5	15	14	5–5.9	24	0
30–34.5	12	11	6–6.9	9	0
35–39.5	3	2	7–7.9	7	0
–	–	–	8–8.9	5	0
–	–	–	9–9.9	2	0
–	–	–	10–10.9	4	0

* Жирным шрифтом выделены преобладающие классы.

лярами, которым присущи не только линейные листья (наиболее широкие в средней части), но и узкообратноланцетные (наиболее широкие чуть выше середины). Эта особенность характерна для экземпляров, произрастающих в березовых колках Южного Зауралья. Она, по-видимому, обусловлена затененными условиями обитания, поскольку растения, выходящие на остепненные участки, имеют линейные листья.

Важно отметить, что ширина исследованных срединных листьев *E. microcarpa* в среднем не превышает 4 мм, тогда как у *E. borealis* более половины срединных листьев имеют ширину свыше 4 мм. По сравнению с сибирскими образцами у уральских экземпляров *E. borealis* срединные листья достоверно более короткие и узкие. Уральским экземплярам *E. microcarpa* из лесостепной подзоны свойственны срединные листья чуть более короткие, чем у сибирских растений, в ширину они так же, как и у сибирских растений, иногда достигают 4 мм.

Установлено, что у листовых серий *E. borealis* и *E. microcarpa* одна общая закономерность – наиболее широкие (если исключить брактеи) и наиболее длинные листья располагаются в средней части листьев срединной формации (см. рис. 1, точки 18–20 и рис. 2, точки 11–13), иногда на границе перехода листьев срединной формации в верховую, т. е. там, где в пазухах листьев появляются лучи соцветия.

Именно эта зона определена нами как зона перехода к листьям верховой формации, поскольку здесь, по-видимому, происходит переход апикальной меристемы главного побега из вегетативного в генеративное состояние (Байков, 19976). После “точки перелома” кривой начинается сокращение листьев в длину. При этом ширина верховых листьев уменьшается незначительно и постепенно, и этот участок кривой

располагается выше участка листьев срединной формации. У *E. microcarpa* кривая изменения размеров длины и ширины листа ведет себя иначе: после “точки перелома” кривой сокращение листьев в длину сопровождается более резким снижением ширины листьев, в результате образуется специфическая “петля” на графике (см. рис. 2).

Листья так называемой ложной мутовки (группа тесно сближенных верховых листьев, расположенных в основании верхушечного зонтиковидного плейохазия) завершают серию верховых листьев. Их морфометрические показатели, по нашему предположению, имеют особое диагностическое значение. У разных видов они могут быть более или менее сходными между собой. В некоторых случаях они образуют переходный ряд к брактеям.

Сокращение длины листьев ложной мутовки, вероятно, связано с их недоразвитием, как и сокращение длины верхних междоузлий главного побега, что и приводит к образованию ложной мутовки.

Результаты анализа изменчивости числа боковых лучей соцветия показали, что заметных различий между этими видами нет, хотя малое число боковых лучей соцветия более характерно для *E. borealis*.

Анализ морфометрических показателей впервые позволил установить интересный факт: в составе листьев ложной мутовки (кроющие листья верхушечного зонтиковидного плейохазия) *E. borealis* всегда имеется один лист, у которого наибольшая ширина по сравнению с другими листьями мутовки, на графике это отражается пиком (скачком кривой) (см. рис. 1, точка 26).

У *E. microcarpa* в большинстве случаев, последний лист верховых листьев (см. рис. 2, лист под номером 21) всегда более узкий, иногда сходен с другими листьями ложной мутовки, и наиболее короткий среди листьев верховой и срединной формаций, т. е. здесь траектория листового ряда делает резкое, реже плавное понижение.

Ширина листьев ложной мутовки *E. borealis* в среднем варьирует в пределах 3.0–4.9 мм (табл. 2), тогда как у *E. microcarpa* ширина листьев ложной мутовки – в интервале 1.5–2.9 мм (см. табл. 2), т. е. листья ложной мутовки *E. borealis* достоверно шире, их ширина находится за пределами интервала, определенного для *E. microcarpa*.

При сравнении листьев срединной и верховой формаций *E. borealis* и *E. microcarpa* (см. табл. 1, 2) выявлена тенденция уменьшения размеров листьев в длину, но остается практически неизменной их ширина на отрезке от срединных листьев до листьев ложной мутовки, т. е. листья ложной мутовки *E. borealis* и *E. microcarpa* короче ниже расположенных листьев, но по ширине остаются примерно такими же. Форма листа этих видов при переходе от срединной к верховой формации практически не изменяется, происходит лишь уменьшение размеров.

Таблица 2

Распределение 80 листьев *E. borealis* и 61 листа *E. microcarpa* верховой формации по длине и ширине

Интервал длины, мм	<i>E. borealis</i>	<i>E. microcarpa</i>	Интервал ширины, мм	<i>E. borealis</i>	<i>E. microcarpa</i>
5–9.5	20(20)	9(9)	1–1.9	0	11(9)
10–14.5	32(30)	20(20)	2–2.9	8(8)	36(18)
15–19.5	12(0)	10(4)	3–3.9	26(22)	10(6)
20–24.5	11(0)	10(1)	4–4.9	19(13)	4(1)
25–29.5	3(0)	8(0)	5–5.9	14(7)	0
30–34.5	2(0)	4(0)	6–6.9	8(0)	0
35–39.5	0	0	7–7.9	4(0)	0
–	–	–	8–8.9	1(0)	0
–	–	–	9–9.9	0	0
–	–	–	10–10.9	0	0

Примечание. В скобках приведены данные по листьям ложной мутовки. Жирным шрифтом выделены преобладающие классы.

Выше листьев верховой формации располагаются так называемые лучевые листья (брактей) – кроющие листья на лучах, которые у исследуемых видов расположены парами (супротивно). У видов рода *Euphorbia* L. они могут быть нижними (наружными), промежуточными и верхними. В нашем случае *E. borealis* и *E. microcarpa* имеют нижние и верхние брактей. Они заметно отличаются от листьев, расположенных на главном побеге, поскольку их ширина превышает длину (см. рис. 1, точки 30, 31; рис. 2, точки 22, 23). У *E. borealis* нижние брактей часто перекрываются своими основаниями и образуют кружок, что является одним из важных диагностических признаков этого вида. Брактей уральских образцов *E. borealis* иногда бывают полукруглыми, с усеченным основанием. Брактей уральских экземпляров *E. microcarpa* не отличаются по форме от сибирских. Длина наружных (нижних) брактей *E. borealis* варьирует в интервале 6–7 мм, ширина – 9–10 мм. Наружные брактей *E. microcarpa* мельче, их длина составляет 5–6 мм, ширина – 6–9 мм. Необходимо отметить, что при сравнении сибирских образцов с уральскими интервал изменения размера брактей последних достоверно меньше (уже), т. е. крайние значения интервала варьирования уральских не выходят за пределы интервала колебания сибирских. По всей видимости, это связано с малым размером выборки и меньшими размерами территории исследования.

В результате выполненного исследования установлено, что анализ листовых серий *E. borealis* и *E. microcarpa* позволяет выявить и описать специ-

фические особенности листьев двух видов, которые не могут быть определены другим способом анализа или при простом визуальном рассмотрении образцов. Эти особенности позволяют для большинства образцов точно установить их видовую принадлежность.

Ниже приведен ключ для определения растений этих близких видов, распространенных в Уральском регионе, для более детального понимания их морфологических различий (новые диагностические признаки выделены курсивом):

1. *Низовые листья яйцевидно-треугольные, 1.5–2 мм шир., наиболее широкие ближе к основанию. Срединные листья узко-обратнояйцевидные наиболее широкие в верхней трети, 2–7 мм шир. Листья ложной мутовки 3–5 мм шир.* Брактей из внезапно усеченного или сердцевидного основания *полукруглые* или почковидные, наиболее широкие ниже середины, 6–7 мм дл., 9–10 мм шир. ***E. borealis***
 + *Низовые листья от узкотреугольных до почти линейных, не превышают 1 мм шир., наиболее широкие в средней части. Срединные листья узко-обратноланцетные* или почти линейные наиболее широкие в середине или *чуть выше середины*, 2–4 мм шир. *Листья ложной мутовки 1.5–3 мм шир.* Брактей из широко-клиновидного основания *неправильно- или округло-ромбовидные*, наиболее широкие в середине или *чуть ниже*, 5–6 мм дл., 6–9 мм шир. ***E. microcarpa***

Исследование выполнено при финансовой поддержке интеграционного проекта СО РАН, грант № 77.

ЛИТЕРАТУРА

- Байков К.С.** Определение сибирских видов рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) по морфологическим признакам листьев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 5. С. 52–59.
- Байков К.С.** Сем. *Euphorbiaceae* – Молочайные // Флора Сибири. Т. 10: *Geraniaceae–Cornaceae*. Новосибирск, 1996. С. 38–58, 205–209.
- Байков К.С.** К систематике сибирских видов *Euphorbia*: сравнительно-морфологический анализ листовых серий // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997а. С. 10–11.
- Байков К.С.** К систематике *Euphorbia altaica* С.А. Меу.: Анализ листовых рядов // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1997б. Вып. 3. С. 3–7.
- Байков К.С.** Молочай Северной Азии. Новосибирск, 2007. 362 с.
- Гельтман Д.В.** Сем. *Euphorbiaceae* // Флора Восточной Европы. СПб., 1996а. Т. 9. С. 256–287.
- Гельтман Д.В.** Систематические заметки о видах подсекции *Esulae* рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. 1996б. Т. 8, № 9. С. 73–89.

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА РАСТЕНИЙ *THYMUS ELEGANS* (LAMIACEAE)

Н.И. Гордеева, Ю.А. Пшеничкина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com, scutel@yandex.ru

Исследовано влияние температуры, относительной влажности воздуха и количества выпадающих осадков на проявление полового полиморфизма растений *Thymus elegans* Serg. в условиях лесостепи Новосибирской области.

Ключевые слова: половой полиморфизм, климатические факторы, *Thymus elegans*.

THE INFLUENCE OF CLIMATIC FACTORS ON THE EXPRESSION OF SEX POLYMORPHISM IN PLANTS *THYMUS ELEGANS* (LAMIACEAE)

N.I. Gordeeva, Yu.A. Pshenichkina

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com, scutel@yandex.ru

The influence of the air temperature, relative humidity and rainfall on the expression of sex polymorphism in plants *Thymus elegans* Serg. was investigated in the forest-steppe of Novosibirsk Oblast.

Key words: sex polymorphism, climatic factors, *Thymus elegans*.

ВВЕДЕНИЕ

Явление полового полиморфизма, под которым понимают наследственно устойчивые морфолого-физиологические различия, связанные с дифференциацией пола особей или цветков, широко распространено среди покрытосеменных растений. Многообразие половых типов цветков обусловлено наличием не только обоеполых и однополых цветков, но и цветков с большей или меньшей степенью редукции андроеца и гинецея, которая приводит к функциональной однополости цветков при их морфологической обоеполости. С эволюционной точки зрения половой полиморфизм можно рассматривать как приспособление к перекрестному опылению, являющемуся основой аутбридинга (Меликян, 2000; Демьянова, 2011). Проявление признаков пола у растений контролируется не только генотипом, но и факторами внешней среды (Чайлахян, Хрянин, 1982; Дубинин, 1986; Heslop-Harrison, 1957). Например, у однодомных растений понижение температуры вызывает усиление женских половых признаков, а увеличение фотопериода – мужских (Френкель, Галун, 1982). Повышенная влажность субстрата и атмосферы способствует заложению пестичных цветков и формированию женских признаков

у двудомных видов (Минина, 1952; Чайлахян, Хрянин, 1982). Накоплены многочисленные сведения о влиянии фитогормонов на проявление половых признаков видов растений (Френкель, Галун, 1982). Рассматривая модели дифференциации цветков, J. Heslop-Harrison (1957, 1972) предположил, что в определенный ранний период флоральный апекс находится в “пластичной” фазе и развивается под контролем окружающей ткани, затем развитие становится автономным и полностью необратимым, в результате чего образуются либо стерильные, либо спороносные органы цветка. В соответствии с этой моделью, например, образование пестичных цветков многих полиморфных видов связывается с подавлением на ранней стадии развития зачатков пыльника (Френкель, Галун, 1982). Изменение полового состояния в течение периода цветения и в разные годы отмечается для некоторых групп особей гинодиэцичных видов тимьянов (Тогина, 1990).

Цель настоящей работы – исследовать влияние климатических факторов на проявление полового полиморфизма у гиномоноэцичного вида Тимьяна изящного (*Thymus elegans* Serg.) в условиях лесостепи Новосибирской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сибирский эндемик *Th. elegans* – небольшой полукустарничек с многочисленными однолетними ор-

тотропными генеративными побегами, который прорастает по степным каменистым склонам и закус-

таренным долинным лугам в Горном Алтае, Хакасии, Тыве. Соцветие – тирс, в котором цветки собраны в нескольких супротивно расположенных дихазиях, состоящих из обедненных боковых монохазиев.

Ранее установлено, что вид *Th. elegans* относится к гиномоноэичным видам, у которых на одном побеге присутствуют одновременно обоеполые и пестичные цветки (Банаева, Гордеева, 2008). У растений выявлено три половых типа цветков (обоеполые, пестичные и частично андростерильные) и два варианта генеративных побегов – обоеполые, на которых встречаются только обоеполые цветки, и гиномоноэичные, на которых присутствуют все три типа цветков. Доля пестичных и частично андростерильных цветков у *Th. elegans* составляет около 1 % от общего числа цветков; пестичные цветки и частично андростерильные отмечаются единично в любой части соцветия в течение всего цветения (Банаева, Гордеева, 2008).

Для изучения влияния климатических факторов выбирались следующие показатели: среднесуточная температура воздуха, среднесуточная относительная

влажность воздуха и количество выпадающих осадков за периоды роста, бутонизации и цветения генеративных побегов растений. Использовались метеорологические данные метеостанции пос. Огурцово Новосибирской области.

Наблюдения проводились в течение 2010 и 2011 гг. за растениями *Th. elegans*, выращенными на экспериментальном участке Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск). Выборка составляла 40–50 главных генеративных побегов, на которых учитывались общее количество цветков, а также число пестичных и частично андростерильных цветков в каждой дихазии соцветия. Ритм цветения модельных побегов и определение пола цветков изучали визуально через каждые 3–4 дня.

Морфологические показатели модельных побегов: длина побега и соцветия измерялись в конце фазы цветения растений; определялась семенная продуктивность модельных побегов. Для показателей рассчитаны средние арифметические и ошибки средних.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вид *Th. elegans* относится к летне-зимнезеленым растениям умеренной зоны. Цветение однолетних генеративных побегов растянуто по времени. Распускание цветков в соцветии начинается чаще всего со второго дихазия и распространяется вверх и вниз вдоль оси соцветия тирс и одновременно в пределах одного дихазия. Обоеполые цветки характеризуются протерандричностью; продолжительность цветения обоеполого цветка составляет в среднем 4–5 дней; у пестичных и частично андростерильных цветков цветение сокращено до 2–3 дней. После завершения плодоношения генеративные побеги засыхают и отмирают.

Фенологические наблюдения показали, что в 2010 г. вследствие более позднего весеннего отрастания растений, бутонизация побегов *Th. elegans* происходила на 12–14 дней позднее, чем в 2011 г. Все последующие фенофазы начала, массового и конца цветения в 2010 г. также были смещены по времени на 10–14 дней по сравнению с 2011 г. Продолжительность фенофаз – роста, бутонизации, начала цветения, массового цветения, конца цветения, – составляла в среднем в 2010 г. соответственно 47, 11, 15, 16, 15 дней; в 2011 г. – 60, 10, 12, 13, 19 дней. Период роста растений в 2010 г. был короче, чем в 2011 г., однако погодные условия роста имели близкие средние значения показателей для двух лет (среднесуточные температуры воздуха 13.0 и 11.9 °С соответственно; влажность воздуха 60 и 58 %; количество осадков 46.8 и 58.7 мм). Наибольшие различия по метеоданным двух лет установлены для фазы бутонизации растений, во время которой в 2010 г. отмечены более низкие среднесуточные температуры, более высокая

влажность воздуха и большее количество осадков (табл. 1). В периоды цветения растений климатические показатели двух лет были более сходными. Для фенофаз массового цветения и конца цветения сравниваемых лет отмечалось некоторое понижение значений среднесуточных температур и увеличение количества осадков. Анализ метеоданных показал, что за общий период бутонизации и цветения растений *Th. elegans* погодные условия 2010 г. были более прохладными и с большей влажностью воздуха, чем условия 2011 г.

Исследование образования цветков разных половых типов показало, что в более прохладный 2010 г. число пестичных и частично андростерильных цветков было зафиксировано больше, чем в 2011 г. (см. табл. 1). Увеличение числа пестичных и частично андростерильных цветков в 2010 г. отмечалось в периоды массового цветения и конца цветения. В фазу начала цветения в 2010 г. процент пестичных и частично андростерильных цветков оказался меньше вследствие более позднего начала распускания цветков на части модельных побегов. Общее число цветков за весь период цветения в 2010 г. зафиксировано меньше, чем в 2011 г. Мы предположили, что климатические факторы – более низкие среднесуточные температуры воздуха, более высокая влажность воздуха и большое количество осадков, прежде всего, в периоды бутонизации и начала цветения растений, способствуют формированию пестичных и частично андростерильных цветков на генеративных побегах *Th. elegans*, и, следовательно, могут приводить к феминизации растений вида. Для статистической оценки различий между показателями двух выборок женских

Климатические факторы и число цветков разных половых типов на модельных побегах *Thymus elegans*

Признак	Бутонизация		Начало цветения		Массовое цветение		Конец цветения		Всего за периоды	
	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.
Среднесуточная температура воздуха, °С	15.4 ± 0.76	20.6 ± 0.82	18.1 ± 0.60	19.9 ± 0.82	16.8 ± 0.99	16.8 ± 0.66	16.5 ± 0.62	17.5 ± 0.62	16.8 ± 0.41	18.4 ± 0.41
Среднесуточная относительная влажность, %	75 ± 2.7	61 ± 2.4	73 ± 1.9	66 ± 3.1	76 ± 2.4	72 ± 2.8	72 ± 1.6	68 ± 1.2	74 ± 1.1	67 ± 1.2
Количество осадков, мм	10.1	6.1	20.5	17.4	27.5	40.5	7.2	15.5	65.3	79.4
Общее число цветков на побег, шт.	–	–	41.5 ± 2.9	34.3 ± 3.9	151.4 ± 4.8	160.1 ± 3.4	24.3 ± 2.7	32.2 ± 3.9	217.2 ± 6.5	226.0 ± 5.2
Число пестичных и частично андростерильных цветков на побег, шт.	–	–	0.1 ± 0.05	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.2	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.1	1.1 ± 0.3	0.7 ± 0.2
			0.1*	0.8	0.4	0.2	1.7	0.7	0.5	0.3

* В знаменателе процент от общего числа цветков.

и частично андростерильных цветков, отмеченных в 2010 и 2011 гг., проведены расчеты с помощью критерия Стьюдента по формуле

$$t = \frac{|M_1 - M_2|}{\sqrt{\frac{(N_1 - 1)s_1^2 + (N_2 - 1)s_2^2}{N_1 + N_2 - 2} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right)}}$$

где M_1 и M_2 – средние арифметические; s_1 и s_2 – стандартные отклонения; N_1 и N_2 – размеры выборок, число степеней свободы $df = N_1 + N_2 - 2$ (Зайцев, 1984). В результате расчетов получен показатель $t_{эмп} = 1.132 < t_{кр} = 1.990$ (для уровня значимости 0.05 и значению вероятности 95 % при числе степеней свободы $df = 80$), что означает необоснованность вывода о достоверности различий для этого уровня значимости. Недостоверность различий между выборками, вероятно, связана с недостаточным количеством исходного материала, так как образование пестичных и частично андростерильных цветков на побегах единично. Кроме того, на выводы, по-видимому, повлияли недостаточно контрастные погодные условия двух сравниваемых лет. Для получения статистически достоверных результатов, позволяющих судить о влия-

нии климатических факторов на формирование пестичных и частично андростерильных цветков, необходимо проведение дальнейших исследований с увеличением выборки побегов растений.

Для выяснения влияния климатических факторов на формирование разных половых вариантов побегов проводились сравнительные морфологические исследования модельных побегов и их семенной продуктивности (табл. 2). Результаты морфологических измерений и подсчетов показали, что признаки – длина побегов и соцветий, число дихазиев, а также число цветков в дихазии и в соцветии – не обнаружили значительных различий между обоеполями и гиномоноэичными побегами в сравниваемые годы. Отмечается некоторое увеличение общего числа цветков у гиномоноэичных побегов в более теплое 2011 г.

По литературным данным известно, что обоеполюе особи разных видов тимьянов отличаются низкой семенной продуктивностью, а женские особи – высокой (Гогина, 1990). В наших исследованиях учитывались показатели: реальная семенная продуктивность (РСП) – число созревших семян на модельном побеге, и коэффициент семенной продуктивности – отношение реальной и потенциальной продук-

Таблица 2

Морфологические показатели и показатели семенной продуктивности модельных побегов *Thymus elegans*

Признак	Обоеполюый побег		Гиномоноэичный побег	
	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.
Длина побега, см	30.7 ± 0.99	28.3 ± 0.71	30.2 ± 0.87	28.9 ± 0.62
Длина соцветия, см	15.2 ± 0.68	13.5 ± 0.64	15.1 ± 0.83	13.9 ± 0.61
Число дихазиев, шт.	8.4 ± 0.20	7.9 ± 0.12	8.4 ± 0.15	8.3 ± 0.15
Число цветков, шт.	221.5 ± 9.11	219.4 ± 3.99	212.9 ± 7.34	232.6 ± 8.31
Число цветков в дихазии, шт.	26.1 ± 0.91	26.7 ± 0.79	25.6 ± 0.83	26.6 ± 1.03
Число семян (РСП), шт.	3.5 ± 0.83	32.3 ± 2.75	4.9 ± 1.33	31.7 ± 3.83
Коэффициент семенной продуктивности, %	0.4	3.7	0.6	3.4

тивности, которая определяется как число семязачатков (для тимьянов – это число цветков, умноженное на 4). Вид *Th. elegans* в лесостепных условиях Новосибирской области характеризуется очень низкими значениями этих показателей (см. табл. 2). Повышение среднесуточных температур и снижение относительной влажности воздуха в периоды бутонизации и цветения растений в 2011 г. по сравнению с 2010 г. обусловило небольшое увеличение (до 4 %) образования цветков на модельных побегах. Одновременно значения показателей РСП растений возросли в 6.5 раза. Сравнение показателей РСП и коэффициента семенной продуктивности не установило различия между обоеполюми и гиномоноэцичными побегами в наблюдаемые годы. Отсутствие различий по реальной

семенной продуктивности у побегов *Th. elegans* связано прежде всего с низкой долей пестичных и частично андростерильных цветков, которые формируются на гиномоноэцичных побегах (см. табл. 1).

Таким образом, исследования показали, что действие климатических факторов (температуры и влажности воздуха, количество осадков) не влияет на различия между обоеполюми и гиномоноэцичными побегами *Thymus elegans* Serg. по морфологическим признакам и показателям семенной продуктивности.

Для выяснения влияния климатических факторов на формирование пестичных и частично андростерильных цветков у побегов гиномоноэцичного вида *Th. elegans* необходимы дальнейшие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Банаева Ю.А., Гордеева Н.И.** Половая дифференциация *Thymus elegans* Serg. (*Lamiaceae*) в условиях лесостепной зоны Новосибирской области // Раст. мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 61–66.
- Гогина Е.Е.** Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М., 1990. 208 с.
- Демьянова Е.И.** О постановке антэкологических наблюдений в условиях интродукции // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 8. С. 1127–1134.
- Дубинин Н.П.** Общая генетика. М., 1986. 559 с.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
- Меликян А.П.** Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 73–75.
- Минина Е.Г.** Смещение пола у растений под действием факторов внешней среды. М., 1952. 198 с.
- Френкель Р., Галун Э.** Механизмы опыления, размножения и селекция растений. М., 1982. 384 с.
- Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н.** Пол растений и его гормональная регуляция. М., 1982. 176 с.
- Heslop-Harrison J.** The experimental modification of sex expression in flowering plants. Cambridge Biol. Rev., 1957. V. 32. P. 38–90.
- Heslop-Harrison J.** Physiology and biochemistry of angiosperm reproduction // Steward FC, ed. Plant Physiology, a Treatise. Vol. 6C. N.Y., 1972. P. 133–289.

**РИТМЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ ВИДОВ ЛУКОВ
(*ALLIUM*, *ALLIACEAE*) НА АЛТАЕ**

Л.А. Клементьева, О.В. Пошелюжина

Государственное научное учреждение Научно-исследовательский институт
садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко Российской академии сельскохозяйственных наук,
656045, Барнаул, Змеиногорский тракт, 49, e-mail: niilisavenko@hotmail.ru

Представлены результаты первичного изучения 21 вида лука в условиях лесостепной зоны Алтайского края. Рассмотрены особенности сезонного развития видов с учетом температурного фактора. Установлено, что все виды, за исключением *A. moly*, развиваются нормально, низкая зимостойкость в суровые зимы у *A. neapolitanum*. Качество семян высокое. Для декоративного садоводства рекомендованы семь видов.

Ключевые слова: интродукция, вид, сезонное развитие, зимостойкость, продуктивность, декоративность.

**GROWTH AND DEVELOPMENT RHYTHMS OF ORNAMENTAL ONION SPECIES
(*ALLIUM*, *ALLIACEAE*) IN ALTAI**

L.A. Klementyeva, O.V. Poshelyuzhina

State Research Establishment Lisavenko Research Institute
of Horticulture for Siberia of the Russian Academy of Agricultural Sciences,
656045, Barnaul, Zmeinogorskiy trakt, 49, e-mail: niilisavenko@hotmail.ru

The results of primary studying of 21 onion species in conditions of a forest-steppe zone of the Altai Territory are presented. Peculiarities of a seasonal development of species with the account of temperature factor are discussed. It is proved, that all the species, with the exception of *A. moly*, are developed normally, *A. neapolitanum* has low winter resistance in severe winters. Seeds quality is high. 7 species are recommended for ornamental horticulture.

Key words: introduction, species, seasonal development, winter resistance, productivity, ornamental.

ВВЕДЕНИЕ

Род Лук (*Allium* L.) насчитывает более 500 видов, около половины видового состава произрастает преимущественно в Казахстане и Средней Азии. Во флоре Сибири насчитывается 56 видов лука, многие из них интересны и ценны для интродукции (Соболевская, 1968; Флора..., 1987). На Алтае из 30 встречающихся видов наибольший интерес для интродукции представляют *A. schoenoprasum* L., *A. nutans* L., *A. obliquum* L., *A. altaicum* Pall. (Верещагина, 1983). Для более ограниченной культуры И.В. Верещагина (1968) рекомендует *A. aflatanense* B. Fedtsh. и *A. caeruleum* Pall., нуждающиеся в суровые зимы в основательном укрытии.

Неприхотливость, экологическая пластичность, наличие оригинальных форм растений позволяют рекомендовать луки для широкого применения в цветоводстве, введения в культуру. Многие виды занесены в Красные книги природы государств СНГ.

Широкое интродукционное изучение корневищных луков Сибири, начатое в конце XIX в. П.Н. Крыловым, проводилось многими исследователями: О.В. Давевой (1969), Г.В. Деловой (1960), К.А. Соболевской (1975), В.А. Черемушкиной (Корневищные луки..., 1992) и др.

В ГНУ НИИСС Россельхозакадемии (НИИСС) интродукцией травянистых многолетников, в том числе 4–6 видов лука, занимались с 1934 г. академик М.А. Лисавенко, позже З.И. Лучник, И.В. Верещагина, К.С. Попова, а с 2005 по 2009 г. – О.В. Пошелюжина, пополнив коллекцию луков до 25 видов. На сегодняшний день она составляет 29 видов.

Цель наших исследований – расширить ассортимент многолетников за счет использования декоративных видов и сортов лука для лесостепной зоны Алтайского края.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ РАБОТЫ

Наблюдения проводились в течение пяти лет (с 2007 по 2011 г.) на опытном поле НИИСС. Объектами

служили 21 вид лука, из них по 19 наблюдения проведены впервые. Семенной и посадочный материал по-

лучен из ботанических садов Германии, Таллинна, Минска, Перми, Самары, Якутии.

Фенологические наблюдения, учет биоморфологических признаков проводили по “Методике ГСИ” (1968). Отмечали даты отрастания, бутонизации, зацветания, конца цветения, созревания семян. При оценке семенной продуктивности определяли потенциальную и реальную семенную продуктивность (ПСП, РСП) в расчете на одно соцветие, массу, лабораторную всхожесть и энергию прорастания семян (Методические указания..., 1980; Семена цветочных культур..., 1981). Процент плодообразования находили как отношение завязавшихся семенных коробочек

к числу цветков. Наибольшее внимание при выделении перспективных для озеленения видов уделяли декоративным признакам: продолжительности цветения, числу цветоносов, диаметру и окраски соцветия. Анализ погодных условий проводили по данным метеорологического пункта НИИСС. Для установления связи сроков наступления и продолжительности фаз вегетации с температурным фактором определяли сумму положительных температур к конкретной дате. Для характеристики вегетационного периода рассчитывали гидротермический коэффициент (ГТК) (Агроклиматические ресурсы..., 1971) и сумму положительных среднесуточных температур нарастающим итогом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В 2007–2009 гг. погодные условия были типичными для лесостепной зоны; 2010 г. отличался суровой многоснежной зимой. В октябре 2010 г. до установления снежного покрова снижение температуры с –8 до –10 °С длилось в течение 9 дней. Виды растений, гибнущие при температуре –5...–7 °С, которая действует более 10 дней, И.В. Верещагиной (1996) отнесены к наименее зимостойким. В нашем случае наименее зимостойким был только *A. neapolitanum* Суг. Остальные луки сохранились, отсутствовало цветение в этот год у *A. moly* L.

Вегетационные периоды исследуемых лет характеризовались как теплые и недостаточно увлажненные в 2009 г. (ГТК = 1,1 %; сумма среднесуточных температур выше 10 °С равна 2140 °С) и 2010 г. (0,9 %; 2144 °С); жаркие, слабоувлажненные в 2007 (1,2 %; 2428 °С) и 2008 гг. (0,8 %; 2421 °С); жаркий и засушливый в 2011 г. (0,7 %; 2389 °С).

Отрастание луков наблюдали в среднем 17 апреля, при этом 81 % видов отрастали до перехода температуры воздуха через 10 °С. Разница в датах отрастания между рано- и поздноотрастающими видами большая – в среднем 21 день, варьирующая также по годам – от 17 до 38 дней (табл. 1). По срокам отрастания виды разделены на рано-, средне- и поздноотрастающие.

