	Название статьи	Страницы	Цит.
	ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МИКСОМИЦЕТОВ ЗОНАЛЬНЫХ И ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ БИОТОПОВ РАВНИННОЙ ТЕРРИТОРИИ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ Власенко А.В.	3-11	1
	ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ПОДКЛАССА CARYOPHYLLIDAE В СИБИРИ. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ Годин В.Н.	55-60	2
	СЕКЦИЯ PRIMULA РОДА PRIMULA (PRIMULACEAE) ВО ФЛОРЕ РОССИИ Ковтонюк Н.К.	61-73	1
	ОНТОГЕНЕЗ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА MYRICARIA (TAMARICACEAE) Лях Е.М.	74-78	0
	СИСТЕМА И КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА ANOPLOCARYUM (BORAGINACEAE) Овчинникова С.В.	79-88	1
	ОПЫТ ТИПИЗАЦИИ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР СЕВЕРА СРЕДНЕЙ СИБИРИ ПО ШИРОТНОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ КЛАСТЕРНОГО АНАЛИЗА Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н.	89-98	0
	ПСАММОСТЕПИ ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ: ОСОБЕННОСТИ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ Вика С., Намзалов Б.Б., Рахмонов О., Снытко В.А., Щипек Т.	99-108	1
	ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ В MATTEUCCIA STRUTHIOPTERIS (ONOCLEACEAE) В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА Высочина Г.И., Кукушкина Т.А., Ершова Э.А.	109-114	1
	ЗАПАСНЫЕ ВЕЩЕСТВА В ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНАХ ERYTHRONIUM SIBIRICUM (LILIACEAE) Седельникова Л.Л., Кукушкина Т.А.	115-118	2
	ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ Новикова Т.И.	119-128	0
	ИСТОРИЯ БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ		
	ИСТОРИЯ КАРИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ СО РАН (1946–2012 ГГ.) Красников А.А.	129-136	1
	ХРОНИКА		
	БОТАНИЧЕСКОЕ ОБРАЗОВАНИЕ В РОССИИ: ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ, БУДУЩЕЕ I ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ (НОВОСИБИРСК, 13–15 МАЯ 2013 Г.) Пивоварова Ж.Ф., Гижицкая С.А., Факторович Л.В.	137-138	0
	УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ	139	0
	ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛИХЕНОБИОТЫ АЛТАЕ-САЯНСКОГО ЭКОРЕГИОНА Седельникова Н.В.	12-54	0

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 3–11 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 582.24(571.1)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МИКСОМИЦЕТОВ ЗОНАЛЬНЫХ И ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ БИОТОПОВ РАВНИННОЙ ТЕРРИТОРИИ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.В. Власенко

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

Выявлено видовое разнообразие миксомицетов зональных и интразональных сообществ равнинной территории юга Западной Сибири. В целом анализ включал 2581 образец миксомицетов, принадлежащих к 178 видам. Из них в интразональных пойменных биотопах было выявлено 2 новых вида для территории России – *Dianema nivale* (Meyl.) G. Lister (ранее вид был известен из Англии, Дании, Италии, Японии, Индии), *Perichaena brevifila* T.E. Brooks et H.W. Keller (ранее вид был известен из Казахстана, США, Японии).

Ключевые слова: *миксомицеты, слизевики, биоразнообразие, таксономическая структура, Западная Сибирь.*

SPECIES DIVERSITY AND TAXONOMIC STRUCTURE OF SLIME MOLDS IN THE INTRAZONAL AND ZONAL HABITATS PLAINS AREA SOUTH OF WEST SIBERIA

A.V. Vlasenko

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

Revealed biodiversity of slime molds of the zonal and intrazonal communities plain area south of West Siberia. Overall, the analysis included the 2581 sample of slime molds belonging to 178 species. Revealed two new species for the territory of Russia – *Dianema nivale* (Meyl.) G. Lister (this species was previously known from England, Denmark, Italy, Japan, India), *Perichaena brevifila* T.E. Brooks et H.W. Keller (this species was previously known from Kazakhstan, the US and Japan).

Key words: *myxomycetes, slime molds, biodiversity, taxonomic structure, West Siberia.*

ВВЕДЕНИЕ

Миксомицеты (*Myxomycetes* = *Myxogastria*) – монофилетическая группа наземных амебоидных грибообразных протистов. В настоящее время в мире известно порядка 900 видов миксомицетов, для всей территории России насчитывается немногим более 350 видов.

Видовое разнообразие миксомицетов зональных биотопов лесостепной зоны Западной Сибири исследовано относительно хорошо (Власенко, 2010; Власенко, Новожилов, 2010, 2011а–в, 2013), что позволяет провести сравнительный анализ видового и таксономического разнообразия между миксомицетами зональных (плакорные участки сосновых лесов) и интразональных (балки, поймы рек) биотопов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученная территория располагается на юге Западно-Сибирской равнины в границах лесостепной зоны. Сравнение таксономического и видового разнообразия проводилось между миксомицетами зональных и интразональных биотопов. В настоящей работе к зональным биотопам отнесены ленточные боры, березово-сосновые и сосновые леса правобережной части Верхнего Приобья, к интразональным – закустаренные сообщества балок, поймы рек Обь и Чумыш. Во всех графиках и таблицах приняты условные буквенные обозначения для изученных сообществ: A – ленточный бор; B – сосновый лес и C – березово-сосновый леса правобережной части Верхнего Приобья; D – закустаренные сообщества балок; E – сообщества пойменных биотопов.

Миксомицеты обычно встречаются на гнилой древесине, коре отмерших деревьев, на листовом и хвойном опаде, на старых плодовых телах трутовых

© А.В. Власенко, 2013

грибов, на коре живых деревьев, а также на листьях и стеблях живых трав. Для более полного выявления видового состава миксомицетов проведены сбор плодовых тел (спорофоров) миксомицетов, а также отбор образцов субстратов для постановки опытов с влажными камерами. Для изучения видового состава и обилия эпифитных миксомицетов собрана кора следующих видов деревьев и кустарников: *Sorbus sibirica* Hedl. (рябина), *Padus avium* L. (черемуха), *Crataegus sanguinea* Pall. (боярышник), *Frangula alnus* Mill. (крушина), *Salix* spp. (ивы), *Populus tremula* L. (осина), *Lonicera altaica* Pall. (жимолость), *Caragana arborescens* Lam. (карагана), *Betula pendula* Roth. (береза) и *Pinus sylvestris* L. (сосна обыкновенная). Для более полного выявления видового состава миксомицетов подстилочного комплекса собран опад *Pinus sylvestris* (хвоя и шишки), *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Crataegus sanguinea*, *Padus avium*, *Caragana arborescens*, *Frangula alnus*, *Salix* spp., помет растительноядных животных, травы. Травянистые растения до вида идентифицированы не были, так как это не требовалось для проведения анализа. При изучении миксомицетов ксилобионтного комплекса обследовалась гнилая древесина всех вышеперечисленных пород деревьев и кустарников.

Полевые образцы спорофоров миксомицетов и субстраты для постановки опытов с влажными камерами были собраны в 2007–2012 гг. Собранная коллекция спорофоров миксомицетов состоит из 2581 гербарного образца миксомицетов, хранящихся в микологических гербариях Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск) и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург) и включает 1163 (117 видов) полевых образца и 1418 (97 видов) образцов, полученных методом "влажных камер". В районе исследования было выявлено 178 видов миксомицетов, где 117 видов найдено в поле и 97 видов получено методом "влажных камер". Из них 81 вид найден только в поле, 61 вид определен методом "влажной камеры" и 36 видов одновременно обоими методами. Это еще раз доказывает, что для полноценного выявления видового состава миксомицетов необходимо использовать оба метода.

Все сведения, полученные в ходе полевых и лабораторных исследований, внесены в единую базу данных в программе Excel. Для выявления и сбора полевых образцов миксомицетов использовалась стандартная методика. Культуры для влажных камер подготовлены также по стандартной методике (Новожилов, 1993). Образцы субстрата инкубировались 2 месяца при комнатной температуре и рассеянном свете в чашках Петри. При пересыхании субстрата в чашки добавляли небольшое количество дистиллированной воды. Культуры тщательно просматривали при помощи бинокулярной лупы на 3–4 день и далее через каждые 5–7 дней в течение 2 месяцев. Миксомицеты, выявленные методом "влажной камеры", высушивали при комнатной температуре, далее приклеивали на небольшие полоски картона и помещали в коробочки, так же как и полевые образцы. Собранные таким образом спорокарпы могут храниться в гербарии годами, без потери жизнеспособности спор, что позволяет использовать в работе уже ранее собранный материал.

Анализ альфа-разнообразия включал оценку видового богатства и выравненность (Василевич, 1992), которую рассчитывали с помощью индекса разнообразия Шеннона, вычисляемого по формуле $H = -\sum p_i \log_2 p_i$, где p_i – относительное обилие каждого вида, равное n_i/N; n_i – число регистраций (записей) каждого вида в базе данных; N – общее число записей всех видов в анализируемом наборе данных (Shannon, Weaver, 1963; Magurran, 1988, 2004). Индекс доминирования Симпсона оценивался в соответствии с формулой $D = \sum p_i^2$. Здесь p_i – наблюдаемая встречаемость особей (образцов) в составе каждого вида, т. е. $p_i = n_i/n$, где n_i – число особей, принадлежащих данному виду, а n – общее число особей в изученной коллекции (Magurran, 1988, 2004).

Для сравнения систематического разнообразия использовали "пропорции флоры": среднее число видов в семействе, среднее число родов в семействе и среднее число видов в роде. Более богатые и территориально более крупные флоры отличаются высокими значениями данных показателей (Шмидт, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований в целом для изучаемого региона было выявлено 178 видов миксомицетов, относящихся к 35 родам из 12 семейств и 6 порядков. Объем родов, видов и внутривидовых таксонов принят в соответствии с монографией Карлоса Ладо (Lado, 2001; Hernandez-Crespo, Lado, 2012). Имена авторов таксонов даны по П. Кирку и А. Анселлу (Kirk, Ansell, 1992). В данном исследовании при разделении миксомицетов на порядки и семейства использовалась модифицированная система Мартина и Алексопулоса (Martin, Alexopoulos, 1969).

В зональных биотопах отмечено 129 видов миксомицетов, в интразональных – 142 вида, из них 36 видов – в биоте зональных биотопов, 49 видов – в биоте интразональных биотопов, 93 вида слизевиков найдены одновременно и в зональных, и в интразональных сообществах (табл. 1).

В интразональных пойменных биотопах выявлено два новых вида для территории России, ранее не указанных в литературе, – *Dianema nivale* (Meyl.) G. Lister (ранее вид был известен из Англии, Дании, Италии, Японии, Индии), *Perichaena brevifila*

Таблица 1

Распределение выявленных видов миксомицетов в зональных и интразональных сообществах равнинной территории юга Западной Сибири

Вид	Зональные биотопы			Интразональные биотопы	
	A	B	C	D	E
1	2	3	4	5	6
Arcyria affinis Rostaf.			+		
A. cinerea (Bull.) Pers.	+	+	+	+	+
A. denudata (L.) Wettst.			+	+	
A. ferruginea Saut.				+	
A. helvetica (Meyl.) H. Neubert, Nowotny et K. Baumann	+		+		
A. incarnata (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	+	+	+	+	
A. insignis Kalchbr. et Cooke			+	+	
A. major (G. Lister) Ing			+		
A. minuta Buchet	+	+	+	+	+
A. obvelata (Oeder) Onsberg	+	+	+	+	
A. occidentalis (T. Macbr.) G. Lister				+	
A. oerstedii Rostaf.		+	+		
A. pomiformis (Leers) Rostaf.	+	+	+	+	
A. stipata (Schwein.) Lister	+		+	+	
A. versicolor W. Phillips				+	
Arcyodes incarnata (Alb. et Schwein.) O.F. Cook				+	+
Badhamia affinis Rostaf.	+				
B. foliicola Lister	+			+	
B. macrocarpa (Ces.) Rostaf.				+	+
B. melanospora Speg.		+			
B. nitens Berk.					+
B. panicea (Fr.) Rostaf.			+		
B. utricularis (Bull.) Berk.				+	
Calomyxa metallica (Berk.) Nieuwl.	+	+	+	+	+
Ceratiomyxa fruticulosa (O.F. Mull.) T. Macbr.	+	+	+	+	+
Clastoderma debaryanum A. Blytt			+	+	
Collaria arcyrionema (Rostaf.) Nann.- Bremek. ex Lado			+	+	
C. lurida (Lister) Nann.-Bremek.				+	
C. rubens (Lister) Nann.-Bremek.			+		
Comatricha elegans (Racib.) G. Lister		+			
C. ellae Hork.	+	+		+	
C. laxa Rostaf.	+	+	+		+
C. nigra (Pers. ex J.F. Gmel.) J. Schrot.	+	+	+	+	+
C. tenerrima (M.A. Curtis) G. Lister				+	+
Craterium aureum (Schumach.) Rostaf.		+			
C. leucocephalum (Pers. ex J.F. Gmel.) Ditmar			+	+	
C. minutum (Leers) Fr.	+	+			
Cribraria argillacea (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.			+		
C. aurantiaca Schrad.	+	+			
C. cancellata (Batsch) Nann.-Bremek.	+	+	+		
C. intricata Schrad.			+	+	
C. languescens Rex	+	+			
C. microcarpa (Schrad.) Pers.			+		
C. minutissima Schwein.		+	+		
C. purpurea Schrad.				+	
C. rufa (Roth) Rostaf.	+		+		
C. tenella Schrad.	+				
C. violacea Rex			+	+	+
Dianema nivale (Meyl.) G. Lister					+
D. deplanatum Fr.			+		
D. effusum (Schwein.) Morgan	+		+	+	

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6
D. evelinae (Meyl.) Kowalski			+		
D. globosum Pers.					+
D. hemisphaericum (Bull.) Hornem.				+	+
D. radiatum (L.) Morgan				+	
Didymium anellus Morgan		+			+
D. annulisporum H.W. Keller et Schokn.		+			+
D. clavus (Alb. et Schwein.) Rabenh.				+	
D. comatum (Lister) Nann.-Bremek.			+	+	
D. difforme (Pers.) Gray	+				+
D. dubium Rostaf.			+	+	+
D. iridis (Ditmar) Fr.			+	+	+
D. melanospermum (Pers.) T. Macbr.				+	
D. minus (Lister) Morgan				+	
D. nigripes (Link) Fr.		+	+	+	
D. ochroideum G. Lister			+	+	
D. perforatum Yamash.		+			
D. quitense (Pat.) Torrend	+				
D. squamulosum (Alb. et Schwein.) Fr.	+	+	+	+	+
Echinostelium apitectum K.D. Whitney	+	+	+	+	+
E. brooksii K.D. Whitney	+		+	+	
E. cribrarioides Alexop.					+
E. fragile Nann.-Bremek.	+				+
E. minutum de Bary	+	+	+	+	+
Enerthenema papillatum (Pers.) Rostaf.		+	+	+	+
Fuligo leviderma H. Neubert, Nowotny et K. Baumann	+		+	+	
F. licentii Buchet			+		
F. luteonitens L.G. Krieglst. et Nowotny				+	
F. muscorum Alb. et Schwein.				+	
F. septica (L.) F.H. Wigg.	+		+	+	+
Hemitrichia abietina (Wigand) G. Lister				+	
H. calyculata (Speg.) M.L. Farr	+		+	+	
H. clavata (Pers.) Rostaf.	+	+	+	+	
H. imperialis G. Lister	+		+	+	
H. leiotricha (Lister) G. Lister					+
H. pardina (Minakata) Ing	+	+	+	+	+
H. serpula (Scop.) Rostaf. ex Lister	+	+	+	+	+
Lamproderma arcyrioides (Sommerf.) Rostaf.				+	
L. columbinum (Pers.) Rostaf.				+	
L. scintillans (Berk. et Broome) Morgan	+	+	+	+	+
Leocarpus fragilis (Dicks.) Rostaf.	+	+	+	+	
Lepidoderma trevelyanii (Grev.) Poulain et Mar. Mey.				+	
Leptoderma iridescens G. Lister		+			
Licea belmontiana Nann.-Bremek.					+
Licea biforis Morgan	+		+	+	+
L. kleistobolus G.W. Martin	+	+	+	+	+
L. operculata (Wingate) G.W. Martin	+		+	+	
L. parasitica (Zukal) G.W. Martin		+	+	+	
L. pedicellata (H.C. Gilbert) H.C. Gilbert					+
L. pusilla Schrad.					+
L. tenera E. Jahn	+				+
L. testudinacea Nann.-Bremek.			+		+
L. variabilis Schrad.			+		+
Lycogala epidendrum (L.) Fr.	+	+	+	+	+
L. flavofuscum (Ehrenb.) Rostaf.			+		
Metatrichia floriformis (Schwein.) Nann.-Bremek.				+	
M. vesparia (Batsch) Nann.-Bremek. ex G.W. Martin et Alexop.	+		+	+	+
Mucilago crustacea F.H. Wigg.	+	+	+	+	