В первую группу вошли восемь видов: *A. fistulosum* L., *A. obliquum* L., *A. neapolitanum*, *A. nutans* L., *A. pskemense* В. Fedtsch., *A. aflatunense* “Purple Sensa-

tion”, *A. cernuum* Hort. ex Shult., *A. longicuspis* Regel. Вегетация начинается сразу после схода снега (в начале апреля) при сумме положительных температур 48–71 °С.

К группе со средним сроком отрастания (16–23 апреля) отнесены девять видов, которые отрастают при сумме положительных температур 90–150 °С. Появление листьев наблюдается во второй декаде апреля, после устойчивого перехода изотермы через 5 °С.

Через 10–30 дней после перехода среднесуточной температуры воздуха через 5 °С отрастают четыре поздних вида: *A. cyaneum* Regel, *A. oreophillum* var. *ostrovskianum* Regel, *A. ramosum* L., *A. moly*. Сумма положительных температур на дату отрастания составила в среднем 158–286 °С.

Значительно колеблются сроки отрастания у *A. moly*: в типичных для нашей зоны погодных условиях растения отрастали в первой декаде апреля, а после суровой зимы и поздней весны – в конце мая.

По времени зацветания виды разделены на три группы: раннецветущие (15.05–14.06) – 4 вида, среднецветущие (15.06–14.07) – 11 видов и позднецветущие (15.07–14.08) – 6 видов (табл. 2).

Продолжительность цветения от 14 ± 6 дней у *A. aflatunense* св. до 44 ± 21 у *A. ramosum*. Существенно сократился период цветения у всех луков в засушливый 2011 г., когда осадков в период цветения выпало в 3 раза меньше нормы.

Таблица 1

Зависимость сроков отрастания *Allium* L. от погодных условий, 2007–2011 гг.

Год	Дата схода снега	Дата перехода среднесуточной температуры через			ГТК, %	Дата начала отрастания видов		
		0 °С	5 °С	10 °С		средняя	ранняя	поздняя
2007	04.04	03.04	07.04	17.04	1.2	13.04	05.04	23.04
2008	30.03	22.03	21.04	07.05	0.8	14.04	01.04	20.04
2009	03.04	30.03	03.04	01.05	1.1	12.04	03.04	27.04
2010	22.04	13.03	19.04	25.04	0.9	29.04	22.04	10.05
2011	12.04	01.04	11.04	12.04	0.7	17.04	12.04	23.04
<i>X</i>	08.04	20.04	12.04	24.04	0.9	17.04	9.04	30.05

Группы видов лука по срокам зацветания. Средние данные за 2007–2011 гг.

Вид, сорт	Дата		Число дней	
	отрастания	зацветания	от отрастания до зацветания	длительность цветения
<i>Группа раннецветущих видов (15.05–14.06)</i>				
<i>A. aflatunense</i> “Purple Sensation”	11.04 ± 8	25.05 ± 7	44 ± 4	14 ± 6
<i>A. karataviense</i> Regel	22.04 ± 11	29.05 ± 6	37 ± 10	16 ± 8
<i>A. neapolitanum</i> Cyr.*	12.04 ± 8	1.06 ± 9	50 ± 16	31 ± 9
<i>A. pskemense</i> B. Fedtsch.	11.04 ± 11	10.06 ± 9	60 ± 8	20 ± 18
<i>Группа среднецветущих видов (15.06–14.07)</i>				
<i>A. cernuum</i> Hort. ex Shult.	10.04 ± 9	4.07 ± 6	86 ± 10	29 ± 4
<i>A. cyaneum</i> Regel	27.04 ± 14	19.06 ± 4	54 ± 12	28 ± 10
<i>A. fistulosum</i> L.	10.04 ± 9	19.06 ± 7	69 ± 9	21 ± 3
<i>A. ledebourianum</i> Roem et Schult	23.04 ± 8	15.06 ± 5	51 ± 4	27 ± 6
<i>A. maackii</i> (Maxim.) Prokh. et Iom.	20.04 ± 3	22.06 ± 6	62 ± 6	31 ± 14
<i>A. moly</i> L.	8.05 ± 20	18.06 ± 7	32 ± 11	16 ± 11
<i>A. obliquum</i> L.	11.04 ± 9	14.06 ± 3	66 ± 11	17 ± 5
<i>A. oreophillum</i> C. May var. <i>ostrovskianum</i> Regel	26.04 ± 10	18.06 ± 8	49 ± 20	23 ± 6
<i>A. prostratum</i> Trev.	21.04 ± 5	8.07 ± 20	77 ± 28	37 ± 13
<i>A. scorzonifolium</i> Desf. et DC.	17.04 ± 5	10.07 ± 19	84 ± 22	23 ± 6
<i>A. strictum</i> Schrader	19.04 ± 8	28.06 ± 7	67 ± 1	20 ± 4
<i>Группа поздноцветущих видов (15.07–14.08)</i>				
<i>A. carolinianum</i> DC.	12.04 ± 7	17.07 ± 4	89 ± 15	22 ± 8
<i>A. longicuspis</i> Regel	13.04 ± 8	3.08 ± 13	112 ± 6	20 ± 15
<i>A. montanum</i> F.W. Smhmidt	16.04 ± 9	4.08 ± 7	112 ± 3	30 ± 4
<i>A. nutans</i> L.	11.04 ± 10	31.07 ± 6	101 ± 10	30 ± 12
<i>A. ramosum</i> L.	27.04 ± 7	19.07 ± 2	89 ± 7	44 ± 21
<i>A. senescens</i> L.	21.04 ± 2	3.08 ± 9	104 ± 8	27 ± 5

* Данные за 2007–2009 гг., впоследствии образец вымерз.

Число цветоносов в 3–4-летнем возрасте изменялось от одного генеративного побега у слабоветвящихся видов (*A. moly*, *A. karataviense* и др.) до 20–30 у видов со сверхплотной дерновиной (*A. cyaneum*, *A. cernuum*, *A. ledebourianum*, *A. strictum*) (табл. 3).

По высоте цветоноса выделили низкие (12–29 см) пять видов: *A. oreophillum* var. *ostrovskianum*, *A. prostratum*, *A. moly*, *A. karataviense*, *A. cyaneum*; средние (30–50 см) шесть видов: *A. montanum*, *A. cernuum*, *A. neapolitanum*, *A. ledebourianum*, *A. longicuspis*, *A. senescens* и высокие (выше 50 см) десять видов.

Относительно мелкие соцветия (диаметр 2–3 см) у *A. moly*, *A. cyaneum*, *A. oreophillum* var. *ostrovskianum*, *A. prostratum* и *A. longicuspis*. Крупные соцветия (6–12 см) у *A. carolinianum*, *A. neapolitanum*, *A. aflatunense* св., *A. karataviense* и *A. nutans*. У остальных 10 видов – средний диаметр (4–5 см).

По окраске преобладают виды с розовым околоцветником (12), меньше белых (4), темноокрашенных (3 вида) и желтых (2).

Процент плодообразования низкий только у *A. moly*, *A. cyaneum* – 18 и 35 %, у всех остальных видов – 60–84 %. Семенная коробочка трехгнездная, в

каждом гнезде 1–2 семени, в коробочке от 1 до 3–6 семян. У малопродуктивных видов (*A. moly*, *A. oreophillum* var. *ostrovskianum*, *A. cyaneum*) основная масса семян завязывается в верхнем и среднем ярусах соцветия.

Средняя величина коэффициента семенной продуктивности (КСП) видов колеблется от 24 до 96 %. Наиболее высокие показатели семенной продуктивности характерны для *A. aflatunense* “Purple Sensation”, *A. karataviense*, *A. nutans*, *A. ramosum*, *A. obliquum* (РСП более 100 семян, КСП выше 60 %), самые низкие – у *A. oreophillum* var. *ostrovskianum* (РСП – 4.0 семени, КСП – 24 %).

Семена высокой всхожести (61–92 %) и энергии прорастания (56–76 %) отмечены у *A. fistulosum*, *A. strictum*, *A. nutans*, *A. pskemense* и *A. ramosum*. Высокая всхожесть (50–72 %), но пониженная энергия прорастания (13 и 30 %) у *A. ledebourianum*, *A. montanum*. Не проросли или практически не проросли (всхожесть 1.8 %) свежие семена эфемероидных видов *A. aflatunense*, *A. karataviense*, *A. oreophillum* var. *ostrovskianum*. На 3-й год хранения всхожесть семян *A. aflatunense* выросла с 1.8 до 54 %.

Биологические особенности и декоративные характеристики видов лука. Средние за 2007–2011 гг.

Вид	Высота цветоноса, см	Диаметр соцветия, см	Число побегов в 3–4-летнем возрасте	
			генеративных	вегетативных
<i>Розовый околоцветник</i>				
<i>A. carolinianum</i>	69.2 ± 5.4	6.5 ± 0.4	5–8	12–18
<i>A. cernuum</i>	42.3 ± 5.4	4.6 ± 0.8	12–21	16–22
<i>A. ledebourianum</i>	50.0 ± 5.7	4.0 ± 0.5	7–29	10–53
<i>A. longicuspis</i>	49.8 ± 10.2	2.8 ± 0.8	1–8	2–10
<i>A. maackii</i>	56.3 ± 7.1	3.8 ± 0.4	8–11	12–14
<i>A. montanum</i>	32.3 ± 1.4	3.7 ± 0.3	4–8	4–11
<i>A. karataviense</i>	22.2 ± 3.7	8.7 ± 0.8	1–1	1–2
<i>A. nutans</i>	82.5 ± 3.5	6.5 ± 0.6	2–9	4–14
<i>A. prostratum</i>	20.5 ± 2.5	3.3 ± 0.2	3–4	4–6
<i>A. scorzonerifolium</i>	55.0 ± 22.9	3.8 ± 0.9	7–12	7–14
<i>A. senescens</i>	34.5 ± 5.2	3.8 ± 0.5	5–14	8–14
<i>A. strictum</i>	64.2 ± 8.8	3.9 ± 0.3	8–22	8–22
<i>Белый околоцветник</i>				
<i>A. fistulosum</i>	55.7 ± 4.0	3.6 ± 0.1	4–5	4–8
<i>A. neapolitanum</i>	42.5 ± 22.5	6.0 ± 0.1	1*	1–
<i>A. pskemense</i>	73.3 ± 9.1	4.8 ± 0.1	3–12	3–14
<i>A. ramosum</i>	65.8 ± 15.0	5.6 ± 0.5	2–7	4–10
<i>Темноокрашенный околоцветник</i>				
<i>A. aflatunense</i> cv.	75.3 ± 2.0	12.0 ± 0.9	1–1	1–1
<i>A. cyaneum</i>	25.6 ± 8.1	3.0 ± 0.3	20–30	20–30
<i>A. oreophillum</i> var. <i>ostrovskianum</i>	12.0 ± 4.2	2.9 ± 0.2	1–1	8–10
<i>Желтый околоцветник</i>				
<i>A. moly</i>	26.8 ± 5.1	2.0 ± 0.1	1–1	1–1
<i>A. obliquum</i>	87.3 ± 14.8	4.4 ± 0.5	1–2	2–4

* Образец вымерз.

ВЫВОДЫ

В условиях лесостепной зоны Алтайского края из 21 вида луков 19 зимует и развивается нормально. Ранеотрастающие виды начинают вегетацию сразу после схода снежного покрова, среднеотрастающие – после установления среднесуточных температур выше 5 °С, поздноотрастающие – на 10–30-й день. Периодичность цветения проявил *A. moly*, низкую зимостойкость в год с суровой зимой – *A. neapolitanum*.

Наиболее обильное цветение наблюдали у видов, образующих плотные и сверхплотные дерновины. По высоте цветоноса виды разделены на низкие, средние и высокие; по диаметру соцветия – с мелкими, средними и крупными соцветиями; по окраске околоцветника – на четыре группы.

У большинства видов наблюдалась высокая семенная продуктивность, низкая – у *A. oreophillum* var. *ostrovskianum*, *A. ceynnum*, *A. moly*.

Для использования в озеленении Алтайского края рекомендуем раннецветущие *A. aflatunense* “Purple Sensation” (карминовой окраски), *A. karataviense* (розовато-серый), среднецветущий *A. ledebourianum*, поздноцветущие *A. nutans* (розовый) и *A. ramosum* (белый). Эти виды позволяют создавать цветники непрерывного цветения с конца мая до середины сентября. Для любительского цветоводства дополнительно рекомендуем низкорослые красивоцветущие виды *A. oreophillum* var. *ostrovskianum* (малиново-пурпуровый) и *A. ceynnum* (пурпуровый).

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Алтайского края. Л., 1971. 154 с.
- Верещагина И.В. Культура цветочных растений в Алтайском крае. Барнаул, 1968. 144 с.
- Верещагина И.В. Зеленое чудо Алтая: Книга о редких и исчезающих растениях Алтайского края. Барнаул, 1983. 152 с.
- Верещагина И.В. Перезимовка декоративных многолетних луков в Алтайском крае. Новосибирск, 1996. 170 с.
- Даева О.В. Жизненный цикл развития некоторых алтайских видов лука // Бюл. Гл. ботан. сада. 1969. Вып. 74. С. 30–35.
- Делова Г.В. К биологии цветения некоторых дикорастущих луков // Бюл. Гл. ботан. сада. 1960. Вып. 38. С. 68–76.

- Корневищные** луки Северной Азии: Биология, экология, интродукция / В.А. Черемушкина, Ю.М. Днепровский, В.П. Гранкина, В.П. Судобина. Новосибирск, 1992. 159 с.
- Методика** государственного испытания сельскохозяйственных культур: Декоративные культуры. М., 1968. Вып. 6. 223 с.
- Методические** указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.
- Семена** цветочных культур. Правила приемки и методы определения качества. ГОСТ 24933.0-81–ГОСТ 24933.3-81. М., 1981. 52 с.
- Соболевская К.А.** Ботанические исследования Сибири за 50 лет Советской власти // Развитие биологической науки в Сибири за 50 лет. Новосибирск, 1968. С. 6–29.
- Соболевская К.А., Тропина Л.П., Целищева Э.П.** Интродукция луков Алтая в лесостепь Западной Сибири // Охрана, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Алтайского края. Барнаул, 1975. С. 246–248.
- Флора** Сибири. Araceae–Orchidaceae / Сост.: Н.В. Власова, В.М. Доронькин, Н.И. Золотухин и др. Новосибирск, 1987. 248 с.

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ
МЕЖДУ STY-ГЕНОМНЫМИ ВИДАМИ *ELYMUS PENDULINUS*, *E. BRACHYPODIOIDES*
И *E. VERNICOSUS* (TRITICEAE: POACEAE)**

Е.В. Кобозева, С.В. Овчинникова, А.В. Агафонов

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: ekobozeva87@mail.ru

По результатам изучения гербарного и живого материала *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* и анализа эколого-географических связей их видовая самостоятельность ставится под сомнение. На основании выявленной изменчивости основных диагностических признаков показано, что разделение комплекса *E. pendulinus* s.l. на обособленные виды в настоящее время нельзя считать доказанным.

Ключевые слова: *Elymus*, *E. pendulinus*, *E. brachypodioides*, *E. vernicosus*, StY-геномные виды, диагностические признаки, таксономия.

**VARIATION AND TAXONOMIC RELATIONSHIPS BETWEEN
STY-GENOME SPECIES *ELYMUS PENDULINUS*, *E. BRACHYPODIOIDES*
AND *E. VERNICOSUS* (TRITICEAE: POACEAE)**

E.V. Kobozeva, S.V. Ovchinnikova, A.V. Agafonov

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: ekobozeva87@mail.ru

Isolation of species *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* and *E. vernicosus* is prejudiced by results of analyses of herbaria and a live material in connection with their ecological and geographical specificity. On the basis of the revealed variation of the basic diagnostic characters the conclusion has been drawn that splitting of the complex *E. pendulinus* s.l. on independent species is not to be proved.

Key words: *Elymus*, *E. pendulinus*, *E. brachypodioides*, *E. vernicosus*, StY-genome species, diagnostic characters, taxonomy.

ВВЕДЕНИЕ

Вид *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvel. был описан С.А. Невским (1934) как *Roegneria pendulina* Nevski (окр. д. Союзной по р. Амур, Хабаровский край) вместе с новым видом *Roegneria brachypodioides* Nevski (о. Нижний на р. Енисей близ д. Потрошилово, Минусинский р-н, Красноярский край). *E. vernicosus* (Nevski ex Grub.) Tzvel. первоначально был описан В.И. Грубовым (1955) как *Agropyron vernicosum* Nevski ex Grub. по сборам Н.П. Иконникова-Галицкого из Гобийского Алтая в Монголии. Н.Н. Цвелев (1968) признал видовую самостоятельность этих видов, но перенес их в род *Elymus* L. Позднее он (Цвелев, 1973) объединил самостоятельные ранее виды и представил в качестве подвидов *E. pendulinus* s.l.: а) subsp. *pendulinus* и б) subsp. *brachypodioides* (Nevski) Tzvel. При этом *E. vernicosus* был отнесен к подвиду *E. pendulinus* subsp. *brachypodioides*. Далее Г.А. Пешкова (1979) восстановила вид *E. brachypodioides*, но позднее включила его в синонимы к *E. pendulinus* (Пешкова, 1990).

Вид *Agropyron yezoense* Honda был описан из Японии с о. Хоккайдо (Honda, 1929). Он морфологически близок *E. pendulinus* и характеризуется жесткими волосками по бокам нижних цветковых чешуй. При переводе этого вида в род *Elymus* V. Jaaska (1974) предложил новое название *E. nipponicus* Jaaska, поскольку комбинация *Elymus yezoense* Honda уже существовала. Н.С. Пробатова (1985) на основе этого же базиса (А. *yezoense*) описала его как *E. kurilensis* Probat. для растений из Южно-Сахалинского (о. Монерон) и Южно-Курильского (о-ва Кунашир и Шикотан) флористических районов. Этот вид, по мнению автора, морфологически отличается от *E. pendulinus* более узкими, вдоль свернутыми листьями и более мелкими пыльниками. Таким образом, А. *yezoense* был переведен в род *Elymus* дважды под разными названиями. При обсуждении *E. pendulinus* Н.Н. Цвелев (2008) японскую расу перевел в ранг разновидности *E. pendulinus* var. *yezoense* (Honda) Tzvel., отличающуюся

юся от типовых растений *E. pendulinus* волосистыми сверху листовыми пластинками. Даже если образцы *E. kurilensis* из российского Дальнего Востока окажутся новыми, еще не описанными, это название уже не может быть к нему применено. Позднее в синонимы *E. pendulinus* var. *yezoense* был переведен *E. nipponicus*, при этом особи с голыми листовыми пластинками были отнесены к типовой разновидности *E. pendulinus* var. *pendulinus* (Цвелев, Пробатова, 2010).

Н.Н. Цвелев (2008) выделил виды *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* как самостоятельные на основании различной географической и экологической приуроченности. По мнению автора, “более ксерофильный *E. vernicosus* распространен главным образом в полупустынных районах Центральной Азии, откуда он заходит лишь в пограничные районы Сибири... Отличающийся от *E. vernicosum* лишь густо, но очень коротко волосистыми (а не голыми) узлами стеблей *E. brachypodioides* распространен в Южной Сибири от Алтая до Читинской обл., заметно севернее вышеуказанных пунктов в менее аридных условиях и заходит в Амурскую обл., низовья Амура и в Ханкайский р-н Приморского края на Дальнем Востоке. Этот вид преимущественно открытых каменистых местообитаний. Третий вид – *E. pendulinus* – главным образом лесное растение, распространенное в Приморском крае и в бассейне Среднего Амура. Он отличается нижними цветковыми чешуями, не только в верхней части, но и по бокам более или менее волосистыми. Узлы стеблей у него обычно слабоволосистые, но могут быть также голыми или более обильно волосистыми” (Цвелев, 2008, с. 1592).

Впоследствии точка зрения на видовую обособленность трех таксонов была поддержана, но не подтверждена детальными исследованиями (Цвелев, Пробатова, 2010, с. 21). При этом ключи определителя выглядят следующим образом:

- “39. Нижние цветковые чешуи по бокам и в верхней части с жесткими щетинками; узлы стеблей обычно голые, реже коротковолосистые **18. *E. pendulinus***
 + Нижние цветковые чешуи только с шипиками, в верхней части без жестких щетинок. **40**
 40. Узлы стебля коротковолосистые
 **19. *E. brachypodioides***
 + Узлы стебля голые **20. *E. vernicosus*”**

На наш взгляд, данную позицию нельзя считать доказанной, поскольку разграничение видов основывалось как на эколого-географическом критерии, так и на морфологических признаках, которые могут представлять собой проявления популяционной изменчивости. Названные виды филогенетически могут быть географическими расами или морфотипами одного крупного полиморфного таксона видового ранга. Здесь необходимо отметить, что группа видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* в большинстве зарубежных источников рассматривается как единый вид *E. pendulinus* s.l. (Bothmer et al., 2005).

По их мнению, основная часть ареала вида находится в Китае и Монголии и незначительная часть – в Японии и Северной Корее. На территорию России вид заходит только по югу Алтая, Восточной Сибири и Дальнего Востока. Для Японии авторами приводится только одна дополнительная разновидность *E. nipponicus* var. *koryoënsis* (Honda) Osada, отличающаяся маленьким выступом на верхушке верхней цветковой чешуи (ВЦЧ). На основании морфологического сходства авторы предполагают принадлежность *E. nipponicus* к комплексу *E. pendulinus* s.l. Следует добавить, что по данным Интернет-ресурса Tropicos.org (2012), *E. nipponicus* считается нелегитимным в связи с избыточностью, но вместо него для Японии признается *Elymus yezoensis* (Honda) T. Osada с базиономом вышеупомянутого *A. yezoense* Honda.

Китайские ботаники *E. pendulinus* понимают в широком смысле и разделяют его на три подвида (Chen, Zhu, 2006), которые, судя по приведенным диагнозам, больше могли бы соответствовать рангу разновидностей, поскольку охватывают широко варьирующие признаки – опушение стеблей, опушение листовых влагалищ и число цветков в колосках без привязки к определенной части ареала. При этом авторами совершенно не рассматривался признак опушения нижних цветковых чешуй (НЦЧ) в отличие от принципа российских систематиков. Согласно “Flora of China...” (Chen, Zhu, 2006), подвидовая структура *E. pendulinus* выглядит следующим образом (в переводе):

- 1а. Стебли гладкие по всей длине (редко волосистые в узлах) **86a. subsp. *pendulinus***
 1б. Стебли слабо- или густоволосистые, по крайней мере в узлах
 2а. Стебли волосистые в узлах; листовые влагалища гладкие; колоски с 6–9 маленькими цветками
 **86b. subsp. *multiculmis***
 2б. Стебли плотноволосистые в верхней части (выступающие из листовых влагалищ) и в узлах; листовые влагалища волосистые, особенно проксимальные; колоски с 4 или 5 маленькими цветками
 **86c. subsp. *pubicaulis***

Поскольку для *E. pendulinus* s.l. не характерно опушение соломины, не совсем понятно, что именно авторы понимают под “стеблем” (culm). По нашим наблюдениям, опушение узлов может в большей или меньшей степени быть распространено за пределы непосредственно узлов, т. е. незначительно переходить на нижнюю часть листовых влагалищ и на часть соломины под узлом. Но это опушение нельзя считать отдельным признаком. Из определительных ключей видно, что при изучении комплекса *E. pendulinus* s.l. российскими и китайскими учеными использовались совершенно разные признаки.

Таким образом, по мнению российских ботаников (Цвелев, Пробатова, 2010), диагностическими признаками трех видов – *E. pendulinus*, *E. brachypodioides*

des и *E. vernicosus* – являются опушение НЦЧ и узлов стебля (УС). К сожалению, на данный момент не выявлено комплекса диагностических признаков для объективного разграничения таксонов в пределах всего ареала *E. pendulinus* s.l., включая Китай, Монголию, Японию и Северную Корею. Это говорит о том, что таксономия *E. pendulinus* s.l. еще до конца не разработана.

Цель настоящего исследования – оценить полиморфизм и специфичность диагностических признаков *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (опушение НЦЧ и узлов стебля), а также выявить измен-

чивость других признаков, используемых в таксономии рода *Elymus*. Для этого необходимо исследовать:

1) изменчивость признака выраженности трихом НЦЧ у образцов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* как одного из главных диагностических признаков;

2) особенности (на интродуцированном материале) опушения узлов стебля у трех видов из различных местообитаний;

3) полиморфизм признаков листа и колоса для выявления наиболее стабильных характеристик и оценки их таксономической значимости.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Нами был изучен гербарный материал *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*, хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комара

рова (ЛЕ) (БИН РАН, г. Санкт-Петербург) и Гербария им. Крылова Томского госуниверситета, г. Томск (ТК), Биолого-почвенного института ДВО РАН, г. Влади-

Местонахождение образцов из природных популяций *E. pendulinus* s.l.

Код образца	Местонахождение и автор сбора
<i>Отдельные образцы</i>	
ВВ1-1101	Респ. Бурятия, Бичурский р-н, окр. пос. Бичура, редкий березово-сосновый лес на зап. склоне горы в дол. р. Бичурка; alt. 710 м, N 50°32.458', E 107°37.216' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
СН1-0803	Забайкальский край, окр. г. Нерчинск, 2 км на юго-запад, березово-злаковый лес; alt. 668 м, N 51°56.609', E 116°33.688' (О. Аненхонов)
АНД-0713	Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, граница широколиственного леса; alt. 4 м, N 42°38.083', E 131°08.177' (А. Агафонов, Д. Герус)
СНА-0723	Приморский край, окр. г. Владивосток, пос. Емар, кустарник у каменистого берега Уссурийского залива; alt. 5 м, N 43°12.125', E 132°09.184' (А. Агафонов, Д. Герус)
СНА-0843	Приморский край, окр. г. Владивосток, пос. Емар, дубовая роща; alt. 71 м, N 43°12.276', E 132°09.047' (А. Агафонов, М. Агафонова)
МЕС-0721	Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, тропа в широколиственном лесу; alt. 38 м, N 42°37.306', E 131°08.353' (А. Агафонов, Д. Герус)
ВЛА-0718	г. Владивосток, мыс Чуркина, кустарник в полосе отчуждения жел.-дор. линии; alt. 25 м, N 43°6.29', E 131°54.07' (А. Агафонов)
ВЛА-0947	Приморский край, окр. г. Владивосток, кустарник у ж/д ст. Чайка; alt. 15 м, N 43°11.859', E 131°55.287' (А. Агафонов)
УСС-0720	Приморский край, Уссурийский р-н, окр. пос. Тимирязевский, смешанный лес у подножия сопки; alt. 49 м, N 43°51.23', E 131°57.60' (А. Агафонов, М. Агафонова)
ВКА-0921	Приморский край, окр. г. Большой Камень, граница смешанного леса; alt. 41 м, N 43°7.301', E 132°25.083' (А. Агафонов)
СИМ-1133	КНР, пров. Внутренняя Монголия, кленовый редкотравный лес; alt. 1589 м, N 42°25.991', E 115°42.971' (О. Аненхонов)
<i>Популяционные выборки</i>	
СНЕ-10	Респ. Алтай, окр. пос. Чемал, район слияния рек Катунь и Чемал, от р. Катунь до р. Чемал; от alt. 438 м, N 51°23.919', E 86°00.112' до alt. 434 м, N 51°23.533', E 86°00.197' (Д. Герус)
AUS-10	Респ. Алтай, с. Усть-Сема, прав. бер. р. Катунь по обе стороны от моста, каменистый берег; alt. 366 м, N 51°38.331', E 85°45.362' (Д. Герус)
ZAR-07	Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Зарубино, пустырь рядом с автостанцией; alt. 8 м, N 42°38.375', E 131°04.523' (А. Агафонов, Д. Герус)
СЛА-11	Приморский край, Хасанский р-н, окр. г. Славянка, зона отчуждения жел.-дор. линии; alt. 6 м, N 42°51.93', E 131°23.09' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
RUS-07	Приморский край, о. Русский, окр. пос. Парис, граница широколиственного леса; alt. 26 м, N 43°00.894', E 131°53.415' (А. Агафонов, Д. Герус)
ВЛА-07	Приморский край, окр. г. Владивосток, граница смешанного леса у автотрассы Владивосток–Артем; от alt. 8 м, N 43°13.686', E 132°00.035' до alt. 28 м, N 43°13.838', E 132°0.623' (А. Агафонов)
VOK-07	Приморский край, окр. г. Владивосток, кустарник в зоне отчуждения между ж/д ст. Океанская и Санаторная; от alt. 7 м, N 43°14.10', E 132°0.19' до alt. 6 м, N 43°13.89', E 131°58.97' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
VBG-07	Приморский край, окр. г. Владивосток, смешанный лес на вершине сопки; от alt. 169 м, N 43°13.137', E 131°59.359' до alt. 189 м, N 43°13.091', E 131°59.052' (А. Агафонов, Д. Герус, Е. Кобозева)
SAD-08	Приморский край, окр. г. Владивосток, окр ж/д ст. Садгород; alt. 25 м, N 43°15.73', E 132°2.48' до побережья Амурского залива; alt. 2 м, N 43°16.00', E 132°0.97' (А. Агафонов, М. Агафонова)

восток (VLAD), а также исследованы гетерогенные популяции из различных местообитаний Приморского края, Горного Алтая и отдельные образцы из Южной Бурятии, Забайкальского края и Китайской Народной Республики. Точки сбора природного материала приведены в таблице. Живые образцы, собранные в Приморском крае и Горном Алтае, изучались в условиях климокамеры и открытого грунта экспериментального участка ЦСБС СО РАН. Нами проанализировано семь популяций из Приморского края и две из Горного Алтая. Каждая популяция состояла из одной или нескольких микропопуляций, насчитывающих

20–30 растений. Морфологические признаки НЦЧ и узлов стебля были изучены с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V4 (с программой Axio Vision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений). Фотографии НЦЧ выполнены при увеличении $\times 20$, узлов стебля при увеличении $\times 18$. Опушение листа оценивалось как визуально, так и при помощи снимков, выполненных с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi TM-1000 (Япония) при увеличении от $\times 80$ до $\times 250$, для публикации были выбраны снимки, полученные при увеличении $\times 150$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Типовые образцы *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*, хранящиеся в Гербарии БИН РАН им. В.Л. Комарова, четко различаются по диагностическим признакам – особенностям опушения НЦЧ и узлов стебля. Но поскольку гербарный материал не охватывает в полной мере всего природного полиморфизма видов, можно предположить, что типовые образцы отражают только незначительную часть морфотипов широкого вариационного ряда *E. pendulinus* s.l. При изучении популяционных выборок *E. pendulinus* из разных точек ареала нами обнаружена гетерогенность многих популяций по всем диагностическим признакам. Так, с помощью стереомикроскопа получены изображения НЦЧ у 90 растений комплекса *E. pendulinus* s.l. из популяций Южного Приморья и Горного Алтая. В географически удаленных районах найдены как гладкие, так и длиннощетинистые чешуи со всеми переходными состояниями. Причем по этому признаку были гетерогенны даже некоторые локальные популяции. Например, собранные нами образцы из популяции в окр. пос. Садгород (Приморский край), как и в окр. пос. Чемал (Горный Алтай), показали широкую из-

менчивость по опушению НЦЧ от гладких и безреснитчатых до длиннощетинистых и длиннореснитчатых (рис. 1, 2).

Нами установлено, что изменчивость опушения НЦЧ проявляется по-разному. Чешуи могут различаться не только по наличию или отсутствию опушения, но и по выраженности (шипика, щетинки, волоски), структуре (длине и толщине), плотности (единично присутствуют, редкие, средние, частые, густые) и по расположению трихом (по всей поверхности НЦЧ, по бокам, по жилкам, в верхней или нижней части чешуи и т. д.). Эти же качества проявляют и реснички, расположенные по краям НЦЧ. Для наиболее полного представления об изменчивости опушения НЦЧ нами были взяты в сравнение семена с растений обширных популяций, локальных микропопуляций, а также семена с одного колоса. Анализ индивидуальных растений из Приморского края и Республики Алтай показал, что существуют как однородные, мало изменчивые, так и гетерогенные микропопуляции, содержащие в себе морфологически различающиеся, контрастные формы (от голой НЦЧ с единичными шипиками или щетинками до длинно-

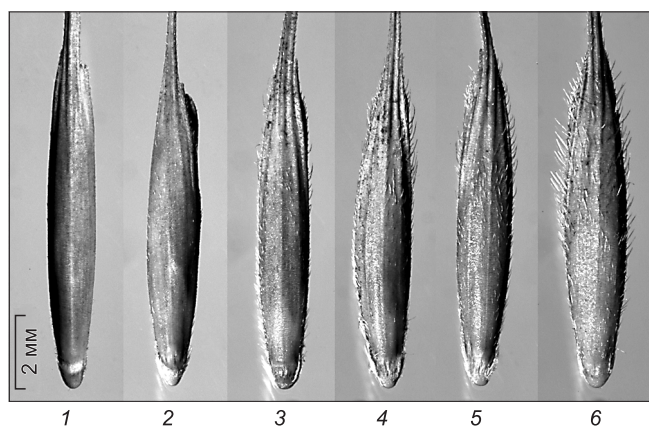


Рис. 1. Вариабельность опушения НЦЧ у отдельных растений *E. pendulinus* (1–6) из популяции SAD-07 (Приморский край) по степени выраженности признака.

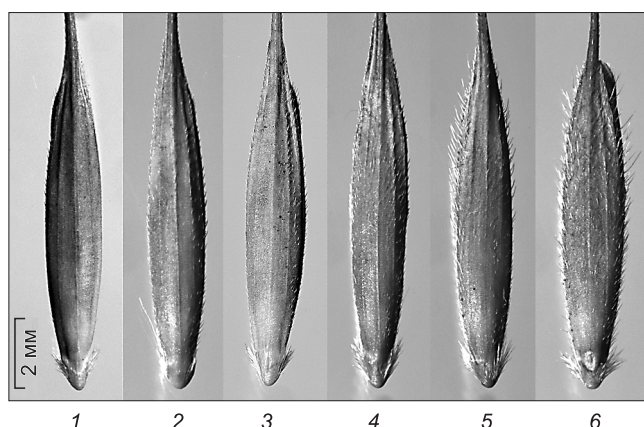


Рис. 2. Вариабельность опушения НЦЧ у отдельных растений *E. pendulinus* (1–6) из популяции СНЕ-10 (Горный Алтай) по степени выраженности признака.

густошерстистой НЦЧ с длинными ресничками). При рассмотрении изменчивости опушения НЦЧ с одного колоса обнаружена тенденция в увеличении плотности трихом в верхней части колоса. Подобная тенденция в незначительной степени отмечена даже у семян или цветков внутри одного колоска.

Получены изображения УС как одного из ярких диагностических признаков комплекса *E. pendulinus* у растений из популяций Южного Приморья и Горного Алтая. На снимках можно отчетливо проследить их опушение. Обнаружено, что в пределах микропопуляций иногда встречаются особи как с голыми, так и с волосистыми в разной степени, в том числе с полуопушенными УС (рис. 3). С учетом комбинативной изменчивости по опушению НЦЧ можно сделать вывод, что некоторые микропопуляции Приморского края формально состоят из трех видов – *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*. Однако в пределах Горного Алтая особи с опушенными УС не найдены. Кроме двух вышеназванных признаков, предлагаемых для разграничения трех видов комплекса *E. pendulinus*, нами рассматривались еще некоторые признаки, используемые в таксономии рода *Elymus*. Ранее исследовался признак опушения листовых пластинок, который традиционно используется для определения *E. amurensis* (Drob.) Czer. и *E. ciliaris* (Trin.) Tzvel. (Кобозева и др., 2011). Результаты показали нецелесообразность его применения

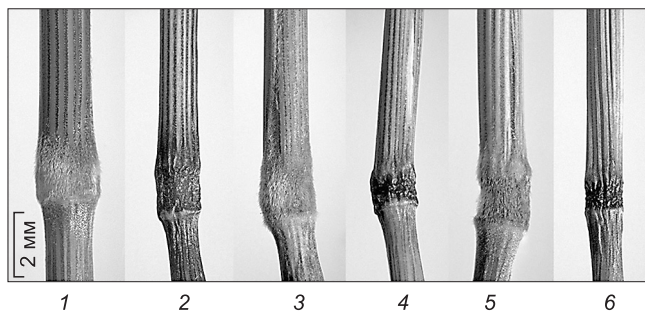


Рис. 3. Узлы стеблей особей *E. pendulinus* s.l. из популяций SAD-08 (1, 2), VLA-07 (3, 4) и VOK-07 (5, 6) из Приморского края.

как видоспецифичного. Тем не менее этот признак изначально был заложен в диагноз упомянутого выше *E. kurilensis*. Кроме того, он используется для различения разновидностей внутри ряда видов, таких как *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvel., *E. kronokensis* (Kom.) Tzvel. и некоторых других.

Нами исследованы особенности опушения флаговых листьев у *E. pendulinus* из Южного Приморья и Горного Алтая. По краям листовых пластинок наблюдается наличие либо отсутствие реснитчатости. Кроме того, внутри некоторых приморских популяций встречались особи с голыми, короткошерстистыми и длинноволосистыми по всей поверхности листовыми пластинками (рис. 4). В выборке природных и выра-

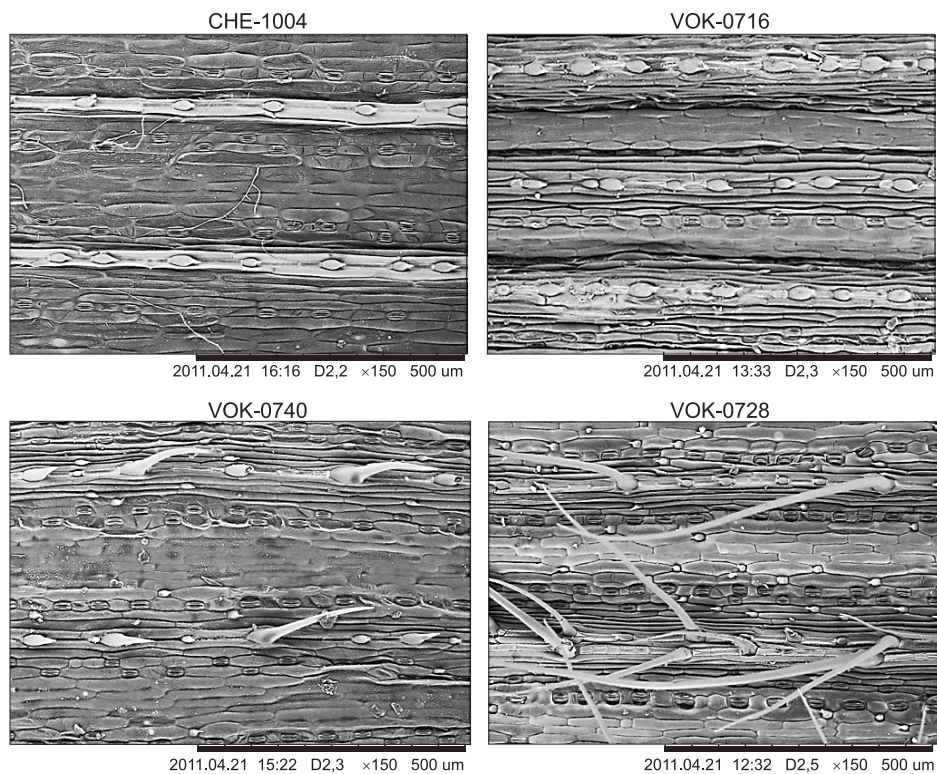


Рис. 4. Верхняя поверхность листовых пластинок у растений трех образцов *E. pendulinus* из популяции VOK-07 (Приморский край) и образца CHE-1004 (Горный Алтай).



Рис. 5. Разное соотношение длин КЧ и НЦЧ у особей *E. pendulinus* (а, б) в популяции СНЕ-10 (Горный Алтай). Стрелками указаны КЧ.

щенных растений из горно-алтайских популяций СНЕ-10 и АУС-10 особей с волосистыми листовыми пластинками не найдено. При выращивании растений из Приморского края в условиях климокамеры мы наблюдали различные по опушению влагалища нижних листьев растений ювенильного периода вегетации. Среди растений отмечены особи как с гладкими, так и густо опушенными влагалищами нижних листьев в пределах популяции SAD-08.

Признак абсолютной и относительной длины колосковых чешуй (КЧ) традиционно используется в диагнозах многих видов рода *Elymus*. У *E. pendulinus* по этому признаку как в Приморском крае, так в Горном Алтае наблюдалась значительная вариабельность. Соотношение между длинами КЧ и НЦЧ ($k = L_{\text{КЧ}}/L_{\text{НЦЧ}}$) изменялось в пределах каждой популяции. Фрагменты колосьев наиболее контрастных особей из горно-алтайской популяции СНЕ-10 показаны на рис. 5. Среди 80 растений *E. pendulinus* s.l. с определенной погрешностью измерений у 20 % особей было отмечено соотношение $k = 0.6-0.7$; у 60 % – $k = 0.7-0.8$; у 20 % общего числа особей – $k = 0.8-0.9$. По нашему мнению, этот признак не может быть использован для выделения стабильных разновидностей у *E. pendulinus* в связи с его непрерывной фенотипической изменчивостью, несмотря на то, что контрастные природные морфотипы могут значительно различаться. Следует обратить внимание на существование изменчивости у *E. pendulinus* s.l. по наличию и качеству трихом и ресничек на верхних цветковых чешуях. Особи различаются по наличию либо отсутствию опушения ВЦЧ, по выраженности трихом (шипики, щетинки), по структуре трихом (длине и толщине), плотности трихом на ВЦЧ (единично при-

сутствуют, редкие, средние, частые, густые), по расположению трихом (по всей поверхности ВЦЧ, по краям ВЦЧ, в верхней части чешуи и т. д.). Эти же проявления касаются и ресничек, расположенных по краю ВЦЧ, которые также различаются по длине, структуре, плотности и расположению. У некоторых особей реснички расположены только в верхней части ВЦЧ, также встречаются особи с зазубренной по всему краю ВЦЧ.

В заключение отметим, что разграничение видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* на основании экологической приуроченности, предложенное Н.Н. Цвелевым (2008), представляется сомнительным. По нашим наблюдениям в природе (во время экспедиций) каждый из трех вышеуказанных видов может занимать совершенно различные экологические ниши в пределах ареалов обитания. Микропопуляции и отдельные особи, соответствующие по морфотипам *E. pendulinus* и *E. brachypodioides* в Южном Приморье, чаще всего занимали пограничные экологические ниши или нарушенные антропогенные местообитания: границы лесов и кустарников, обочины дорог и урбанизированные зоны отчуждения. Среди горно-алтайских популяций большинство особей, обитающих во влажных местах, формально следует отнести не к *E. brachypodioides*, а к *E. vernicosus* (гладкие НЦЧ и узлы стеблей). Образцы *E. vernicosus* из Южной Бурятии и Внутренней Монголии КНР были обнаружены в лесном поясе. Такой же характер местообитаний отмечен для образцов *E. brachypodioides* (гладкие НЦЧ и опушенные узлы стеблей) из Читинской области.

Поскольку все морфологические признаки так или иначе варьируют, в том числе частично под влиянием факторов среды, необходимо провести более глубокие комплексные исследования для понимания их таксономической значимости. Ранее на примере StН-геномных видов рода *Elymus* показано, что дифференциация таксонов по уровням скрещиваемости особей является важным показателем микроэволюционных событий, и этот принцип может быть использован для выяснения филогенетических отношений близкородственных таксонов (Агафонов, 2007). Для этого нами была создана серия гибридов между особями комплекса *E. pendulinus* s.l., несущих разные морфологические признаки, в том числе диагностические. Первые полученные результаты анализа семенной продуктивности гибридов F₁ показали высокую половую совместимость биотипов, морфологически соответствующих разным видам. В настоящее время изучаются популяционные выборки F₂ для установления характера наследования различительных признаков и определения их таксономической значимости.

ВЫВОДЫ

1. По признаку опушения НЦЧ в популяциях *E. pendulinus* s.l. Южного Приморья и Горного Алтая обнаружены как голые и гладкие, безреснитчатые, так и длиннощетиновые, реснитчатые НЦЧ со всеми переходными состояниями.

2. По признаку опушения узлов стеблей в некоторых популяциях Южного Приморья найдены особи как с голыми, так и с волосистыми в разной степени узлами, в том числе с полуопушенными, т. е. ряд популяций формально состоит из трех видов – *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*.

3. Отмечена изменчивость по признакам листа (опушению листовой пластинки, наличию либо отсутствию реснитчатости по краям листовых пластинок, опушению влагалищ нижних листьев) и относительной длине колосковых чешуй.

4. В целом *E. pendulinus* s.l. имеет обширный азиатский ареал, северная граница которого проходит по югу Сибири и Дальнего Востока. Такие виды всегда обладают широким диапазоном генотипической изменчивости, которая на уровне фенотипов проявляется в дискретном или непрерывном характере варибельности. Это может означать, что деление

комплекса на самостоятельные виды в настоящее время нельзя считать доказанным. Для филогенетического обоснования разделения *E. pendulinus* s.l. на внутривидовые таксоны необходимы более глубокие комплексные исследования с применением современных методов биосистематики и молекулярной генетики.

Авторы выражают благодарность сотруднику ЦСБС СО РАН А.А. Красникову за техническое обеспечение, а также сотрудникам Горно-Алтайского ботанического сада (пос. Камлак, Республика Алтай) за помощь в проведении экспедиционных исследований.

Морфологические исследования проведены на оптическом оборудовании Carl Zeiss в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проекты № 08-04-00747, 11-04-00861, и гранта поддержки молодых ученых ведущих высших учебных заведений и научных исследовательских центров компании ОПТЭК, 2012 г. (Carl Zeiss AG, Германия).

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А.В.** Дифференциация рода *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae) в Азиатской части России с позиций таксономической генетики // Сиб. ботан. вестн. Электрон. журн. 2007. Т. 2, вып. 1. С. 5–15. URL: http://journal.csbg.ru/?user_current_article_id=22&user_action=show_article (Дата обращения: 12.07.2012).
- Грубов В.И.** Новые виды флоры Монголии // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. М.; Л., 1955. Т. 17. С. 3–25.
- Кобозева Е.В., Герус Д.Е., Овчинникова С.В., Агафонов А.В.** Таксономические взаимоотношения между StY-геномными видами *Elymus ciliaris* и *E. aturensis* (Poaceae) // Turczaninowia. 2011. Т. 14, вып. 3. С. 35–44.
- Невский С.А.** Ячменевоые – *Hordeae* Benth. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 590–728.
- Пешкова Г.А.** *Elymus* L. – Пырейник // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 130–135.
- Пешкова Г.А.** *Elymus* L. – Пырейник // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 17–32.
- Пробатова Н.С.** Мятликовые, или Злаки – *Poaceae* Varnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89–382.
- Цвелев Н.Н.** *Elymus* L. // Растения Центральной Азии. Л., 1968. Вып. 4. С. 210–223.
- Цвелев Н.Н.** Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) во флоре СССР // Новости сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 19–59.
- Цвелев Н.Н.** О роде *Elymus* L. (*Poaceae*) в России // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 10. С. 1587–1596.
- Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С.** Роды *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski и *Leymus* Hochst. (*Poaceae*: *Triticeae*) во флоре России // Комаровские чтения. Владивосток, 2010. Вып. 57. С. 5–102.
- Bothmer R. von, Salomon B., Enomoto T., Watanabe O.** Distribution, habitat and status for perennial *Triticeae* species in Japan // Bot. Jahrb. Syst. 2005. V. 126. P. 317–346.
- Chen S.L., Zhu G.H.** *Elymus* L. // Flora of China (*Poaceae*). Beijing, St. Louis. 2006. V. 22. P. 400–429.
- Honda M.** Nuntia ad floram Japoniae III. // Bot. Mag. Tokyo. 1929. V. 43. P. 291–294.
- Jaaska V.** Enzyme variability and phylogenetic relationships in the grass genera *Agropyron* Gaerth. and *Elymus* L. II. The genus *Elymus* L. // Eesti NVS Tead. Akad. Toim. 1974. Biol. 23. P. 3–18.
- Tropicos.** URL: <http://www.tropicos.org> (Дата обращения 25.04.2012).

К ВОПРОСУ О РЕЛИКТАХ ВО ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

Б.Б. Намзалов

Бурятский государственный университет, 670000, Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а, e-mail: namzalov@rambler.ru

Флора степей Байкальской Сибири (БС) достаточно богатая (666 видов высших сосудистых растений), что является следствием особенностей климата, орографии, а также буферным ее положением между Северной и Центральной Азией. В разнообразии степных реликтов БС в какой-то мере отражены палеогеографические события в Северной Азии на протяжении последних 3–5 млн лет – от третичных саванноидов и пустынь до тундрово-степных ландшафтов плейстоцена. Кроме этого, в обмене и трансформации флоры большое значение имело как срединное положение территории БС в Трансазиатском горном поясе, так и климатическое воздействие Мегаберингии, а также влияние гляциальных эпох, связанное с криоаридизацией. Все это послужило основой высокой уникальности флоры степей БС. Это не только древнейшие реликты палеогено-неогенового возраста (*Peganum nigellastrum*, *Caryopteris mongolica*, *Craniospermum subvillosum*), но и плейстоценовые перигляциальные (*Chamaerhodos altaica*, *Oxytropis eriocarpa*, *Patrinia sibirica*, *Gentiana decumbens*, *Artemisia depauperata*). Она является прекрасной моделью для познания флорогенеза не только в горах Сибири, но и севера Центральной Азии.

Ключевые слова: степные экосистемы, вид, реликт, флорогенез, адаптация, экотонные популяции, видообразование, эндемизм.

FOR QUESTION'S ABOUT OF RELICT IN THE FLORA AND VEGETATION OF STEPPE ECOSYSTEMS OF THE BAIKAL SIBERIA

B.B. Namzalov

Buryat State University, 670000, Ulan-Ude, Smolin str., 24a, e-mail: namsalov@bsu.ru

The flora of steppes of the Baikal Siberia (BS) is rich enough (666 species of high vascular plants), that is a consequence of features of a climate, orography, and also its buffer position between Northern and the Central Asia. In a variety of steppe relicts BS are in some measure reflected palaeogeographic events in open spaces of Northern Asia throughout last 3–5 million years, from tertiary savannas and deserts to tundra-steppe landscapes of Pleistocene. Besides in an exchange and transformation of flora the great value had as median position of territory BS in a trans-Asiatic mountain belt, and climatic influence of Megaberingia, and also influence of glacial epoch, connected with cryoaridisation. All it has formed a basis of high uniqueness of flora of steppes BS. It not only the most ancient relicts of paleogen-neogen age (*Peganum nigellastrum*, *Caryopteris mongolica*, *Craniospermum subvillosum*), but also pleistocene periglacial (*Chamaerhodos altaica*, *Oxytropis eriocarpa*, *Patrinia sibirica*, *Gentiana decumbens*, *Artemisia depauperata*). It's perfect model for knowledge florogenesis not only in mountains of Siberia, but also the north of the Central Asia.

Key words: steppe ecosystems, species, relict, florogenesis, adaptation, ecotone population, speciation, endemism.

В составе растительности Байкальской Сибири особое положение занимают степи. Последние, составляя лишь 7–9 % площади региона, представляют оригинальный элемент растительности; они относятся к флористически наиболее богатым (666 видов сосудистых растений) и генетически весьма разнородным (Малышев, Пешкова, 1984). Степи в границах Байкальской Сибири, являясь зональным типом расти-

тельности, хорошо выражены в обширных межгорных впадинах. Помимо межгорно-котловинных зональных аналогов большим разнообразием отличаются степи горных склонов, высоких нагорий и водоразделов. Часто включается состав сложных ландшафтных комплексов долин и предгорий, горной лесостепи и таежных убуrows степного, лесного и высокогорного поясов, обрамляющих межгорные впадины, хребтов.

ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ В ЛОНЕ ДРЕВНЕЙ АНГАРИДЫ

Регион Байкальской Сибири в палеогеографических схемах территориально расположен в границах Ангарской области в понимании А.Н. Криштофовича

(1958), современная растительность которой имеет преемственную связь с тургайской флорой листопадного растительного покрова позднемиоценового (цагаан-

ского) времени. К северо-востоку флора Ангариды смыкалась с Берингийской, на востоке – с Амурской и к югу – с Центрально-Азиатской. В миоцене, вплоть до конца неогена, растительность юга Восточной Сибири слагалась широколиственными лесами с участием хвойных пород. В составе господствующих древесных пород указываются виды родов: *Lariodendron*, *Sequoia*, *Fagus*, *Tilia*, *Picea*, *Betula*, *Quercus* и др. При этом, по мнению М.М. Ильина (1958), территория юга Ангариды во времена расцвета тургайской флоры также была зоной перехода (экотон) хвойно-широколиственных лесов к травянистым термофильным типам растительности аридного облика, возможно саваннового типа (Соболевская, 1958). Следует отметить, что в палеогене контуры Евразии были иного очертания, ибо она, имея материковые связи с Америкой, представляла собой особую трансконтинентальную территорию, по сути суперматерик “Евразиамерика”. В этот период в качестве внутриконтинентального ядра выступал Берингийский щит в виде мощного орографического сооружения (Синицын, 1962), соединившего Азию с Северной Америкой. К юго-западу от Берингии простирался относительно сглаженный пенеплен Ангариды, плавно переходящий к горным системам Внутренней Азии (Тянь-Шань, Памир), а к юго-востоку – к Скалистым горам. Берингийский горный пояс, по мнению М.Г. Попова (1963), сыграл огромную роль в становлении растительности в целом, во флорогенезе не только паназиатских, но и древнесредиземноморских видов. Такие, казалось бы, глубоко азиатские пустынно-степные роды, как *Ephedra*, *Ceratoides*, *Nitraria*, *Echinops*, относящиеся к классическому средиземноморскому элементу (Быков, 1979), М.Г. Попов убрал из ангарского, ангаро-панберингийского (в трактовке Г.А. Пешковой, 1984) флорогенетического узла. Столь своеобразный аридный центр морфогенеза в палеоген-неогене на северо-востоке Азии сложился в области сочлене-

ния Ангарского и Берингийского горных узлов, защищенный от воздействий влажных воздушных масс, как с запада, так и с востока (Базаров, 1986). Атлантический перенос оказался значительно смещенным к югу (в этот период Центральная Азия была увлажнена), а потоки муссонов с Пацифики оказались огражденными хребтами и горными массивами Берингии. Приведем в качестве примера флорогенетический ряд в роде *Ceratoides*: *C. lanata* (Северная Америка)–*C. lenensis* (Якутия)–*C. papposa* (Бурятия, Алтай, Памир), с позиций предложенной гипотезы, вероятно, древнейшим центром формирования рода должна стать область ареала якутской популяции вида. Более поздним и вторичным центром видообразования, вероятно, окажется среднеазиатский пояс, где в условиях горных степей и пустынь начались мощные процессы флорогенеза. Столь интересные идеи М.Г. Попова (1949, 1963) об ангарском (берингийском) происхождении древнесредиземноморской флоры подтверждены многими фактами Г.А. Пешковой (1984) на модели степной флоры Байкальской Сибири. В.Б. Сочава (1948) также предполагал о возможности выделения особого байкальского геоботанического узла как центра древнейшего формообразования, наряду с кавказским, среднеазиатским и алтайским. Это на основе интеграции Восточно-Саянского и Байкальского очагов фито-хорического разнообразия. Он отмечает, что “байкальское поле в палеоботанической перспективе могло иметь значение геоботанического узла, в границах которого, видимо, преобладали миграционные процессы...” (с. 26). Исходя из анализа ряда важнейших родовых комплексов обосновано выделение Байкальского фитогеографического узла не только как центра новейшего эндемизма Внутренней Азии (Намзалов, 2009), но и как очага явления реликтовости разновозрастного в горах байкальского окружения.

ПУСТЫННО-СТЕПНЫЕ РЕЛИКТЫ ТРЕТИЧНОГО ПЕРИОДА

Третичные пустынно-степные реликты в палеоландшафтно-ценотическом отношении могут быть дифференцированы на три категории: а) зональные (в горах – межгорно-равнинные) пустынно-степные; б) предгорные саванноидно-степные, включая псаммофитно-пустынно-степные; в) нагорные пустынно-степные. Собственно пустынно-степные реликты маркируются элементами ценозов зональных ландшафтов в межгорных депрессиях. Псаммофитно-пустынно-степные элементы ценотически связаны с ландшафтными комплексами предгорий, вероятно, нередко имеющие облик саванноидных экосистем. Нагорно-пустынно-степные элементы мы вслед за А.И. Толмачевым (1948) и В.П. Седельниковым (1982) рассматриваем как элементы сообществ более приподнятых, несомненно, сильноденудированных поверхностей выравнивания. Как известно, на ранних

стадиях постплиоцена в связи с активизацией альпийского тектогенеза уже была достаточно четко сформирована вертикальная дифференциация рельефа с развитием растительности определенных ландшафтно-ценотических комплексов.

Палеогеновая пустынно-степная флора одним из первичных своих очагов имела территорию, простирающуюся на северо-восточной части Ангариды. Отсюда, по мнению М.Г. Попова, началось расселение на юг и запад родов – *Ephedra*, *Atraphaxis*, *Ceratoides*, *Echinops*, *Goniolimon*, *Oxytropis* и даже *Achnatherum* (*A. splendens*). Виды перечисленных родов, хотя и не редкие в современной флоре степей, должны относиться к древнейшим палеогеновым (возможно, более поздним плиоценовым) степным и пустынно-степным реликтам Байкальской Сибири. Следует отметить, что Р.В. Камелин (1998) при обсуждении генези-

са саомыбннго нагорно-азисатского вида *Artemisia rutifolia* Steph. выводит его из древней ангаридско-берингийской группы. Как известно, реликты в современной растительности не всегда бывают с подавленной жизненностью, нередко они проявляют себя как высокоактивные виды. Реликтовые виды, остатки палеогеновой пустынно-степной флоры, включая верхнетретичные (плиоценовые), приведены в таблице.

Несмотря на интересные идеи М.Г. Попова об относительной автономности палеогеновой (возможно и более поздней, плиоценовой) пустынно-степной флоры как ангаридской, все же остается дискуссионным центр их формирования. Гипотезы по их аллохтонности как результат колоссальных миграционных процессов по линии трансасиатского горного пояса от первичного переднеазиатского (средиземноморского) их очага можно найти в трудах В.В. Ревердатто

Плиоценовые реликтовые виды растений во флоре степных экосистем Байкальской Сибири

№ п/п	Вид растений	Ландшафтно-ценотическая группа	Ареалогическая группа	Биоморфологическая группа
1	<i>Ephedra monosperma</i> Gmel. ex C.A. Mey	Пустынно-степная	Центрально-азиатская	Кустарничек
2	<i>Stipa capillata</i> L.	Саванноидно-степная	Евразийская	Дерновинный травянистый многолетник
3	<i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevsk	»	Азиатская	»
4	<i>Enneapogon borealis</i> (Griseb.) Honda	Нагорно-степная	Центрально-азиатская	Дерновинный травянистый однолетник
5	<i>Festuca sibirica</i> Hack. ex Boiss.	»	Восточно-азиатская	Дерновинный травянистый многолетник
6	<i>Tulipa uniflora</i> (L.) Bess.	»	Южносибирско-монгольская	Травянистый луковичный многолетник
7	<i>Thesium refractum</i> C.A. Mey	Саванноидно-степная	Общеазиатская	Травянистый многолетник, стержнекорневой
8	<i>Atraphaxis pungens</i> (M.B.) Jaub. ex Spach.	Пустынно-степная	Центрально-азиатская	Кустарник
9	<i>A. frutescens</i> (L.) Koch	»	Евразийская	»
10	<i>Ceratooides papposa</i> (Pers.) Botsch. et. Ikonn.	»	»	Полукустарник
11	<i>Sophora flavescens</i> Soland.	Нагорно-степная	Восточно-азиатская	Травянистый многолетник, стержнекорневой
12	<i>Oxytropis lasiopoda</i> Bunge	Солонцевато-пустынно-степная	»	»
13	<i>O. nitens</i> Turcz.	Нагорно-степная	Южносибирско-монгольская	»
14	<i>Peganum nigellastrum</i> Bunge	Пустынно-степная	Центрально-азиатская	»
15	<i>Nitraria sibirica</i> Pall.	»	»	Кустарник
16	<i>Goniolimon speciosum</i> (L.) Boiss	Саванноидно-степная	Еврозападно-центральноазиатская	Травянистый многолетник, стержнекорневой
17	<i>Limonium gmelinii</i> (Willd.) Ktze.	»	»	»
18	<i>L. flexiosum</i> (L.) Ktze.	»	»	»
19	<i>Craniospermum subvillosum</i> Lehm.	Псаммофитно-пустынно-степная	Байкальская эндемичная	Травянистый многолетник, короткокорневищный
20	<i>Physochlaina physaloides</i> (L.) G. Don	Нагорно-степная	Центрально-азиатская	Травянистый многолетник, клубнекорневой
21	<i>Stenoselenium saxatile</i> (Pall.) Turcz.	»	Южносибирско-монгольская	Травянистый монокарпик
22	<i>Caryopteris mongolica</i> Bunge	Пустынно-степная	Центрально-азиатская	Полукустарничек
23	<i>Krylovia eremophila</i> (Bunge) Schischk.	Нагорно-пустынно-степная	Южносибирско-монгольская	Травянистый многолетник, розеточно-стержнекорневой
24	<i>Artemisia commutata</i> Bess.	Саванноидно-степная	Центрально-азиатская	Травянистый многолетник, стержнекорневой
25	<i>A. rutifolia</i> Steph.	Нагорно-пустынно-степная	Там же	Полукустарник
26	<i>A. santolinifolia</i> Turcz. ex Bess.	Нагорно-степная	»	Кустарничек
27	<i>Echinops latifolius</i> Tausch.	Саванноидно-степная	Восточно-азиатская	Травянистый многолетник, стержнекорневой

(1940), М.Н. Караваева (1963), Г.А. Пешковой (1972), М.А. Решикова и К.М. Богдановой (1968). Одно остается несомненным, что названные виды (вероятно, список еще пополнится) входили в состав первичных степоидных группировок Байкальской Сибири как части Ангариды на рубеже 3–5 млн лет назад.