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6
Oligonema schweinitzii (Berk.) G.W. Martin					+
Paradiacheopsis fimbriata (G. Lister et Cran) Hertel ex Nann.-Bremek.	+	+	+	+	
P. rigida (Brandza) Nann.-Bremek.		+	+	+	+
P. solitaria (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek.	+	+	+	+	
Perichaena brevifila T.E. Brooks et H.W. Keller					+
P. chrysosperma (Curr.) Lister			+	+	+
P. corticalis (Batsch) Rostaf.	+		+	+	+
P. depressa Lib.	+	+	+	+	+
P. liceoides Rostaf.					+
P. pedata (Lister et G. Lister) Lister ex E. Jahn				+	
P. vermicularis (Schwein.) Rostaf.		+	+	+	+
Physarum album (Bull.) Chevall.	+	+	+	+	+
Ph. auriscalpium Cooke				+	
Ph. bethelii T. Macbr. ex G. Lister		+	+		
Ph. bitectum G. Lister				+	
Ph. bivalve Pers.	+	+			+
Ph. braunianum de Bary				+	
Ph. cinereum (Batsch) Pers.	+	+	+		+
Ph. conglomeratum (Fr.) Rostaf.			+		
Ph. compressum Alb. et Schwein.	+			+	+
Ph. crateriforme Petch			+	+	+
Ph. contextum (Pers.) Pers.			+	+	
Ph. decipiens M.A. Curtis	+	+	+	+	+
Ph. diderma Rostaf.				+	+
Ph. dispersum Nann.-Bremek. et Y. Yamam.				+	
Ph. didermoides (Pers.) Rostaf.				+	+
Ph. flavicomum Berk.	+	+			
Ph. globuliferum (Bull.) Pers.	+		+	+	+
Ph. gyrosum Rostaf.			+		+
Ph. javanicum Racib.				+	
Ph. lateritium (Berk. et Ravenel) Morgan			+	+	
Ph. leucopus Link				+	
Ph. leucophaeum Fr.			+	+	+
Ph. mutabile (Rostaf.) G. Lister				+	
Ph. nigripodum Nann.-Bremek. et Y. Yamam.				+	
Ph. notabile T. Macbr.	+		+	+	+
Ph. nudum T. Macbr.					+
Ph. psittacinum Ditmar		+		+	
Ph. straminipes Lister					+
Ph. sulphureum Alb. et Schwein.			+		
Ph. viride (Bull.) Pers.	+	+	+		
Ph. vernum Sommerf.		+	+	+	
Protophysarum phloiogenum M. Blackw. et Alexop.	+				
Reticularia jurana Meyl.				+	
R. lycoperdon Bull.			+	+	+
R. splendens Morgan			+	+	
Stemonaria irregularis (Rex) Nann.-Bremek., R. Sharma et Y. Yamam.	+	+	+	+	
S. nannengae (T.N. Lakh et K.G. Mukerji) Nann-Bremek, R. Sharma et Y. Yamam.			+		
Stemonitis axifera (Bull.) T. Macbr.	+	+	+	+	+
S. fusca Roth	+		+	+	+
S. herbatica Peck	+	+	+	+	
S. inconspicua Nann.-Bremek.			+		
S. smithii T. Macbr.	+			+	
S. splendens Rostaf.	+			+	+
Stemonitopsis amoena (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek.			+		
S. gracilis (G. Lister) Nann.-Bremek.	+		+	+	
S. typhina (F.H. Wigg.) Nann.-Bremek.	+		+	+	

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6
Symphytocarpus amaurochaetoides Nann.-Bremek.		+		+	+
S. flaccidus (Lister) Ing et Nann.-Bremek.	+	+		+	
Trichia botrytis (J.F. Gmel.) Pers.				+	
T. contorta var. *karstenii* (Rostaf.) Ing				+	+
T. decipiens (Pers.) T. Macbr.	+		+	+	
T. favoginea (Batsch) Pers.	+		+	+	
T. flavicoma (Lister) Ing				+	
T. persimilis P. Karst.			+	+	
T. scabra Rostaf.	+		+	+	+
T. subfusca Rex				+	
T. varia (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	+		+	+	+
Tubulifera arachnoidea Jacq.	+	+	+	+	
Willkommlangea reticulata (Alb. et Schwein.) Kuntze			+		+

T.E. Brooks et H.W. Keller (ранее вид был известен из Казахстана, США, Японии).

На примере сообществ тундры, степей и пустынь ранее рядом авторов было показано, что интразональные сообщества играют значительную роль в обогащении видового разнообразия миксомицетов (Землянская, 2000, 2003; Новожилов, 2005). В частности, отмечено, что в тундре миксомицеты проникают далеко на север, используя кустарниковые сообщества вдоль ручьев и речек, где они обитают на опаде и гнилых ветках. В степной и пустынной зонах лесные виды, обитающие на гнилой древесине и опаде, проникают далеко на юг по балкам, оврагам и пойменным лесам.

Благодаря наличию в жизненном цикле миксомицетов покоящихся стадий (микроцист, склероциев) проявляется определенная устойчивость многих видов слизевиков к пессимальным условиям среды. Лесные и таежные виды, обитающие на гнилой древесине и опаде лиственных и хвойных пород деревьев, в лесостепной зоне развиваются в растительных сообществах балок, хотя имеют там более низкое обилие, чем в типичных лесных регионах. Например, отмеченные в лесостепной зоне виды рода *Arcyria*: *A. helvetica*, *A. ferruginea*, *A. occidentalis*, *A. oerstedii*, преимущественно предпочитают кору хвойных пород деревьев и максимального обилия достигают в таежных регионах. Таким образом, обеднения видового состава миксомицетов в целом в лесостепной зоне не происходит, это показывает индекс альфа-разнообразия (индекс Шеннона), который для этого региона довольно высок (4.3). Значения этого показателя сопоставимы с таковыми для миксомицетов таежных регионов, например, заповедника "Столбы", где значение индекса Шеннона составляет 4.0. Большое видовое разнообразие миксомицетов связано с тем, что территория лесостепи находится на стыке двух природных зон – степи и леса, что позволяет типичным лесным видам заходить в регион и развиваться в балках, где условия микроклимата и наличие разнообразных пород деревьев, включая осину, частично повторяют условия микроместообитаний лесных регионов. Степные и пустынные виды, в свою очередь, могут проникать в фитоценозы сухих сосновых лесов, где формируют устойчивые популяции. Также высокое видовое разнообразие лесостепной зоны, возможно, объясняется проникновением отдельных видов миксомицетов из соседних природных зон по "водным коридорам". В ходе исследований отмечено, что в поймах рек могут встречаться виды слизевиков, характерные для степных регионов: *Perichaena liceoides, Physarum compressum* и *Ph. straminipes*. Предполагается, что пропагулы данных видов могли быть перенесены водными течениями с остепненных участков лесостепной зоны при разливах рек.

Исследования показали, что на изученной территории наибольшим таксономическим богатством миксомицетов обладают интразональные сообщества, в которых выявлено 142 вида из 6 порядков, 12 семейств и 36 родов. В зональных сообществах определено 129 видов слизевиков из 6 порядков, 12 семейств и 33 родов.

Большое число видов миксомицетов в интразональных растительных сообществах объясняется изменением характера увлажнения и увеличением доступных типов субстратов. Преобладание лиственных пород деревьев и достаточное увлажнение создают благоприятные условия для развития видов миксомицетов из таких крупных порядков, как *Physarales* и *Trichiales*. В изученных зональных сообществах основным эдификатором во всех группах ассоциаций выступает сосна – *Pinus sylvestris* L. В сухих сосновых лесах, где большинство доступных субстратов – это опавшая хвоя, шишки, кора и гнилая древесина сосны со значением pH от 5.7 до 6.1, преимущество получают ацидотолерантные виды слизевиков из порядка *Stemonitales*. Но обеднения видового состава миксомицетов для зонального элемента не происходит, так как достаточно большие площади заняты смешанными лесами с участием в древесном пологе березы –

Таблица 2

Таксономические пропорции миксомицетов зональных и интразональных сообществ равнинной территории юга Западной Сибири

Таксономические категории	Зональные биотопы			Интразональные биотопы	
	A	B	C	D	E
Число порядков	6	6	6	6	6
Число семейств	11	11	12	12	11
Число родов	27	25	31	33	27
Число видов	72	57	101	117	70
Среднее число видов в семействе	6.5	5.4	8.4	9.8	6.4
Среднее число родов в семействе	2.5	2.3	2.6	2.8	2.5
Среднее число видов в роде	2.7	2.3	3.4	3.6	2.6
Индекс специфичности видового состава	0.05	0.07	0.15	0.23	0.18

Betula pendula Roth. Например, таксономическое разнообразие миксомицетов березово-сосновых лесов практически не уступает таковым закустаренных сообществ балок (табл. 2).

Также для сравнения систематического разнообразия применялись "пропорции флоры": среднее число видов, среднее число родов в семействе и среднее число видов в роде. Исследование показало, что наибольшие значения этих показателей отмечены для миксомицетов березово-соснового леса правобережной части Верхнего Приобья и закустаренных сообществ балок (см. табл. 2).

На таксономическое и видовое богатство миксомицетов наибольшее влияние оказывает наличие разнообразных древесных пород растений, древесина, кора, листовой и хвойный опад которых выступает субстратом. Следует отметить, что доминантами в древесном ярусе березово-соснового леса правобережной части Верхнего Приобья выступают сосна и береза, в закустаренных сообществах балок в большом количестве присутствуют сосна, береза, осина, тогда как в изученных пойменных биотопах основной эдификатор – ива, а в ленточных борах и сухих сосновых лесах правобережной части Верхнего Приобья – сосна. Таким образом, чем богаче древесный состав изучаемого района, тем выше видовое разнообразие слизевиков.

Наибольшее число уникальных видов миксомицетов выделено в закустаренных сообществах балок, где индекс специфичности составляет 0.23 (доля видов миксомицетов, выявленных только в закустаренных сообществах балок от всех видов, найденных в зональных и интразональных сообществах равнинной территории юга Западной Сибири). Наименьшее число специфичных видов миксомицетов отмечено для ленточного бора и сухого соснового леса правобережной части Верхнего Приобья (см. табл. 2).

Значение индекса Симпсона понижается в ряду: сосновый лес → березово-сосновый лес → закустаренные сообщества балок, а значение индекса Шеннона, напротив, возрастает. Это еще раз подтверждает, что микроклиматические условия в данных сообществах и наличие подходящих субстратов являются оптимальными для наибольшего числа видов слизевиков, тогда как в сообществах ленточных боров и в сообществах пойменных биотопов развиваются маловидовые комплексы миксомицетов, но с большей долей видов – доминантов (рис. 1).

В динамике таксономической структуры миксомицетов показательны изменения пропорции некото-

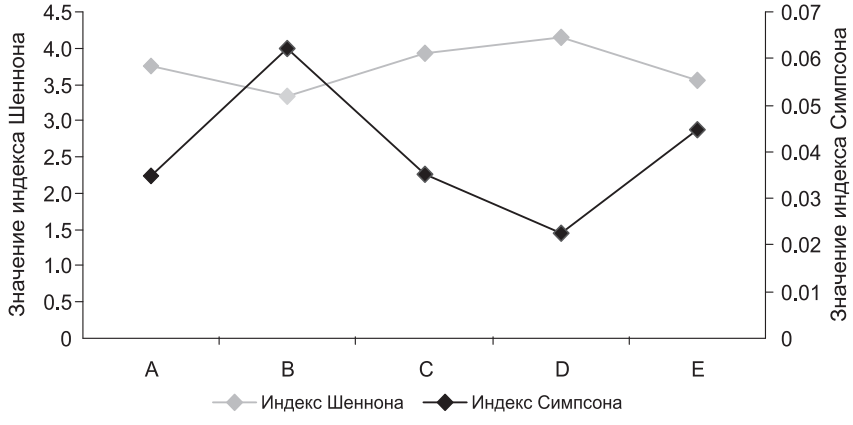


Рис. 1. Динамика видового разнообразия миксомицетов зональных и интразональных биотопов.

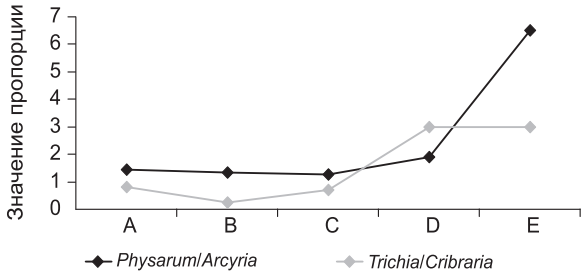


Рис. 2. Пропорции родов в динамике изменения таксономической структуры миксомицетов для различных зональных и интразональных сообществ.

рых крупных родов, например, пропорция *Physarum*/*Arcyria* и *Trichia*/*Cribraria*. Пропорции выбраны с учетом субстратных предпочтений представителей данных таксонов. Так, например, представители рода *Arcyria* и *Cribraria* чаще всего в районе исследования развиваются на коре и гнилой древесине хвойных пород деревьев, тогда как виды рода *Trichia* предпочитают гнилую древесину лиственных пород деревьев и достаточно чувствительны к характеру увлажнения. Таким образом, наибольшее количество видов родов *Cribraria*, *Arcyria* встречается в лесной зоне, где распространены хвойные породы деревьев. Представители рода *Physarum* в равной степени освоили все типы субстратов: подстилку, гнилую древесину, кору живых деревьев, кустарников, полукустарников и полукустарничков, помет растительноядных животных. Споротека плодовых тел у видов данного таксона покрыта кристаллами, хлопьями, иногда плотной корочкой извести, что также благоприятствует развитию спорофоров даже в засушливых регионах.

В связи с динамикой эдафических факторов и характера увлажнения в интразональных сообществах равнинной территории юга Западной Сибири меняется видовой состав древесной растительности, что в свою очередь ведет к снижению роли рода *Arcyria* и *Cribraria* в интразональных сообществах за счет увеличения значения родов *Physarum* и *Trichia* (рис. 2).

ВЫВОДЫ

Ранее отмечалось, что интразональные сообщества отражают в себе черты и закономерности той природной зоны, через которую они проходят, но при этом отличаются более высоким таксономическим разнообразием (Чернов, 1975). Исследования показали, что для интразональных сообществ равнинной территории юга Западной Сибири характерно более высокое таксономическое разнообразие, чем для зональных сообществ, что связано с оптимальными микроклиматическими условиями, создающимися в балках, и наличием разнообразных субстратов за счет увеличения видового состава древесной растительности. Что касается пойменных интразональных сообществ, то здесь таксономическое разнообразие миксомицетов повышается за счет возможного проникновения некоторых видов слизевиков "по водным коридорам" из близлежащих регионов. В настоящее время для подтверждения этой гипотезы и возможности гидрохории у данной группы организмов проводятся специальные исследования в пойменных биотопах юга Западной Сибири.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проект № 12-04-31262 мол_а.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В.И. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы, его определяющие. Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 162–171.

Власенко А.В. Миксомицеты (*Myxomycetes*) сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья: Дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 2010. 178 с.

Власенко А.В., Новожилов Ю.К. Редкие и новые виды миксомицетов (*Myxomycetes*) России из сосновых лесов правобережья Верхнего Приобья // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44, вып. 2. С. 99–108.

Власенко А.В., Новожилов Ю.К. Фенологические особенности миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья // Раст. мир Азиатской России. 2011а. № 2. С. 3–8.

Власенко А.В., Новожилов Ю.К. Миксомицеты сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья // Микология и фитопатология. 2011б. Т. 45, вып. 6. С. 465–477.

Власенко А.В., Новожилов Ю.К. Таксономическая структура биоты миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья // Там же. 2011в. Т. 45, вып. 6. С. 478–488.

Власенко А.В., Новожилов Ю.К., Власенко В.А., Щепин О.Н., Морозова Ю.А., Никитина А.М. Видовое разнообразие и субстратная приуроченность миксомицетов (*Myxomycetes*) ленточных боров Алтайского края // Вестн. НГУ: Сер. Биол., клин. медицина. 2013. Т. 11, вып. 1. С. 99–104.

Землянская И.В. Миксомицеты (*Myxomycetes*) интразональных сообществ степей Нижнего Поволжья // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. СПб., 2000. С. 125–128.

Землянская И.В. Миксомицеты степей и пустынь Нижнего Поволжья: Дис. … канд. биол. наук. Волгоград; СПб., 2003. 213 с.

Новожилов Ю.К. Определитель грибов России. Отдел Слизевики. Класс Миксомицеты. СПб., 1993. Вып. 1. 288 с.

Новожилов Ю.К. Миксомицеты (класс *Myxomycetes*) России: таксономический состав, экология, география: Дис. … д-ра биол. наук. СПб., 2005. 377 с.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Hernandez-Crespo J.C., Lado C. An on-line nomenclatural information sytem of Eumycetozoa // URL: http://www.nomen.eumycetozoa.com (дата обращения: 20.09.2012).

Kirk P.M., Ansell A.E. Authors of fungal names. A list of authors of scientific names of fungi, with recommended standard forms of their names, including abbreviations: Index of Fungi supplement. C.A.B. International. Wallingford, 1992. 95 p.

Lado C. Nomenmyx. A nomenclatural taxabase of *Myxomycetes*. Cuadernos de trabajo de Flora Micológica Ibérica. Madrid, 2001. V. 16. 221 p.

Magurran A.E. Ecological diversity and its measurement. London, 1988. 179 p.

Magurran A.E. Measuring biological diversity. Malden: Massachusetts, 2004. 256 p.

Martin G.W., Alexopoulos C.J. The Myxomycetes. Iowa City: Univ. of Iowa Press, 1969. 561 p.

Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana, 1963. 117 p.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 12–54 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 582.29(571.1+574.42+517.3)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛИХЕНОБИОТЫ АЛТАЕ-САЯНСКОГО ЭКОРЕГИОНА

Н.В. Седельникова

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

Исследовано распределение видов лихенобиоты Алтае-Саянского экорегиона в пределах Алтайского и Красноярского краев, Кемеровской и Новосибирской областей, Республик Алтай, Хакасия и Тыва, Казахстана и Монголии, уровень разнообразия которых на настоящий момент достиг 1805 видов из 326 родов. Впервые приведены видовые списки лихенобиот для семи крупнейших регионов Южной Сибири.

Ключевые слова*: распределение, лишайник, лихенобиота, род, вид, Алтае-Саянский экологический регион.*

SPECIES DIVERSITY OF LICHEN BIOTA OF THE ALTAI-SAYAN ECOLOGICAL REGION

N.V. Sedelnikova

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

The distribution of the species of the Altai-Sayan lichen biota was studies within the boundaries of the Altai and Krasnoyarsk territories, Kemerovo and Novosibirsk Regions, the Republics of Altai, Khakasia and Tyva, Kazakhstan, Mongolia. At present, the level of the diversity achieves 1805 species from 326 genera. For the first time, the species lists of the lichen biota for the seven largest regions of the Southern Siberia are presented.

Key words*: distribution, lichen, lichen biota, genera, species, Altai-Sayan Ecological Region.*

Изучение биологического разнообразия Алтае-Саянского экорегиона, отнесенного экспертами WWF к одному из 200 центров концентрации биоразнообразия на земном шаре, сохранение которого расценивается как гарант стабильности среды обитания человека, посвящено в данной работе лишайникам, являющимся неотъемлемым компонентом экосистем. Предлагаемая статья продолжает серию публикаций по Алтае-Саянскому региону, в том числе и публикацию автора в Сибирском экологическом журнале (Седельникова, 2008а), в которой в силу ограничения объема был дан только семейственный спектр по выделенным территориям Алтае-Саянской горной области. Как отмечалось ранее (Седельникова, 2008а), в границах Алтае-Саянского экорегиона биоразнообразие лишайников оценивается, вслед за авторами монографии, вышедшей в 2003 г. под ред. профессора А.Н. Куприянова и посвященной разнообразию высших сосудистых растений и позвоночных животных, в пределах семи ландшафтных областей: Алтайской, Кузнецко-Салаирской, Саянской, Тувинской, Монгольской и Казахстанского Алтая, Долины Великих Озер и Хубсугульской впадины (Биологическое разнообразие…, 2003). В отличие от вышеупомянутой монографии, в которой авторы фиксируют присутствие-отсутствие вида в восьми регионах: Алтайском крае, Кемеровской области, Красноярском крае, Республике Алтай, Казахстане, Монголии, Республике Тыва и Республике Хакасия, в данной работе оценивается присутствие видов лишайников и на Салаирском кряже, расположенном преимущественно на территории Новосибирской области и частично в Алтайском крае и Кемеровской области и являющемся неотъемлемой частью региона.

Не останавливаясь на истории ботанических исследований Алтае-Саянского экорегиона, позволю себе подчеркнуть, что лишайникам по сравнению с цветковыми растениями уделялось очень мало внимания, а по некоторых его ландшафтным областям до середины 60-х годов прошлого столетия сведения отсутствовали совсем. Отмечая специальные лихенологические исследования в этом регионе, нашедшие отражение в ряде работ А.А. Еленкина (1901, 1902, 1903а,б, 1904а,б, 1906–1911), а также В.П. Савича (1936) и Г.А. Рассадиной (1940, 1961), следует указать, что наиболее крупные списки, опубликованные ими по Восточному Саяну, содержали 45, 47 и 66 видов, а по Алтаю (Рассадина, 1940) – 146 видов. По Западному Саяну на основании опубликованных данных С.В. Кравчук (1973а,б) общее число достигло 135 ви-

© Н.В. Седельникова, 2013

Видовой состав лихенобиоты Алтае-Саянского экорегиона

Вид и подвид	Число видов									
	Для всего экорегиона	АК	КО	НО	КК	АЛТ	КЗ	МН	РТ	РХ
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Abrothallus De Not.	4									
Abrothallus bertianus De Not.						+			+	+
Abrothallus caerulescens Kotte						+			+	
Abrothallus parmeliarum (Sommerf.) Arnold		+	+	+	+	+			+	+
Abrothallus peyritschii (Stein) Kotte				+		+				
Absconditella Vězda	2									
Absconditella annexa (Arnold) Vězda						+				
Absconditella delutula (Nyl.) Coppins et H. Kilias				+		+				+
Acarospora A. Massal.	65									
Acarospora anomala H. Magn.		+	+	+	+	+			+	
Acarospora assimulans Vain.				+		+		+		
Acarospora atrata Hue		+	+		+	+	+	+	+	+
Acarospora badiofusca (Nyl.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Acarospora bicolor Vain.						+				
Acarospora bohlinii H. Magn.					+	+	+	+	+	+
Acarospora bornmuelleri J. Steiner						+		+		
Acarospora brevilobata H. Magn.					+	+		+	+	+
Acarospora bullata Anzi					+	+		+		
Acarospora cervina A. Massal.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Acarospora cinereoalba (Fink) H. Magn.					+	+		+	+	+
Acarospora compacta H. Magn.		+	+	+	+	+		+	+	+
Acarospora discreta (Ach.) Arnold		+	+	+	+	+			+	
Acarospora frigidodeserticola N.S. Golubk.						+		+		
Acarospora fulva N.S. Golubk.		+	+		+	+		+	+	+
Acarospora fusca de Lesd.					+	+				
Acarospora fuscata (Schrad.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Acarospora fuscohepatica (Nyl.) Hue					+	+		+		
Acarospora gallica H. Magn.						+				
Acarospora glaucocarpa (Ach.) Körb.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Acarospora glypholecioides H. Magn.			+		+	+			+	
Acarospora heppii (Naegeli ex Hepp) Naegeli		+	+	+	+	+	+			
Acarospora heufleriana Körb.					+	+		+	+	
Acarospora hilaris (Dufour) Hue						+			+	
Acarospora hospitans H. Magn.					+	+			+	+
Acarospora impressula Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Acarospora inaequalis H. Magn.			+	+		+			+	+
Acarospora insolata H. Magn.			+		+	+			+	+
Acarospora invadens H. Magn.		+	+	+	+	+			+	+
Acarospora irregularis H. Magn.			+	+		+			+	+
Acarospora jenisejensis H. Magn.		+	+	+	+	+		+	+	+
Acarospora macrospora (Hepp) A. Massal ex Bagl. var. *macrospora*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Acarospora macrospora (Hepp) A. Massal ex Bagl. var. *murorum* Anzi			+	+	+	+			+	+
Acarospora melaplaca (Nyl.) Arnold								+		
Acarospora moenium (Vain.) Räsänen			+	+	+	+	+			
Acarospora molybdina (Wahlenb.) A. Massal.			+		+	+			+	+
Acarospora nevadensis H. Magn.			+	+	+	+		+		
Acarospora nitrophila H. Magn.			+	+	+	+		+	+	+
Acarospora oligospora (Nyl.) Arnold		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Acarospora peliscypha Th. Fr.			+		+	+			+	+
Acarospora peltastica Zahlbr.								+		
Acarospora picea H. Magn.			+		+	+	+	+		
Acarospora reagens Zahlbr.						+			+	

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Acarospora rosulata (Th. Fr.) H. Magn.						+			+	
Acarospora rufa (Vain.) H. Magn.			+		+	+		+	+	
Acarospora rugulosa Körb.					+	+			+	+
Acarospora sarcogynoides H. Magn.			+		+	+			+	
Acarospora scabrida Hedl. ex H. Magn.			+		+	+			+	+
Acarospora schleicheri (Ach.) A. Massal.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Acarospora schorica Vodop.			+		+	+				
Acarospora scyphulifera Vain.			+		+	+			+	+
Acarospora sibirica H. Magn.				+				+		+
Acarospora sinopica (Wahlenb.) Körb.		+				+				+
Acarospora smaragdula (Wahlenb.) A. Massal.			+		+	+			+	+
Acarospora stapfiana (Müll. Arg.) Hue			+		+	+	+	+	+	+
Acarospora strigata (Nyl.) Jatta		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Acarospora subpruinata J. Steiner					+	+		+	+	+
Acarospora sulphurata (Arnold) Arnold					+	+		+	+	+
Acarospora superans H. Magn.						+		+		
Acarospora suprasedens H. Magn.								+		
Acarospora umbilicata Bagl.			+	+	+	+				
Acarospora umbrina H. Magn.					+	+		+	+	+
Acarospora veronensis A. Massal.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Acarospora verruculosa H. Magn.			+		+	+	+	+	+	+
Acarospora versicolor Bagl. et Carestia			+	+	+	+			+	+
Acarospora xanthophana (Nyl.) Jatta					+	+			+	+
Acrocordia A. Massal.	1									
Acrocordia gemmata (Ach.) A. Massal.			+			+				
Adelolecia Hertel et Hafellner	2									
Adelolecia kolaënsis (Nyl.) Hertel et Rambold						+			+	
Adelolecia pilati (Hepp) Hertel et Hafellner		+	+		+	+	+		+	+
Agonimia Zahlbr.	1									
Agonimia gelatinosa (Ach.) Brand et Diederich			+		+	+			+	
Alectoria Ach.	3									
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.		+	+		+	+		+	+	+
Alectoria ochroleuca (Hoffm.) A. Massal.		+	+		+	+	+	+	+	+
Alectoria sarmentosa (Ach.) Ach. ssp. *sarmentosa*		+	+		+	+	+	+	+	+
Alectoria sarmentosa (Ach.) Ach. ssp. *vexillifera* (Nyl.) D. Hawksw.						+			+	+
Allantoparmelia (Vain.) Essl.	1									
Allantoparmelia alpicola (Th. Fr.) Essl.			+		+	+			+	+
Allocetraria Kurok. et M.J. Lai	2									
Allocetraria oakesiana (Tuck.) Randl. et Thell					+	+				+
Allocetraria stracheyi (C. Bab.) Kurok. et M.J. Lai			+		+	+		+	+	+
Amandinea M. Choisy ex Scheid. et H. Mayrhofer	4									
Amandinea cacuminum (Th. Fr.) H. Mayrhofer et Sheard			+		+	+			+	+
Amandinea coniops (Wahlenb.) M. Choisy ex Scheid. et H. Mayrhofer			+	+	+	+			+	+
Amandinea lecideina (H. Mayrhofer et Poelt) Scheid. et H. Mayrhofer			+	+	+	+			+	+
Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Scheid.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Amygdalaria Norman	3									
Amygdalaria elegantior (H. Magn.) Hertel et Brodo			+		+	+				+
Amygdalaria panaeola (Ach.) Hertel et Brodo			+		+	+	+		+	+
Amygdalaria pelobotryon (Wahlenb.) Norman			+		+	+	+		+	+
Anamylopsora Timdal	1									
Anamylopsora pulcherrima (Vain.) Timdal		+	+		+	+	+	+	+	+
Anaptychia Körb.	4									
Anaptychia bryorum Poelt		+	+		+	+			+	+
Anaptychia ciliaris (L.) Körb.						+	+			
Anaptychia desertorum (Rupr.) Poelt			+		+	+	+	+	+	
Anaptychia setifera (Mereschk.) Räsänen		+	+		+	+	+		+	

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Anema Nyl. ex Forssell	2									
Anema decipiens (A. Massal.) Forssell			+		+	+			+	+
Anema jenisejensis H. Magn.			+		+	+		+	+	+
Anisomeridium (Müll. Arg.) M. Choisy	1									
Anisomeridium biforme (Borrer) R.C. Harris			+	+	+	+				+
Arctomia Th. Fr.	2									
Arctomia delicatula Th. Fr.		+	+		+	+			+	+
Arctomia interfixa (Nyl.) Vain.					+	+				+
Arctoparmelia Hale	3									
Arctoparmelia centrifuga (L.) Hale		+	+		+	+	+	+	+	+
Arctoparmelia incurva (Pers.) Hale		+	+		+	+	+			+
Arctoparmelia separata (Th. Fr.) Hale		+	+		+	+		+	+	+
Arthonia Ach.	27									
Arthonia apatetica (A. Massal.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Arthonia arthonioides (Ach.) A.L. Sm.			+			+			+	+
Arthonia boreella (Vain.) Zahlbr.					+	+				+
Arthonia byssacea (Weigel) Almq.		+	+	+	+	+				
Arthonia caesia (Flot.) Arnold		+		+		+				
Arthonia cinereopruinosa Schaer.		+	+	+	+	+				+
Arthonia cinnabarina (DC.) Wallr.		+	+	+	+	+				
Arthonia didyma Körb.		+	+	+	+	+			+	+
Arthonia dispersa (Schrad.) Nyl.		+	+	+		+				
Arthonia dispuncta Nyl.			+	+	+	+				
Arthonia elegans auct. Brit.		+	+	+	+	+			+	+
Arthonia faginea Müll. Arg.				+	+	+				+
Arthonia helvola (Nyl.) Nyl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Arthonia hertelii (Calat., Barreno et V.J. Rico) Hafellner et V. John						+				
Arthonia incarnata Th. Fr. ex Almq.			+	+	+	+				
Arthonia lapidicola (Taylor) Branth et Rostr.			+			+				
Arthonia mediella Nyl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Arthonia patellulata Nyl.		+	+	+	+	+				+
Arthonia peltigerina (Almq.) H. Olivier		+				+				
Arthonia pruinata (Pers.) A.L. Sm.			+		+	+			+	+
Arthonia punctiformis Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Arthonia radiata (Pers.) Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Arthonia reniformis (Pers.) Röhl.		+		+	+	+				
Arthonia ruana A. Massal.		+	+	+	+	+				+
Arthonia spadicea Leight.		+	+	+	+	+			+	+
Arthonia tenellula Nyl.		+	+	+	+	+				
Arthonia vinosa Leight.			+	+	+	+				
Arthopyrenia A. Massal.	8									
Arthopyrenia analepta (Ach.) A. Massal.		+	+	+	+	+	+		+	+
Arthopyrenia cerasi (Schrad.) A. Massal.			+	+	+	+				
Arthopyrenia cinereopruinosa (Schaer.) A. Massal.			+	+	+	+	+		+	+
Arthopyrenia grisea (Schleich. ex Schaer.) Körb.		+	+	+	+	+	+			
Arthopyrenia humicola Vain.						+				
Arthopyrenia inconspiqua J. Lahm ap. Körb.						+				
Arthopyrenia laburni Arnold		+	+	+	+	+				
Arthopyrenia pithyophila Th. Fr. et Blomb.				+		+				+
Arthothelium A. Massal.	1									
Arthothelium spectabile Flot. et A. Massal.			+		+	+				
Arthrorhaphis Th. Fr.	3									
Arthrorhaphis alpina (Schaer.) R. Sant.		+	+		+	+				
Arthrorhaphis citrinella (Ach.) Poelt			+			+				
Arthrorhaphis vacillans Th. Fr. et Almq. ex Th. Fr.						+				