Эндемиком этого периода немного, они могут рассматриваться как реликтовые эндемики, в их числе – *Festuca dahurica*, *Hedysarum zundukii*, *Oxytropis triphylla*, *Vicia tsydenii*, *Cymbaria dahurica*, *Artemisia subviscosa*. У специалистов нет единого мнения относительно возраста и подходов по их классификации, особенно это касается третичных реликтов и узких эндемиков, сложившихся в лоне Древней Ангариды.

Анализ состава древнейших реликтов показывает гетерогенность ее не только в родовом спектре, но и в семейственном. В разнообразии семейств наряду с сугубо древнесредиземноморскими (*Chenopodiaceae*, *Zygophyllaceae*, *Limoniaceae*, *Santalaceae*, *Fabaceae*, *Verbenaceae*, *Peganaceae*), заметное место занимали многогородовые семейства пребореального генезиса – *Poaaceae*, *Asteraceae*. В случаях, когда род представлен в современной флоре множеством видов, они имеют различный возраст. Например, в роде *Stipa* L. к плиоценовым реликтам мы, вслед за Б.А. Быковым (1979), относим *Stipa capillata*, а такие виды, как *S. krylovii*, *S. baikalensis*, *S. grandis*, являются плейстоцен-голоценовыми, связанные более поздним криоморфогенезом. В такой же степени к древнему относится Чий по сравнению с другими мезофитными короткоостистыми формами – *Achnatherum confusum*, *A. sibiricum*.

Род *Festuca* L. в степях Байкальской Сибири представлен 12 видами. К реликтам палеогеновых саванн можно лишь отнести *F. sibirica* (секция *Leucopoa*), а из узколистных сулькатных овсяниц – *F. dahurica*. Оригинальный вид древнейших континентальных песчаных массивов Селенгинского среднегорья проявляет переходные признаки от овинных форм к сулькатным и в анатомическом строении и в морфологии – редкоколосковые метелки, тупые колосковые чешуи, слабое развитие муфт в дерновине. В такой же степени своеобразна реликтовая пустынно-степная псаммофитная вика (*Vicia tsydenii*), существенно отличающаяся от других вик из рода *Nervata* (Никифорова, 1988).

Род *Artemisia* L. – пребореальный элемент Алтайско-Монгольской степной области наиболее богат видами позднейшего плейстоцен-голоценового формообразования: *A. glauca*, *A. sericea*, *A. dolosa*, *A. frigida* и др. Однако в секции *Dracunculus* древнейшей предковой формой является *A. commutata*, вероятно, зародившийся в миоценовых прастепных комплексах саванноидного облика. В то же время для секции *Artemisia* характерен элемент нагорных степей плиоцена (Намзалов, Гришкина, 1995), имеющий ряд географических рас: *A. altaiensis* (Тянь-Шань, Джунгария, Алтай) – *A. santolinifolia* (Алтай, Хангай, Тува) – *A. sub-*

viscosa (Баргузинская котловина). Последний вид – один из древнейших горно-степных полыней, вероятно, впоследствии давший веер молодых форм, типа *A. altaiensis*, *A. obtusiloba* и т. д.

Среди характерных древнесредиземноморских родов выделяется *Thesium*, палеогеновые корни наиболее ксерофитного вида *T. refractum* не вызывают противоречий и он “несомненно входил еще в первобытные степи миоцена и плиоцена” (Быков, 1979, с. 23).

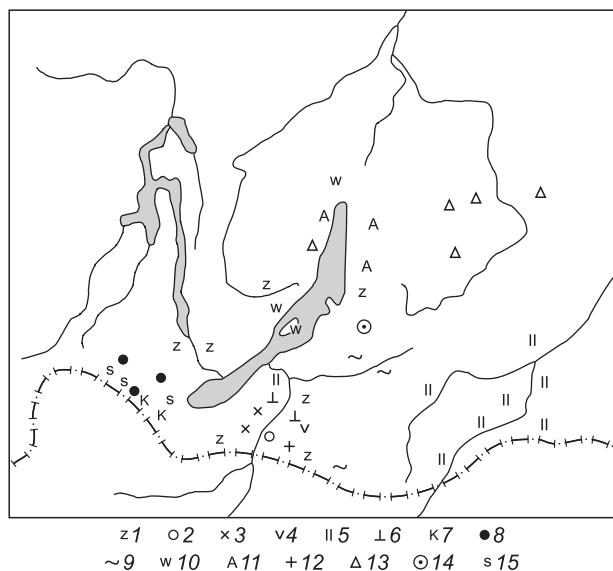
Род *Atraphaxis* в Байкальской Сибири представлен сильноксерофилизированными и петрофильными расами – *A. pungens* и *A. frutescens*, флорогенетически близок им мезофитный северо-тяньшанский вид – *A. muschketovii*, рассматриваемый как реликт третичных лесов.

Род *Nitraria*, так же как представители кермекковых, особенно *Limonium gmelinii*, генетически тяготеет к флороцено типу литоралей внутриконтинентальных водоемов Древнего Средиземья (шире Гондваны), позднее широко расселившихся по периферии горного обрамления Центральной Азии. Следует отметить, многие замечательные центрально-азиатские эндемичные виды селитрянок (*N. schroberi* L., *N. tanguticum* Bobr.), они являются сравнительно молодыми производными *N. sibirica* Pall. (Ильин, 1958).

В составе древнейших реликтов степного комплекса Байкальской Сибири к типично пустынным родам относятся два: *Ceratoides* и *Ephedra*. В меловых отложениях известна пыльца эфедры, а в более поздние аридные периоды неогена (плиоцен) виды этих родов составили основу нагорно-ксерофильной растительности Средней Азии, главным образом в виде кустарниковых биоморф, типа Памиро-Алайского *E. equisetina* Bunge.

В группу плиоценовых пустынно-степных реликтов, несомненно, входят представители рода *Oxytropis*, в большинстве своем древнесредиземноморские по генезису (Быков, 1979). Особо выделяются они тем, что составляют различные адаптивные линии флорогенеза. Так, *O. lasiopoda* относится к флороцено типу пустынных литоралей, два других подушковидных травянистых поликарпика – *O. nitens* и особенно *O. triphylla*, вероятно, входили в единый пояс горно-ксерофитной растительности от Гоби до Байкала. Это достаточно убедительно показано Г.А. Пешковой (Малышев, Пешкова, 1984) по отношению *O. triphylla*, который имеет родственные признаки к гобийскому *O. rhizantha* (Jager et al., 1985).

Среди древнейших реликтов степной флоры Байкальской Сибири в качестве классических представителей палеогеновой ксерофитной древнесредиземноморской флоры указывают *Peganum nigellastrum*, *Caryopteris mongolica*, *Craniospermum subvillosum*, *Stenoselenium saxatile* (Малышев, Пешкова, 1979). Такова в целом картина относительно состава и флоро-



Распространение реликтовых и эндемичных видов растительной флоры Байкальской Сибири.

Реликты палеогеновой пустынно-степной флоры: 1 – *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikon., 2 – *Peganum nigellastrum* Bunge, 3 – *Stenoselenium saxatile* (Pallas) Turcz.

Реликты неогеновой неморальной хвойно-широколиственной флоры (по А.С. Плешанову (1998) – реликты голоценовой экспансии): 4 – *Onoclea sensibilis* L., 5 – *Ulmus japonica* (Rehd) Serg., 6 – *Amygdalus pedunculata* Pallas.

Реликты плейстоценовой перигляциальной флоры: 7 – *Festuca komarovii* Krivot., 8 – *Potentilla kryloviana* Th. Wolf., 9 – *Asragalus chorinensis* Bunge.

Эндемики палеоген-неогеновые: 10 – *Oxytropis triphylla* (Pall.) Pers., 11 – *Artemisia subviscosa* Turcz ex Bess., 12 – *Vicia tsydenii* Malyshev.

Эндемики плейстоценовые: 13 – *Dryas sumnevicii* Serg., 14 – *Thymus eravinensis* Serg., 15 – *Eritrichium sajanense* (Malyshev) Sipl.

генетических отношений в родовых сериях палеоген-неогеновых, плиоценовых реликтах степного фло-

ристического комплекса Байкальского региона (см. рисунок).

ГЛЯЦИАЛЬНЫЕ РЕЛИКТЫ ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА

Не менее богат палеогеографическими событиями четвертичный период, с его гляциальными явлениями в плейстоцене и множеством контрастных фаз в голоцене. Эта эпоха оставила целую свиту остатков ледниковой эпохи в виде “перигляциального флористического комплекса” (Крашенинников, 1937). Активизация альпийского орогенеза, начавшаяся с конца палеогена, вызвала блоковые поднятия сравнительно стабилизировавшегося Ангарского пенеплена как по линиям древних разломов, так и по новым. Древняя плита Витимского плоскогорья осталась в форме высокого плато, в отличие от нее горы рифтового пояса Байкала значительно поднялись, соединив системы гор Внутренней Азии с североазиатским (Приберингийским). В противоположность восходящим движениям Ангарской геосинклинали, Мегаберингийский узел резко деградирует, слабые и неуклонные опускания платформы трансформируют Берингию в низкогорный, грядово-волнистый рельеф с озерными впадинами и низинами. В олигоцене, начале неогена Евразия еще имела материковые связи с Америкой через Берингийский мост, который уже в плейстоцене перестал существовать. Хотя и в позднем плейстоцене “ландшафты Берингии сохраняли полуоткрытый континентальный характер, включая лесную растительность (возможно, преимущественно пойменную), больше лугов, кустарников, болот” (Юрцев, 1981, с. 97; Matthews, 1979). Вероятно, с этого периода климато-разделяющая функция Мегаберингии смещается к юго-западу – в глубь материка, и эта глобальная субпланетарная роль переходит к Ангариде, к тому времени представляющей мощную горную систему. Поэтому уже в плиоцене полоса неморальных широко-

лиственных лесов (сплошная от Европы к Азии) прерывается Ангаридой (Пешкова, 1984). Получившиеся в ходе палеогеографических событий планетарные климатические секторы разделились на два крыла, преимущественно Пацифического влияния (восточное крыло) и Атлантического – к западу от Ангариды. В результате произошедшей дизъюнкции зональные полосы широколиственных лесов к востоку и западу от Ангариды развивались автономно и вследствие длительной адаптации к физико-географическим условиям регионов сформировались многочисленные замещающие виды почти во всех родовых сериях неморального и пребореального флористического комплексов (Пешкова, 1972). Так, например, еврозападно-сибирские пребореальные лугово-степные виды (*Helictotrichon pubescens*, *Leymus ramosum*, *Carex supina*, *Spiraea hypericifolia*, *Scabiosa ochroleuca*) викарируют в степных ценозах Восточной Азии (Даурии, Маньчжурии), соответственно *Helictotrichon dahuricum*, *Leymus chinensis*, *Carex korshinskyi*, *Spiraea agulegifolia*, *Scabiosa comosa* (Flora..., 1979; Danelt et al., 1961). В целом виды пребореальной лесостепной природы дали ядро современной флоре луговых степей. Они преимущественно развиваются с миоцен-плиоценовых саванноидов, позднее испытавших сильное и неоднократное воздействие холодного и сухого климата плейстоцена.

Байкальская Сибирь в отличие от горных массивов западной части гор Южной Сибири значительно меньше была подвержена оледенениям, кроме Восточного Саяна и горного узла – Становое нагорье и Баргузинский хребет. Юг и юго-восток территории (Селенгинское среднегорье, Даурия), начиная с плио-

цена, находились в условиях климатического водораздела – континентального и прогрессирующего сухого, относительно теплого (Базаров, 1986). Именно с этих эпох остались в нашей флоре ксерофилизированные элементы широколиственных лесов – ильмовники с *Ulmus pumila*, абрикосники и группировки миндаля и крушины. Позднее их лучшей консервацией в условиях экстраконтинентального климата Забайкалья послужили создавшиеся перигляциальные условия в климатической “тени” саянских ледников. В этот период усиливаются процессы лесонакопления и дефляция, образовавшие мощные толщи песчаных отложений в бассейнах рек Чикой, Хилок, Уда. Континентальные и сухие ландшафты песчаных массивов Селенги создали благоприятные условия для морфогенеза, и в результате появились степные эндемики – *Festuca dahurica*, *Vicia tsydenii*, *Caragana buriatica*. Если на плакорах с господством эоловых форм шли активные процессы видообразования, то не уступали им и экосистемы приозерных сазовых низин с сообществами чиевников, леймусников. Оригинальная лапчатка *Potentilla ozjorensis* Pesch., сформировавшаяся на основе гибридизации горно-степного *P. sericea* и *P. multifida* (пребореальный вид), является наиболее характерным представителем сазово-степного флороцено типа.

Не менее интенсивные флорогенетические события совершались в местах наибольшего проявления горного оледенения, особенно в пору ее максимального проявления – в сартанское время. Реликтов ледниковой эпохи, объединяемых в “плейстоценовый флористический комплекс”, в трактовке И.М. Крашенинникова (1958), достаточно много, в их числе: *Selaginella sanguinolenta*, *Festuca kryloviana*, *Carex amgunensis*, *Allium amphibolum*, *Androsace incana*, *Pulsatilla ambigua*, *Potentilla kryloviana*, *P. crebridens*, *P. sericea*, *Chamaerhodos altaica*, *Oxytropis eriocarpa*, *Eremogone*

СЕЛЕНГИНСКИЙ МИГРАЦИОННЫЙ КОРИДОР В ФИТОГЕОГРАФИИ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

Роль и значимость долины р. Селенга в фитогеографии севера Центральной Азии, или так называемого Селенгинского створа, этого своеобразного ботанико-географического экотона субглобального ранга на стыке бореальной Сибири и пустынно-степной Монголии еще не была предметом специального анализа. Нами ранее отмечались лишь некоторые аспекты, касающиеся роли Селенгинского коридора в обмене флор и в процессах степного флорогенеза в Байкальской Сибири (Намзалов, 1997). Выше отмечалась значимость этого узла с плейстоцена, однако особая активность, связанная с усилением миграционных связей, процессов гибридизации и адаптивного морфогенеза, проявилась в голоцене. Этому способствовало множество факторов, в том числе буферность территории и в широтном, и в долготном ряду. Кроме этого, большое значение имели палеогеографические условия голоцена как в условиях сухого и конти-

capillaris, *E. formosa*, *Patrinia sibirica*, *Gentiana decumbens*, *Bupleurum multinerve*, *Pedicularis amoena*, *Artemisia depauperata* и др. Названные выше перигляциальные степные реликты свойственны всему горному поясу Южной Сибири – Алтая, Тувы, Саян (Соболевская, 1958; Куминова, 1963; Намзалов, 1994). Региональную специфику гляциальных реликтов Прибайкалья выражают три замечательных вида – реликтовые эндемики Хангая и Саян (*Festuca komarovii*, *Eritrichium sajanense*) и Муйского нагорья (*Dryas sumneviczii*). В роде *Festuca* L. обособленно выделяется *F. komarovii* (секция *Leucorhoa*) – продукт перигляциального криоморфогенеза, элемент остепненных субальпийских лугов, криофитных высокогорных степей. Преимущественно горно-степной род *Eritrichium* дал спектр молодых видов гляциального генезиса, при этом типично гольцово-тундровый вид – *E. villosum* – остался монотипным, в то время как количество криоксерофитных незабудочников значительно увеличилось, в их числе – южно-алтайский *E. subrustre*, алтае-хангайский *E. pulviniforme* и хангае-саянский *E. sajanense*.

Весьма интересен генезис узкого перигляциального степного эндемика Северного Прибайкалья – *Dryas sumneviczii* Serg., формирующего оригинальные тундрово-степные ценозы на убурах с россыпями карбонатных пород в отрогах Южно-Муйского хребта (Малышев, Пешкова, 1984).

Криофитный перигляциальный морфогенез проявился не только вблизи горно-долинных ледников, но и в холодных ультраконтинентальных депрессиях Байкальского обрамления. Так, в мерзлотных лесостепях Еравны и Уды сформировались самобытные эндемики – *Thymus eravinensis*, *Astragalus chorinensis*, *Chamaerhodos grandiflora*, последние два вида позднее заметно расширили свои ареалы, включая Хангай и отроги Хэнтэя.

нентального, так и влажного и относительно теплого климата в ксеротермические и плювиальные фазы. Вероятно, прав А.С. Плешанов (1998), допуская возможность голоценовой экспансии широколиственных лесов в пределы Забайкалья. Подтверждением этому могут служить находки ландыша Кейске в черемуховых сообществах Чикой-Селенгинского междуречья, а также *Onoclea sensibilis* в лесах Малханского хребта (Осипов, 1998). Напротив, в аридные фазы голоцена Селенгинский створ оживлялся в результате внедрения элементов пустынно-степной флоры Центральной Азии, особенно поразительны алтае-джунгарские связи, в их числе – *Helictotrichon altaicum*, *Allium vodopjanovae*, *Astragalus brevifolius*, *Potentilla soongarica*, *Artemisia santolinifolia*. Эти виды весьма слабо представлены или даже отсутствуют (*Allium vodopjanovae*) в степях Восточного Хангая и Хэнтэя (Карамышева, 1981; Ганболд, 1983).

Таким образом, Байкальская Сибирь, располагаясь на стыке аридного и гумидного поясов, Атлантического и Тихоокеанского океанических влияний, а также взаимодействий бореального холодного и центрально-азиатского континентально-

го и сухого воздушных фронтов, представляет значительный интерес для раскрытия сложных проблем фитогеографии и истории формирования растительности юга Сибири и всей Центральной Азии.

ЛИТЕРАТУРА

- Базаров Д.-Д.Б.** Кайнозой Прибайкалья и Западного Забайкалья. Новосибирск, 1986. 182 с.
- Быков Б.А.** Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата, 1979. 126 с.
- Ганболд Э.** Сосудистые растения // Флора Восточного Хангая (МНР). М., 1983. С. 102–166.
- Ильин М.М.** Флора пустынь Средней Азии, ее происхождение и этапы развития // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. М.; Л., 1958. С. 129–229.
- Камелин Р.В.** Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.
- Караваяев М.Н.** Палеогеографический анализ азиатско-американских степных связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68, № 3. С. 154.
- Карамышева З.В.** Карта растительности Монгольской Народной Республики // Геоботаническое картографирование. 1981. Л., 1981. С. 3–22.
- Крашенинников И.М.** Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботан. 1937. № 4. С. 16–45.
- Крашенинников И.М.** Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразийских групп полыней подрода *Euaetemis* // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. М.; Л., 1958. С. 64–129.
- Криштофович А.Н.** Происхождение флоры ангарской суши // Там же. М.; Л., 1958. С. 7–42.
- Куминова А.В.** Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 4. М.; Л., 1963. С. 438–461.
- Малышев Л.И., Пешкова Г.А.** Нуждаются в охране. Редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. 172 с.
- Малышев Л.И., Пешкова Г.А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.
- Намзалов Б.Б.** Степи Южной Сибири. Новосибирск; Улан-Удэ, 1994. 307 с.
- Намзалов Б.Б.** Основные черты и закономерности растительного покрова // Бурятия: растительный мир. Вып. II. Улан-Удэ, 1997. С. 15–53.
- Намзалов Б.Б.** Байкальский фитогеографический узел как новейший центр эндемизма Внутренней Азии // Сиб. экол. журн. 2009. № 4. С. 563–571.
- Намзалов Б.Б., Гришкина Т.М.** О некоторых западных степных элементах в растительном покрове Забайкалья // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тез. докл. конф. Томск, 1995. С. 112–114.
- Никифорова О.Д.** Дикорастущие вики Сибири. Новосибирск, 1988. 137 с.
- Осипов К.И.** Растительность западной части Малханского хребта // Исследование флоры и растительности Забайкалья: Материалы Регион. науч. конф. Улан-Удэ, 1998. С. 84–89.
- Пешкова Г.А.** Степная флора Байкальской Сибири. М., 1972. 206 с.
- Пешкова Г.А.** О сопряженности в развитии мезофильных и ксерофильных флор Байкальской Сибири в кайнозой // История растительного покрова Северной Азии. Новосибирск, 1984. С. 144–156.
- Плешанов А.С.** Аспекты генезиса реликтовых неморальных комплексов Байкальской Сибири // Исследование флоры и растительности Забайкалья: Материалы Регион. науч. конф. Улан-Удэ, 1998. С. 32–35.
- Попов М.Г.** Очерк растительности и флоры Карпат. М., 1949. 303 с.
- Попов М.Г.** Основы флорогенетики. М.; Л., 1963. 133 с.
- Ревердатто В.В.** Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири // Сов. ботан. 1940. № 2. С. 48–64.
- Решиков М.А., Богданова К.М.** Заметки о растительности Баргузинской долины и ее происхождении // Научные чтения памяти М.Г. Попова. Вып. 11. Иркутск, 1968. С. 61–82.
- Седелников В.П.** О высокогорных ландшафтах Алтае-Саянской горной области // География и природ. ресурсы. 1982. № 3. С. 86–92.
- Синицын В.М.** Палеогеография Азии. М., 1962. 268 с.
- Соболевская К.А.** Основные моменты истории формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 249–315.
- Сочава В.Б.** Географические связи растительного покрова на территории СССР // Учен. зап. Ленингр. гос. педин-та им. Герцена. 1948. Т. 73. С. 3–51.
- Толмачев А.И.** Основные пути формирования высокогорных ландшафтов Северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33, № 2. С. 61–180.
- Юрцев Б.А.** Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. (Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии.) Новосибирск, 1981. 168 с.
- Danelt S., Geier S., Hanelt P.** Vegetationsrundliche Studien in Nordostchina (Mandschurei) und der Inner Mongolia // Feddes repert. 1961. Bd. 139. S. 5–144.
- Flora of Xilingol. Catchment Area.** Beijing, 1979. 133 p. (на китайском языке).
- Matthews J.** Beringia during the late Pleistocene: arctic steppe or discontinuous herb-tundra? A review of the paleontological evidence. (Paper). Ottawa, 1979. 41 p.
- Jager E.J., Hanelt P., Davazamc C.** Zur Flora der Dzungarischen Gobi (Mongolische Volksrepublik) // Flora. 1985. Bd. 177, H. 1–2. S. 45–89.

ОБЛИГАТНАЯ ФРАКЦИЯ ПСАММОФИТНОЙ ФЛОРЫ СИБИРИ

Н.А. Дулепова, А.Ю. Королюк

*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: file10-307@yandex.ru, akorolyuk@rambler.ru*

По результатам полевых исследований и литературным данным выявлен видовой состав облигатной фракции псаммофитной флоры Сибири и сопредельных территорий, выделены центры ее разнообразия. Проанализированы связи с сопредельными регионами с помощью мер включения, что позволило оценить самобытность псаммофитного элемента флор для районов Сибири. Байкальская Сибирь может рассматриваться как самостоятельный центр разнообразия псаммофитной флоры Северной Азии.

Ключевые слова: *псаммофитная флора, облигатная фракция, меры включения, индекс преобладания, Сибирь.*

AN OBLIGATE FRACTION OF PSAMMOPHYTIC FLORA OF SIBERIA

N.A. Dulepova, A.Yu. Korolyuk

*Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: file10-307@yandex.ru, akorolyuk@rambler.ru*

Species composition of the obligate fraction of psammophytic flora of Siberia and adjacent areas was identified by the results of field study and literature data. Centers of its diversity in Siberia were singled out. Links with adjacent regions were analyzed with the help of inclusion measures, which allowed to assess originality of the psammophytic element of floras for Siberian regions. Baikal Siberia may be considered as an independent center of psammophytic diversity of North Asia.

Key words: *psammophytic flora, obligate fraction, inclusion measures, prevalence index, Siberia.*

ВВЕДЕНИЕ

Ведущую роль в формировании флористического богатства отдельно взятого региона имеет разнообразие местообитаний, представленных на его территории. Большое значение в этом играют интразональные ландшафты, с которыми связано распространение многих редких и эндемичных видов растений. До настоящего времени для территории Сибири остается открытым вопрос о вкладе интразональной составляющей в общее разнообразие природной флоры и растительности.

Одним из интересных типов ландшафтов, остающимся слабо изученным во флористическом и геоботаническом плане, являются слабо закрепленные пески с активным проявлением эоловых процессов. Несмотря на то что современные эоловые формы рельефа в Сибири занимают ограниченные территории (Проблемы..., 1976), их фитоценотическое разнообразие велико, а псаммофитная растительность определяет своеобразие растительного покрова многих районов. Яркими примерами такого рода могут служить ленточные боры в степной зоне Алтайского

края, песчаный массив Цугер-Элс Убсунурской котловины, пески Баргузинской и Верхнечарской котловин. Большое число видов растений, в том числе нуждающихся в охране, в своем распространении жестко связаны с песчаными массивами (Красная книга Республики Саха (Якутия), 2000; Красная книга Новосибирской области, 2008; Красная книга Иркутской области, 2010). Как правило, растения с узкой экологической амплитудой легко уязвимы при возможном изменении природных условий или возрастании антропогенной нагрузки. Все это определяет актуальность изучения псаммофитной флоры и растительности.

Цель настоящей работы – выявить состав и провести сравнительный анализ псаммофитной флоры для флористических районов Сибири и сопредельных территорий. Для этого необходимо установить состав псаммофитной флоры для регионов Сибири и сопредельных территорий, выделить из нее облигатную фракцию, на основании анализа которой определить центры разнообразия псаммофитной флоры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы легли результаты многолетних полевых исследований на территории Южной Сибири, анализ гербарных коллекций (LE, IRKU, NS, NSK, UUN), а также данные флористических сводок по территории Сибири и сопредельным регионам (Флора Казахстана, 1956–1966; Растения Центральной Азии, 1963–2008; Попов, Бусик, 1966; Флора европейской части СССР [Флора Восточной Европы], 1974–2004; Грубов, 1982; Флора Сибири, 1988–2003; Губанов и др., 1990; Гаращенко, 1993; Губанов, 1996, 1999; Иванова, 2003; Улзийхутаг, 2003; Силантьева, 2006; Определитель растений Республики Тывы, 2007; Конспект флоры Иркутской области, 2008; Науменко, 2008; Лащинский и др., 2010).

В анализе мы использовали меры включения и их графическое представление в виде ориентированных графов методом “плеяд Терентьева” (Терентьев, 1959; Сёмкин, Комарова, 1977). Выбор этого метода определен тем, что количество облигатных псаммофитов для районов “Флоры Сибири” значительно варьирует (от 1 вида в Колымском районе до 28 в Южно-Бурятском). Меры включения вычислялись по формулам:

$$K_0(A;B) = \frac{c}{b}, \quad K_0(B;A) = \frac{c}{a}$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основании собственных и литературных данных для районов, принятых во “Флоре Сибири”, было выявлено 844 вида сосудистых растений, распространенных в песчаных ландшафтах. Большую часть этой группы составляют факультативные псаммофиты, но наибольший интерес для выявления псаммофитной флоры представляют облигатные псаммофиты – растения, лишь за редким исключением, произрастающие на слабо закрепленных песках. Облигатная фракция флоры Сибири составляет 75 видов и подвидов (8.9 % от общего числа псаммофитных видов) (табл. 1).

Для территории Казахстана было выявлено 805 псаммофитов, 217 (27 %) из них – облигатные, для европейской части России 842 и 209 (25 %) соответственно, для Монголии – 542 и 53 (9.8 %).

Число облигатных псаммофитов значительно варьирует в разных регионах Сибири, что связано с существованием или отсутствием на этих территориях массивов слабо закрепленных песков. В целом наблюдается ожидаемая тенденция увеличения роли псаммофитов в южных районах Сибири (рис. 1), что отражает ксерофитную природу псаммофитного флороценотического комплекса. В большинстве флористических районов, представляющих тундровую и лесную зоны, количество облигатных псаммофитов насчитывает от 1 до 4. Исключение составляет Вилюйско-Верхнеленский флористический район, выделяющийся многочисленными песчаными массива-

где $K_0(A;B)$ – мера включения множества B в A , а $K_0(B;A)$ – мера включения A в B .

В качестве дополнительного показателя использовался относительный индекс преобладания (Сёмкин и др., 2009), который позволяет анализировать большие по числу элементов матрицы мер включения, не обращая при этом к их отображению в виде ориентированных графов. Индекс преобладания вычислялся на основе матрицы мер включения и варьирует от -1 до $+1$. Наименьшее отрицательное значение индекс принимает для районов, которые имеют только исходящие дуги на графе, а соответственно обладают наименьшим флористическим богатством и своеобразием. Районы, характеризующиеся наибольшими положительными значениями индекса, в нашем случае соответствуют центрам флористического разнообразия псаммофитной флоры.

Анализ данных проводился с использованием программы IBIS 6.1 (Зверев, 2007). В работе использованы сокращения районов, принятые в базовых флористических сводках (Флора Казахстана, 1956–1966; Флора европейской части СССР [Флора Восточной Европы], 1974–2004; Грубов, 1982; Флора Сибири, 1988–2003).

ми Лено-Вилюйского междуречья, площадь наиболее крупных превышает сотни квадратных километров. Три из девяти видов этого района являются узкими эндемиками развеваемых песков окрестностей оз. Ниджели Кобяйского района Якутии: *Festuca karavaevii*, *F. skrabini* и *Koeleria skrabinii*.