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Arthrosporum A. Massal.	1									
Arthrosporum populorum A. Massal.		+	+	+	+	+	+		+	+
Asahinea W.L. Culb. et C.F. Culb.	1									
Asahinea chrysantha (Tuck.) W.L. Culb. et C.F. Culb.			+		+	+		+	+	+
Aspicilia A. Massal.	69									
Aspicilia albomarginata de Lesd.			+		+	+				+
Aspicilia alboradiata (H. Magn.) Oxner						+			+	
Aspicilia aliena (Zahlbr.) Oxner						+				
Aspicilia aquatica Körb.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Aspicilia asiatica (H. Magn.) Oxner			+	+	+	+	+	+	+	+
Aspicilia aspera (Mereschk.) Tomin					+	+	+	+		
Aspicilia caesiocinerea (Nyl. ex Malbr.) Arnold			+	+	+	+	+	+	+	+
Aspicilia calcarea (L.) Mudd			+	+	+	+	+	+	+	+
Aspicilia candida (Anzi) Hue		+	+		+	+			+	+
Aspicilia changaica (Klem.) N.S. Golubk.								+	+	
Aspicilia cinerea (L.) Körb.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Aspicilia circularis (H. Magn.) Oxner					+	+				
Aspicilia contorta (Hoffm.) Kremp. ssp. *contorta*		+	+	+	+	+	+		+	+
Aspicilia contorta (Hoffm.) Kremp. ssp. *hoffmanniana* S. Ekman et Fröberg		+	+		+	+	+		+	+
Aspicilia corrugatula (Nyl.) Hale								+		
Aspicilia cupreogrisea (Th. Fr.) Hue			+		+	+				+
Aspicilia curvabilis (Nyl.) Hue			+	+	+	+				+
Aspicilia dendroplaca (H. Magn.) Oxner						+			+	
Aspicilia desertorum (Kremp.) Mereschk.			+		+	+	+	+	+	+
Aspicilia determinata (H. Magn.) N.S. Golubk.								+		
Aspicilia disserpens (Zahlbr.) Räsänen						+			+	
Aspicilia emiliae (Tomin) Oxner						+	+			
Aspicilia esculenta (Pall.) Flagey						+	+		+	
Aspicilia farinosa (Flörke) Arnold						+	+			
Aspicilia fruticulosa (Eversm.) Flagey					+	+	+		+	+
Aspicilia gibbosa (Ach.) Körb.			+	+	+	+			+	+
Aspicilia griseopallida (Vain.) Oxner			+			+				+
Aspicilia gyrodes (Nyl.) Hue						+				
Aspicilia hedinii (H. Magn.) Oxner						+		+		
Aspicilia henrici B. de Lesd.								+		
Aspicilia hispida Mereschk.			+		+	+	+		+	+
Aspicilia hyperboreorum (Zahlbr.) Oxner						+			+	
Aspicilia indissimilis (H. Magn.) Räsänen						+			+	
Aspicilia intermutans (Nyl.) Arnold			+		+	+			+	+
Aspicilia lacteola Oxner		+				+				
Aspicilia lacunosa Mereschk.						+	+	+		
Aspicilia laevata (Ach.) Arnold			+	+	+	+			+	+
Aspicilia laevatoides (H. Magn.) Oxner			+			+			+	
Aspicilia lapponica Hue		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Aspicilia lazarenkoi Oxner							+			
Aspicilia maculata (H. Magn.) Oxner		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Aspicilia mashiginensis (Zahlbr.) Oxner						+			+	
Aspicilia mastrucata (Wahlenb.) Th. Fr.			+		+	+	+		+	+
Aspicilia mikhnoi (Zahlbr.) Oxner			+		+	+			+	+
Aspicilia obscurata (Fr.) Arnold		+	+	+	+	+	+		+	+
Aspicilia pavimentas (Nyl.) Hue		+	+		+	+	+		+	+
Aspicilia pergibbosa (H. Magn.) Räsänen			+		+	+			+	+
Aspicilia perradiata (Nyl.) Hue			+		+	+		+	+	+
Aspicilia polychroma Anzi						+				
Aspicilia polychromoides (J. Steiner) Hue						+		+		
Aspicilia popovae Sedeln.									+	

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Aspicilia protuberans Räsänen			+	+		+				
Aspicilia recedens (Taylor) Arnold						+	+			+
Aspicilia reticulata Kremp.			+		+	+		+	+	+
Aspicilia rubiginosa (Rehm) Hue			+			+	+		+	+
Aspicilia schafeevii Tomin			+			+	+			
Aspicilia simoënsis Räsänen						+			+	+
Aspicilia subradians (Nyl.) Hue						+			+	
Aspicilia supertegens Arnold		+	+	+	+	+				+
Aspicilia szechenhyi (Vain.) Hue								+		
Aspicilia tjanschanica Oxner			+			+	+		+	
Aspicilia tominii Oxner			+		+	+	+			
Aspicilia tortuosa (H. Magn.) N.S. Golubk.						+		+		
Aspicilia transbaicalica Oxner		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Aspicilia vagans Oxner					+	+	+	+	+	
Aspicilia valpellinensis de Lesd.			+		+	+			+	+
Aspicilia verrucigera Hue			+	+	+	+	+	+	+	+
Aspicilia verruculifera (Oxner) N.S. Golubk.								+		
Aspicilia verruculosa Kremp.					+	+	+	+	+	+
Aspicilia virginea Hue						+				
Aspilidea Hafellner	1									
Aspilidea myrinii (Fr.) Hafellner			+	+	+	+			+	+
Bachmanniomyces D. Hawksw.	1									
Bachmanniomyces uncialicola (Zopf) D. Hawksw.									+	
Bacidia De Not.	19									
Bacidia bagliettoana (A. Massal. et De Not.) Jatta		+	+		+	+	+	+	+	+
Bacidia beckhausii Körb.			+		+	+				
Bacidia biatorina (Körb.) Vain.			+		+	+			+	+
Bacidia circumspecta (Nyl. ex Vain.) Malme		+	+	+	+	+			+	+
Bacidia friesiana (Hepp) Körb.		+	+	+	+	+	+		+	+
Bacidia hemipolia (Nyl.) Malme			+	+		+				
Bacidia herbarum (Stizenb.) Arnold			+	+	+	+			+	+
Bacidia igniarii (Nyl.) Oxner			+	+	+	+			+	
Bacidia illudens (Nyl.) Lynge					+	+			+	+
Bacidia incompta (Borrer ex Hook.) Anzi		+	+	+	+	+	+		+	+
Bacidia laurocerasi (Delise ex Duby) Zahlbr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Bacidia polychroa (Th. Fr.) Körb.		+	+	+	+	+				
Bacidia pulchra (Oxner) Oxner			+	+	+	+				
Bacidia rosella (Pers.) De Not.		+	+	+	+	+	+		+	+
Bacidia rubella (Hoffm.) A. Massal.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bacidia subincompta (Nyl.) Arnold		+	+	+	+	+			+	+
Bacidia trachona (Ach.) Lettau			+		+	+			+	+
Bacidia vermifera (Nyl.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bacidia zerovii Oxner						+				
Bacidina Vězda	5									
Bacidina arnoldiana (Körb.) V. Wirth et Vězda		+								
Bacidina assulata (Körb.) S. Ekman		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bacidina egenula (Nyl.) Vězda		+	+	+	+	+	+		+	+
Bacidina inundata (Fr.) Vězda		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bacidina phacodes (Körb.) Vězda			+		+	+				+
Baeomyces Pers.: Fr.	3									
Baeomyces carneus Flörke			+		+	+			+	+
Baeomyces placophyllus Ach.			+		+	+			+	+
Baeomyces rufus (Huds.) Rebent.		+	+		+	+	+	+	+	+
Bellemerea Hafellner et Cl. Roux	5									
Bellemerea alpina (Sommerf.) Clauzade et Cl. Roux.			+		+	+	+		+	+
Bellemerea cinereorufescens (Ach.) Clauzade et Cl. Roux			+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Bellemerea cupreoatra (Nyl.) Clauzade et Cl. Roux		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bellemerea diamarta (Ach.) Hafellner et Cl. Roux			+		+	+			+	+
Bellemerea subsorediza (Lynge) R. Sant.			+		+	+				+
Belonia Körb. ex Nyl.	1									
Belonia russula Körb. ex Nyl.						+				
Biatora Fr.	7									
Biatora chrysantha (Zahlbr.) Printzen		+								
Biatora cuprea (Sommerf.) Fr.			+	+		+	+		+	+
Biatora efflorescens (Hedl.) Räsänen			+	+	+	+			+	+
Biatora helvola Körb. ex Hellb.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Biatora ocelliformis (Nyl.) Arnold		+	+	+	+	+			+	+
Biatora subduplex (Nyl.) Räsänen ex Printzen						+			+	+
Biatora vernalis (L.) Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Biatorella De Not.	4									
Biatorella conspurcans Norman		+	+	+	+	+			+	+
Biatorella fossarum (Dufour ex Fr.) Th. Fr.			+		+	+				
Biatorella polyporina Vain.						+				
Biatorella sibirica Vain.					+	+			+	+
Brigantiaea Trevis.	1									
Brigantiaea fuscolutea (Dicks.) R. Sant.					+	+			+	+
Brodoa Goward	3									
Brodoa atrofusca (Schaer.) Goward						+			+	+
Brodoa intestiniformis (Vill.) Goward		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Brodoa oroarctica (Krog) Goward		+	+		+	+			+	+
Bryocaulon Kärnefelt	1									
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnefelt		+	+		+	+	+	+	+	+
Bryonora Poelt	2									
Bryonora castanea (Hepp) Poelt			+		+	+				+
Bryonora curvescens (Mudd) Poelt			+			+				
Bryoria Brodo et D. Hawksw.	16									
Bryoria bicolor (Ehrh.) Brodo et D. Hawksw.			+		+	+	+		+	+
Bryoria capillaris (Ach.) Brodo et D. Hawksw.		+	+		+	+			+	+
Bryoria carpatica (Motyka) N.S. Golubk.			+		+	+			+	+
Bryoria chalybeiformis (L.) Brodo et D. Hawksw.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bryoria fremontii (Tuck.) Brodo et D. Hawksw.		+	+	+	+	+			+	+
Bryoria furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bryoria fuscescens (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. var. *fuscescens*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bryoria fuscescens (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. var. *positiva* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.						+		+		+
Bryoria glabra (Motyka) Brodo et D. Hawksw.			+		+	+			+	+
Bryoria implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bryoria lanestris (Ach.) Brodo et D. Hawksw.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bryoria nadvornikiana (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bryoria nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.		+	+		+	+	+	+	+	+
Bryoria simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bryoria smithii (Du Rietz) Brodo et D. Hawksw.			+		+	+			+	+
Bryoria subcana (Nyl. ex Stizenb.) Brodo et D. Hawksw.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bryoria trichodes (Michx.) Brodo et D. Hawksw.			+		+	+		+		+
Buellia De Not.	27									
Buellia aethalea (Ach.) Th. Fr.			+	+	+	+			+	+
Buellia arnoldii Servit						+				
Buellia badia (Fr.) A. Massal.			+	+	+	+	+		+	+
Buellia centralis H. Magn.						+		+		
Buellia chloroleuca Körb.				+		+				
Buellia concinna Th. Fr.			+		+	+			+	+
Buellia disciformis (Fr.) Mudd		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Buellia dives (Th. Fr.) Th. Fr.						+			+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Buellia ectolechioides (Vain.) Erichsen		+	+	+	+	+			+	+
Buellia elegans Poelt			+		+	+			+	
Buellia epigaea (Pers.) Tuck.			+		+	+			+	+
Buellia erubescens Arnold		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Buellia geophila (Flörke ex Sommerf.) Lynge		+	+		+	+			+	+
Buellia griseovirens (Turner et Borrer ex Sm.) Almb.		+	+	+	+	+			+	+
Buellia hedinii H. Magn.			+		+	+	+	+	+	+
Buellia insignis (Naegeli ex Hepp) Körb.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Buellia jugorum (Arnold) Arnold			+	+	+	+	+		+	+
Buellia leptocline (Flot.) Körb.			+		+	+			+	
Buellia miriquidica Scheid.						+			+	+
Buellia mongolica H. Magn.								+		
Buellia mougeotii (Hepp) Lojka						+			+	
Buellia ocellata (Flot.) Körb.			+		+	+	+		+	+
Buellia papillata (Sommerf.) Tuck.			+		+	+		+	+	+
Buellia porphyrica (Arnold) Mong.		+	+		+	+	+		+	
Buellia sarcogynoides H. Magn.								+		
Buellia schaereri De Not.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Buellia stellulata (Taylor) Mudd			+		+	+				
Buellia triphragmioides Anzi		+	+	+	+	+	+		+	+
Byssoloma Trevis.	1									
Byssoloma subdiscordans (Nyl.) P. James						+				
Calicium Pers.	11									
Calicium abietinum Pers.		+	+	+	+	+	+		+	+
Calicium adaequatum Nyl.		+	+	+	+	+			+	+
Calicium adspersum Pers.		+	+	+	+	+			+	+
Calicium corynellum (Ach.) Ach.			+		+	+			+	+
Calicium denigratum (Vain.) Tibell		+	+	+		+			+	+
Calicium glaucellum Ach.		+	+	+	+	+			+	+
Calicium lenticulare Ach.				+		+				
Calicium parvum Tibell			+	+	+	+			+	+
Calicium salicinum Pers.		+	+	+	+	+	+		+	+
Calicium trabinellum (Ach.) Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Calicium viride Pers.		+	+	+	+	+			+	+
Caloplaca Th. Fr.	76									
Caloplaca alociza (A. Massal.) Mig.			+		+	+	+		+	+
Caloplaca ammiospila (Wahlenb.) H. Olivier		+	+		+	+		+	+	+
Caloplaca arenaria (Pers.) Müll. Arg.			+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca assigena (Arnold) Dalla Torre et Sarnth.		+	+	+	+	+			+	+
Caloplaca athroocarpa Anzi ap. Poelt								+		
Caloplaca atroflava (Turner) Mong.						+			+	+
Caloplaca aurantia (Pers.) Hellb.		+	+	+	+	+	+		+	+
Caloplaca biatorina (A. Massal.) J. Steiner		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca bicolor H. Magn.					+	+		+	+	
Caloplaca bohlinii H. Magn.			+		+	+	+	+	+	+
Caloplaca borealis (Vain.) Poelt						+			+	
Caloplaca brachyspora Mereschk.			+	+						
Caloplaca bullata (Müll. Arg.) Zahlbr.			+		+	+		+	+	
Caloplaca caesiorufa (Ach.) Flagey			+	+	+	+	+		+	+
Caloplaca caesiorufella (Nyl.) Zahlbr.						+			+	
Caloplaca castellana (Räsänen) Poelt						+			+	
Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca cerinella (Nyl.) Flagey		+	+	+	+	+			+	+
Caloplaca cerinelloides (Erichsen) Poelt		+	+			+				
Caloplaca chalybaea (Fr.) Müll. Arg.		+	+		+	+	+		+	+
Caloplaca chlorina (Flot.) H. Olivier		+	+	+	+	+			+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Caloplaca cirrochroa (Ach.) Th. Fr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Caloplaca citrina (Hoffm.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Caloplaca concilians (Nyl.) H. Olivier			+			+			+	+
Caloplaca congrediens (Nyl.) Zahlbr.								+		
Caloplaca conversa (Kremp.) Jatta			+		+	+			+	
Caloplaca coronata (Kremp. ex Körb.) J. Steiner			+		+	+			+	+
Caloplaca crenularia (With.) J.R. Laundon			+		+	+			+	+
Caloplaca decipiens (Arnold) Blomb. et Forssell			+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca diphyes (Nyl.) H. Olivier		+	+		+	+			+	+
Caloplaca diphyodes (Nyl.) Jatta			+	+	+	+			+	
Caloplaca dolomiticola (Hue) Zahlbr.						+				
Caloplaca epithallina Lynge		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca erythrocarpa (Pers.) Zwackh							+		+	+
Caloplaca exsecuta (Nyl.) Dalla Torre et Sarnth.		+	+		+	+			+	+
Caloplaca ferruginea (Huds.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca flavescens (Huds.) J.R. Laundon						+				+
Caloplaca flavorubescens (Huds.) J.R. Laundon		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca flavovirescens (Wulfen) Dalla Torre et Sarnth.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca granulosa (Müll. Arg.) Jatta			+	+	+	+			+	+
Caloplaca grimmiae (Nyl.) H. Olivier			+		+	+			+	+
Caloplaca haematites (St.-Amans) Zwackh		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca holocarpa (Hoffm. ex Ach.) Wade		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca irrubescens (Nyl.) Zahlbr.			+			+			+	+
Caloplaca jungermanniae (Vahl) Th. Fr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Caloplaca lactea (A. Massal.) Zahlbr.			+	+	+	+	+		+	+
Caloplaca leptocheila H. Magn.					+	+			+	+
Caloplaca lobulata (Flörke) Hellb.			+	+	+	+	+		+	+
Caloplaca marina (Wedd.) Zahlbr.						+				
Caloplaca necator Poelt et Clauzade								+		
Caloplaca nivalis (Körb.) Th. Fr.			+		+	+			+	
Caloplaca obscurella (J. Lahm ex Körb.) Th. Fr.			+	+	+	+	+		+	+
Caloplaca ochracea (Schaer.) Flagey						+				
Caloplaca ochromela (Vodop.) Sedeln.			+			+				
Caloplaca pellodella (Nyl.) Hasse				+						
Caloplaca phaeocarpella (Nyl.) Zahlbr.						+			+	
Caloplaca raesaenenii Bredk.			+		+	+			+	+
Caloplaca rubelliana (Ach.) Lojka			+		+	+	+			+
Caloplaca saxicola (Hoffm.) Nordin		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca saxifragarum Poelt						+			+	
Caloplaca schaereri (Flörke) Zahlbr.			+			+				
Caloplaca schoeferi Poelt								+		
Caloplaca scotoplaca (Nyl.) H. Magn.			+		+	+			+	+
Caloplaca sibirica H. Magn.						+			+	+
Caloplaca sinapisperma (Lam. et DC.) Maheu et Gillet			+		+	+		+	+	+
Caloplaca stillicidiorum (Vahl) Lynge		+	+		+	+	+	+	+	+
Caloplaca teicholyta (Ach.) J. Steiner			+		+	+	+		+	+
Caloplaca tetraspora (Nyl.) H. Olivier		+	+		+	+		+	+	+
Caloplaca tiroliensis Zahlbr.			+		+	+			+	+
Caloplaca tominii Savicz			+		+	+	+	+	+	+
Caloplaca trachyphylla (Tuck.) Zahlbr.			+		+	+	+	+	+	+
Caloplaca transcaspica (Nyl.) Zahlbr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Caloplaca variabilis (Pers.) Müll. Arg.		+	+	+	+	+		+	+	+
Caloplaca viridirufa (Ach.) Zahlbr.			+	+	+	+	+		+	+
Caloplaca vitellinula (Nyl.) H. Olivier		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caloplaca xantholyta (Nyl.) Jatta						+				