В районах Сибири, где представлены степные и лесостепные ландшафты, число стенопопных псаммофитных растений варьирует от 5 до 28, что также связано с наличием песчаных массивов. Так, для располагающихся на одинаковой широте Западно-Сибирской равнины Омской и Курганской областей число облигатных псаммофитов различается более чем в 2 раза, что объясняется широким распространением песков в долине Тобола и отсутствием аналогичных ландшафтов в долине Иртыша и на водораздельных пространствах Омской области. В связи с отсутствием песков в Кемеровской области, здесь не зарегистрировано ни одного облигатного псаммофита. В соседствующих с ней Новосибирской области и Хакасии отмечено 9 и 8 облигатных псаммофитов соответственно. Республика Алтай флористически значительно беднее (7 видов), чем Республика Тыва, где пески Эрзинского района и Центрально-Тувинской котловины определяют высокое разнообразие облигатной фракции псаммофитной флоры (25 видов). В южной части Забайкальского края слабо закрепленные пески занимают ничтожные площади (преимущественно в долине р. Онон), что определяет бед-

Облигатные псаммофиты

№ п/п	Вид	Распространение по флористическим районам Сибири
1	2	3
1	<i>Achillea micrantha</i> Willd.	АЛ-Ба
2	<i>Aconogonon bargusinense</i> (Peschkova) Soják	БУ-Се
3	<i>Aconogonon chlorochryseum</i> (М.М. Ivanova) Soják	ЧИ-Ка
4	<i>Aconogonon sericeum</i> (Pall. ex Georgi) H. Hara	БУ, ЧИ-Ши, ИР-Ан
5	<i>Aconogonon subsericeum</i> (М. Popov) Soják	БУ-Се
6	<i>Agriophyllum squarrosum</i> (L.) Moq.	ТУ
7	<i>Agropyron fragile</i> (Roth) P. Candargy	КУ, АЛ-Ба
8	<i>Agropyron michnoi</i> Roshev.	БУ, ЧИ-Ши
9	<i>Agropyron nathaliae</i> Sipliv.	БУ, ЧИ-Ка
10	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	ЯК-Ян, ТЮ-Ям, БУ, ЧИ-Ка, ТЮ-Хм, ТО, КР-Тн, КР-Ве, ИР-Ан, ЯК-Ол, ЯК-Ви
11	<i>Artemisia ledebouriana</i> Besser	БУ, ИР-Ан
12	<i>Artemisia tomentella</i> Trautv.	ТУ
13	<i>Astragalus altaicus</i> Bunge	ОМ, АЛ-Ба
14	<i>Astragalus ammodytes</i> Pall.	АЛ-Ба, ТУ
15	<i>Astragalus olchonensis</i> Gontsch.	ИР-Ан
16	<i>Astragalus sericeocanus</i> Gontsch.	БУ
17	<i>Bromopsis korotkiji</i> (Drobow) Holub	БУ, ЧИ, ИР-Ан
18	<i>Bromopsis pavlovii</i> (Roshev.) Peschkova	БУ-Юж, ТУ
19	<i>Calamagrostis sajanensis</i> Malyshev	БУ-Юж
20	<i>Carex ericetorum</i> Pollich	ТЮ-Ям, БУ, ЧИ-Ши, ТЮ-Хм, ТЮ-Тб, КУ, ОМ, ТО, НО, АЛ-Ба, КР-Тн, КР-Ве, ИР, ЯК-Ви
21	<i>Carex sabulosa</i> Turcz. ex Kunth	БУ, ЧИ-Ка, ТУ, КР-Ха, КР-Ве, ИР-Ан, ЯК-Ар, ЯК-Ол, ЯК-Ви
22	<i>Chamaecytisus borysthenicus</i> (Gruner) Klásková	КУ
23	<i>Chamaerhodos sabulosa</i> Bunge	АЛ-Го, ТУ
24	<i>Chondrilla ambigua</i> Fisch. ex Kar. et Kir.	АЛ-Ба
25	<i>Corispermum bardunovii</i> Popov ex Lomonosova	ТУ, БУ-Юж
26	<i>Corispermum chinganicum</i> Iljin	БУ-Юж, ТУ, КР-Ве
27	<i>Corispermum crassifolium</i> Turcz.	ЯК-Ко, БУ-Се, КР-Пу, КР-Тн, КР-Ве, ИР, ЯК-Ар, ЯК-Ви, ЯК-Ал
28	<i>Corispermum declinatum</i> Stephan ex Iljin	БУ-Юж, ЧИ-Ши, КУ, НО, АЛ-Ба, АЛ-Го, ТУ, КР-Ха, КР-Ве, ИР
29	<i>Corispermum erosum</i> Iljin	АЛ-Го
30	<i>Corispermum hyssopifolium</i> L.	КУ, НО, АЛ-Ба, ТУ
31	<i>Corispermum intermedium</i> Schweigg.	КУ
32	<i>Corispermum krylovii</i> Iljin	ТУ
33	<i>Corispermum macrocarpum</i> Bunge	БУ, ЯК-Ви
34	<i>Corispermum mongolicum</i> Iljin	АЛ-Го, ТУ
35	<i>Corispermum orientale</i> Lam.	КУ, АЛ-Ба, ТУ
36	<i>Corispermum redowskii</i> Fisch. ex Fenzl	БУ-Юж, ЧИ-Ши, ИР-Ан
37	<i>Corispermum sibiricum</i> Iljin	БУ, ЧИ-Ши, АЛ-Ба, ТУ, КР-Ха, КР-Ве, ИР-Ан, ЯК-Ви
38	<i>Corispermum ulopterum</i> Fenzl	БУ, ИР-Ан
39	<i>Deschampsia obensis</i> Roshev.	ТЮ-Ям, КР-Та, КР-Пу, ЯК-Ар
40	<i>Ephedra lomatolepis</i> Schrenk	ТУ
41	<i>Festuca beckeri</i> (Hack.) Trautv.	АЛ-Ба, КР-Ве, НО
42	<i>Festuca dahurica</i> (St.-Yves) V.I. Krecz. et Bobrov	БУ-Юж, ЧИ-Ши
43	<i>Festuca karavaevii</i> E.B. Alexeev	ЯК-Ви
44	<i>Festuca polesica</i> Zapal.	ТЮ-Тб, КУ, АЛ-Ба
45	<i>Festuca skrjabinii</i> E.B. Alexeev	ЯК-Ви
46	<i>Genista sibirica</i> L.	КУ
47	<i>Hedysarum fruticosum</i> Pall.	БУ, ЧИ-Ши, ТУ
48	<i>Hieracium filifolium</i> Juxip*	ТЮ-Хм, ТО, НО, АЛ-Ба, АЛ-Го, КР-Ве
49	<i>Hypocoum lactiflorum</i> (Kar. et Kir.) Pazij	ТУ
50	<i>Jurinea albicaulis</i> Bunge (указание на произрастание в АЛ-Го, скорее всего, ошибочно)	АЛ-Ба, АЛ-Го
51	<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Reichenb.	ТЮ-Тб, КУ, ОМ, АЛ-Ба
52	<i>Kochia laniflora</i> (S.G. Gmel.) Borb.	КУ, АЛ-Ба, ТУ, ИР-Ан
53	<i>Koeleria glauca</i> (Spreng.) DC.	БУ, ТЮ-Тб, КУ, НО, АЛ-Ба, КР-Тн, КР-Ха, ИР

1	2	3
54	<i>Koeleria glauca</i> ssp. <i>sabuletorum</i> Domin	КУ
55	<i>Koeleria karavajevii</i> Govor.	ЯК-Ол
56	<i>Koeleria skrjabinii</i> Karav. et Tzvel.	ЯК-Ви
57	<i>Koeleria thonii</i> Domin	КР-Ха, КР-Ве, ИР-Ан
58	<i>Leymus jennisieensis</i> (Turcz.) Tzvel.	БУ-Юж, АЛ-Го, ТУ, КР-Ха, КР-Ве
59	<i>Leymus racemosus</i> ssp. <i>crassinervius</i> (Kar. et Kir.) Tzvel.	БУ-Юж, ТЮ-Тб, КУ, АЛ-Ба, ТУ, КР-Ха, КР-Ве
60	<i>Leymus secalinus</i> (Georgi) Tzvel.	БУ-Се, ИР-Ан
61	<i>Oxytropis lanata</i> (Pall.) DC.	БУ, ЧИ, КР-Ве, ИР
62	<i>Oxytropis lanuginosa</i> Kom.	ТУ
63	<i>Papaver ammodilum</i> (Turcz.) Peschkova	БУ, ЧИ-Ши, ИР-Ан
64	<i>Polygonum glaucescens</i> N.A. Ivanova ex Tupitzina	БУ
65	<i>Pugionium pterocarpum</i> Kom.	ТУ
66	<i>Salix acutifolia</i> Willd.	КУ, АЛ-Ба
67	<i>Salix gordejvii</i> C.C. Chang et A.K. Skvortsov	ЧИ-Ши
68	<i>Scorzonera ensifolia</i> M. Bieb.	КУ, ОМ, НО, АЛ-Ба
69	<i>Otites borysthenica</i> (Gruner) Klok.	КУ, ОМ, ТО, НО, АЛ-Ба, ТУ, КР-Ха, КР-Ве
70	<i>Stipa barchanica</i> Lomonosova	ТУ
71	<i>Syrenia cana</i> (Piller et Mitterp.) Neilr.	КУ, ОМ
72	<i>Syrenia montana</i> (Pall.) Klovov	КУ, НО, АЛ-Ба
73	<i>Thesium tuvense</i> Krasnob.	БУ-Юж, ТУ
74	<i>Tragopogon ruthenicus</i> Besser ex Krasch. et S.A. Nikitin	АЛ-Ба
75	<i>Vicia tsydenii</i> Malyshev	БУ-Юж

* Во "Флоре Сибири" для АЛ-Го приведено местонахождение у с. Топучая. На наш взгляд, этот образец представляет узколистную форму *H. umbellatum* L.

ность ее облигатного псаммофитного флористического комплекса (11 видов). В северной части края 6 видов отмечены в единственном песчаном массиве площадью более 50 км², расположенном в Верхне-чарской колывине. В то же время псаммофитная флора соседствующих районов Бурятии заметно разнообразнее: 28 видов в Южно-Бурятском флористическом районе и 21 – в Северо-Бурятском. Этому благоприятствует широкое развитие "движущихся" песков в бассейне р. Селенга, Баргузинской котловине и на восточном побережье оз. Байкал (Иванов, 1966).

Анализ индексов преобладания (табл. 2) показывает следующее. Наибольшие значения индекса от-

мечены в Южно-Бурятском, Северо-Бурятском, Ангара-Саянском, Вилуйско-Верхнеленском, Верхне-енисейском, Барнаульском флористических районах, Курганской области и Республике Тыва. Во всех этих районах широко распространены песчаные массивы и облигатная фракция псаммофитной флоры насчитывает от 9 до 28 видов. Значениями индекса преобладания менее –0.1 характеризуются районы с числом облигатных псаммофитов от 1 до 4. Эти территории располагаются в тундровой и лесной зонах. Исключение представляет лишь Тобольский район, южной частью захватывающий лесостепные ландшафты юга Западно-Сибирской равнины, на которых, впрочем, отсутствуют песчаные массивы.

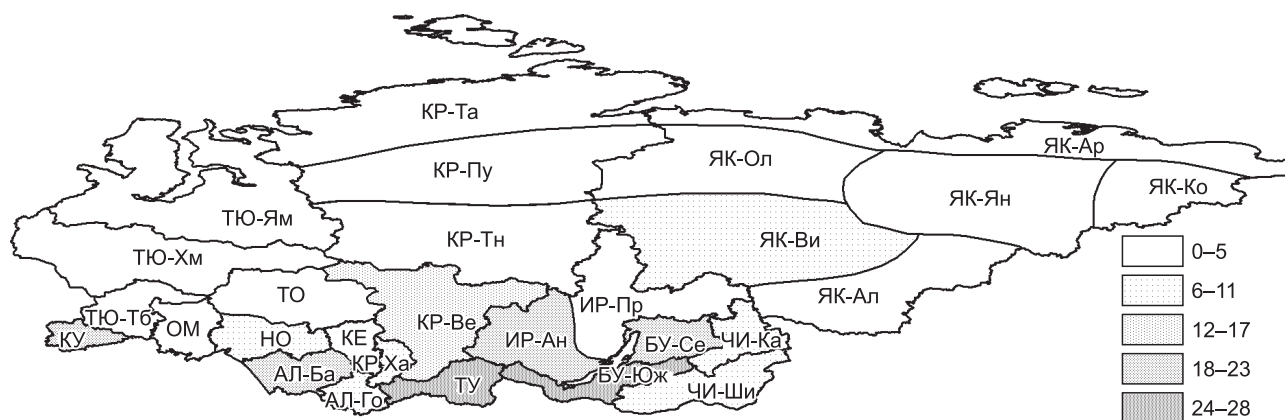


Рис. 1. Плотностная карта облигатной фракции псаммофитной флоры Сибири (цифрами указано количество видов).

Матрица индексов преобладания облигатной фракции псаммофитной флоры для районов Сибири

Район	Индекс преобладания	Общее число видов	Число видов, отмеченных только в этом районе	Район	Индекс преобладания	Общее число видов	Число видов, отмеченных только в этом районе
БУ-Се	0.37	21	2	КР-Ха	-0.06	8	-
ИР-Ан	0.35	18	1	КР-Тн	-0.07	4	-
БУ-Юж	0.35	28	2	КР-Та	-0.07	1	-
КР-Ве	0.32	14	-	ИР-Пр	-0.08	5	-
АЛ-Ба	0.22	23	3	ОМ	-0.08	5	-
ЯК-Ви	0.17	9	3	ЯК-Ол	-0.12	3	1
КУ	0.14	18	4	ТЮ-Ям	-0.12	3	-
ТУ	0.13	25	8	ТО	-0.12	4	-
НО	0.01	9	-	ТЮ-Тб	-0.17	4	-
ЧИ-Ши	0.01	11	1	ТЮ-Хм	-0.19	3	-
ЧИ-Ка	-0.02	6	1	ЯК-Ал	-0.25	1	-
ЯК-Ар	-0.04	3	-	ЯК-Ко	-0.25	1	-
АЛ-Го	-0.04	7	-	ЯК-Ян	-0.35	1	-
КР-Пу	-0.05	2	-				

Анализ индексов преобладания и числа облигатных псаммофитов проводился и для сопредельных территорий: 36 районов Казахстана, 16 районов Монголии, 17 районов европейской части России и стран бывшего СНГ (западные республики). Наибольшим разнообразием псаммофитной флоры на территории Казахстана характеризуются пустынные районы, располагающиеся в центральной и южной частях Республики. Число псаммофитных видов в этих регионах варьирует от 35 до 112, составляя в среднем 67 видов. Северные степные районы имеют меньшее число видов облигатной фракции псаммофитной флоры: от 5 до 44, в среднем 20 видов, что близко к показателям Курганской области и Алтайского края. На территории европейской части России и бывших стран СНГ разнообразием псаммофитной флоры выделяются южные районы, располагающиеся в степной зоне. Облигатная фракция в них насчитывает от 31 до 83 видов, в среднем 52, что значительно больше сибирских показателей. Центр разнообразия псаммофитной флоры Монголии располагается в пустынных районах (от 23 до 29 видов, в среднем 25). Степные районы Байкальской Сибири беднее (от 3 до 24, в среднем 15).

Анализ индексов преобладания и видового состава облигатной фракции позволил выделить районы Сибири, которые могут рассматриваться как центры разнообразия псаммофитной флоры. Для дальнейшего сравнения были выбраны восемь районов с индексом преобладания более 0.1. Эти районы относятся к трем группам: Западно-Сибирской, Алтае-Саянской и Байкальской Сибири (Дулепова, Королук, 2010).

Среди районов Западной Сибири Курганская область проявляет связи с соседствующими районами Северного Казахстана, а также со многими районами Европейской России. При пороге $\delta \geq 0.50$ она включа-

ется в Семипалатинский, Иртышский, Прикаспийский, Тобольско-Ишимский, Актыбинский, Волжско-Донский, Нижне-Донский, Причерноморский, Нижне-Волжский, Заволжский и Днепровский районы (рис. 2). Алтайский край связан с Нижне-Волжским, Заволжским и Нижне-Донским районами европейской части России, но в большей степени – с районами Казахстана, указанными на графе для Курганской области. Эта область и Алтайский край наиболее сильно связаны со степными районами европейской части России и Казахстана. Они включаются в них,

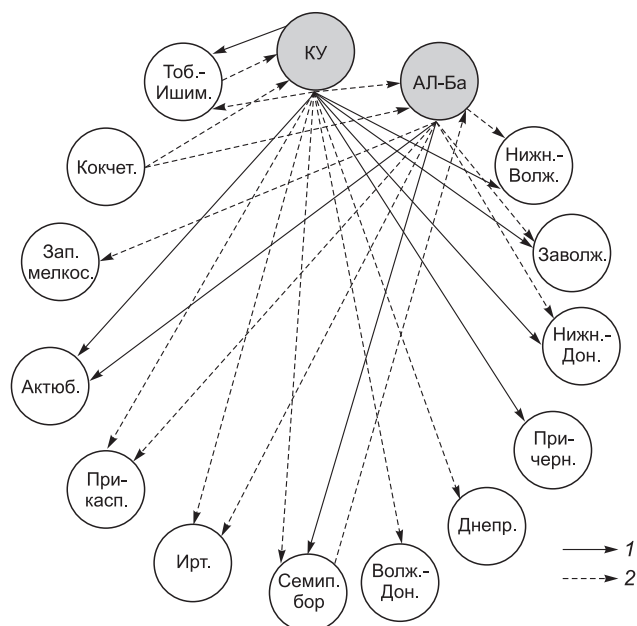


Рис. 2. Ориентированный граф отношений включения центров Западно-Сибирской группы районов с сопредельными территориями.

Меры включения: 1 – от 0.60 до 0.80; 2 – от 0.40 до 0.60.

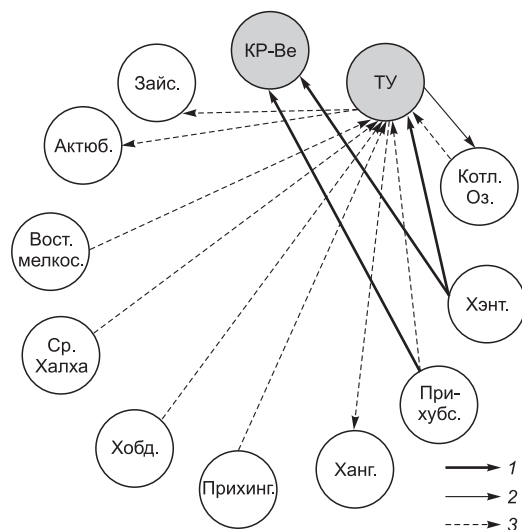


Рис. 3 Ориентированный граф отношений включения центров Алтае-Саянской группы районов с сопредельными территориями.

Меры включения: 1 – более 0.54; 2 – от 0.42 до 0.54; 3 – от 0.30 до 0.42.

что связано с относительной флористической бедностью и малой самобытностью псаммофитной флоры Западной Сибири, которая может рассматриваться как обедненный пограничный вариант единой псаммофитной флоры Заволжско-Казахстанской подобласти степной области (Лавренко, 2000).

Из группы районов, представляющих Алтае-Саянскую горную область, своим богатством выделяется псаммофитная флора Республики Тыва. По своему составу она представляет переход между южными районами Сибири и сопредельными территориями Монголии (рис. 3). При пороговом значении $\delta \geq 0.30$ она объединяется с районами Монголии: Прихубсугульским, Прихинганским, Хобдосским, Хангайским, Хэнтэйским, Котловиной Больших Озер, районом Средняя Халха, а также районами Казахстана: Восточным мелкосопочником, Актюбинским и Зайсанским. Верхнеенисейский район объединяется с Прихубсугульским и Хэнтэйским районами Монголии. При этом в перечисленных сопредельных районах насчитывается от 5 до 44 видов (в среднем 21), в то время как в Верхнеенисейском районе – 14, в Республике Тыва – 25. При движении от аридных районов Монго-

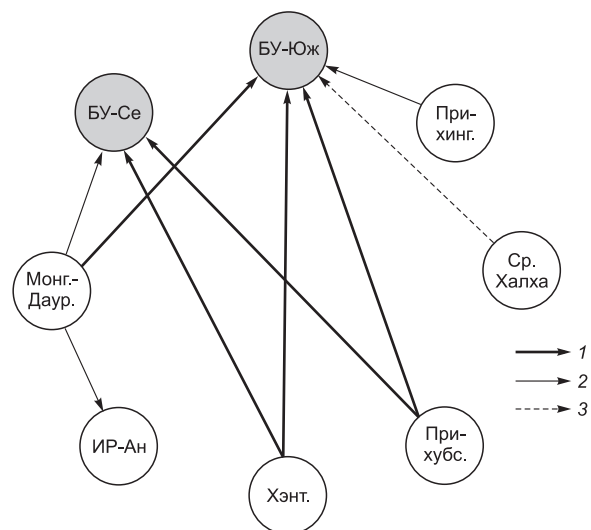


Рис. 4 Ориентированный граф отношений включения центров группы районов Байкальской Сибири с сопредельными территориями.

Меры включения: 1 – более 0.80; 2 – от 0.60 до 0.80; 3 – от 0.40 до 0.60.

лии в направлении таежной зоны Сибири наблюдается заметное обеднение псаммофитной флоры – от 31 вида в Котловине Больших Озер до 14 в Верхнеенисейском и 8 – в Республике Хакасия. Облигатная фракция псаммофитной флоры Тывы представляет северный обедненный вариант монгольской флоры. Во многом богатство псаммофитного комплекса здесь объясняется трансгранично расположенным песчаным массивом Цугер-Элс. В этом плане Республика Тыва является ярким примером, показывающим зависимость богатства конкретного интразонального флористического комплекса от наличия на территории соответствующего ландшафтного образования.

Наибольшим своеобразием обладает псаммофитная флора районов Байкальской Сибири, среди которых выделяется Республика Бурятия. В сравнении с сопредельными территориями Монголии она заметно богаче: число облигатных псаммофитов в районах Восточной Монголии варьирует от 13 до 20, а в Северной и Южной Бурятии – 21 и 28 видов, что отражено на ориентированном графе, где эти районы являются центрами, в которые включаются практически все соседствующие регионы (рис. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ облигатной фракции псаммофитной флоры Сибири и сопредельных территорий позволил выявить центры ее разнообразия: Западно-Сибирский (Курганская область и Алтайский край), Алтае-Саянский (Верхнеенисейский район и Республика Тыва) и Байкальская Сибирь (Южно-Бурятский, Северо-Бурятский, Шилко-Аргунский и Ангаро-Саянский районы). Выявленные с помощью мер включения связи с

сопредельными территориями позволили оценить самобытность псаммофитной флоры различных регионов Сибири. Западно-Сибирская группа районов является северо-восточным обедненным вариантом единой псаммофитной флоры Заволжско-Казахстанской подобласти степной области. Алтае-Саянская группа районов проявляет связи с северо-западными районами Монголии и в меньшей мере с регионами Вос-

точного Казахстана. Наибольшим своеобразием характеризуется Байкальская Сибирь, районы которой могут рассматриваться как самостоятельный центр разнообразия псаммофитной флоры Северной Азии.

Работы по изучению флоры и растительности Южной Сибири проводились при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты № 08-04-00055, 10-04-91159-ГФЕН_а.

ЛИТЕРАТУРА

- Гарашенко А.В.** Флора и растительность Верхнечарской котловины (Северное Забайкалье). Новосибирск, 1993. 280 с.
- Грубов В.И.** Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 443 с.
- Губанов И.А.** Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения) / Под ред. Р.В. Камелина. М., 1996. 136 с.
- Губанов И.А.** Дополнения и исправления к “Конспекту флоры Внешней Монголии (сосудистые растения)” // Turczaninowia. 1999. Т. 2, вып. 3. С. 19–23.
- Губанов И.А., Камелин Р.В., Буданцев А.Л., Ганболд Э., Дариймаа Ш.** Новые виды и роды растений для флоры Монголии и отдельных ее районов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 1. С. 117–123.
- Дулепова Н.А., Королук А.Ю.** Анализ состава псаммофитной флоры Южной Сибири // Материалы конф. “Проблемы изучения растительного покрова Сибири”. Томск, 2010. С. 75–77.
- Зверев А.А.** Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск, 2007. 304 с.
- Иванов А.Д.** Эоловые пески Западного Забайкалья и Прибайкалья. Улан-Удэ, 1966. 232 с.
- Иванова М.М.** Флористические находки на Байкале и в Прибайкалье // Turczaninowia. 2003. Т. 6, вып. 2. С. 51–78.
- Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения) / Под ред. Л.И. Малышева.** Иркутск, 2008. 327 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия).** Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Якутск, 2000. 256 с.
- Красная книга Новосибирской области: животные, растения, грибы.** Новосибирск, 2008. 528 с.
- Красная книга Иркутской области.** Иркутск, 2010. 480 с.
- Лавренко Е.М.** Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области // Избр. труды. СПб., 2000. С. 492–502.
- Лацинский Н.Н., Королук А.Ю., Лацинская Н.В., Королук 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.
- Науменко Н.И.** Флора и растительность Южного Зауралья. Курган, 2008. 512 с.
- Определитель растений Республики Тывы / Под ред. Д.Н. Шауло.** Новосибирск, 2007. 706 с.
- Попов М.Г., Бусик В.В.** Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л., 1966. 215 с.
- Проблемы экзогенного рельефообразования.** М., 1976. 319 с.
- Растения Центральной Азии: в 16 вып.** Л., СПб., 1963–2008.
- Сёмкин Б.И., Комарова Т.А.** Анализ фитоценологических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины р. Амгуемы на Чукотке) // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 1. С. 54–62.
- Сёмкин Б.И., Орешко А.П., Горшков М.В.** Об использовании биоинформационных технологий в сравнительной флористике. Меры включений дескриптивных множеств и их использование // Бюл. Ботанического сада-института ДВО РАН. 2009. Вып. 4. С. 58–70.
- Силантьева М.М.** Конспект флоры Алтайского края. Барнаул, 2006. 392 с.
- Терентьев П.В.** Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. № 9. С. 35–43.
- Улзийхутаг Н.** Бобовые Монголии (таксономия, экология, география, филогения и хозяйственное значение). Улан-Батор, 2003. С. 333.
- Флора европейской части СССР [Флора Восточной Европы]: в 11 томах.** Л.; СПб., 1974–2004.
- Флора Казахстана: в 9 томах.** Алма-Ата, 1956–1966.
- Флора Сибири: в 14 томах.** Новосибирск, 1988–2003.

**АНКЛАВ ЛЕСОВ ПОРЯДКА *CALAMAGROSTIO EPIGEI–BETULETALIA PENDULAE*
KOROLYUK EX ERMAKOV ET AL. 2000 НА ЗАПАДЕ КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

Н.Н. Лашинский¹, 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, Кемеровская область, Новокузнецк, ул. Алексея Кузнецова, 6

Приведено описание новой ассоциации травяных мелколиственных лесов из западной части Кузнецкой котловины. Кратко рассмотрены вопросы экологии, генезиса и географического распространения сообществ ассоциации.

Ключевые слова: лесостепь, засоление, классификация растительности, Кузнецкая котловина.

**FOREST ENCLAVE FROM ORDER *CALAMAGROSTIO EPIGEI–BETULETALIA PENDULAE*
KOROLYUK EX ERMAKOV ET AL. 2000 IN WESTERN PART OF KEMEROVO OBLAST**

N.N. Lashchinsky¹, 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, Kemerovo oblast, Novokuznetsk Alexeya Kuznetsova str., 6

This article describes new plant association of small-leaved forests with well-developed herbaceous layer from western part of Kuznetskaya depression. Ecology, genesis and geographical distribution of association communities are shortly described.

Key words: forest-steppe, galophytes, vegetation classification, Kuznetskaya depression.

Западная присалаирская часть Кемеровской области в схеме ландшафтного деления была выделена А.В. Куминовой (1950) в качестве “степного ядра Кузнецкой котловины”. Название отражало широкое распространение здесь степных сообществ вследствие особенностей местного климата, создаваемых дождевой тенью Салаирского кряжа. Это достаточно теплообеспеченный и вместе с тем наиболее засушливый район области (Орлова, 1962). Только на этой территории области по долине р. Иня и ее крупных притоков (Тарсьма, Касьма, Исток и др.) наблюдаются участки засоленных почв с галофитной растительностью (Кузнецов, 1915; Поляков, 1934; Куминова, 1950; Макунина, 2001; Лашинский, 2009). При делении области на ботанико-географические районы А.В. Куминова (1950) отмечала целесообразность описания этой территории в качестве самостоятельного подрайона Центрального лесостепного района Кузнецкой котловины на основании ряда специфических свойств степной и луговой растительности.

Плоский слабо расчлененный рельеф местности в сочетании с высокопродуктивными почвами способствовал ее сильной распашке. В настоящее время

естественные растительные сообщества занимают не более 5–7 % территории. Большая часть их образована естественными сенокосами и пастбищами интенсивного использования. В меньшей степени представлены осиново-березовые колки и галофитные сообщества по долинам рек. Небольшие площади, занимаемые лесами, и их низкая хозяйственная ценность обусловили отсутствие пристального интереса к ним. Краткие описания лесов Кузнецкой котловины можно встретить в работах Н.И. Кузнецова (1915), П.П. Полякова (1934), А.В. Куминовой (1950), но эти леса никогда не были предметом самостоятельного исследования.

В июне 2011 г. нами проведено детальное геоботаническое обследование колочных лесов по левобережью р. Тарсьма в среднем ее течении, в окрестности сел Тарасово и Шипицино. Исследованная территория представляет собой плоский водораздел рек Иня и Тарсьма, пологонаклонный в сторону обеих рек с перепадом высот не более 20 м на протяжении 4–5 км. Участок был выбран для исследования на основании анализа космических снимков среднего разрешения (Landsat) по признаку наибольшей сохранности лес-

ных массивов в районе. Общая площадь обследования составила около 30 км². Леса распределены по небольшим блюдцеобразным западинам и по неглубоко врезанным ложбинам стока, площадь отдельных лесных массивов варьировала от 0.01 до 0.1 км². Плоские водоразделы полностью распаханы. Естественная растительность сохранилась небольшими контурами по логам и опушкам колков. Всего для характеристики разнообразия лесов было выполнено 21 геоботаническое описание на пробных площадях размером 25 × 25 м.

Синтаксономический анализ данных в программной среде IBIS 6.0 (Зверев, 2007) выявил ряд интересных особенностей. В отличие от описанных ранее в Кузнецкой котловине мелколиственных лесов (Ермаков и др., 1997; Лащинский и др., 2011а,б; Лащинский, Макунина, 2011), здесь полностью отсутствуют типичные доминанты травяного яруса – *Carex macroura* и *Calamagrostis arundinacea*. Также нет некоторых характерных видов класса ***Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*** Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991 (*Bupleurum aureum*, *Angelica sylvestris*) и порядка ***Carici macrourae-Pinetalia sylvestris*** Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991 (*Viola uniflora*, *Pteridium aquilinum*, *Trollius asiaticus*). Напротив, блок диагностических видов порядка ***Calamagrostio epigei-Betuletea pendulae*** Korolyuk ex Ermakov et al. 2000 присутствует практически полностью и с высоким постоянством (см. таблицу), за исключением *Heracleum sibiricum*, не встречающегося на востоке от долины Оби. Также хорошо представлены виды союза ***Peucedano morisonii-Betulion pendulae*** Korolyuk ex Ermakov et al. 2000. Слабая представленность видов класса ***Molinio-Arrhenatheretea*** и полное отсутствие индикаторов пастбищной нагрузки, таких как *Veronica serpillifolia*, *Amoria repens* и др. (см. таблицу), позволяют говорить об умеренной антропогенной нагрузке, следовательно, отсутствие некоторых видов класса и видов порядка ***Carici macrourae-Pinetalia sylvestris*** нельзя связать с антропогенной деградацией травяного покрова. В целом флористический состав, особенности местообитаний и присутствие диагностических видов позволяют уверенно отнести рассматриваемые леса к порядку ***Calamagrostio epigei-Betuletea pendulae*** и союзу ***Peucedano morisonii-Betulion pendulae***, распространенному в равнинных территориях Барабинской и Кулундинской низменностей на левобережье Оби (Ермаков и др., 1991). Однако близость горных систем Алтае-Саянской горной области и зональное окружение предгорной лесостепи придают существенное своеобразие этим лесам в сравнении с их аналогами из левобережья Оби и позволяют рассматривать их в составе новой ассоциации ***Primulo cortusoidis-Betuletum pendulae*** ass. nov. hoc loco.