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Calvitimela Hafellner	3									
Calvitimela aglaea (Sommerf.) Hafellner		+	+		+	+		+	+	+
Calvitimela armeniaca (DC.) Hafellner		+	+		+	+	+	+	+	+
Calvitimela melaleuca (Sommerf.) R. Sant.			+			+				
Candelaria A. Massal.	1									
Candelaria concolor (Dicks.) Stein		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Candelariella Müll. Arg.	10									
Candelariella arctica (Körb.) R. Sant.			+	+	+	+			+	+
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Candelariella kansuensis H. Magn.			+		+	+		+	+	+
Candelariella kuusamoënsis Räsänen			+	+	+	+	+	+	+	+
Candelariella lutella (Vain.) Räsänen		+	+	+	+	+	+		+	+
Candelariella placodizans (Nyl.) H. Magn.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Candelariella reflexa (Nyl.) Lettau						+		+	+	+
Candelariella unilocularis (Elenkin) Nimis			+	+	+	+			+	+
Candelariella vitellina (Hoffm.) Müll. Arg.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Candelariella xanthostigma (Ach.) Lettau		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Candelina Poelt	1									
Candelina submexicana (de Lesd.) Poelt		+	+	+	+	+			+	
Carbonea (Hertel) Hertel	3									
Carbonea atronivea (Arnold) Hertel			+	+		+			+	+
Carbonea vitellinaria (Nyl.) Hertel						+				
Carbonea vorticosa (Flörke) Hertel		+	+	+	+	+	+		+	+
Catapyrenium Flot.	15									
Catapyrenium atrocinereum (H. Magn.) J.C. Wei								+		
Catapyrenium bohlinii (H. Magn.) N.S. Golubk.						+		+	+	
Catapyrenium cinereorufescens (Vain.) J.C. Wei								+		
Catapyrenium cinereum (Pers.) Körb.			+	+	+	+	+	+	+	+
Catapyrenium contumescens (Nyl.) Breuss								+		
Catapyrenium crustosum (H. Magn.) J.C. Wei								+		
Catapyrenium daedaleum (Kremp.) Stein			+		+	+			+	
Catapyrenium desertorum (Tomin) N.S. Golubk.			+	+	+	+	+	+	+	+
Catapyrenium imitans Breuss								+		
Catapyrenium inaequale (H. Magn.) J.C. Wei								+		
Catapyrenium krylovianum (Tomin) Breuss		+			+	+		+	+	
Catapyrenium minutum (H. Magn.) J.C. Wei								+		
Catapyrenium mongolicum (H. Magn.) J.C. Wei								+		
Catapyrenium perminutum (H. Magn.) J.C. Wei						+		+		
Catapyrenium sphaerosporum (de Lesd.) Sedeln.			+	+	+	+			+	
Catillaria A. Massal.	5									
Catillaria atomarioides (Müll. Arg.) H. Kilias			+			+			+	
Catillaria chalybeia (Borrer) A. Massal.			+	+	+	+			+	+
Catillaria lenticularis (Ach.) Th. Fr.			+	+	+	+	+		+	+
Catillaria minuta (A. Massal.) Lettau			+	+	+	+			+	+
Catillaria nigroclavata (Nyl.) Schuler		+	+	+	+	+			+	+
Catinaria Vain.	1									
Catinaria atropurpurea (Schaer.) Vězda et Poelt		+	+	+	+	+				
Catolechia Flot.	1									
Catolechia wahlenbergii (Ach.) Körb.					+	+				+
Cephalophysis (Hertel) H. Kilias	1									
Cephalophysis leucospila (Anzi) H. Kilias et Scheid.						+				
Cetraria Ach.	11									
Cetraria aculeata (Schreb.) Fr.			+		+	+	+	+	+	+
Cetraria ericetorum Opiz		+	+		+	+	+	+	+	+
Cetraria islandica (L.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cetraria laevigata Rass.		+	+		+	+	+	+	+	+
Cetraria microphylla Elenkin			+		+	+				+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Cetraria muricata (Ach.) Eckfeldt			+		+	+			+	+
Cetraria nigricans Nyl.			+		+	+				+
Cetraria odontella (Ach.) Ach.		+	+		+	+	+	+	+	+
Cetraria rassadinae T. Makryi						+				
Cetraria sepincola (Ehrh.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cetraria steppae (Savicz) Kärnefelt			+		+	+	+	+	+	+
Cetrariella Kärnefelt et Thell	2									
Cetrariella delisei (Bory ex Schaer.) Kärnefelt et Thell		+	+		+	+	+	+	+	+
Cetrariella fastigiata (Delise ex Nyl.) Kärnefelt et Thell			+			+				
Cetrelia W.L. Culb. et C.F. Culb.	4									
Cetrelia alaskana (Llano) W.L. Culb. et C.F. Culb.					+					
Cetrelia cetrarioides (Delise ex Duby) W.L. Culb. et C.F. Culb.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cetrelia collata (Nyl.) W.L. Culb. et C.F. Culb.			+		+	+				+
Cetrelia olivetorum (Nyl.) W.L. Culb. et C.F. Culb.			+			+		+		+
Chaenotheca Th. Fr.	11									
Chaenotheca brunneola (Ach.) Müll. Arg.			+	+	+	+	+		+	+
Chaenotheca chrysocephala (Turner ex Ach.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Chaenotheca cinerea (Pers.) Tibell			+		+	+				+
Chaenotheca ferruginea (Turner ex Sm.) Mig.		+	+	+	+	+	+		+	+
Chaenotheca furfuracea (L.) Tibell		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Chaenotheca gracilenta (Ach.) J.-E. Mattsson et Middelborg		+	+			+			+	+
Chaenotheca gracillima (Vain.) Tibell			+	+	+	+				+
Chaenotheca phaeocephala (Turner) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Chaenotheca sphaerocephala Nádv.						+			+	+
Chaenotheca stemonea (Ach.) Müll. Arg.		+	+	+	+	+	+		+	+
Chaenotheca trichialis (Ach.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Chaenothecopsis Vain.	11									
Chaenothecopsis consociata (Nádv.) A.F.W. Schmidt			+		+	+			+	+
Chaenothecopsis hospitans (Th. Fr.) Tibell		+			+				+	
Chaenothecopsis nana Tibell						+			+	+
Chaenothecopsis ochroleuca (Körb.) Tibell et K. Ryman			+		+	+			+	+
Chaenothecopsis pusilla (Ach.) A.F.W. Schmidt		+	+	+	+	+	+		+	+
Chaenothecopsis pusiola (Ach.) Vain.			+	+	+	+			+	+
Chaenothecopsis rubescens Vain.		+	+	+	+	+			+	+
Chaenothecopsis savonica (Räsänen) Tibell					+					
Chaenothecopsis vainioana (Nádv.) Tibell					+				+	
Chaenothecopsis viridialba (Kremp.) A.F.W. Schmidt		+	+	+	+	+	+		+	+
Chaenothecopsis viridireagens (Nádv.) A.F.W. Schmidt			+	+	+	+	+		+	+
Chromatochlamys Trevis.										
Chromatochlamys muscorum (Fr.) H. Mayrhofer et Poelt	1		+		+	+			+	+
Chrysothrix Mont.										
Chrysothrix candelaris (L.) J.R. Laundon	2	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Chrysothrix chlorina (Ach.) J.R. Laundon		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia Hill ex P. Browne	78									
Cladonia acuminata (Ach.) Norrl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia amaurocraea (Flörke) Schaer.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot. ssp. *arbuscula*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot. ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot. ssp. *squarrosa* (Wallr.) Ruoss						+			+	
Cladonia bacilliformis (Nyl.) Glück		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia bellidiflora (Ach.) Schaer.		+	+		+	+	+	+	+	+
Cladonia borealis S. Stenroos		+	+			+	+	+	+	+
Cladonia botrytes (K.G. Hagen) Willd.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia caespiticia (Pers.) Flörke		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia calycantha Delise ex Nyl.		+				+			+	
Cladonia cariosa (Ach.) Spreng.		+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Cladonia carneola (Fr.) Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia cenotea (Ach.) Schaer.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia cervicornis (Ach.) Flot.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia ciliata Stirt. f. *flavicans* (Flörke) Ahti et De Priest			+	+	+	+	+		+	+
Cladonia coccifera (L.) Willd.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia coniocraea (Flörke) Spreng.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia corallifera (Kunze) Nyl.							+			
Cladonia cornuta (L.) Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia crispata (Ach.) Flot.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia cryptochlorophaea Asahina			+		+	+			+	+
Cladonia cyanipes (Sommerf.) Nyl.		+	+		+	+			+	+
Cladonia decorticata (Flörke) Spreng.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia deformis (L.) Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia digitata (L.) Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia ecmocyna Leight.			+		+	+			+	+
Cladonia fimbriata (L.) Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia floerkeana (Fr.) Flörke		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia foliacea (Huds.) Willd.		+	+		+	+	+		+	+
Cladonia furcata (Huds.) Schrad.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia glauca Flörke		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia gracilis (L.) Willd. ssp. *gracilis*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia gracilis (L.) Willd. ssp. *elongata* (Wulfen) Vain.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia gracilis (L.) Willd. ssp. *turbinata* (Ach.) Ahti		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia grayi G. Merr. ex Sandst.			+	+	+	+	+		+	+
Cladonia humilis (With.) J.R. Laundon		+	+		+	+	+			+
Cladonia imbricarica Kristinsson						+	+		+	+
Cladonia incrassata Flörke		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia kanewskii Oxner					+	+			+	+
Cladonia libifera Savicz			+		+	+			+	+
Cladonia macilenta Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia macroceras (Delise) Hav.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia macrophylla (Schaer.) Stenh.			+		+	+	+		+	+
Cladonia macrophyllodes Nyl.		+	+		+	+	+		+	+
Cladonia magyarica Vain.				+		+				+
Cladonia maxima (Asahina) Ahti			+		+	+			+	+
Cladonia merochlorophaea Asahina			+		+	+				+
Cladonia metacorallifera Asahina						+	+		+	+
Cladonia mongolica Ahti		+	+			+		+	+	
Cladonia nipponica Asahina					+	+			+	+
Cladonia ochrochlora Flörke		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia parasitica (Hoffm.) Hoffm.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia peziziformis (With.) J.R. Laundon			+	+	+	+	+		+	+
Cladonia phyllophora Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia pleurota (Flörke) Schaer.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia pocillum (Ach.) Grognot		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia polycarpoides Nyl.			+		+	+			+	+
Cladonia polydactyla (Flörke) Spreng.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia portentosa (Dufour) Coem.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia pyxidata (L.) Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia ramulosa (With.) J.R. Laundon			+	+	+	+			+	+
Cladonia rangiferina (L.) F.H. Wigg.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia rangiformis Hoffm.			+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia rei Schaer.		+	+		+	+	+		+	+
Cladonia scabriuscula (Delise) Nyl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cladonia squamosa Hoffm. ssp. *squamosa*		+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Cladonia squamosa Hoffm. ssp. *subsquamosa* (Nyl. ex Leight.) Vain.			+	+	+	+	+		+	+
Cladonia stellaris (Opiz) Pouzar et Vězda		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia strepsilis (Ach.) Grognot						+			+	+
Cladonia stricta (Nyl.) Nyl.		+	+		+	+	+		+	+
Cladonia stygia (Fr.) Ruoss		+	+	+	+	+			+	+
Cladonia subcervicornis (Vain.) Kernst.			+	+	+	+			+	+
Cladonia subfurcata (Nyl.) Arnold		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia subrangiformis Sandst.			+		+	+	+		+	+
Cladonia subulata (L.) Weber ex F.H. Wigg.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia sulphurina (Michx.) Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia symphycarpia (Flörke) Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia turgida Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladonia uliginosa (Ahti) Ahti						+			+	
Cladonia uncialis (L.) Weber ex F.H. Wigg.		+	+		+	+	+	+	+	+
Cladonia verticillata (Hoffm.) Schaer.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cladosporium Link	1									
Cladosporium licheniphilum Heuchert et U. Braun						+				
Clauzadea Hafellner et Bellem.	3									
Clauzadea immersa (Hoffm.) Hafellner et Bellem.			+	+	+	+			+	+
Clauzadea metzleri (Körb.) Clauzade et Cl. Roux ex D. Hawksw.			+		+	+			+	+
Clauzadea monticola (Schaer.) Hafellner et Bellem.		+	+	+	+	+			+	+
Clauzadeana Cl. Roux	1									
Clauzadeana macula (Taylor) Coppins et Rambold			+		+	+	+		+	+
Cliostomum Fr.	4									
Cliostomum corrugatum (Ach.: Fr.) Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cliostomum griffithii (Sm.) Coppins		+	+	+	+	+	+		+	+
Cliostomum pallens (Kullh.) S. Ekman			+			+			+	+
Cliostomum tenerum (Nyl.) Coppins et S. Ekman						+				+
Coccocarpia Pers.	2									
Coccocarpia erythroxyli (Spreng.) Swinscow et Krog					+	+				+
Coccocarpia palmicola (Spreng.) L. Arvidsson et D.J. Galloway					+	+				+
Collema Weber ex F.H. Wigg.	27									
Collema auriforme (With.) Coppins et J.R. Laundon			+	+	+	+			+	+
Collema bachmanianum (Fink) Degel.			+			+			+	+
Collema callopismum A. Massal.		+	+	+	+	+			+	+
Collema ceraniscum Nyl.			+		+	+		+	+	+
Collema conglomeratum Hoffm.			+		+	+			+	+
Collema crispum (Huds.) Weber ex F.H. Wigg.			+	+	+	+	+	+	+	+
Collema cristatum (L.) Weber ex F.H. Wigg. var. *cristatum*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Collema cristatum (L.) Weber ex F.H. Wigg. var. *marginale* (Huds.) Degel.			+	+	+	+			+	+
Collema dichotomum (With.) Coppins et J.R. Laundon			+	+	+	+			+	+
Collema fasciculare (L.) Weber ex F.H. Wigg.		+	+		+	+	+		+	+
Collema flaccidum (Ach.) Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Collema fragrans (Sm.) Ach.		+	+	+	+	+			+	+
Collema furfuraceum (Arnold) Du Rietz		+	+	+	+	+			+	+
Collema fuscovirens (With.) J.R. Laundon		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Collema glebulentum (Nyl. ex Cromb.) Degel.						+			+	
Collema ligerinum (Hy) Harm.			+		+	+			+	+
Collema limosum (Ach.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Collema minor (Pakh.) Tomin			+		+	+			+	+
Collema multipartitum Sm.		+	+	+	+	+			+	+
Collema nigrescens (Huds.) DC.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Collema occultatum Bagl.				+	+	+			+	+
Collema parvum Degel.						+				
Collema polycarpon Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Collema ryssoleum (Tuck.) A. Schneid.			+		+	+		+	+	+
Collema subflaccidum Degel.		+	+		+	+			+	+
Collema subnigrescens Degel.		+	+	+	+	+	+		+	+
Collema tenax (Sw.) Ach. em. Degel. var. *tenax*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Collema tenax (Sw.) Ach. em. Degel. var. *corallinum* (A. Massal.) Degel.								+		
Collema undulatum Laurer ex Flot.		+	+	+	+	+			+	+
Conotrema Tuck.	1									
Conotrema urceolatum Tuck.			+			+				+
Cornicularia (Schreb.) Hoffm.	1									
Cornicularia normoerica (Gunnerus) Du Rietz			+		+	+			+	+
Corticifraga D. Hawksw. et R. Sant.	2									
Corticifraga fuckelii (Rehm) D. Hawksw. et R. Sant.									+	
Corticifraga peltigerae (Nyl.) D. Hawksw. et R. Sant.		+				+				
Cresponea Egea et Torrente	2									
Cresponea chloroconia (Tuck.) Egea et Torrente		+	+	+	+	+			+	+