Номенклатурный тип ассоциации – описание № L11-09 (см. таблицу, № 10). Кемеровская область, Промышленновский район, окр. с. Тарасово

(54.93865° с.ш. и 85.19978° в.д.), в мелкой блюдцеобразной западине в окружении сенокосов. Автор Н.Н. Лащинский.

Диагностические виды: *Polygonatum humile*, *Spiraea media*, *Viola mirabilis*, *Carex obtusata*, *Veronica longifolia*, *Primula cortusoides*, *Ligularia glauca*, *Aconitum barbatum*.

Блок диагностических видов состоит из двух групп. Первая включает виды, широко распространенные в предгорьях Алтае-Саянской горной области и редко встречающиеся или совершенно отсутствующие на Западно-Сибирской равнине в левобережье Оби. Эти виды хорошо выделяют сообщества ассоциации в составе союза и порядка, но не отделяют их от ксеромезофильных мелколиственных лесов порядка ***Carici macrourae-Pinetalia sylvestris***, распространенных в Кузнецкой котловине (Ермаков и др., 1997). Другая группа видов, включающая *Carex obtusata* и *Veronica longifolia*, отделяет леса ассоциации на местном уровне и отражает экологическое своеобразие местообитаний.

Древостой сообществ ассоциации образован березой повислой и осинкой в различных сочетаниях. Чаще встречаются березовые древостои с участием осины до двух единиц, но иногда доминирование переходит к осине при небольшой примеси березы. Высота древостоя составляет 16–20 м при сомкнутости 0.5–0.7. Постоянно присутствует корнеотпрысковый подрост осины. Подлесок среднесомкнутый (40–60 % покрытия), разновысокий, нередко с доминированием *Caragana arborescens*. Травостой густой, равномерный, общее проективное покрытие – 40–60 %, высота – 40–60 см. Доминируют *Poa angustifolia* и *Rubus saxatilis* при заметном участии *Carex obtusata* и *Polygonatum humile*. Напочвенный моховой покров отсутствует. На стволах берез часто видны следы беглых низовых пожаров в виде опала коры.

Сообщества ассоциации представляют собой крайний восточный предел распространения лесов порядка ***Calamagrostio epigei-Betuletea pendulae***. Они занимают небольшую изолированную территорию, отстоящую по меньшей мере на 200 км к востоку от области сплошного распространения лесов порядка. Ареал ассоциации, вероятно, несколько шире исследованной территории, но не выходит за пределы подрайона, намеченного к описанию А.В. Куминовой (1950) по распространению галофитной растительности на засоленных почвах. Ранее на основании состава галофитной флоры и особенностей ее распространения в регионе высказывалась точка зрения о реликтовом характере галофитной флоры и растительности в Кузнецкой котловине (Лащинский, Лащинская, 2007). Сочетание описанных лесов с небольшими сохранившимися участками луговых степей, остепненных лугов и галофитной растительности представляет в целом анклав ландшафта равнинной лесостепи западно-сибирского типа, широко распро-

Ассоциация *Primulo cortusoidis-Betuletum pendulae*

Номер в таблице	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10*	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	Класс посто-янытва
Полевые номера	G-13-11	G-17-11	G-16-11	G-18-11	G-19-11	G-14+11	G-15-11	L11-08	L11-10	L11-09*	L11-16	L11-15	L11-14	L11-11	L11-05	L11-04	L11-06	L11-03	G-12-11	G-11-11	L11-07	
Проективное покрытие, яруса, %:																						
древесного	70	70	70	60	60	70	70	70	60	40	60	60	50	60	70	70	60	60	60	60	60	70
кустарникового	20	20	40	30	30	20	40	60	10	70	50	70	70	60	70	50	10	20	50	40	40	70
травяного	60	50	40	70	60	50	60	40	60	40	30	45	40	50	30	50	55	60	40	60	25	
Количество видов	61	42	47	46	46	42	49	62	50	67	72	56	53	54	57	62	71	63	52	54	58	

Виды древесного и кустарникового яруса

a1	<i>Betula pendula</i>	1	1	1	+	2	1	4	4	+	2	4	2	4	2	4	4	4	2	2	4	V
a1	<i>Populus tremula</i>	2	+	1	·	·	·	+	+	3	1	1	3	+	4	+	1	1	1	+	2	V
a3	<i>Populus tremula</i>	·	·	·	·	·	·	+	2	+	2	+	+	+	·	+	+	2	·	·	2	III
b	<i>Radus avium</i>	+	+	+	+	+	+	1	+	4	1	+	+	+	+	+	1	+	+	+	1	V
b	<i>Rosa majalis</i>	+	+	+	+	+	·	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V
b	<i>Crataegus sanguinea</i>	·	·	·	·	·	·	+	+	+	·	·	+	·	+	+	·	+	+	+	+	III
b	<i>Caragana arborescens</i>	·	·	·	·	·	·	3	·	3	2	3	2	·	·	·	·	·	2	2	3	II
b	<i>Ribes nigrum</i>	·	·	·	·	·	·	4	+	+	+	·	+	·	+	+	+	·	·	·	+	II
b	<i>Viburnum opulus</i>	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	·	+	·	II
b	<i>Malus baccata</i>	·	·	·	+	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	I
b	<i>Lonicera tatarica</i>	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	I
b	<i>Ribes spicatum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	I
b	<i>Solanum kitagawae</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	I
Д.в. ассоциации																						
c	<i>Polygonatum humile</i>	+	+	+	+	+	2	+	2	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	V
b	<i>Spiraea media</i>	+	·	+	+	+	+	·	+	+	1	2	2	3	4	3	+	1	+	+	+	V
c	<i>Viola mirabilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	+	+	+	+	·	+	V
c	<i>Carex obtusata</i>	·	+	+	+	·	+	+	·	1	+	1	1	+	+	1	+	1	+	·	+	V
c	<i>Veronica longifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	·	+	+	+	·	+	+	+	·	+	+	+	·	V
c	<i>Primula cortusoides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·	+	+	·	+	+	+	·	+	·	IV
c	<i>Ligularia glauca</i>	+	·	·	·	·	·	·	+	+	+	·	+	·	·	+	+	+	+	+	·	III
c	<i>Aconitum barbatum</i>	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	·	·	·	·	+	·	+	·	·	+	II
Д.в. союза <i>Peucedano morisonii-Betuletum pendulae</i>																						
c	<i>Fragaria viridis</i>	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V
c	<i>Filipendula stepposa</i>	+	+	+	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V
c	<i>Phlomis tuberosa</i>	+	+	+	+	+	+	·	+	+	·	·	+	·	·	+	·	+	+	+	·	V
c	<i>Galium verum</i>	+	+	+	+	+	+	·	+	+	·	·	+	+	+	+	·	+	+	+	·	IV
c	<i>Peucedanum morisonii</i>	+	+	·	·	+	+	+	+	+	·	+	·	+	·	+	+	+	+	+	·	IV
c	<i>Filipendula vulgaris</i>	·	+	·	·	+	+	+	+	+	·	·	·	+	·	+	·	+	+	+	·	III

Единично встречаются: *Acer negundo* [b] (11+, 14+), *Allium nutans* [c] (6+), *Anemone sylvestris* [c] (13+), *Artemisia dracunculus* [c] (17+), *Betula pendula* [a3] (12+), *Botrychium multifidum* [c] (21+), *Bromopsis inermis* [c] (9+, 20+), *Cacalia hastata* [c] (6+), *Campanula glomerata* [c] (8+, 9+), *Caragana frutex* [b] (19+), *Carex cespitosa* [c] (11+), *Carex macroura* [c] (8+), *Centaurea scabiosa* [c] (8+), *Cirsium serratuloides* [c] (15+, 17+), *Cirsium vulgare* [c] (15+), *Crepis praemorsa* [c] (16+, 20+), *Cyripedium calceolus* [c] (16+), *Cyripedium guttatum* [c] (16+), *Dactylis glomerata* [c] (20+), *Dianthus superbus* [c] (11+, 17+), *Dryopteris dilatata* [c] (16+), *Euphorbia virgata* [c] (3+, 4+), *Festuca pratensis* [c] (20+), *Festuca pseudovina* [c] (13+), *Fragaria vesca* [c] (7+), *Frangula alnus* [b] (15+), *Geum aleppicum* [c] (8+, 16+), *Glechoma hederacea* [c] (3+, 19+), *Hieracium dissectum* [c] (8+, 16+), *Hierochloa sibirica* [c] (14+, 16+), *Hypopitys monotropa* [c] (20+), *Imula salicina* [c] (15+, 16+), *Lathyrus humilis* [c] (9+), *Leonurus tataricus* [c] (9+, 20+), *Linaria vulgaris* [c] (9+), *Matteuccia struthiopteris* [c] (14+, 16+), *Orithilia secunda* [c] (16+), *Oxytropis campanulata* [c] (13+), *Plantago urvillei* [c] (13+), *Poa insignis* [c] (8+), *Ranunculus monophyllus* [c] (16+, 17+), *Rumex thyrsiflorus* [c] (11+, 17+), *Salix caprea* [b] (14+), *Sambucus sibirica* [b] (19+), *Scutellaria galericulata* [c] (9+), *Senecio erucifolius* [c] (16+), *Silene nutans* [c] (15+), *Solanum kitagawae* [c] (19+), *Thalictrum foetidum* [c] (13+), *Thalictrum minus* [c] (7+, 19+), *Thalictrum petaloideum* [c] (7+, 19+), *Veronica krylovii* [c] (13+, 21+), *Vicia sepium* [c] (7+, 19+), *Viola arenaria* [c] (9+).

Примечание. В графах таблицы приводится обилие видов в баллах шкалы Браун–Бланке; точкой отмечено отсутствие вида. В списке единично встречающихся видов в квадратных скобках указана ярусная принадлежность (a – древесной, b – подлесок, c – травостой); в круглых скобках на первом месте стоит порядковый номер описания в таблице, на втором – обилие вида в баллах. Звездочкой и серым цветом выделен номенклатурный тип.

Описания выполнены в Промышленновском районе Кемеровской области в окрестностях сел Тарасово и Шипицино (между 54.92° и 54.95° с.ш. и 85.17° и 85.23° в.д.). Авторы описаний 1–7, 19, 20 – А.Ф. Гуляева, 8–18, 21 – Н.Н. Лацинский.

страненной на левобережье Оби в южной части Барабинской и севера Кулундинской низменностей. В пределах Кузнецкой котловины ландшафт этого типа сформировался предположительно во время ксеротермического максимума голоцена и сохранился до настоящего времени в виде изолированного “острова” благодаря эффекту дождевой тени Салаирского кряжа.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 10-04-00078.

ЛИТЕРАТУРА

- Ермаков Н.Б.** Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск, 2003. 232 с.
- Ермаков Н.Б., Королюк А.Ю., Лацинский Н.Н.** Флористическая классификация мезофильных травяных лесов Южной Сибири: Препринт. Новосибирск, 1991. 96 с.
- Ермаков Н.Б., Макунина Н.И., Мальцева Т.В.** Синтаксономическая характеристика четырех ассоциаций травяных березовых и березово-осиновых лесов лесостепи Обь-Томского междуречья. Новосибирск, 1997. 46 с. Деп. в ВИНТИ, № 1890-В97.
- Зверев А.А.** Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск, 2007. 304 с.
- Кузнецов Н.И.** Материалы по исследованию почв и растительности в средней части Томской губернии // Тр. Почвенно-ботанических экспедиций по исследованию колонизационных районов Азиатской России. Петроград, 1915. Ч. II. Ботанические исследования. Вып. 2. 250 с.
- Куминова А.В.** Растительность Кемеровской области. Новосибирск, 1950. 167 с.
- Лацинский Н.Н.** Растительность Салаирского кряжа. Новосибирск, 2009. 263 с.
- Лацинский Н.Н., Лацинская Н.В.** Высшие сосудистые растения // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 2007. С. 155–251.
- Лацинский Н.Н., Макунина Н.И.** Растительность // Растительный мир Караканского хребта. Новосибирск, 2011. С. 15–32.
- Лацинский Н.Н., Макунина Н.И., Гуляева А.Ф.** Структура растительного покрова древних террас реки Томь в центральной части Кузнецкой котловины // Раст. мир Азиатской России. 2011а. № 1(7). С. 55–65.
- Лацинский Н.Н., Макунина Н.И., Писаренко О.Ю., Гуляева А.Ф.** Ландшафтообразующая растительность северной части Мелафириковой подковы (Кемеровская область) // Раст. мир Азиатской России. 2011б. № 2(8). С. 85–99.
- Макунина Н.И.** Галофитные луга лесостепи Обь-Енисейского междуречья // Исследования молодых ботаников Сибири: Сб. докл. молодежной конф. Новосибирск, 2001. С. 32–39.
- Орлова В.В.** Климат СССР. Западная Сибирь. Л., 1962. Вып. 4. 360 с.
- Поляков П.П.** Ботанико-географические очерки Кузнецкой котловины, Салаира и Западной Предсалаирской полосы // Материалы Кузнецко-Барнаульской почвенной экспедиции 1931 г. Л., 1934. Ч. 1. 63 с.

СИНТАКСОМИЯ СУХОДОЛЬНЫХ НАСТОЯЩИХ ЛУГОВ ПОДТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

М.П. Тищенко

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: tishenko-1957@mail.ru

Представлены результаты эколого-флористической классификации суходольных настоящих лугов порядка *Arrhenatheretalia* подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины в пределах Tobol-Иртышского и Обь-Иртышского междуречий. Описаны три ассоциации и четыре субассоциации, относящиеся к союзу *Festucion pratensis*. На всей обследованной территории господствуют луговые сообщества, сформированные на залежах. Луга на зональных почвах относятся к асс. *Cirsio setosi-Phleetum pratensis*, представленной тремя субассоциациями. На аazonальных песчаных и супесчаных слабокислых почвах, встречающихся преимущественно в западной части подтайги (на Tobol-Иртышском междуречье), развиваются полевищевые луга субасс. *Loto corniculati-Agrostietum tenuis dianthetosum deltoideis* с доминированием *Agrostis tenuis*. В восточной части подтайги Западно-Сибирской равнины, на Васюганской равнине (Обь-Иртышское междуречье), некрупными контурами по небольшим депрессиям и опушкам травяных мелколиственных лесов встречаются настоящие луга асс. *Aegopodio podagrariae-Phleetum pratensis*. Они сменяют лесные луга асс. *Geranio bifolii-Brachypodietum pinnati* при сенокосном использовании последних, приводящем к вытеснению лесного высокотравья луговыми злаками

Ключевые слова: подтайга, настоящие суходольные луга, классификация растительности.

THE SYNTAXONOMY OF SUBTAIGA WATERSHED TRUE MEADOWS FROM WEST SIBERIAN PLANE

M.P. Tishchenko

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: tishenko-1957@mail.ru

Classification of watershed meadow communities of *Arrhenatheretalia* order occurring on Tobol-Irtish and Ob-Irtish watersheds (subtaiga subzone) was made according to the Braun-Blanquet approach. 3 associations and 4 subassociations of alliance *Festucion pratensis* were described. In this area meadow communities on abandoned arable lands predominate. Meadow communities on zonal soils belong to the association *Cirsio setosi-Phleetum pratensis*. It is represented with 3 subassociations. In the western part of studied area (Tobol-Irtish watershed) on sandy weakly-acidic soils meadow communities of *Loto corniculati-Agrostietum tenuis dianthetosum deltoideis* subassociation with *Agrostis tenuis* as dominate are common. The meadows of *Aegopodio podagrariae-Phleetum pratensis* association occur in the eastern part of studied area (Vasyugan plane of Ob-Irtish watershed). They are situated in small depressions and at forest edges. Under anthropogenic pressure (hayage) they replace forest meadow (*Geranio bifolii-Brachypodietum pinnati*) association.

Key words: subtaiga, watershed true meadows, classification of vegetation.

ВВЕДЕНИЕ

Подтаежная подзона выделяется на территории Западно-Сибирской равнины как южная часть таежной зоны, переходная к лесостепной (Городков, 1916; Растительность..., 1976). Она расположена между 56 и 58° с.ш. и делится р. Иртыш на две части: западную, включающую Tobol-Иртышское междуречье, и восточную, расположенную на Обь-Иртышском междуречье. В восточной части большую площадь занимает заболоченная Васюганская равнина. Зональная растительность подтайги представлена мезофильными тра-

вяными мелколиственными лесами порядка *Calamagrostio epigeii-Betuletalia pendulae* Korolyuk 1991 класса *Brachypodio pinnati-Betuletea* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991 (Ермаков и др., 1991). Луговая растительность встречается на водоразделах, где носит производный характер, и в поймах рек. В настоящей статье рассматриваются только луга водоразделов, или суходольные луга. В условиях высокой заболоченности Западно-Сибирской равнины, достигающей на Васюганской равнине 70–75 % (Болота...,

1976), суходольные луга расположены на дренированных участках, примыкающих к долинам рек, и возникли на месте лесов, уничтоженных рубками и пожарами (Растительный покров..., 1985).

Суходольные луга в рамках эколого-флористической классификации относятся к классу *Molinio-Arrhenatheretea* R. Тх. 1937. В подтаежной подзоне Западно-Сибирской равнины класс представлен тремя порядками. Наибольшее распространение как в западной, так и в восточной частях подтайги имеют настоящие луга порядка *Arrhenatheretalia* R. Тх. 1931. На Обь-Иртышском междуречье описаны лесные луга, относящиеся к порядку *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999. Они расположены небольшими контурами по западинам и лесным опушкам (Лацинский, Тищенко, 2011). На юге подтаежной подзоны изредка встречаются остепненные луга порядка *Galiotalia veri* Mirkin et Naumova 1986. Синтаксономически они почти не изучены, нами описаны только деградированные выпасом остепненные луга левобережья Оби на юге Томской области (Тищенко, Королук, 2010).

Основные массивы суходольных настоящих лугов порядка *Arrhenatheretalia* расположены на залежах. В период интенсивного сельскохозяйственного освоения юга Западной Сибири большинство земель, освобожденных от леса, রাখивались. В последние десятилетия много пашен было заброшено, и на залежах сформировались луговые сообщества, находящи-

еся на разных стадиях демутиации. Настоящие луга незалежного происхождения занимают гораздо меньшие площади. Такие луга встречаются небольшими участками по лесным полянам и опушкам. Они развиваются на месте лесных высокотравных лугов союза *Crepidion sibiricae* Mirkin in Mirkin ex Ermakov et al. 1999 порядка *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae*. В результате сенокосного использования последних лесное высокотравье вытесняется луговыми злаками и лесные луга сменяются настоящими.

Суходольные луга подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины до сих пор остаются мало изученными. Наиболее подробно обследована восточная часть подзоны (Елизарьева, 1951, 1966; Вагина, Лапшина, 1961; Вагина, 1962; Вылцан, 1969). Геоботанических исследований суходольных лугов западной части подтайги не проводилось, только в работе Е.Л. Любимовой (1972) дано краткое описание лугов Прииртышья. За почти полувековой период, прошедший после упомянутых исследований, динамичная луговая растительность претерпела значительные изменения. Это подтвердили проведенные нами исследования суходольных лугов левобережья Оби в пределах Томской области (Тищенко, 2009; Тищенко, Королук, 2010).

Цель настоящей статьи – дать синтаксономическую характеристику суходольных настоящих лугов подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины в системе Браун-Бланке.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в подтаежной подзоне Tobol-Иртышского и Обь-Иртышского междуречий в пределах Новосибирской (Северный и Кыштовский р-ны), Омской (Седельниковский, Большеукский и Тевризский р-ны) и Тюменской областей (Аромашевский, Вагайский и Тобольский р-ны). Общая протяженность обследованной территории составляет около 200 км с севера на юг и около 600 км с запада на восток (56°06'–58°12' с.ш. и 68°20'–78°30' в.д.). В основу работы положено 125 геобота-

нических описаний, выполненных автором в 2008–2009 гг. на площадках в 100 м². Для обработки материалов использовалась программа IBIS (Зверев, 2007). Данные по проективному покрытию видов представлены следующей шкалой (%): + – менее 1; 1 – 1–4; 2 – 5–9; 3 – 10–24; 4 – 25–49; 5 – 50–74; 6 – 75–100. Латинские названия видов даны по сводке С.К. Черепанова (1995). Номенклатура синтаксонов приведена в соответствии с “Международным кодексом фитоценологической номенклатуры” (Weber et al., 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Продромус суходольных настоящих лугов подтаежной подзоны в пределах Tobol-Иртышского и Обь-Иртышского междуречий

Класс *Molinio-Arrhenatheretea* R. Тх. 1937

Порядок *Arrhenatheretalia* R. Тх. 1931

Союз *Festucion pratensis* Sipajlova et al. 1985

Акк. *Cirsio setosi-Phleetum pratensis* Tishchenko et Korolyuk 2010

Субакк. *pastinacetosum sylvestris* subass. nov. hoc loco

Субакк. *ranunculetosum repentis* subass. nov. hoc loco

Субакк. *dactyletosum glomeratae* Tishchenko et Korolyuk 2010

Акк. *Loto corniculati-Agrostietum tenuis* Khaziachmetov et al. ex Yamalov 2005

Субакк. *dianthetosum deltoideis* subass. nov. hoc loco

Акк. *Aegopodio podagrariae-Phleetum pratensis* ass. nov. hoc loco

Настоящие луга сенокосного и пастбищного использования, господствующие в подтаежной подзоне, принадлежат к порядку *Arrhenatheretalia* класса *Mo-*

linio-Arrhenatheretea. Все они относятся к союзу *Festucion pratensis*, объединяющему луговые сообщества, развивающиеся на почвах умеренного увлажнения. В условиях сильной заболоченности Западно-Сибирской равнины они занимают хорошо дренированные местообитания. Сообщества союза широко распространены в лесостепной и южной части лесной зоны Предуралья и Западной Сибири (Денисова и др., 1986; Дымина, 1989; Ямалов, 2005; Тищенко, Королюк, 2010), а также в предгорных и горных районах Южного Урала и Алтае-Саянской горной области (Хазихметов и др., 1989; Макунина, 1998; Мальцева, Макунина, 2002; Макунина, Мальцева, 2003, 2008; Лашинский и др., 2011). Длительное хозяйственное использование настоящих лугов накладывает отпечаток на их флористический состав, нивелируя различия, связанные с генезисом и географией сообществ. Луга залежного происхождения всегда выделяются присутствием большого блока синантропных видов, сохранившихся и на последних стадиях демутиации.

Тимофеечные, мятликовые, овсяницево-полидоминантные злаковые луга, широко распространенные на ранее распаханных землях в исследованных районах, относятся к ассоциации *Cirsio setosi-Phleetum pratensis*, описанной нами в южно-таежных и подтаежных районах Томской области (Тищенко, Королюк, 2010). Исследовав западную часть выявленного ареала этой ассоциации, мы сочли необходимым скорректировать блок ее диагностических видов, поскольку оказалось, что часть из них (*Galium mollugo*, *Amoria hybrida*, *Picris hieracioides*, *Equisetum sylvaticum*) диагностируют сообщества ассоциации только в восточной части ареала.

Асс. *Cirsio setosi-Phleetum pratensis* (табл. 1, оп. 1–30)

Диагностические виды: *Cirsium setosum*, *Artemisia vulgaris*, *Vicia megalotropis*, *Geum aleppicum*.

Ареал ассоциации охватывает подтаежную и южно-таежную подзоны Западно-Сибирской равнины. Луга развиваются на зональных почвах и располагаются на пологих дренированных склонах водоразделов, на месте бывших пашен. Сообщества, как правило, полидоминантные. Чаще всего господствуют *Phleum pratense*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*. Полевица гигантская (*Agrostis gigantea*), являющаяся одним из основных доминантов на лугах Приобья, в центральных и западных районах подтайги практически не встречается. Сообщества развиваются в более влажных условиях, чем у близкой асс. *Bunio orientalis-Dactyletum glomeratae* Макунина in Lashchinsky et al. 2011, описанной на залежах в предгорьях Кузнецкого Алатау (Лашинский и др., 2011). Об этом свидетельствуют заметное участие видов порядка *Molinietalia* и отсутствие лугово-степных видов порядка *Galietaalia veri*. Эти луга наиболее близки к овсяницево-полидоминантной Т.А. Вагиной (1962) и Н.Ф. Вылцан (1969) в рамках эколого-фитоценологической классификации.

деленной Т.А. Вагиной (1962) и Н.Ф. Вылцан (1969) в рамках эколого-фитоценологической классификации.

В подтаежных районах Tobol-Иртышского и Обь-Иртышского междуречий ассоциация представлена тремя субассоциациями.

Субасс. *C. s.-P. p. pastinacetosum sylvestris* subass. nov. hoc loco (см. табл. 1, оп. 1–10; номенклатурный тип (holotypus) – оп. 2)

Диагностические виды: *Pastinaca sylvestris*, *Melandrium album*, *Galeopsis bifida*, *Erigeron acris*, *Sonchus arvensis*.

Сообщества субассоциации широко распространены на Tobol-Иртышском и Обь-Иртышском междуречьях, за исключением Приобья (Томская обл.). Развиваются на водоразделах, на ранее распаханных землях. Используются как сенокосы, реже как нерегулярные пастбища.

Луга представляют собой однородные сообщества с проективным покрытием 80–90 %. Облик их формируют типичные луговые злаки и разнотравье. Доминантами выступают *Festuca pratensis*, *Phleum pratense* и *Poa angustifolia*, на молодых залежах преобладает пырей *Elytrigia repens*. Заметную роль в травостое играют синантропные виды классов *Artemisietea* и *Chenopodietaea*. Кроме того, высокое постоянство имеют пастбищные виды класса *Plantaginetea majoris* (*Taraxacum officinale*, *Plantago major*, *Prunella vulgaris*, *Amoria repens*), образующие иногда нижний подъярус высотой 5–15 см. Средний подъярус (30–50 см), в котором сосредоточена основная масса травостоя, сформирован вегетативными побегами луговых злаков и разнотравьем: *Carum carvi*, *Ranunculus acris*, *Achillea millefolium*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca*, *V. megalotropis*, *Pilosella vaillantii*. Верхний подъярус (90–110 см) образуют генеративные побеги *Festuca pratensis* и *Phleum pratense*, к которым иногда в заметном обилии примешиваются сорные и лугово-лесные виды *Pastinaca sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis*, *Angelica sylvestris*, *Chamaenerion angustifolium*. Средняя видовая насыщенность составляет 39 видов на 100 м².

Субасс. *C. s.-P. p. ranunculetosum repentis* subass. nov. hoc loco (см. табл. 1, оп. 11–20; номенклатурный тип (holotypus) – оп. 12)

Диагностические виды: *Potentilla anserina*, *Glechoma hederacea*, *Rumex confertus*, *Ranunculus repens*, *Calamagrostis epigeios*, *Rumex acetosa*.

Сообщества субассоциации описаны вблизи поселков на Tobol-Иртышском и Обь-Иртышском междуречьях. Используются для выпаса скота и представляют собой пастбища средней степени деградации.

Основными доминантами, определяющими облик сообществ, являются луговые злаки *Poa angustifolia*, *P. palustris*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*. Посто-

янно, чаще с невысоким обилием, присутствуют виды порядка *Molinietalia*: *Veronica longifolia*, *Filipendula ulmaria*, *Kadenia dubia* и др. Заметное участие принимают лугово-лесные и опушечные виды *Hieracium umbellatum*, *Galium boreale*, *Thalictrum simplex*. Травостой довольно густой (общее проективное покрытие составляет 80–90 %), невысокий. Основная масса его расположена в слое до 40 см. Над ним возвышаются редкие генеративные побеги злаков. Хорошо выражен нижний подъярус высотой 5–10 см, где преобладают виды, устойчивые к выпасу: *Ranunculus repens*, *Plantago major*, *Potentilla anserina*, *Amoria repens*. Средняя видовая насыщенность – 42 вида на 100 м².

Злаковые луга с участием щучки и ежи, распространены в подтайге на Tobol-Иртышском междуречье, несмотря на некоторые флористические отличия, мы относим к субасс. *C. s.–P. p. dactyletosum glomeratae*, ранее описанной в Приобье (Тищенко, Королук, 2010). Отличия заключаются в присутствии ряда видов (*Agrostis tenuis*, *Hypericum perforatum*, *Deschampsia cespitosa*, *Centaurea scabiosa*), не характерных для приобских лугов. Однако их объединяет общий диагностический блок видов и заметное участие ежи, не отмеченной больше нигде на подтаежных лугах Западной Сибири. По-видимому, субассоциация имеет разорванный ареал, состоящий из западной (Прииртышье) и восточной (Приобье) частей, разделенных Васюганской равниной, где на ранее вспаханных землях господствуют луга субасс. *C. s.–P. p. pastinacosum sylvestris* и субасс. *C. s.–P. p. ranunculetosum repentis*.

Субасс. *C. s.–P. p. dactyletosum glomeratae* (см. табл. 1, оп. 21–30)

Диагностические виды: *Veronica chamaedrys*, *Picris hieracioides*, *Pimpinella saxifraga*, *Dactylis glomerata*.

Сообщества субассоциации представляют собой луга нерегулярного хозяйственного использования с доминированием *Agrostis tenuis* и *Poa angustifolia* (реже *Deschampsia cespitosa*), развивающиеся на пологих дренированных склонах водоразделов, на старых залежах. Средняя видовая насыщенность – 44 вида на 100 м².

По флористическому составу они близки к асс. *Agrostio tenuis–Festucetum pratensis* Yamalov 2005, описанной в лесостепных районах Предуралья и в лесном поясе Южного Урала (Ямалов, 2005). Уральская ассоциация отличается присутствием ряда видов европейского распространения, не заходящих в Западную Сибирь (*Centaurea stenolepis*, *Galium album*, *Stachys officinalis*, *Erigeron podolicus*).