Cresponea premnea (Ach.) Egea et Torrente		+	+	+	+	+			+	+
Cresporhaphis M.B. Aguirre	1									
Cresporhaphis wienkampii (J. Lahm ex Hazsl.) M.B. Aguirre			+	+	+	+			+	+
Cryptothele Th. Fr.	2									
Cryptothele granuliformis (Nyl.) Henssen						+				
Cryptothele rhodosticta (Taylor) Henssen			+		+	+				
Cyphelium Ach.	5									
Cyphelium inquinans (Sm.) Trevis.		+	+	+	+	+	+		+	+
Cyphelium lucidum Th. Fr.		+	+	+	+	+			+	+
Cyphelium neesii Trevis.			+	+	+	+				
Cyphelium notarisii (Tul.) Blomb. et Forssell		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cyphelium tigillare (Ach.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cystocoleus Thwaites	1									
Cystocoleus ebeneus (Dillwyn) Thwaites			+	+	+	+			+	+
Dacampia A. Massal.	1									
Dacampia hookeri (Borrer) A. Massal.						+			+	
Dactylina Nyl.	3									
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.			+		+	+	+	+	+	+
Dactylina madreporiformis (Ach.) Tuck.		+	+		+	+	+	+	+	+
Dactylina ramulosa (Hook.) Tuck.			+		+	+	+		+	+
Dactylospora Körb. emend. Hafellner	3									
Dactylospora deminuta (Th. Fr.) Triebel									+	
Dactylospora lobariella (Nyl.) Hafellner						+			+	
Dactylospora saxatilis (Schaer.) Hafellner			+		+	+			+	+
Degelia L. Arvidsson et D.J. Galloway	1									
Degelia plumbea (Lightf.) P.M. Jørg. et P. James			+		+	+			+	+
Dendriscocaulon Nyl.	1									
Dendriscocaulon umhausense (Auersw.) Degel.			+	+	+	+			+	+
Dermatocarpon Eschw.	10									
Dermatocarpon deminuens Vain.		+	+		+	+			+	+
Dermatocarpon ferganense Tomin							+			
Dermatocarpon leptophyllodes (Nyl.) Zahlbr.		+	+	+	+	+			+	+
Dermatocarpon leptophyllum (Ach.) K.G.W. Lång			+		+	+			+	+
Dermatocarpon luridum (With.) J.R. Laundon		+	+	+	+	+	+		+	+
Dermatocarpon meiophyllizum Vain.			+	+	+	+			+	+
Dermatocarpon miniatum (L.) W. Mann var. *miniatum*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Dermatocarpon miniatum (L.) W. Mann var. *complicatum* (Lightf.) Th. Fr.			+	+	+	+		+	+	+
Dermatocarpon moulinsii (Mont.) Zahlbr.			+		+	+		+	+	+
Dermatocarpon rivulorum (Arnold) Dalla Torre et Sarnth.			+		+	+	+		+	+
Dermatocarpon vellereum Zschacke		+	+		+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Dibaeis Clem.	1									
Dibaeis baeomyces (L.f.) Rambold et Hertel			+		+	+			+	+
Dimelaena Norman	1									
Dimelaena oreina (Ach.) Norman		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Dimerella Trevis.	2									
Dimerella lutea (Dicks.) Trevis.			+		+	+				+
Dimerella pineti (Ach.) Vězda			+		+	+			+	+
Diploicia A. Massal.	1									
Diploicia canescens (Dicks.) A. Massal.			+	+	+	+			+	+
Diploschistes Norman	7									
Diploschistes actinostomus (Ach.) Zahlbr.			+		+	+	+		+	+
Diploschistes candidissimus (Kremp.) Zahlbr.			+		+	+		+	+	
Diploschistes diacapsis (Ach.) Lumbsch			+	+	+	+	+	+	+	+
Diploschistes gypsaceus (Ach.) Zahlbr.			+		+	+	+	+	+	+
Diploschistes muscorum (Scop.) R. Sant.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Diploschistes ocellatus (Vill.) Norman			+		+	+	+			
Diploschistes scruposus (Schreb.) Norman		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Diplotomma Flot.	3									
Diplotomma alboatrum (Hoffm.) Flot.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Diplotomma pharcidium (Ach.) M. Choisy			+		+	+			+	+
Diplotomma venustum Körb.			+		+	+	+	+	+	+
Echinothecium Zopf	1									
Echinothecium reticulatum Zopf		+				+			+	
Eiglera Hafellner	1									
Eiglera flavida (Hepp) Hafellner			+		+	+			+	+
Endocarpon Hedw.	8									
Endocarpon adscendens (Anzi) Müll. Arg.			+		+	+	+		+	+
Endocarpon adsurgens Vain.			+		+	+	+		+	+
Endocarpon alaicum Tomin		+	+		+	+	+	+	+	
Endocarpon mongolicum H. Magn.								+		
Endocarpon psorodeum (Nyl.) Blomb. et Forssell			+							
Endocarpon pusillum Hedw.			+	+	+	+	+	+	+	+
Endocarpon sinense H. Magn.						+		+	+	
Endocarpon subfoliaceum Tomin			+	+	+	+	+	+	+	+
Endococcus Nyl.	2									
Endococcus apiciicola (J. Steiner) R. Sant.					+	+			+	
Endococcus nanellus Ohlert									+	
Enterographa Fée	1									
Enterographa zonata (Körb.) Torrente et Egea						+			+	
Eopyrenula R.C. Harris	1									
Eopyrenula leucoplaca (Wallr.) R.C. Harris			+			+				
Ephebe Fr.	4									
Ephebe hispidula (Ach.) Horw.			+			+			+	+
Ephebe lanata (L.) Vain.			+		+	+			+	+
Ephebe perspinulosa Nyl.						+				
Ephebe solida Bornet			+		+	+	+			+
Epicladonia D. Hawksw.	1									
Epicladonia simplex D. Hawksw.									+	
Epilichen Clem.	1									
Epilichen scabrosus (Ach.) Clem.		+	+	+	+	+	+		+	+
Euopsis Nyl.	2									
Euopsis granatina (Sommerf.) Nyl.			+		+	+			+	+
Euopsis pulvinata (Schaer.) Vain.			+		+	+			+	+
Evernia Ach.	6									
Evernia divaricata (L.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Evernia esorediosa (Müll. Arg.) Du Rietz		+	+	+	+	+	+		+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Evernia mesomorpha Nyl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Evernia perfragilis Llano			+		+	+	+	+	+	+
Evernia prunastri (L.) Ach.			+			+	+			
Evernia terrestris (Tomin) N.S. Golubk.					+	+	+	+	+	+
Farnoldia Hertel	3									
Farnoldia hypocrita (A. Massal.) Fröberg			+		+	+				+
Farnoldia jurana (Schaer.) Hertel					+	+				
Farnoldia micropsis (A. Massal.) Hertel			+		+	+	+			+
Flavocetraria Kärnefelt et Thell	2									
Flavocetraria cucullata (Bellardi) Kärnefelt et Thell		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Flavocetraria nivalis (L.) Kärnefelt et Thell		+	+		+	+	+	+	+	+
Flavoparmelia Hale	1									
Flavoparmelia caperata (L.) Hale		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Flavopunctelia Hale	2									
Flavopunctelia flaventior (Stirt.) Hale						+				
Flavopunctelia soredica (Nyl.) Hale		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Frutidella Kalb	1									
Frutidella caesioatra (Schaer.) Kalb			+			+			+	+
Fulgensia A. Massal. et De Not.	3									
Fulgensia bracteata (Hoffm.) Räsänen		+	+		+	+	+	+	+	+
Fulgensia desertorum (Tomin) Poelt						+		+	+	
Fulgensia fulgens (Sw.) Elenkin		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Fuscidea V. Wirth et Vězda	4									
Fuscidea cyathoides (Ach.) V. Wirth et Vězda			+		+	+			+	+
Fuscidea kochiana (Hepp) V. Wirth et Vězda			+	+	+	+	+	+	+	+
Fuscidea lygaea (Ach.) V. Wirth et Vězda			+	+	+	+		+	+	+
Fuscidea mollis (Wahlenb.) V. Wirth et Vězda		+	+		+	+	+	+	+	+
Fuscopannaria P.M. Jørg.	3									
Fuscopannaria leucophaea (Vahl) P.M. Jørg.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Fuscopannaria praetermissa (Nyl.) P.M. Jørg.			+	+	+	+	+	+	+	+
Fuscopannaria saubinetii (Mont.) P.M. Jørg.			+		+	+			+	+
Geltingia Alstrup et D. Hawksw.	1									
Geltingia associata (Th. Fr.) Alstrup et D. Hawksw.						+			+	
Glypholecia Nyl.	1									
Glypholecia scabra (Pers.) Müll. Arg.			+		+	+	+	+	+	+
Gonohymenia J. Steiner	3									
Gonohymenia algerica J. Steiner					+	+		+		
Gonohymenia iodopulchra (Croz.) Henssen						+			+	
Gonohymenia myriospora Zahlbr.						+		+		
Graphis Adans.	1									
Graphis scripta (L.) Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Graphium Corda	1									
Graphium aphthosae Alstrup et D. Hawksw.		+				+				
Gyalecta Ach.	12									
Gyalecta flotowii Körb.			+		+	+				+
Gyalecta foveolaris (Ach.) Schaer.			+			+				
Gyalecta friesii Flot. ex Körb.			+							
Gyalecta geoica (Wahlenb. ex Ach.) Ach.						+			+	
Gyalecta jenensis (Batsch) Zahlbr.		+	+			+				
Gyalecta kukriensis (Räsänen) Räsänen			+			+				
Gyalecta leucaspis (A. Massal.) Zahlbr.			+			+				
Gyalecta levuschensis Vain.			+		+	+			+	+
Gyalecta nigricans Vain.			+	+		+				
Gyalecta peziza (Mont.) Anzi						+				
Gyalecta truncigena (Ach.) Hepp			+		+	+			+	+
Gyalecta ulmi (Sw.) Zahlbr.			+		+	+				+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Gyalidea Lettau	3									
Gyalidea asteriscus (Anzi) Aptroot et Lücking						+				
Gyalidea lecideopsis (A. Massal.) Lettau						+				
Gyalidea scutellaris (Bagl. et Carestia) Lettau					+	+				+
Gypsoplaca Timdal	1									
Gypsoplaca macrophylla (Zahlbr.) Timdal					+			+		
Helocarpon Th. Fr.	1									
Helocarpon crassipes Th. Fr.						+				
Heppia Nägeli	3									
Heppia kansuensis H. Magn.								+		
Heppia lutosa (Ach.) Nyl.			+		+	+		+	+	+
Heppia zabolotnoji Elenkin			+			+				
Heterodermia Trevis.	6									
Heterodermia hypoleuca (Ach.) Trevis.			+	+		+				
Heterodermia japonica (M. Satô) Swinscow et Krog		+				+				
Heterodermia leucomela (L.) Poelt			+		+	+			+	+
Heterodermia obscurata (Nyl.) Trevis.		+	+	+		+				
Heterodermia propagulifera (Vain.) J.P. Dey		+				+				
Heterodermia speciosa (Wulfen) Trevis.		+	+	+	+	+			+	+
Hymenelia Kremp.	8									
Hymenelia arctica (Lynge) Lutzoni			+			+				
Hymenelia cyanocarpa (Anzi) Lutzoni					+	+			+	+
Hymenelia epulotica (Ach.) Lutzoni			+		+	+	+		+	+
Hymenelia heteromorpha (Kremp.) Lutzoni			+		+	+			+	+
Hymenelia melanocarpa (Kremp.) Lutzoni			+			+				
Hymenelia pallida Poelt			+		+	+			+	+
Hymenelia prevostii (Duby) Kremp.						+			+	
Hymenelia rhodopis (Sommerf.) Lutzoni			+		+	+			+	+
Hyperphyscia Müll. Arg.	2									
Hyperphyscia adglutinata (Flörke) H. Mayrhofer et Poelt			+	+	+	+	+	+	+	+
Hyperphyscia granulata (Poelt) Moberg		+				+				
Hypocenomyce M. Choisy	4									
Hypocenomyce anthracophila (Nyl.) P. James et Gotth. Schneid.		+	+	+	+	+			+	+
Hypocenomyce caradocensis (Leight. ex Nyl.) P. James et Gotth. Schneid.				+		+				+
Hypocenomyce friesii (Ach.) P. James et Gotth. Schneid.		+	+	+	+	+			+	+
Hypocenomyce scalaris (Ach.) M. Choisy		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hypogymnia (Nyl.) Nyl.	11									
Hypogymnia austerodes (Nyl.) Räsänen		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hypogymnia bitteri (Lynge) Ahti		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hypogymnia duplicata (Sm. ex Ach.) Rass.			+		+	+			+	+
Hypogymnia enteromorpha (Ach.) Nyl.			+		+	+			+	+
Hypogymnia farinacea Zopf		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hypogymnia metaphysodes (Asahina) Rass.						+				
Hypogymnia physodes (L.) Nyl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hypogymnia submundata (Oxner) Rass.						+			+	
Hypogymnia subobscura (Vain.) Poelt		+	+		+	+	+	+	+	+
Hypogymnia tubulosa (Schaer.) Hav.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hypogymnia vittata (Ach.) Parrique		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hypotrachyna (Vain.) Hale	1									
Hypotrachyna sinuosa (Sm.) Hale					+	+				+
Icmadophila Trevis.	1									
Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Illosporium C. Mart.	1									
Illosporium carneum Fr.		+				+				
Immersaria Rambold et Pietschm.	1									
Immersaria athroocarpa (Ach.) Rambold et Pietschm.			+		+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Imshaugia Meyer	1									
Imshaugia aleurites (Ach.) Meyer		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ionaspis Th. Fr.	4									
Ionaspis ceracea (Arnold) Hafellner et Türk			+			+				
Ionaspis lacustris (With.) Lutzoni		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ionaspis obtecta (Vain.) R. Sant.			+			+			+	+
Ionaspis odora (Ach.) Stein		+	+			+				
Japewia Tønsberg	1									
Japewia tornoënsis (Nyl.) Tønsberg		+	+		+	+			+	+
Julella Fabre	1									
Julella fallaciosa (Stizenb. et Arnold) R.C. Harris			+	+	+	+				+
Lasallia Mérat	5									
Lasallia papulosa (Ach.) Llano		+	+		+	+	+		+	+
Lasallia pensylvanica (Hoffm.) Llano		+	+		+	+	+	+	+	+
Lasallia pertusa (Rass.) Llano		+	+		+	+	+	+	+	+
Lasallia pustulata (L.) Mérat			+		+	+			+	+
Lasallia rossica Dombr.		+	+		+	+		+	+	+
Lasiosphaeriopsis D. Hawksw. et Sivan.	1									
Lasiosphaeriopsis stereocaulicola (Linds.) O.E. Erikss. et R. Sant.						+			+	
Lecanactis Körb.	3									
Lecanactis abietina (Ach.) Körb.			+		+	+				+
Lecanactis dilleniana (Ach.) Körb.									+	
Lecanactis latebrarum (Ach.) Arnold			+		+	+		+		+
Lecania A. Massal.	15									
Lecania alexandrae Tomin			+		+	+			+	+
Lecania cuprea (A. Massal.) van den Boom et Coppins			+	+	+	+				
Lecania cyrtella (Ach.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecania cyrtellina (Nyl.) Sandst.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecania dubitans (Nyl.) A.L. Sm.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecania erysibe (Ach.) Mudd		+	+	+	+	+		+	+	+
Lecania fuscella (Schaer.) A. Massal.			+	+		+				
Lecania hyalina (Fr.) R. Sant.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecania koerberiana J. Lahm		+	+	+	+	+			+	+
Lecania naegelii (Hepp) Diederich et van den Boom			+	+	+	+			+	+
Lecania nylanderiana A. Massal.			+	+	+	+	+		+	+
Lecania prasinoides Elenkin		+	+	+	+	+			+	+
Lecania rabenhorstii (Hepp) Arnold			+	+	+	+	+		+	+
Lecania triseptata (Vain.) Zahlbr.						+				+
Lecania turicensis (Hepp) Müll. Arg.			+	+	+	+		+	+	+
Lecanographa Egea et Torrente	2									
Lecanographa abscondita (Th. Fr.) Egea et Torrente					+	+			+	+
Lecanographa amylacea (Ehrh. ex Pers.) Egea et Torrente						+				+
Lecanora Ach.	97									
Lecanora admontensis Zahlbr.			+			+			+	+
Lecanora albella (Pers.) Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecanora albellula (Nyl.) Th. Fr.			+	+	+	+			+	
Lecanora albescens (Hoffm.) Branth et Rostr.			+			+		+	+	+
Lecanora allophana Nyl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecanora argentata (Ach.) Malme		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora argopholis (Ach.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora atromarginata (H. Magn.) Hertel et Rambold			+			+				
Lecanora atrosulphurea (Wahlenb.) Ach.						+			+	+
Lecanora baicalensis Zahlbr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora bicincta Ramond		+	+		+	+	+	+	+	+
Lecanora bolcana Pollini		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora boligera (Norman ex Th. Fr.) Hedl.			+		+	+			+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Lecanora cadubriae (A. Massal.) Hedl.						+			+	+
Lecanora campestris (Schaer.) Hue		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora carpinea (L.) Vain.		+	+	+	+	+	+			+
Lecanora cateilea (Ach.) A. Massal.			+	+	+	+			+	+
Lecanora cenisia Ach.			+	+	+	+	+		+	+
Lecanora chlarotera Nyl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecanora chlorophaeodes Nyl.						+	+			
Lecanora chlorophthalma Poelt et Tomin			+	+		+				
Lecanora chloropolia (Erichsen) Almborn		+	+		+	+			+	+
Lecanora circumborealis Brodo et Vitik.			+	+	+	+			+	+
Lecanora configurata Nyl.			+		+	+			+	+
Lecanora conizaeoides Nyl. ex Cromb.			+	+	+	+			+	+
Lecanora crenulata Hook.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora crenulatissima Mereschk.			+	+		+			+	+
Lecanora crustacea (Savicz) Zahlbr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Lecanora dispersa (Pers.) Sommerf.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora dispersella J. Steiner			+		+	+		+	+	+
Lecanora dispersoareolata (Schaer.) Lamy					+	+		+	+	+
Lecanora elenkinii Mereschk.			+	+		+				
Lecanora epanora (Ach.) Ach.						+			+	+
Lecanora epibryon (Ach.) Ach.		+	+		+	+	+	+	+	+
Lecanora excludens Malme				+		+			+	+
Lecanora expallens Ach.			+	+		+		+	+	+
Lecanora frustulosa (Dicks.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora fuscescens (Sommerf.) Nyl.			+	+	+	+	+		+	+
Lecanora gangaleoides Nyl.			+		+	+			+	+
Lecanora garovaglii (Körb.) Zahlbr.			+		+	+			+	+
Lecanora geophila (Th. Fr.) Poelt		+	+			+				
Lecanora glabrata (Ach.) Malme			+		+	+	+			+
Lecanora hagenii (Ach.) Ach. var. *hagenii*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora hagenii (Ach.) Ach. var. *fallax* Hepp			+		+	+			+	+
Lecanora hieroglyphica Poelt						+		+		+
Lecanora hypopta (Ach.) Vain.			+	+	+	+	+		+	+
Lecanora hypoptella (Nyl.) Grummann						+			+	
Lecanora impudens Degel.			+		+	+				+
Lecanora intricata (Ach.) Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecanora intumescens (Rebent.) Rabenh.			+	+	+	+				+
Lecanora invadens H. Magn.								+		
Lecanora isabellina H. Magn.								+		
Lecanora kukunorensis H. Magn.								+		
Lecanora leptacina Sommerf.						+			+	+
Lecanora leptacinella Nyl.						+			+	
Lecanora leptyrodes (Nyl.) Degel.			+	+	+	+			+	+
Lecanora leucococca Sommerf.					+	+			+	+
Lecanora lithophila (Wallr.) Oxner		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora luridofusca Vain.					+	+				+
Lecanora lygopis Nyl.			+		+	+			+	+
Lecanora marginata (Schaer.) Hertel et Rambold			+	+	+	+		+	+	+
Lecanora meridionalis H. Magn.			+		+	+				
Lecanora mughicola Nyl.						+				
Lecanora ochrolechioides Tomin				+	+	+				+
Lecanora orae-frigidae R. Sant.		+	+	+	+	+			+	+
Lecanora orbicularis (Schaer.) Vain.			+		+	+			+	+
Lecanora ostjachorum Vain.						+				
Lecanora paroptoides Nyl.			+	+	+	+			+	+
Lecanora persimilis (Th. Fr.) Nyl.			+	+	+	+				+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Lecanora poliophaea (Wahlenb.) Ach.			+		+	+				
Lecanora polytropa (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora populicola (DC.) Duby		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecanora praesistens Nyl.		+	+		+	+			+	+
Lecanora pruinosa Chaub.			+	+	+	+				+
Lecanora pulicaris (Pers.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora rugosella Zahlbr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecanora rupicola (L.) Zahlbr.		+	+		+	+		+	+	+
Lecanora saligna (Schrad.) Zahlbr.			+	+	+	+	+		+	+
Lecanora sambuci (Pers.) Nyl.					+	+	+			
Lecanora sarcopis (Wahlenb.) Röhl.					+	+				
Lecanora semipallida H. Magn.								+		
Lecanora septentrionalis H. Magn.			+	+	+	+			+	+
Lecanora straminea Ach.					+	+			+	+
Lecanora subcarpinea Szatala			+		+	+				+
Lecanora subintricata (Nyl.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecanora subrugosa Nyl.		+	+	+	+	+	+			+
Lecanora subsulphurea Nyl.						+			+	
Lecanora sulphurea (Hoffm.) Ach.			+		+	+		+	+	+
Lecanora swartzii (Ach.) Ach.					+	+	+		+	+
Lecanora symmicta (Ach.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora tristis Mereschk.			+		+	+				+
Lecanora umbilicata (Hoffm.) Röhl.					+	+			+	+
Lecanora umbrina (Ach.) A. Massal.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecanora valesiaca (Müll. Arg.) Stizenb.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora varia (Hoffm.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanora vogulorum Vain.			+	+	+	+			+	+
Lecanora wasmuthi Mereschk.						+				
Lecanora xanthostoma Cl. Roux ex Föberg		+				+				
Lecidea Ach.	43									
Lecidea albofuscescens Nyl.			+			+				+
Lecidea alpestris Sommerf.						+				
Lecidea atrobrunnea (Ramond ex Lam. et DC.) Schaer.		+	+		+	+	+	+	+	+
Lecidea auriculata Th. Fr. ssp. *auriculata*		+	+		+	+	+		+	+
Lecidea auriculata Th. Fr. ssp. *brachyspora* Th. Fr.			+		+	+				+
Lecidea botryosa (Fr.) Th. Fr.			+	+	+	+			+	+
Lecidea cerviniicola de Lesd.							+			
Lecidea confluens (Weber) Ach.		+	+		+	+	+	+	+	+
Lecidea diducens Nyl.			+		+	+			+	+
Lecidea ecrustacea (Anzi ex Arnold) Arnold					+	+				+
Lecidea ementiens Nyl.						+	+		+	
Lecidea epiphaea Nyl.						+			+	+
Lecidea erythrophaea Flörke ex Sommerf.						+				+
Lecidea exilis (Körb.) Rabenh.							+			
Lecidea fuliginosa Taylor			+		+	+			+	+
Lecidea fuscoatra (L.) Ach.			+	+	+	+	+	+	+	+
Lecidea haerjedalica H. Magn.							+			
Lecidea inops Th. Fr.			+		+	+				+
Lecidea laboriosa Müll. Arg.							+			
Lecidea lapicida (Ach.) Ach. var. *lapicida*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecidea lapicida (Ach.) Ach. var. *pantherina* Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Lecidea lithophila (Ach.) Ach.			+	+	+	+	+		+	+
Lecidea nylanderi (Anzi) Th. Fr.						+			+	+
Lecidea paratropoides Müll. Arg.							+			
Lecidea phaeops Nyl.			+		+	+		+	+	+
Lecidea plana (J. Lahm) Nyl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Lecidea plebeja Nyl.						+				
Lecidea polycocca Sommerf.						+				
Lecidea praenubila Nyl.		+	+		+	+				+
Lecidea promiscens Nyl.		+	+		+	+	+		+	+
Lecidea promiscua Nyl.						+	+		+	
Lecidea promixta Nyl.						+				+
Lecidea protecta H. Magn.							+			
Lecidea ramulosa Th. Fr.					+	+				+
Lecidea rufofusca (Anzi) Nyl.						+				
Lecidea septentrionalis Th. Fr.						+			+	+
Lecidea silacea Ach.			+		+	+	+		+	+
Lecidea sphaerella Hedl.						+			+	
Lecidea subfuscescens Vain.						+			+	+
Lecidea swartzioidea Nyl.						+				
Lecidea syncarpa Zahlbr.		+				+				
Lecidea tessellata Flörke		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecidea turficola (Hellb.) Th. Fr.						+			+	
Lecidea turgidula Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecidea umbonata (Hepp) Mudd			+			+			+	
Lecidella Körb.	11									
Lecidella anomaloides (A. Massal.) Hertel et H. Kilias		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecidella bullata Körb.						+			+	
Lecidella carpathica Körb.			+	+	+	+		+	+	+
Lecidella elaeochroma (Ach.) M. Choisy		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecidella euphorea (Flörke) Hertel		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecidella laureri (Hepp) Körb.						+			+	+
Lecidella patavina (A. Massal.) Knoph et Leuckert			+	+	+	+				+
Lecidella pulveracea (Flörke ex Schaer.) Sydow						+			+	+
Lecidella stigmatea (Ach.) Hertel et Leuckert		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecidella subcongrua (Vain.) Vitik. et al. ined.						+			+	+
Lecidella wulfenii (Hepp) Körb.			+		+	+			+	+
Lecidoma Gotth. Schneid. et Hertel										
Lecidoma demissum (Rutstr.) Gotth. Schneid. et Hertel	1	+	+		+	+	+	+	+	+
Lempholemma Körb.	2									
Lempholemma chalazanum (Ach.) de Lesd.						+				
Lempholemma polyanthes (Bernh.) Malme						+				
Lepraria Ach.	4									
Lepraria incana (L.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lepraria membranacea (Dicks.) Vain.			+		+	+		+	+	+
Lepraria neglecta (Nyl.) Lettau			+	+	+	+		+	+	+
Lepraria vouauxii (Hue) R.C. Harris			+		+	+			+	+
Leprocaulon Nyl.	1									
Leprocaulon microscopicum (Vill.) Gams			+		+	+			+	+
Leptogium (Ach.) Gray	17									
Leptogium asiaticum P.M. Jørg.		+	+			+				
Leptogium azureum (Sw.) Mont.			+		+	+				
Leptogium biatorinum (Nyl.) Leight.			+			+			+	+
Leptogium burnetiae C.W. Dodge			+		+	+			+	+
Leptogium byssinum (Hoffm.) Zwackh ex Nyl.					+	+				
Leptogium crenatulum (Nyl.) Vain.						+		+		
Leptogium cyanescens (Rabenh.) Körb.		+	+	+	+	+			+	+
Leptogium gelatinosum (With.) J.R. Laundon			+		+	+			+	+
Leptogium intermedium (Arnold) Arnold					+	+			+	+
Leptogium lichenoides (L.) Zahlbr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Leptogium menziesii (Sm.) Mont.			+		+	+				+
Leptogium palmatum (Huds.) Mont.					+	+			+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Leptogium plicatile (Ach.) Leight.			+	+	+	+	+		+	+
Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Leptogium subtile (Schrad.) Torss.			+		+	+	+			+
Leptogium tenuissimum (Dicks.) Körb.			+	+	+	+	+	+	+	+
Leptogium teretiusculum (Wallr.) Arnold			+	+	+	+		+	+	+
Leptorhaphis Körb.	4									
Leptorhaphis atomaria (Ach.) Szatala		+	+	+	+	+	+		+	+
Leptorhaphis epidermidis (Ach.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Leptorhaphis lucida Körb.			+	+	+	+			+	+
Leptorhaphis quercus (Beltr.) Körb.			+	+	+	+	+		+	+
Lichenoconium Petr. et Sydow	2									
Lichenoconium erodens M.S. Christ. et D. Hawksw.						+				
Lichenoconium pyxidatae (Oudem.) Petr. ex Sydow		+				+				
Lichenodiplis Dyko et D. Hawksw.	1									
Lichenodiplis lichenicola Dyko et D. Hawksw.		+				+				
Lichenomphalia Redhead et al.	1									
Lichenomphalia hudsoniana (H.S. Jenn.) Redhead et al.			+		+	+				
Lichenostigma Hafellner	2									
Lichenostigma maureri Hafellner		+				+			+	
Lichenostigma rugosum G. Thor		+				+				
Lichenothelia D. Hawksw.	1									
Lichenothelia scopularia (Nyl.) D. Hawksw.			+		+	+			+	+
Lichinella Nyl.	1									
Lichinella stipatula Nyl.			+			+		+	+	+
Lithographa Nyl.	1									
Lithographa tesserata (DC.) Nyl.					+	+				+
Lobaria (Schreb.) Hoffm.	7									
Lobaria isidiophora Yoschim.			+		+	+				
Lobaria isidiosa (Müll. Arg.) Vain.			+		+	+		+	+	+
Lobaria linita (Ach.) Rabenh.			+		+	+				+
Lobaria meridionalis Vain.			+		+	+				
Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lobaria retigera (Bory) Trevis.			+		+	+		+	+	+
Lobaria scrobiculata (Scop.) DC.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lobothallia (Clauzade et Cl. Roux) Hafellner	6									
Lobothallia alphoplaca (Wahlenb.) Hafellner		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lobothallia kuminovae (Sedeln.) Sedeln.			+			+			+	
Lobothallia melanaspis (Ach.) Hafellner		+	+		+	+		+	+	+
Lobothallia praeradiosa (Nyl.) Hafellner		+	+	+	+	+		+	+	+
Lobothallia radiosa (Hoffm.) Hafellner			+	+	+	+		+	+	+
Lobothallia sphaeroidea (Oxner) Sedeln.			+	+		+			+	+
Lopadium Körb.	3									
Lopadium coralloideum (Nyl.) Lynge			+		+	+				+
Lopadium disciforme (Flot.) Kullh.						+			+	
Lopadium pezizoideum (Ach.) Körb.			+		+	+	+		+	+
Masonhalea Kärnefelt	1									
Masonhalea richardsonii (Hook. in Richards.) Kärnefelt			+		+	+		+	+	+
Massalongia Körb.	1									
Massalongia carnosa (Dicks.) Körb.			+		+	+			+	+
Megalaria Hafellner	2									
Megalaria grossa (Pers. ex Nyl.) Hafellner					+	+				
Megalaria laureri (Hepp ex Th. Fr.) Hafellner			+	+	+	+			+	+
Megaspora (Clauzade et Cl. Roux) Hafellner et V. Wirth	1									
Megaspora verrucosa (Ach.) Hafellner et V. Wirth		+	+		+	+	+	+	+	+
Melanelia Essl.	19									
Melanelia albertana (Ahti) Essl.		+	+		+	+				+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Melanelia commixta (Nyl.) Thell			+		+	+	+	+	+	+
Melanelia disjuncta (Erichsen) Essl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Melanelia elegantula (Zahlbr.) Essl.			+	+	+	+		+	+	+
Melanelia exasperata (De Not.) Essl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Melanelia exasperatula (Nyl.) Essl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Melanelia fuliginosa (Fr. ex Duby) Essl. ssp. *fuliginosa*		+	+	+	+	+	+		+	+
Melanelia fuliginosa (Fr. ex Duby) Essl. ssp. *glabratula* (Lamy) Coppins			+		+	+			+	+
Melanelia glabra (Schaer.) Essl.		+	+	+	+	+			+	+
Melanelia hepatizon (Ach.) Thell		+	+		+	+	+	+	+	+
Melanelia infumata (Nyl.) Essl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Melanelia laciniatula (Flagey ex H. Olivier) Essl.					+	+	+			+
Melanelia olivacea (L.) Essl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Melanelia panniformis (Nyl.) Essl.		+	+		+	+	+	+	+	+
Melanelia septentrionalis (Lynge) Essl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Melanelia sorediata (Ach.) Goward et Ahti			+	+	+	+	+		+	+
Melanelia stygia (L.) Essl.		+	+		+	+	+	+	+	+
Melanelia subargentifera (Nyl.) Essl.		+	+	+	+	+			+	+
Melanelia subaurifera (Nyl.) Essl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Melanelia tominii (Oxner) Essl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Melaspilea Nyl.	4									
Melaspilea gibberulosa (Ach.) Zwackh		+	+	+	+	+	+		+	+
Melaspilea granitophila (Th. Fr.) Coppins						+			+	+
Melaspilea inarensis (Vain.) Zahlbr.			+	+	+	+				
Melaspilea proximella (Nyl.) Nyl.		+	+		+	+			+	+
Menegazzia A. Massal.	1									
Menegazzia terebrata (Hoffm.) A. Massal.			+		+	+				+
Merismatium Zopf	1									
Merismatium discrepans (J. Lahm) Triebel						+				
Micarea Fr.	15									
Micarea assimilata (Nyl.) Coppins		+	+		+	+	+	+	+	+
Micarea cinerea (Schaer.) Hedl.		+	+	+	+	+			+	+
Micarea denigrata (Fr.) Hedl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Micarea elachista (Körb.) Coppins et R. Sant.			+			+				
Micarea erratica (Körb.) Hertel, Rambold et Pietschm.						+				+
Micarea incrassata Hedl.						+				
Micarea lignaria (Ach.) Hedl.			+		+	+			+	+
Micarea melaena (Nyl.) Hedl.			+	+	+	+	+	+	+	+
Micarea misella (Nyl.) Hedl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Micarea nitschkeana (J. Lahm ex Rabenh.) Harm.		+	+	+	+	+	+		+	+
Micarea osloënsis (Th. Fr.) Hedl.						+				
Micarea peliocarpa (Anzi) Coppins et R. Sant.			+		+	+				+
Micarea prasina Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Micarea sylvicola (Flot.) Vězda et V. Wirth			+		+	+	+		+	+
Micarea turfosa (A. Massal.) Du Rietz						+			+	+
Microcalicium Vain. emend. Tibell	1									
Microcalicium disseminatum (Ach.) Vain.			+		+	+			+	+
Miriquidica Hertel et Rambold	10									
Miriquidica atrofulva (Sommerf.) A.J. Schwab et Rambold			+		+	+				+
Miriquidica complanata (Körb.) Hertel et Rambold			+		+	+			+	+
Miriquidica deusta (Stenh.) Hertel et Rambold			+			+		+		
Miriquidica garovaglii (Schaer.) Hertel et Rambold		+	+		+	+	+	+	+	+
Miriquidica griseoatra (Flot.) Hertel et Rambold			+		+	+			+	+
Miriquidica instrata (Nyl.) Hertel et Rambold					+	+	+			
Miriquidica leucophaea (Flörke ex Rabenh.) Hertel et Rambold		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Miriquidica lulensis (Hellb.) Hertel et Rambold									+	
Miriquidica nigroleprosa (Vain.) Hertel et Rambold									+	+
Miriquidica plumbeoatra (Vain.) A.J. Schwab et Rambold						+			+	