Полевицевые луга с доминированием *Agrostis tenuis* имеют залежное происхождение и развиваются на бедных супесчаных почвах со слабокислой реакцией. По флористическому составу и экологической приуроченности они вписываются в асс. *Loto corniculati–Agrostietum tenuis*, описанную Р.М. Хазиахмето-

вым и др. (1989) и С.М. Ямаловым (2005) в Предуралье на бедных, слабокислых почвах и отнесенную этими авторами к союзу *Cynosurion*. Мы рассматриваем данную ассоциацию в составе союза *Festucion pratensis*, поскольку западно-сибирские сообщества, так же как и описанные на Южном Урале, существенно отличаются от европейских отсутствием основных диагностических видов союза – *Cynosurus cristatus* и *Lolium perenne* и целой группы константных видов с европейским ареалом.

Асс. *Loto corniculati–Agrostietum tenuis*

Диагностические виды: *Agrostis tenuis*, *Lotus ucrainicus*.

Ареал ассоциации охватывает лесостепные районы Предуралья и подтаежную подзону Западно-Сибирской равнины. Сообщества имеют локальное распространение и развиваются на азональных песчаных и супесчаных почвах. Основным доминантом сообществ выступает *Agrostis tenuis*. Как правило, с высоким постоянством присутствуют виды класса *Plantaginetea majoris*. По флористическому составу западно-сибирские полевицевые луга отличаются от предуральских аналогов, в частности, отсутствием одного из диагностических видов ассоциации *Lotus ucrainicus*. Мы описываем их в ранге субассоциации.

Субасс. *L. c.–A. t. dianthetosum deltoidis* subass. nov. hoc loco (табл. 2; номенклатурный тип (holotypus) – оп. 5)

Диагностические виды: *Dianthus deltoides*, *Cerastium holosteoides*, *Equisetum sylvaticum*, *Potentilla norvegica*, *Galium mollugo*, *Rumex acetosella*, *Omalotheca sylvatica*.

Сообщества субассоциации описаны на Tobol-Иртышском междуречье, где спорадически встречаются в долинах крупных рек на бедных супесчаных почвах. Изредка встречаются на Васюганской равнине (Обь-Иртышское междуречье), но совершенно отсутствуют в Приобье. Как правило, эти луга не подвергаются регулярному хозяйственному использованию.

Травостой невысокий, однородный. Общий облик сообществ определяет полевица тонкая (*Agrostis tenuis*), являющаяся основным доминантом. Изредка доминирует *Agrostis gigantea*. Иногда к полевицам в заметном обилии примешивается мятлик (*Poa angustifolia*). Другие злаки не играют существенной роли в сложении сообществ. Общее проективное покрытие составляет 70–80 %. Верхний, разреженный, подъярус сложен генеративными побегами крупных луговых злаков (*Phleum pratense*, *Festuca pratensis*) и достигает 80–100 см. Средний (40–60 см) наиболее сомкнутый подъярус образуют *Agrostis tenuis*, *A. gigantea*, *Poa angustifolia*, *P. palustris* и луговое разнотравье: *Galium mollugo*, *Achillea millefolium*, *Trifolium pratense*, *Ranunculus acris*. В нижнем подъярусе (10–20 см), не всегда выраженном, преобладают *Dianthus deltoides*,

Ассоциация *Cirsio setosi-Phleeteum pratensis*

Субассоциация	<i>pastinacetosum sylvestris</i> (а)										<i>ranunculetosum repentis</i> (б)										<i>dactyletosum glomeratae</i> (в)										Класс постоянства	
	90	80	95	80	95	80	80	80	80	100	70	85	95	100	100	80	70	70	70	70	100	85	100	85	100	85	100					
Проективное покрытие, %	44	38	28	26	60	34	39	30	44	43	37	41	37	53	45	42	36	38	51	40	39	42	52	43	40	40	51	49	35	49		
Число видов	пт9-002	пт9-001	пт9-008	пт9-005	пт9-113	пт9-110	пт9-104	пт9-161	пт9-178	пт9-084	пт9-082	пт9-083	пт9-075	пт9-078	пт9-093	пт9-079	пт9-162	пт9-076	пт9-175	пт9-133	пт9-134	пт9-136	пт9-137	пт9-138	пт9-141	пт9-154	пт9-126	пт9-127	пт9-140			
Номер описания: полевой	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	29	30		
табличный	а	б	в																													
<i>Vicia megalotropis</i>	3	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	1		
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	1	1	1	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+		
<i>Cirsium setosum</i>	+	2	1	2	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Geum aleppicum</i>	·	+	·	·	+	+	+	·	1	·	·	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>Pastinaca sylvestris</i>	2	2	1	+	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Melandrium album</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Sonchus arvensis</i>	1	2	1	1	1	1	3	1	·	·	·	·	·	·	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Erigeron acris</i>	1	2	·	·	1	1	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Galeopsis bifida</i>	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Ranunculus repens</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	
<i>Potentilla anserina</i>	·	·	2	·	·	·	·	·	1	1	2	3	3	3	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Glechoma hederacea</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Calamagrostis epigetos</i>	·	·	·	·	2	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Rumex confertus</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Rumex acetosa</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Veronica chamaedrys</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Picris hieracioides</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Pimpinella saxifraga</i>	·	·	·	·	1	3	1	·	+	2	·	·	·	·	+	1	+	·	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dactylis glomerata</i>	+	·	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	3	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Stellaria graminea</i>	+	+	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Vicia cracca</i>	3	1	+	1	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Elytrigia repens</i>	4	4	5	5	1	2	1	5	·	2	3	3	3	3	3	3	3	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Trifolium pratense</i>	2	2	1	+	2	1	1	1	+	1	1	+	+	·	1	·	2	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Phleum pratense</i>	2	1	+	+	2	2	2	·	1	2	·	2	3	3	2	·	3	2	·	3	2	1	2	3	1	2	2	3	3	3	3	3
<i>Taraxacum officinale</i>	+	+	·	·	1	+	1	·	1	1	+	+	+	+	1	1	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Д.в. асс. *Cirsio setosi-Phleeteum pratensis*Д.в. субасс. *pastinacetosum sylvestris*Д.в. субасс. *ranunculetosum repentis*Д.в. субасс. *dactyletosum glomeratae*Д.в. класса *Molinio-Arrhenatheretea*, порядка *Arrhenatheretalia*, союза *Festucion pratensis*

Ассоциация *Aegopodio podagrariae-Phleetur pratensis*

Проективное покрытие, %	80	90	95	80	70	85	70	80	95	90	Класс посто- янства
Число видов	40	53	50	43	50	45	48	49	54	50	
Номер описания: полевой	mr09-032	mr09-042	mr09-041	mr09-027	mr09-033	mr09-030	mr09-035	mr09-031	mr09-043	mr09-047	
табличный	1	2	3*	4	5	6	7	8	9	10	

Д.в. асс. *Aegopodio podagrariae-Phleetur pratensis*

<i>Viola hirta</i>	1	1	1	·	1	+	1	+	+	+	V
<i>Phragmites australis</i>	2	+	+	+	1	1	1	2	·	+	V
<i>Hypericum hirsutum</i>	1	+	+	+	1	+	1		+		IV
<i>Aegopodium podagraria</i>	1	+	4	·		+	2	1	1	2	IV
<i>Knautia arvensis</i>	1	+	1	1	+	·	+	·	+	·	IV
<i>Galium uliginosum</i>	+	+	+	·	+	+	+	+	+	·	IV

Д.в. класса *Molinio-Arrhenatheretea*, порядка *Arrhenatheretalia*, союза *Festucion pratensis*

<i>Phleum pratense</i>	+	4	3	3	+	+	1	1	3	1	V
<i>Vicia cracca</i>	1	+	+	+	1	+	+	+	1	+	V
<i>Ranunculus acris</i>	2	2	3	3	1	1	2	1	2	2	V
<i>Lathyrus pratensis</i>	2	+	+	+	1	1	1	1	+	+	V
<i>Poa angustifolia</i>	3	3	2	3	3	2	3	3	2	2	V
<i>Achillea millefolium</i>	+	1	+	1	1	1	3	+	·	+	V
<i>Taraxacum officinale</i>	+	+	+	+	+	+	+	·	+	+	V
<i>Carum carvi</i>	·	2	1	+	+	+	+	·	3	1	IV
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	1	·	+	+	+	+	+	+	·	+	IV
<i>Stellaria graminea</i>	+	+	+	+	+	·	+	·	+	+	IV
<i>Elytrigia repens</i>	1	1	1	·	4	1	1	2	·	2	IV
<i>Festuca pratensis</i>	·	3	3	3	+	·	1	·	+	2	IV
<i>Trifolium pratense</i>	·	1	1	3	1	·	·	·	1	1	III
<i>Leucanthemum vulgare</i>	+	·	·	+	+	·	·	·	·	·	II
<i>Bromopsis inermis</i>	·	·	·	·	1	·	1	·	1	·	II

Д.в. порядка *Molinietales*

<i>Filipendula ulmaria</i>	1	1	1	·	1	2	1	2	3	2	V
<i>Potentilla anserina</i>	3	+	·	+	1	2	+	3	·	·	IV
<i>Poa palustris</i>	·	1	·	1	+	2	2	2	·	·	III
<i>Veronica longifolia</i>	·	·	·	·	+	+	+	+	·	·	II
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	·	·	·	·	·	·	+	+	·	II
<i>Ranunculus repens</i>	·	·	·	·	·	+	·	2	+	·	II

Д.в. порядка *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae*

<i>Pulmonaria mollis</i>	2	1	1	+	·	1	·	+	1	1	IV
<i>Aconitum volubile</i>	·	+	+	·	+	·	·	+	1	·	III
<i>Rubus saxatilis</i>	+	·	·	+	·	·	1	·	+	+	III

Д.в. класса *Plantaginetea majoris*

<i>Plantago major</i>	·	+	+	+	+	+	·	+	+	·	IV
<i>Amoria repens</i>	·	1	1	2	·	+	·	·	1	+	III
<i>Prunella vulgaris</i>	·	1	1	1	·	+	·	·	1	+	III

Д.в. класса *Artemisietea vulgaris*

<i>Artemisia vulgaris</i>	+	·	·	·	+	+	1	+	·	·	III
<i>Pastinaca sylvestris</i>	+	·	·	+	+	·	1	·	·	·	II
<i>Melandrium album</i>	+	·	·	·	+	·	+	+	·	·	II

Д.в. класса *Chenopodietea*

<i>Cirsium setosum</i>	1	+	·	+	1	3	1	+	+	+	V
<i>Sonchus arvensis</i>	1	·	·	·	+	·	+	·	·	·	II

Прочие виды

<i>Thalictrum simplex</i>	1	1	1	·	+	1	+	2	1	1	V
<i>Vicia sepium</i>	+	+	1	+	·	+	1	+	1	+	V
<i>Plantago urvillei</i>	+	+	+	+	+	·	+	+	1	+	V

Проективное покрытие, %	80	90	95	80	70	85	70	80	95	90	Класс посто- яинства
Число видов	40	53	50	43	50	45	48	49	54	50	
Номер описания:											
полевой	mr09-032	mr09-042	mr09-041	mr09-027	mr09-033	mr09-030	mr09-035	mr09-031	mr09-043	mr09-047	
табличный	1	2	3*	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Galium boreale</i>	1	+	1	.	+	+	.	+	1	+	IV
<i>Equisetum arvense</i>	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	IV
<i>Heracleum sibiricum</i>	+	.	.	+	.	.	+	+	.	+	III
<i>Agrimonia pilosa</i>	.	+	+	+	+	.	+	.	+	.	III
<i>Geum aleppicum</i>	+	+	.	+	+	.	+	.	+	.	III
<i>Origanum vulgare</i>	1	+	.	.	1	+	1	.	.	.	III
<i>Calamagrostis epigeios</i>	1	.	+	.	.	4	.	.	1	+	III
<i>Cirsium canum</i>	2	1	.	.	+	1	.	1	.	.	III
<i>Luzula multiflora</i>	.	1	+	+	+	+	III
<i>Phalaroides arundinacea</i>	2	2	+	2	+	.	III
<i>Hieracium umbellatum</i>	.	+	+	.	.	+	+	.	+	.	III
<i>Pilosella vaillantii</i>	.	1	+	+	+	1	III
<i>Crepis praemorsa</i>	.	+	.	.	.	+	.	+	1	.	II
<i>Myosotis arvensis</i>	.	+	+	.	+	.	.	+	.	.	II
<i>Hylotelephium stepposum</i>	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	II
<i>Solidago virgaurea</i>	.	+	.	+	+	.	.	+	.	.	II
<i>Inula salicina</i>	.	1	.	.	.	+	.	+	+	.	II
<i>Melampyrum cristatum</i>	.	.	+	.	+	.	.	.	+	+	II
<i>Campanula cervicaria</i>	.	+	+	.	.	.	+	.	+	.	II
<i>Vicia megalotropis</i>	.	.	.	1	+	+	.	+	.	.	II
<i>Carex riparia</i>	1	.	+	+	.	II
<i>Carex cespitosa</i>	2	.	2	+	.	II
<i>Lythrum salicaria</i>	.	+	+	+	.	.	II
<i>Geranium bifolium</i>	.	.	+	+	+	II
<i>Lathyrus pisiformis</i>	.	.	+	+	+	II
<i>Potentilla canescens</i>	.	.	+	+	+	II
<i>Galeopsis bifida</i>	+	+	+	.	.	II

Примечание. Встречены единично: *Agrostis gigantea* (10-4), *Alopecurus pratensis* (10), *Angelica sylvestris* (4, 7), *Arctium tomentosum* (2, 4), *Astragalus danicus* (3, 7), *Betula pendula* – подрост (4, 9), *Brachypodium pinnatum* (10), *Brassica juncea* (8), *Bupleurum aureum* (10), *Carex caryophylla* (9), *Cerastium holosteoides* (2, 8), *Cirsium heterophyllum* (9-3, 10), *C. serratuloides* (7), *Crepis sibirica* (7), *Dactylis glomerata* (10), *Delphinium retropilosum* (3, 5), *Epilobium adenocaulon* (8), *Fallopia convolvulus* (7), *Festuca rubra* (2-1, 10-2), *Fragaria vesca* (4), *F. viridis* (10-1), *Geranium pratense* (10), *G. sylvaticum* (4, 8), *Geum rivale* (9), *Gymnadenia conopsea* (10), *Iris ruthenica* (9), *Lupinaster pentaphyllus* (2, 3), *Mentha arvensis* (5, 7), *Moehringia lateriflora* (3, 8), *Oberna behen* (1), *Ophioglossum vulgatum* (6), *Paeonia anomala* (10), *Pedicularis sibirica* (2), *Phlomis tuberosa* (1), *Poa urssulensis* (7), *Potentilla erecta* (10), *Ranunculus monophyllus* (6, 9), *Rhinanthus vernalis* (10-2), *Ribes nigrum* (8), *Rosa acicularis* (3), *R. majalis* (5, 10), *Salix caprea* (9), *S. cinerea* (6, 8), *Sanguisorba officinalis* (2, 9), *Scrophularia nodosa* (5, 8), *Serratula coronata* (9, 10), *Stellaria holostea* (4), *Tanacetum vulgare* (5), *Thalictrum minus* (10), *Tragopogon orientalis* (3), *Urtica dioica* (8), *Veronica chamaedrys* (10), *Viola arvensis* (5), *V. canina* (2, 3).

* Номенклатурный тип: оп. № 3 (mr09-041), Новосибирская обл., Северный р-н, бассейн р. Тартас, окр. с. Ивановка, 07.07.2009, М.П. Тищенко.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суходольные настоящие луга порядка *Arrhenatheretalia* подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины в пределах Tobol-Иртышского и Обь-Иртышского междуречий представлены тремя ассоциациями и четырьмя субассоциациями, относящимися к союзу *Festucion pratensis*. По синтаксономическому составу суходольных настоящих лугов подтаежная подзона довольно однородна на всем своем протяжении. Длительное хозяйственное использование лугов

нивелирует различия, связанные с их генезисом и географией.

Луговые сообщества, сформированные на залежах, обладают большим флористическим сходством и выделяются присутствием большого блока синантропных видов, сохраняющихся на всех стадиях демуляции. Они описываются в составе асс. *Cirsio setosi-Phleetum pratensis*, ареал которой охватывает подтаежную и южно-таежную подзоны Западно-Си-

бирской равнины. В обследованном районе ассоциация представлена тремя субассоциациями, две из которых (*C. s.–P. p. pastinacetosum sylvestris* и *C. s.–P. p. ranunculetosum repentis*) распространены и на Tobол-Иртышском, и на Обь-Иртышском междуречье. Первая субассоциация представлена сенокосными лугами, вторая – пастбищами средней степени деградации. Субасс. *C. s.–P. p. dactyletosum glomeratae*, объединяющая полевищевые луга с участием ежи сборной, имеет разорванный ареал, состоящий из западной (Прииртышье) и восточной (Приобье) частей, разделенных Васюганской равниной, для которой луга этой субассоциации не характерны.

На азональных песчаных и супесчаных слабкокислых почвах, представленных преимущественно в за-

падной части подтайги (на Tobол-Иртышском междуречье), развиваются полевищевые луга субасс. *Loto corniculati–Agrostietum tenuis dianthetosum deltoidis* с доминированием *Agrostis tenuis*. Эти луга имеют залежное происхождение и в настоящее время не подвергаются регулярному хозяйственному использованию.

В восточной части подтайги, на Васюганской равнине, некрупными контурами по небольшим депрессиям и опушкам травяных мелколиственных лесов встречаются настоящие луга асс. *Aegopodio podagrariae–Phleetum pratensis*. Они сменяют лесные луга асс. *Geranio bifolii–Brachypodietum pinnati* при сенокосном использовании последних, приводящем к вытеснению лесного высокотравья луговыми злаками.

ЛИТЕРАТУРА

- Болота** Западной Сибири, их строение и гидрологический режим. Л., 1976. 446 с.
- Вагина Т.А.** Луга Барабы. Новосибирск, 1962. 199 с.
- Вагина Т.А., Лапшина Е.И.** Материковые луга // Растительные богатства Новосибирской области. Новосибирск, 1961. С. 41–58.
- Вылцан Н.Ф.** Луга Томской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1969. 22 с.
- Городков Б.Н.** Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области // Ежегод. Tobольского губернского музея. Tobольск, 1916. Вып. 27. С. 1–56.
- Денисова А.В., Мухаметшина В.С., Онищенко Л.И., Миркин Б.М.** Материалы к классификации луговой растительности европейской части СССР. II. Пойменные луга Башкирии. Порядки *Arrhenatheretalia* и *Molinietalia*. М., 1986. 38 с. Деп. в ВИНТИ 18.09.86, № 6750-В86.
- Дымина Г.Д.** Материалы к флористической классификации растительности Западной Сибири (правобережье Оби Новосибирской области). М., 1989. 68 с. Деп. в ВИНТИ 28.03.89, № 2002-В89.
- Елизарьева М.Ф.** К изучению закономерностей распределения растительности Томской области // Тр. Том. ун-та. Томск, 1951. Т. 116. С. 187–200.
- Елизарьева М.Ф.** Луговая растительность // Природные биологические ресурсы Томской области и перспективы их использования. Томск, 1966. С. 125–135.
- Ермаков Н.Б., Королюк А.Ю., Лашинский Н.Н. (мл.).** Флористическая классификация мезофильных травяных лесов Южной Сибири: Препринт. Новосибирск, 1991. 96 с.
- Зверев А.А.** Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск, 2007. 303 с.
- Лашинский Н.Н., Макунина Н.И., Писаренко О.Ю., Гуляева А.Ф.** Ландшафтообразующая растительность северной части Мелафировой подковы (Кемеровская область) // Раст. мир Азиатской России. 2011. № 2. С. 85–99.
- Лашинский Н.Н., Тищенко М.П.** Лесные луга подтайги Обь-Иртышского междуречья // Вестн. ТГУ. Биология. 2011. № 3. С. 92–97.
- Любимова Е.Л.** Растительность Обь-Иртышского междуречья // Природные условия освоения междуречья Обь-Иртыш. М., 1972. С. 302–321.
- Макунина Н.И.** Биоразнообразие и структура растительности межгорных котловин северной части Алтае-Саянской горной области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1998. 19 с.
- Макунина Н.И., Мальцева Т.В.** Луга лесного пояса восточного макросклона Кузнецкого Алатау // Растительность России. 2003. № 4. С. 51–61.
- Макунина Н.И., Мальцева Т.В.** Растительность лесостепных и подтаежных предгорий Алтае-Саянской горной области // Сиб. бот. вестн.: электрон. журн. 2008. Т. 3, вып. 1–2. С. 45–156.
- Мальцева Т.В., Макунина Н.И.** Луга Северо-Восточного Алтая // Растительность России. 2002. № 3. С. 22–31.
- Растительность** Западно-Сибирской равнины. Карта М 1:1 500 000. М., 1976. 4 л.
- Растительный** покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 251 с.
- Тищенко М.П.** Луга юго-западной части Томской области // Вестн. ТГУ. 2009. № 329. С. 241–245.
- Тищенко М.П., Королюк А.Ю.** Суходольные луга левобережья Оби (Томская область) // Растительность России. 2010. № 16. С. 56–68.
- Хазиахметов Р.М., Соломещ А.И., Григорьев И.Н., Абрамова Л.М., Онищенко Л.И.** Синтаксономия луговой растительности западных предгорий Южного Урала. М., 1989. 38 с. Деп. в ВИНТИ 12.10.89. № 6239-В86.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Ямалов С.М.** Настоящие луга порядка *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931 в Республике Башкортостан // Растительность России. 2005. № 7. С. 97–111.
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P.** International code of phytosociological nomenclature 3 rd ed. // J. Veg. Sci. 2000. V. 11, No. 5. С. 739–768.

**АССОЦИАЦИЯ *CARICI AQUATILIS–JUNCETUM BRACHYSPATHI* ASS. NOV.
ИЗ ПОЙМЫ РЕКИ ОБЬ**

Г.С. Таран¹, В.Н. Тюрин²

¹ Западнo-Сибирский филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
630082, Новосибирск, ул. Жуковского, 100/1, e-mail: gtaran@mail.ru

² ООО “Гиперборея”,
628405, Сургут, просп. Пролетарский, 10/1, e-mail: tyurin_vn@mail.ru

Приводится описание ассоциации *Carici aquatilis–Juncetum brachyspathi* Taran et Tyurin ass. nov. (класс *Phragmito–Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941, порядок *Magnocaricetalia* Pignatti 1953, союз *Magnocaricion elatae* W. Koch 1926), распространенной в приустьевых сорах притоков р. Обь в подзоне средней тайги.

Ключевые слова: болотистые луга, *Juncus brachyspathus*, синтаксономия, пойма, приустьевые сора, река Обь, таежная зона.

**ASSOCIATION *CARICI AQUATILIS–JUNCETUM BRACHYSPATHI* ASS. NOV.
FROM THE OB RIVER FLOODPLAIN**

G.S. Taran¹, V.N. Tyurin²

¹ West-Siberian Branch of V.N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS,
630082, Novosibirsk, Zhukovskogo str. 100/1, e-mail: gtaran@mail.ru

² “Giperborea” SLC,
628405, Surgut, Proletarskiy prosp., 10/1, e-mail: tyurin_vn@mail.ru

The description of the association *Carici aquatilis–Juncetum brachyspathi* Taran et Tyurin ass. nov. (*Phragmito–Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941, *Magnocaricetalia* Pignatti 1953, *Magnocaricion elatae* W. Koch 1926) is given. This association occurs in mouth sors of the Ob River tributaries within the limits of the middle taiga subzone.

Key words: swamp meadows, *Juncus brachyspathus*, syntaxonomy, floodplain, mouth sors, Ob River, taiga zone.

ВВЕДЕНИЕ

Лугово-болотная растительность широтного отрезка поймы средней Оби в синтаксономическом плане изучена довольно хорошо (Таран, 1995; Таран и др., 2004; Таран, Тюрин, 2006). Тем не менее в ходе исследований, проводимых в пойме Оби в пределах Ханты-Мансийского автономного округа, на разных ее отрезках нам встречались оригинальные ес-

тественные сообщества с доминированием *Juncus brachyspathus* Maxim., сведения о которых не удавалось обнаружить в синтаксономической литературе. По мере накопления данных определилась флористическая и экотопическая специфика этих болотистых лугов, что и послужило предметом настоящей статьи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2003–2011 гг. на территории Ханты-Мансийского автономного округа в приустьевых сорах (Самойлова, 1958) притоков Оби: рек Сахалинская, Лямин и Почекуйка (рис. 1). Описания выполнялись на площадках величиной 100 м². Проективное покрытие видов сосудистых и наиболее обычных ви-

дов мхов указывалось в процентах. Полученные описания обработаны на основе классификационных подходов направления Браун–Бланке (Weber et al., 2000). Номенклатура сосудистых растений дается по С.К. Черепанову (1995), мхов – по М.С. Игнатову с соавт. (Ignatov et al., 2006). Сборы мхов определила О.Ю. Писаренко.

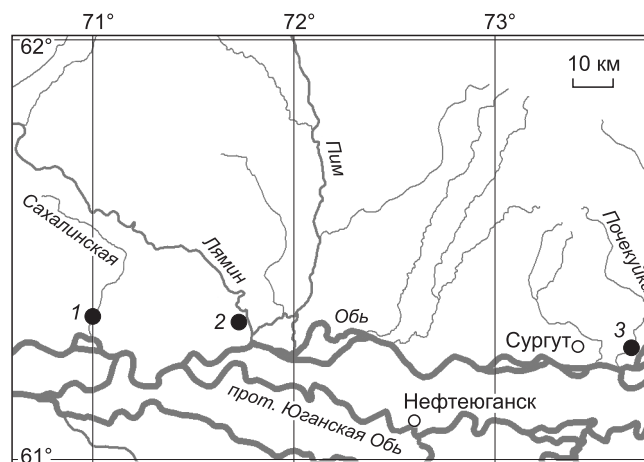


Рис. 1. Расположение ключевых участков в приустьевых сорах притоков Оби.
Реки: Сахалинская (1), Лямин (2), Почекуйка (3).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ценозы с доминированием *Juncus brachyspathus* мы описываем как ассоциацию, новую для науки.

Класс *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941

Порядок *Magnocaricetalia* Pignatti 1953

Союз *Magnocaricion elatae* W. Koch 1926

Ассоциация *Carici aquatilis-Juncetum brachyspathi* Taran et Tyurin ass. nov. hoc loco (см. таблицу, оп. 1–7)

Диагностический вид ассоциации – *Juncus brachyspathus* (доминант). Номенклатурный тип (*holotypus*) – оп. 6 в таблице: Ханты-Мансийский автономный округ, Сургутский район, 85 км западнее Сургута и 7.5 км к северу от д. Лямино, приустьевый сор р. Лямин, 12.09.2011, площадь сообщества – 10 га, площадь описания – 100 м², полевой номер 18-11, автор В.Н. Тюрин. Координаты – 61°20'34" с.ш., 71°44'01" в.д.

Ассоциация объединяет сообщества болотистых ситниковых (*Juncus brachyspathus*) лугов, распространенные в длительно заливаемых приустьевых сорах притоков Оби в подзоне средней тайги. На общем фоне обширных луговых пространств приустьевых соров ценозы ассоциации хорошо выделяются болотно-зеленым аспектом. Антропогенное воздействие на эти луга минимально или отсутствует.

Число видов сосудистых на ситниковых лугах варьирует от 14 до 24 на 100 м² (в среднем 18.0); всего же в описаниях насчитывается 43 вида сосудистых. Основной ярус высотой 30 см образуют генеративные побеги *Juncus brachyspathus*. В качестве содоминанта на низких уровнях отмечается *Carex aquatilis*, на более высоких – *Comarum palustre*, реже (на р. Сахалинская) – *Veronica longifolia*. Напочвенные мхи все более заметны по мере повышения рельефа: их проективное покрытие возрастает с 1 до 25%. Наиболее обильны *Climacium dendroides*, *Calliergonella lindbergii* и

Drepanocladus polygamus. В описаниях встречается от 4 до 7 видов мхов; всего же отмечено 11 видов.

В составе ассоциации выделяется два варианта. Вариант *Callitriche palustris* (см. таблицу, оп. 1) объединяет молодые ценозы ассоциации, распространенные на самых низких участках соров вблизи русел. Он диагностируется видами субасс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae coleanthetosum subtilis* Taran 2005 (Таран, Тюрин, 2006): *Callitriche palustris*, *Limosella aquatica*, *Coleanthus subtilis* и др. Сообщества этого варианта в качестве подчиненного элемента образуют комплексы с ценозами асс. *Caricetum aquatilis* Savich 1926. Изученное нами сообщество располагалось в центральной части сора р. Почекуйка между основным руслом и высоким луговым берегом. Высота ценоза над урезом воды в русле составляла 30–40 см. Грунт плотный, на поверхности залегал красновато-бурый ил толщиной 4–9 см, под ним – русловый песок, пестро окрашенный от сочетания охристых и сизых пятен.

Вариант *typicum* (см. таблицу, оп. 2–7) включает ценозы, располагающиеся на более высоких уровнях на удалении от русел. О глубине затопления можно судить там, где имеются одиночные кусты ив с ветошью, налипшей во время половодья. На одной из площадок (см. таблицу, оп. 5) глубина затопления в 2011 г. составила 0.5 м.

По мере повышения уровня поверхности над урезом воды в русле в сообществах существенно возрастает проективное покрытие напочвенных мхов и *Comarum palustre*: первых – от 3 до 25%, второго – от 2 до 40%.

Под травостоем хорошо выражена плотная оторфованная дернина толщиной 3–5 см. Глубина корнеобитаемого слоя составляет 20 см. Подстилающие грунты могут быть как суглинистыми (р. Сахалинская), так и песчаными (р. Лямин). Сформированные

**Ассоциация *Carici aquatilis–Juncetum brachyspathi* Taran et Tyurin ass. nov.:
вариант *Callitriche palustris* (оп. 1), вариант *typicum* (оп. 2–7)**

Номер описания	1	2	3	4	5	6*	7	Класс постоянства	
Полевой номер	48-03	52-03	06-04	13-09	16-11	18-11	20-11		
Площадь описания, м ²	100	100	100	100	100	100	100		
Площадь фитоценоза, ар	3	10	Н.д.	Н.д.	3	1000	200		
ОПП кустарников, %	0	+	0	0	1	+	2		
Высота травостоя, см	30–50	30	30	25	30	30	30		
ОПП травостоя, %	60	70	65	40	70	50	60		
ОПП мхов на почве, %	1	5	25	20	3	23	25		
Число видов сосудистых	18	24	17	14	22	15	16		
Число видов мхов				7	6	4	6		
Толщина оторфованной дернины, см	0	5	3–5	3	3	5	4		

Д.в. асс. *Carici aquatilis–Juncetum brachyspathi*

<i>Juncus brachyspathus</i>	50	50	30	25	60	40	40	V
-----------------------------	----	----	----	----	----	----	----	---

Д.в. вар. *Callitriche palustris*

<i>Callitriche palustris</i>	2	I
<i>Limosella aquatica</i>	0.5	I
<i>Coleanthus subtilis</i>	+	I

Д.в. *Phragmito–Magnocaricetea*

<i>Carex aquatilis</i>	15	5	+	0.5	3	2	5	V
<i>Galium palustre</i>	r	r	r	5	+	r	+	V
<i>Lythrum salicaria</i>	r	1.5	r	.	r	.	0.5	IV
<i>Carex acuta</i>	.	.	+	.	3	1	0.5	III
<i>Senecio tataricus</i>	.	r	+	.	r	.	.	III
<i>Sium latifolium</i>	.	r	r	II
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	.	.	.	r	r	.	.	II

Д.в. *Molinio–Arrhenatheretea*

<i>Lysimachia vulgaris</i>	.	1.5	2	r	r	+	+	V
<i>Veronica longifolia</i>	.	4	22	.	+	+	0.5	IV
<i>Thalictrum flavum</i>	.	2	3	r	+	r	+	IV
<i>Caltha palustris</i>	.	+	r	II
<i>Kadenia dubia</i>	.	r	r	II
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	.	r	.	.	r	.	.	II

Д.в. *Scheuchzerio–Caricetea*

<i>Comarum palustre</i>	+	40	20	3	2	20	35	V
<i>Stellaria palustris</i>	.	.	.	0.5	+	r	r	III
<i>Calamagrostis neglecta</i>	2	1	0.5	III

Прочие виды сосудистых

<i>Ptarmica cartilaginea</i>	r	0.5	r	+	+	r	r	V
<i>Mentha arvensis</i>	.	0.5	r	2	r	2	3	V
<i>Ranunculus reptans</i>	.	r	.	6	r	r	r	IV
<i>Agrostis stolonifera</i>	.	r	.	4	1	.	+	III
<i>Salix lapponum</i>	.	+	.	.	1	+	2	III
<i>Equisetum arvense</i>	r	.	r	.	+	r	.	III
<i>Myosotis cespitosa</i>	.	.	r	r	.	.	.	II
<i>Inula britannica</i>	.	.	.	+	r	.	.	II

Мхи

<i>Climacium dendroides</i>	.	3	18	5	0.5	7	15	V
<i>Calliergonella lindbergii</i>	.	1	6	+	+	15	10	V

Номер описания	1	2	3	4	5	6*	7	Класс постоянства
Полевой номер	48-03	52-03	06-04	13-09	16-11	18-11	20-11	
Площадь описания, м ²	100	100	100	100	100	100	100	
Площадь фитоценоза, ар	3	10	Н.д.	Н.д.	3	1000	200	
ОПП кустарников, %	0	+	0	0	1	+	2	
Высота травостоя, см	30–50	30	30	25	30	30	30	
ОПП травостоя, %	60	70	65	40	70	50	60	
ОПП мхов на почве, %	1	5	25	20	3	23	25	
Число видов сосудистых	18	24	17	14	22	15	16	
Число видов мхов				7	6	4	6	
Толщина оторфованной дернины, см	0	5	3–5	3	3	5	4	
<i>Drepanocladus polygamus</i>	.	+	.	10	.	+	2	III
<i>Pohlia bulbifera</i>	.	.	.	+	+	.	+	III
<i>Amblystegium serpens</i>	.	.	.	+	+	.	.	II
<i>Calliergon cordifolium</i>	+	+	II

Единично отмечены: сосудистые растения – *Carex vesicaria* 2(3); *Eleocharis palustris* 1(r); *Filaginella pilularis* 1(r); *Oenanthe aquatica* 1(r); *Phalaroides arundinacea* 2(r); *Poa pratensis* 2(r); *Polygonum volchovense* 1(r); *Potamogeton gramineus* f. *terrestris* 2(r); *Ranunculus repens* 2(r); *Rorippa dogadovae* 1(r); *Rorippa palustris* 1(r); *Salix rosmarinifolia* 2(r); *Salix triandra* (juv.) 1(r); *Salix viminalis* (juv.) 1(r); *Stachys palustris* 5(r); мохообразные – *Hygroamblystegium varium* 4(+); *Warnstorffia exannulata* 5(0.5); *Warnstorffia pseudostraminea* 4(+); *Sphagnum platyphyllum* 5(2); *Plagiomnium ellipticum* 7(+); *Hepaticae* sp. 4(5). Сборы мхов к оп. 4–7 определила О.Ю. Писаренко.

Звездочка – описание–номенклатурный тип ассоциации. Класс постоянства – постоянство видов в описаниях. ОПП – общее проективное покрытие, Н.д. – нет данных. Точкой отмечено отсутствие вида. Знак “+” означает покрытие менее 0.5 %, но более 0.01 %; “r” – не более 0.01 %. Даты описаний: 1 – 07.09.2003; 2 – 06.09.2003; 3 – 04.09.2004; 4 – 29.08.2009; 5–7 – 12.09.2011. Адреса описаний: 1 – приустьевый сор р. Почекуйка, 8,5 км к востоку от Сургута; 2, 3 – приустьевый сор р. Сахалинская, 125 км к западу от Сургута; 4–7 – приустьевый сор р. Лямин, 85 км к западу от Сургута и 2,5–7,5 км к северу от д. Лямино. Автор описаний В.Н. Тюрин.



Рис. 2. Основные структурные элементы растительного покрова в приустьевом соре р. Сахалинская: 1 – водяноосоковые луга (*Caricetum aquatilis*); 2 – ситниковые луга (*Carici aquatilis-Juncetum brachyspathi*); 3 – ивняки (*Salix rosmarinifolia*) разнотравно-злаковые; 4 – сосновые леса надпойменной террасы. Фото В.Н. Тюрина.

под ценозами варианта *typicum* почвы относятся к подтипу аллювиальных лугово-болотных оторфованных почв (Классификация..., 1977).

По нижнему краю сообщества типичного варианта ситниковых лугов граничат с водяноосочниками (асс. *Caricetum aquatilis*), по верхнему – с болотистыми либо влажными ивняками с доминированием *Salix lapponum* либо *Salix rosmarinifolia* (рис. 2). Поскольку

по высотному положению асс. *Carici aquatilis–Juncetum brachyspathi* заключена между водяноосочниками и болотистыми ивняками, ее можно рассматривать в качестве аллювиофильного аналога внутриводной асс. *Carici aquatilis–Comaretum palustris* Таран 1995, отмеченной в пойме Оби от устья Тыма до Елизаровского заказника (Таран, 1995; Таран и др., 2004; Таран, Тюрин, 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растительность регулярно затопляемых участков поймы находится под жестким контролем поемности и аллювиальности. Описанная нами ассоциация является еще одним тому подтверждением. Приустьевые соры притоков Оби, распространенные в пределах таежной зоны, – это оригинальные гидрогеоморфологические образования, а именно внутренние дельты, в пределах которых длительные ежегодные затопления сочетаются с почти полным осенним осушением на фоне ярко выраженной аллювиальности.

При этом соры орошаются в значительной мере не Обью, а водами притоков, дренирующих обширные болотные пространства водоразделов. Этот специфичный экологический режим обусловил формирование стенотопных ситниковых (*Juncus brachyspathus*) сообществ, связанных исключительно с приустьевыми сорами таежной зоны.

Благодарим О.Ю. Писаренко (ЦСБС СО РАН) за определение мхов, Б.А. Смоленцева (ИП СО РАН) – за консультацию по типологии почв.

ЛИТЕРАТУРА

- Классификация** и диагностика почв СССР. М., 1977. 224 с.
- Самойлова Г.С.** Соры нижнего течения р. Оби и их хозяйственное использование // География и хоз-во. М., 1958. Вып. 3–4. С. 75–78.
- Таран Г.С.** Синтаксономия лугово-болотной растительности поймы средней Оби (в пределах Александровского района Томской области). Новосибирск, 1995. 76 с. (Препр./ЦСБС СО РАН.)
- Таран Г.С., Седельникова Н.В., Писаренко О.Ю., Голомолзин В.В.** Флора и растительность Елизаровского государственного заказника (нижняя Обь). Новосибирск, 2004. 212 с.
- Таран Г.С., Тюрин В.Н.** Очерк растительности поймы Оби у города Сургута // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут, 2006. Вып. 9. С. 3–54.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- 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.
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P.** International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // J. Veg. Sci. 2000. V. 11, No. 5. P. 739–768.

АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ В ПРИГОРОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ С УЧАСТИЕМ В ТРАВСТОЕ ПАПОРОТНИКА ОРЛЯКА (*PTERIDIUM PINETORUM*)

Э.А. Ершова

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

Дана характеристика пригородных сообществ с участием в травостое папоротника орляка. Показаны трансформация их видового состава при воздействии антропогенных факторов и реакция папоротника орляка на разную степень нагрузки.

Ключевые слова: папоротник орляк, антропогенная трансформация, пригородные сообщества, Западная Сибирь.

ANTHROPOGENIC TRANSFORMATION IN SUBURBAN COMMUNITIES CONTAINING BRAKES (*PTERIDIUM PINETORUM*) IN THE GRASS STAND

E.A. Ershova

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

The characteristic of suburban communities containing brakes in the grass stand is given. Transformation of their species composition under anthropogenic influence and response of brakes to different degrees of load are shown.

Key words: *Pteridium pinetorum*, anthropogenic transformation, suburban communities, West Siberia.

Пригородные растительные сообщества, являясь благоприятным и наиболее доступным местом отдыха для горожан, испытывают огромное как прямое, так и косвенное антропогенное воздействие. Прежде всего это связано с механическими повреждениями компонентов растительного покрова и разрушением подстилки во время постоянных прогулок жителей по лесу, сбора декоративных растений для букетов, дикорастущих лекарственных трав, ягод, грибов, а также выгулом домашних животных и т. д. Кроме того, уплотняется верхний слой почвы, в результате чего ухудшаются ее физические свойства, водно-воздушный и температурный режимы. Все это отрицательно сказывается на окружающей естественной растительности. Для сохранения и поддержания этих сообществ необходимо исследование процессов, происходящих в них при разной степени нагрузки. В настоящее время изучению пригородных лесов Западной Сибири посвящено значительное количество работ (Пеньковская, 1971, 1973; Таран, 1971; Спиридонов, Таран, 1976; Таран, Спиридонов, 1977; Таран, 1985; Таран и др., 2006; и др.). В них рассмотрены вопросы флористического и фитоценологического разнообразия, влияния антропогенных факторов на общее состояние сообществ, их рост и развитие, устойчивость

к различной степени нагрузки, предложены мероприятия по сохранению и рациональному использованию.

Изучение влияния антропогенного фактора на растительность пригородных сообществ нами проводилось в 2008–2011 гг. детально-маршрутным методом на территории новосибирского Академгородка, возраст которого в настоящее время насчитывает немало более 50 лет. Строительство Академгородка является уникальным, поскольку при разработке генерального плана особое внимание уделялось архитектурно-композиционной связи между расположением объектов застройки и естественной растительностью. Здесь все внутри- и межквартальные участки представлены естественными насаждениями, на многих из них дополнительно с целью реконструкции, а также повышения декоративности и устойчивости сообществ произведены посадки и подсадки деревьев и кустарников из местных и интродуцированных пород: лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.)*, кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour), ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), клен американский (*Acer negundo* L.), липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.), черемуха Маака (*Padus maackii*

* Латинские названия растений даны по С.К. Черепанову (1995).

(Rupr.) Kom.), рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.), чубушник тонколиственный (*Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim.), жимолость татарская (*Lonicera tatarica* L.) и мн. др.

Обследование растительных сообществ в окрестностях городка показало, что практически давно уже исчезли, радующие глаз своими причудливыми формами, представители орхидных: башмачок обыкновенный (*Cypripedium calceolus* L.), б. крупноцветковый (*C. macranthum* Sw.), б. капельный (*C. guttatum* Sw.), пальчкорник Фукса (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó), любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.); красочные поляны пылающих жарков (*Trollius asiaticus* L.); резко сократили обилие первые вестники весны – прострел раскрытый (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.), ветреница лесная (*Anemone sylvestris* L.); медуница мягчайшая (*Pulmonaria mollis* (Simonk.) Simonk.) и другие растения. В составе травостоя появились новые виды, в большинстве своем сорные, но более приспособленные к создавшимся условиям, а также заметно увеличили свои площади и обилие виды, более устойчивые к антропогенной нагрузке. Среди последних можно назвать папоротник орляк.

В растительном покрове Академгородка широко представлены фитоценозы с преобладанием в травяном ярусе папоротника орляка, или орляка соснового (*Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill.). До последнего времени этот вид рассматривался как подвид полиморфного вида орляка обыкновенного (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), относящегося к растениям космополитам. Однако последние исследования морфологического и генетического разнообразия рода *Pteridium* позволили выделить ряд самостоятельных видов, которые раньше рассматривались в ранге подвида, разновидности или экобиоморфы (Гуреева, 2005; Цвелев, 2005; Гуреева, Пейдж, 2008; Тихомиров, 2009; Пономарев, 2011). Достаточно убедительно выглядит мнение И.И. Гуреевой и К.Н. Пейджа, которое поддерживает авторитетный исследователь папоротников России А.И. Шмаков (2009), что в Сибири произрастает орляк сосновый. Не являясь специалистом в области таксономии, я принимаю их точку зрения.

Орляк сосновый относится к высококонкурентным видам и при создании благоприятных условий достаточно быстро занимает близлежащие территории в пределах своего ареала. Столь широкому его современному распространению способствуют, с одной стороны, его биологические особенности, с другой – вырубки леса, пожары, умеренный сбор молодых побегов, используемых в пищу, а также другие антропогенные факторы, влияющие на сообщества (Ершова, 1977, 2010). На уменьшение обилия у ряда растений (в результате разрастания орляка при увеличении антропогенной нагрузки на исследуемые со-

общества) указывали еще в конце прошлого столетия И.В. Таран и В.Н. Спиридонов (1977). За последние 30–35 лет это воздействие усилилось еще более.

В настоящее время орляк сосновый в окр. Академгородка встречается преимущественно в лесных сообществах, изредка, небольшими по площади участками, на открытых местообитаниях. Папоротник орляк считается ценным элементом сосновых лесов и его распространение в Сибири связано с ареалом сосны лесной (*Pinus sylvestris* L.) (Ершова, 1970). Но нередко наиболее мощного развития он достигает в березовых (*Betula pendula* Roth.) и осиновых (*Populus tremula* L.) лесах, которые, по мнению ведущих исследователей, являются вторичными и генетически связаны с сосной.

Сосновые леса в окр. Академгородка представлены преимущественно мезофитными сообществами, характеризующимися густым травяным покровом. Они приурочены к склонам дюн и межгорным понижениям. Небольшими участками по гребням древних дюн встречаются ксерофитные варианты сосновых лесов с сухим мохово-лишайниковым покровом (Лашинский, 2007). Папоротник орляк, являясь по экологии мезофитом, встречается исключительно в мезофитных вариантах сосновых лесов. Это сосновые леса с доминированием или содоминированием в травостое орляка соснового (рис. 1). В качестве содоминантов выступают виды из группы злаков или разнотравья, иногда осока большехвостая (*Carex macroura* Meinh.).

Древесный ярус мезофитных сосновых лесов сложен сосной нередко со значительной примесью березы, иногда единичными деревьями осины. Состав пород и их распределение по площади неравномерные. Высота деревьев сосны достигает до 28 м, сомкнутость крон колеблется от 0.4 до 0.7. Возобновление представлено в основном сосной, редкое, распределено по площади куртинами, единично отмечен подрост березы и осины. Подлесок развит удовлетворительно, сплошного яруса не формирует и отдельными кустами неравномерно распределен в сообществе. В его составе встречаются черемуха (*Padus avium* Mill.), шиповник (*Rosa acicularis* Lindl.), рябина (*Sorbus sibirica* Hedl.), калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.), ива козья (*Salix caprea* L.), боярышник кровавокрасный (*Crataegus sanguinea* Pall.) и др.

Травяной ярус развит хорошо, обычно сомкнутый, имеет высокое проективное покрытие (95–100%), трехъярусный, средняя высота достигает до 55–60 см, в видовом отношении очень разнообразный, распределен достаточно равномерно по площади. Основу его составляют боровые ценные элементы: орляк сосновый, вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), костяника (*Rubus saxatilis* L.). Папоротник орляк образует заросли и формирует первый ярус травостоя, над которым возвышаются



Рис. 1. Березово-сосновый лес с орляковым травостоем.

отдельные генеративные побеги злаков и разнотравья. В качестве содоминантов выступают: осока большехвостая, сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), группа злаков. Обильно растут: чина весенняя (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh.) и ч. Гмелина (*L. gmelinii* Fritsch.), горошек заборный (*Vicia sepium* L.) и г. мышиный (*V. cracca* L.), купена душистая (*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce), хвощ луговой (*Equisetum pratense* Ehrh.), девясил иволистный (*Inula salicina* L.).

Обособленно в этой группе сообществ стоят сосновые леса с орляково-черничным травостоем, занимающие небольшие площади (рис. 2). Древостой разновозрастный, сложен преимущественно сосной, иногда присутствуют единичные березы. Насаждения имеют высокую сомкнутость крон (0.6–0.8), удовлетворительное возобновление и слабо развитый подлесок.

Травостой развит хорошо, но по мощности развития значительно уступает предыдущим сообществам, обычно двухъярусный, третий ярус, как правило, четко не выражен. Распределение видов по площади неравномерное, куртины черники (*Vaccinium myrtillus* L.) чередуются с пятнами орляка или осоки большехвостой. Средняя высота его 30–35 см и лишь в местах, где преобладает орляк, достигает 45–50 см. Проективное покрытие высокое (85–95 %). Орляк распределен неравномерно и, как достаточно свето-

любивое растение, сосредоточивается в более разреженных “окнах” древостоя. Жизненность его и обилие ниже, чем в вышеописанных сообществах. В нижнем ярусе преобладает осока большехвостая, обильно растут майник двулистный (*Majanthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), в верхнем – доминирует черника, высокое обилие имеют вейник тростниковый, чина весенняя, ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum* L.). Мозаичность в сообществах усиливают брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), ортилия однобокая (*Orthilia secunda* (L.) House) и мхи, растущие по старому полуразложившемуся валежнику и пням. В небольшом обилии растут жгун-корень (*Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova et V. Tichomirov), зимолобка зонтичная (*Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton), гнездоцветка клубочковая (*Neotianthe cucullata* (L.) Schlechter), кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.), дендрантема Завадского (*Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel.) – виды, редко встречающиеся в окр. Академгородка.

По мере удаления от Обского водохранилища в растительном покрове преобладают березовые леса с хорошо развитым травяным покровом, в составе которого в качестве доминанта или содоминанта нередко выступает папоротник орляк. Это березовые, сосново-березовые леса с орляковым, злаково-орляковым, разнотравно-орляковым и осоково-орляковым травостоем (рис. 3).



Рис. 2. Сосновый лес с орляково-черничным травостоем.



Рис. 3. Березовый лес со злаково-орляковым травостоем.

Древесный ярус иногда представлен чистыми насаждениями березы, но нередко в качестве примеси в различной степени присутствует сосна, реже по микропонижениям – осина. Древостой разреженный, сомкнутость крон 0.4–0.5, распределение деревьев по площади равномерное, реже отмечается групповое возобновление по несколько стволов от единого основания, что связано с вегетативным порослевым размножением березы. Процесс возобновления древесных пород идет с преобладанием березы, неудовлетворительно в силу значительной сомкнутости травостоя, распределение подроста неравномерное. Подлесок развит слабо и представлен преимущественно теми же видами, что и в сосновой формации.

Травяной покров в этих лесах развит хорошо, имеет четко выраженную ярусность, средняя высота его достигает 60–65 см, проективное покрытие – 95–100 %, задернение невысокое (5–7 %). В видовом отношении он разнообразный, в его составе насчитывается до 50–60 видов высших сосудистых растений. Наиболее хорошо представлена группа лесных и лугово-лесных видов: коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), вейник тростниковый, чина весенняя и ч. луговая (*Lathyrus pratensis* L.), горошек лесной (*Vicia sylvatica* L.) и г. парнолистный (*Vicia unijuga* A. Br.), сныть обыкновенная, ирис русский (*Iris ruthenica* Ker-Gawl.), скерда сибирская (*Crepis sibirica* L.), василистник малый (*Thalictrum minus* L.), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.), костяника, фиалка одноцветковая (*Viola uniflora* L.). По повышенным местообитаниям и верхним частям склонов в травостое появляются более ксерофильные лесостепные и лугово-степные виды: клевер люпиновый (*Lupinaster pentaphyllus* Moench), зопник клубненосный (*Phlomis tuberosa* (L.) Moench), подмаренник настоящий (*Galium verum* L.). Папоротник орляк развит хорошо, равномерно распределен в травостое и создает фон.

Осиновые леса с участием в травостое орляка основного занимают незначительные площади и небольшими участками изредка встречаются в окр. Академгородка по микропонижениям на частично оглеенных почвах, имеющих повышенное увлажнение и хорошую аэрацию.

Древесный ярус сложен преимущественно осинной с незначительной примесью березы. Распределение деревьев более или менее равномерное, сомкнутость крон колеблется от 0.4 до 0.7. Возобновление в основном осинное, разновозрастное, семенного происхождения, распределено относительно равномерно. Подлесок выражен слабо и представлен одиночными кустами шиповника и ив.

Травостой высокорослый, средняя высота его достигает 65–75 см, густой (проективное покрытие –

100 %) и представлен в основном группой высокотравных растений довольно пестрых в ценогенетическом отношении. Кроме орляка здесь обильно растут представители семейства лютиковых: борец северный (*Aconitum septentrionale* Koelle), живокость высокая (*Delphinium elatum* L.); зонтичных: сныть обыкновенная, борщевик рассеченный (*Heracleum dissectum* Ledeb.), дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.), володушка длиннолистная (*Bupleurum longifolium* Fisch. ex Hoffm.) и астровых: бодяк разнолистный (*Cirsium heterophyllum* (L.) Hill), какалия копьевидная (*Cacalia hastata* L.), скерда сибирская. Орляк развит хорошо, доминирует в местах с умеренным увлажнением и хорошей аэрацией почв, при увеличении влажности уступает господство высокотравью.

На открытых местообитаниях орляковые сообщества встречаются исключительно редко и занимают небольшие площади, иногда орляк выходит из-под полога леса, занимая благоприятные местообитания, или же остается после уничтожения древостоя. В таком случае флористический состав его прежний, лишь изменяется обилие видов. На открытых местообитаниях увеличивается обилие мезоксерофитов и ксерофитов: клевер люпиновый, вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), василистник простой (*Thalictrum simplex* L.), иван-чай (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub), соответственно снижается доля мезофитов. В этих сообществах орляк заметно изменяет размеры листовой пластинки и ее расположение. Если в сомкнутых лесах вайи его распростерты, наклонены вниз, а ширина листовой пластинки обычно равна или превышает ее длину, то на открытых местообитаниях листовая пластинка вытянута кверху и длина ее всегда превышает ширину, к тому же сегменты ее как бы сворачиваются, защищая растение от лишней транспирации.

В целом папоротник орляк во всех сообществах имеет высокое обилие и хорошую жизненность. Умеренный сбор молодых побегов орляка и механические повреждения на первых этапах даже стимулируют его рост (Ершова, 2007). И лишь чрезмерные нагрузки как прямого механического воздействия на растение, так и косвенного, посредством увеличения плотности почвы, тем самым ухудшения ее водного и воздушного режимов, отрицательно сказываются на его росте и развитии. На таких участках орляк единично сохраняется лишь вблизи деревьев или кустарников, но зачастую он выпадает. В качестве примеров в Академгородке могут служить небольшие по площади внутриквартальные участки леса, а также места массового и транзитного движения пешеходов, где орляк практически уже выпал из травостоя.

Анализируя видовой состав сообществ разных формаций с участием папоротника орляка, следует отметить ряд константных видов, которые в разном обилии, но почти постоянно присутствуют в травостое.

стое (см. таблицу). Большинство из этих видов в качестве константных отмечены для орляковых сообществ и в других регионах Сибири (Ершова, 1971). Однако в условиях Академгородка в составе травостоя появляются нехарактерные для сообществ заносные и сорные виды (Красноборов, 2007). Это особенно заметно на внутриквартальных участках, вблизи железнодорожного полотна и лесных тропинок, площадок выгула животных, а также в местах, наиболее часто посещаемых жителями городка. Если в 80–90-е годы прошлого столетия В.Н. Спиридонов (1978, 1987), исследуя реакцию травянистых растений на уплотнение почвы в результате рекреационной нагрузки на опытных площадках в окр. Академгородка, отмечал в качестве сорных видов, активно увеличивающих свое обилие, только подорожник средний (*Plantago media* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.), клевер ползучий (*Amoria repens* (L.) C. Presl), спорыш птичий (*Polygonum aviculare* L.), мятлики приземистый (*Poa supina* Schrad.), то за прошедшие 30–35 лет этот список значительно увеличился. В настоящее время его можно пополнить такими видами, как крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), репейничек волосистый (*Agrimonia pilosa* Ledeb.), бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.), чистотел большой (*Chelidonium majus* L.), пикульник двунадрезной (*Galeopsis bifida* Voenn.), гравилат алеппский (*Geum aleppicum* Jacq.), черноголовка обыкновенная (*Prunella vulgaris* L.), яснотка белая (*Lamium album* L.), лопух войлочный (*Arctium tomentosum* Mill.), резуха повислая (*Arabis pendula* L.) и другие, которые свидетельствуют о высокой антропогенной нагрузке на растительные сообщества. Из представителей древесно-кустарникового яруса наиболее активно расселяется клен американский, липа сердцевидная, а в местах нерегулируемого выгула животных, в связи с евтрофикацией почв, – малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.).

Константные виды и их обилие в ценозах с участием в травостое орляка соснового

Вид	Сосновый лес	Березовый лес	Осиновый лес
<i>Aconitum septentrionale</i>	sol	sp-sol	sp-cop
<i>Aegopodium podagraria</i>	cop	cop	sp-sol
<i>Brachypodium pinnatum</i>	sp-cop	cop	sol
<i>Bupleurum longifolium</i>	sp-sol	sp	sp-cop
<i>Cacalia hastata</i>	sol	sol	sol-sp
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	cop	sp	sol
<i>Crepis sibirica</i>	sp	sp	sp
<i>Dactylis glomerata</i>	sp	cop	sol
<i>Equisetum pratense</i>	sp-cop	sp	sol
<i>Galium boreale</i>	sol-sp	sp	sol
<i>Heracleum dissectum</i>	sol	sol-sp	sp
<i>Hieracium umbellatum</i>	sp	sp	sol
<i>Inula salicina</i>	sol	sol	sol
<i>Iris ruthenica</i>	sp-cop	cop	sol
<i>Lathyrus gmelinii</i>	sp	sp	sol
<i>L. pratensis</i>	sol	sp	sol
<i>L. vernus</i>	sp-cop	sp-cop	sol
<i>Lilium pilosiusculum</i>	sol	sol	sol
<i>Majanthemum bifolium</i>	sol-sp	sol	–
<i>Melica nutans</i>	sol	sol	–
<i>Pleurospermum uralense</i>	sol	sp-sol	sp
<i>Polygonatum odoratum</i>	sp	sp-sol	–
<i>Pteridium penitorum</i>	cop	cop	sp-cop
<i>Pulmonaria mollis</i>	sp	sp	sol
<i>Rubus saxatilis</i>	sp-cop	sp	sp-sol
<i>Sanguisorba officinalis</i>	sp	sp	sp-sol
<i>Solidago virgaurea</i>	sol	sol	sol
<i>Thalictrum minus</i>	sol-sp	sp	sp
<i>Trollius asiaticus</i>	sol	sol-sp	–
<i>Trommsdorffia maculata</i>	sp	sol	–
<i>Vicia sepium</i>	sp	sol-sp	sol
<i>V. sylvatica</i>	sol	sp	sol
<i>V. unijuga</i>	sol-sp	sp	sol
<i>Viola uniflora</i>	sol	sol-sp	sol

ЛИТЕРАТУРА

- Гуреева И.И. К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Систематические заметки Гербария им. П.Н. Крылова Том. 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. Связь папоротника орляка (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) с лесными формациями Средней Сибири // Изв. СО РАН СССР. Сер. биол. наук. 1970. № 2. С. 71–75.
- Ершова Э.А. Роль папоротника орляка в лесных и луговых фитоценозах правобережья Енисея // Растительность правобережья Енисея. Новосибирск, 1971. С. 337–355.
- Ершова Э.А. К биологии папоротника орляка в Средней Сибири // Изв. СО РАН СССР. Сер. биол. наук. 1977. № 5. С. 32–37.
- Ершова Э.А. Папоротник орляк // Природа Академгородка 50 лет спустя. Новосибирск, 2007. С. 50–57.
- Ершова Э.А. Особенности адаптации орляка обыкновенного в Сибири // Сиб. экол. журн. 2010. Т. XVII, № 6. С. 955–961.
- Красноборов И.М. О растениях Академгородка и его окрестностей // Природа Академгородка 50 лет спустя. Новосибирск, 2007. С. 47–49.
- Лацинский Н.Н. Растительный покров Академгородка // Там же. Новосибирск, 2007. С. 41–46.
- Пеньковская Е.Ф. Исчезающие и редко встречающиеся растения во флоре Академгородка под Новосибирск

- ском // Охрана растительности и проблемы озеленения. Новосибирск, 1971. С. 16–32.
- Пеньковская Е.Ф.** Конспект флоры окрестностей Академгородка (Новосибирская область) // Новости географии и систематики растений Сибири. Новосибирск, 1973. С. 30–88.
- Пономарев А.В.** К вопросу об экологии и систематическом положении сибирских и европейских популяций папоротника орляка // Проблемы сохранения растительного мира Северной Азии и его генофонда: Материалы Всерос. конф. Новосибирск, 2011. С. 164–166.
- Спиридонов В.Н.** Изменение видового состава травяного покрова в березняке разнотравном под влиянием рекреационной нагрузки // Экология. 1978. № 4. С. 93–95.
- Спиридонов В.Н.** Реакция травянистых растений на уплотнение почвы в лесу // Изв. СО РАН СССР. Сер. биол. наук. 1987. № 6. С. 22–26.
- Спиридонов В.Н., Таран И.В.** Повышение устойчивости естественных насаждений в селитебной зоне Академгородка // Растительные богатства Сибири и Дальнего Востока (изучение, обогащение и охрана природы). Новосибирск, 1976. С. 90–98.
- Таран И.В.** Леса Новосибирского научного центра, их прошлое и будущее // Растительные богатства Сибири. Новосибирск, 1971. С. 129–134.
- Таран И.В.** Рекреационные леса Западной Сибири. Новосибирск, 1985. 230 с.
- Таран И.В., Спиридонов В.Н.** Устойчивость рекреационных лесов. Новосибирск, 1977. 180 с.
- Таран И.В., Спиридонов В.Н., Беликова Н.Д.** Преобразование пригородных лесов. Новосибирск, 2006. 148 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.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Шмаков А.И.** Определитель папоротников России. 2-е изд. Барнаул, 2009. 126 с.