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Moelleropsis Gyeln.	1									
Moelleropsis nebulosa (Hoffm.) Gyeln.		+	+		+	+		+	+	+
Monodictys S. Hughes	1									
Monodictys fuliginosa Etayo									+	
Muellerella Hepp in Müll. Arg.	2									
Muellerella pygmaea (Körb.) D. Hawksw.						+		+	+	
Muellerella ventosicola (Mudd) D. Hawksw.		+				+				
Multiclavula R.H. Petersen	2									
Multiclavula mucida (Pers.) R.H. Petersen						+				
Multiclavula vernalis (Schwein.) R.H. Petersen						+				
Mycobilimbia Rehm	7									
Mycobilimbia berengeriana (A. Massal.) Hafellner et V. Wirth			+			+				+
Mycobilimbia carneoalbida (Müll. Arg.) Printzen		+	+	+	+	+	+		+	+
Mycobilimbia epixanthoides (Nyl.) Vitik. et al.			+			+			+	+
Mycobilimbia hypnorum (Lib.) Kalb et Hafellner		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mycobilimbia lurida (Ach.) Hafellner et Türk		+	+	+	+	+	+		+	+
Mycobilimbia pilularis (Körb.) Hafellner et Türk		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mycobilimbia tetramera (De Not.) Vitik. et al.		+	+	+	+	+				+
Mycoblastus Norman	3									
Mycoblastus affinis (Schaer.) T. Schauer			+		+	+			+	+
Mycoblastus alpinus (Fr.) Th. Fr. ex Hellb.						+			+	+
Mycoblastus sanguinarius (L.) Norman		+	+	+	+	+	+		+	+
Mycocalicium Vain.	2									
Mycocalicium fuscipes (Tuck.) Fink			+		+	+			+	+
Mycocalicium subtile (Pers.) Szatala		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mycomicrothelia Keissl.	4									
Mycomicrothelia atomaria (DC. et Měrat) Keissl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Mycomicrothelia macularis (A. Massal.) Keissl.		+	+	+		+				
Mycomicrothelia minutula (Zahlbr.) Sedeln.		+	+	+		+				
Mycomicrothelia wallrothii (Hepp) D. Hawksw.		+	+	+	+	+			+	+
Myelochroa (Asahina) Elix et Hale	1									
Myelochroa aurulenta (Tuck.) Elix et Hale		+				+				
Myxobilimbia Hafellner	3									
Myxobilimbia lobulata (Sommerf.) Hafellner		+	+		+	+	+	+	+	+
Myxobilimbia microcarpa (Th. Fr.) Hafellner			+		+	+	+	+	+	+
Myxobilimbia sabuletorum (Schreb.) Hafellner		+	+	+	+	+			+	+
Naetrocymbe Körb. ex Körb.	2									
Naetrocymbe punctiformis (Pers.) R.C. Harris		+	+	+	+	+	+		+	+
Naetrocymbe rhyponta (Ach.) R.C. Harris		+	+	+	+	+	+		+	+
Nectriopsis Maire	1									
Nectriopsis lecanodes (Cesati) Diederich et Schroers						+			+	
Neofuscelia Essl.	5									
Neofuscelia loxodes (Nyl.) Essl.			+	+	+	+	+		+	+
Neofuscelia pokornyi (Zahlbr.) Essl.			+		+	+				+
Neofuscelia pulla (Ach.) Essl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Neofuscelia ryssolea (Ach.) Essl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Neofuscelia verruculifera (Nyl.) Essl.			+		+	+	+		+	+
Neolamya Theiss. et Syd.	1									
Neolamya peltigerae (Mont.) Theiss. et Syd.						+			+	
Nephroma Ach.	9									
Nephroma antarcticum Jacq.			+						+	
Nephroma arcticum (L.) Torss.		+	+		+	+		+	+	+
Nephroma bellum (Spreng.) Tuck.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Nephroma expallidum (Nyl.) Nyl.			+		+	+				+
Nephroma helveticum Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Nephroma isidiosum (Nyl.) Gyeln.			+	+	+	+			+	+
Nephroma laevigatum Ach.			+	+	+	+	+		+	+
Nephroma parile (Ach.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Nephroma resupinatum (L.) Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Nephromopsis Müll. Arg.	1									
Nephromopsis komarovii (Elenkin) J.C. Wei			+		+	+			+	+
Normandina Nyl.	1									
Normandina pulchella (Borrer) Nyl.			+		+	+			+	+
Ochrolechia A. Massal.	12									
Ochrolechia alboflavescens (Wulfen) Zahlbr.			+		+	+			+	+
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold			+		+	+			+	+
Ochrolechia arborea (Kreyer) Almb.				+	+	+		+	+	+
Ochrolechia frigida (Sw.) Lynge		+	+		+	+	+	+	+	+
Ochrolechia grimmiae Lynge			+		+	+			+	+
Ochrolechia inaeguatula (Nyl.) Zahlbr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Ochrolechia pallescens (L.) A. Massal.		+	+	+	+	+	+		+	+
Ochrolechia parella (L.) A. Massal.		+	+		+	+			+	+
Ochrolechia tartarea (L.) A. Massal.			+		+	+			+	+
Ochrolechia turneri (Sw.) Hasselrot			+		+	+				+
Ochrolechia upsaliensis (L.) A. Massal.		+	+		+	+	+	+	+	+
Ochrolechia yasudae Vain.			+		+	+				
Odontotrema Nyl.	1									
Odontotrema thamnoliae Zhurb., Diederich et Etayo						+			+	
Opegrapha Ach.	12									
Opegrapha atra Pers.		+	+	+	+	+				+
Opegrapha calcarea Turner ex Sm.					+	+			+	+
Opegrapha gyrocarpa Flot.						+				
Opegrapha niveoatra (Borrer) J.R. Laundon		+	+	+	+	+	+		+	+
Opegrapha rufescens Pers.		+	+	+	+	+			+	+
Opegrapha rupestris Pers.			+		+	+			+	+
Opegrapha stereocaulicola Alstrup et D. Hawksw.						+				
Opegrapha subparallela Müll. Arg.		+			+	+			+	+
Opegrapha varia Pers.		+	+	+	+	+	+		+	+
Opegrapha vermicellifera (Kunze) J.R. Laundon			+	+	+	+				+
Opegrapha viridis (Ach.) Behlen et Desberger			+	+	+	+	+		+	+
Opegrapha vulgata (Ach.) Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Ophioparma Norman	3									
Ophioparma lapponica (Räsänen) Hafellner et R.W. Rogers		+	+		+	+	+	+	+	+
Ophioparma oxneri (Vodop.) Sedeln.			+			+			+	
Ophioparma ventosa (L.) Norman		+	+		+	+	+	+	+	+
Orphniospora Körb.	2									
Orphniospora moriopsis (A. Massal.) D. Hawksw.		+	+		+	+		+	+	+
Orphniospora mosigii (Körb.) Hertel et Rambold			+		+	+		+	+	+
Pachyospora A. Massal.	1									
Pachyospora mutabilis (Ach.) A. Massal.			+	+	+	+				+
Pachyphiale Lönnr.	1									
Pachyphiale fagicola (Hepp) Zwackh		+	+	+	+	+	+		+	+
Pannaria Delise	3									
Pannaria conoplea (Ach.) Bory		+	+	+	+	+			+	+
Pannaria hookeri (Borrer ex Sm.) Nyl.			+		+	+			+	+
Pannaria rubiginosa (Ach.) Bory			+		+	+				+
Paranectria Sacc.	1									
Paranectria oropensis (Cesati) D. Hawksw. et Piroz.					+	+			+	
Parmelia Ach.	6									
Parmelia fraudans (Nyl.) Nyl.		+	+		+	+	+		+	+
Parmelia marmariza Nyl.					+	+				+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Parmelia omphalodes (L.) Ach.		+	+		+	+	+	+	+	+
Parmelia saxatilis (L.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Parmelia squarrosa Hale			+		+	+				+
Parmelia sulcata Taylor		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Parmeliella Müll. Arg.	1									
Parmeliella triptophylla (Ach.) Müll. Arg.		+	+		+	+			+	+
Parmelina Hale	2									
Parmelina quercina (Willd.) Hale			+		+	+				+
Parmelina tiliacea (Hoffm.) Hale		+	+	+	+	+				
Parmeliopsis Nyl.	2									
Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Parmeliopsis hyperopta (Ach.) Arnold		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Parmotrema A. Massal.	1									
Parmotrema chinense (Osbeck) Hale et Ahti			+		+	+				+
Peccania A. Massal.	3									
Peccania coralloides A. Massal.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peccania polyspora H. Magn.						+		+	+	
Peccania terricola H. Magn.			+			+		+	+	+
Peltigera Willd.	25									
Peltigera aphthosa (L.) Willd.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera canina (L.) Willd.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera collina (Ach.) Schrad.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera degenii Cyeln.		+	+	+	+	+	+		+	+
Peltigera didactyla (With.) J.R. Laundon var. *didactyla*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera didactyla (With.) J.R. Laundon var. *erumpens* Harm.		+	+	+	+	+			+	+
Peltigera elisabethae Gyeln.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera evansiana Gyeln.			+	+	+	+		+	+	
Peltigera horizontalis (Huds.) Baumg.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera hymenina (Ach.) Delise			+	+	+	+			+	+
Peltigera kristinssonii Vitik.		+	+		+	+	+		+	+
Peltigera lepidophora (Nyl. ex Vain.) Bitter		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera leucophlebia (Nyl.) Gyeln.		+	+		+	+	+	+	+	+
Peltigera lyngei Gyeln.			+		+	+			+	+
Peltigera malacea (Ach.) Funck		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera membranacea (Ach.) Nyl.			+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera monticola Vitik.		+	+		+	+			+	+
Peltigera neckeri Hepp ex Müll. Arg.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera neopolydactyla (Gyeln.) Gyeln.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera polydactylon (Neck.) Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera ponojensis Gyeln.			+	+	+	+			+	+
Peltigera praetextata (Flörke ex Sommerf.) Zopf		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera retifoveata Vitik.					+	+			+	+
Peltigera rufescens (Weiss) Humb.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera scabrosa Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Peltigera venosa (L.) Hoffm.		+	+		+	+	+	+	+	+
Peltula Nyl.	7									
Peltula euploca (Ach.) Poelt			+	+	+	+	+	+	+	+
Peltula impressula (H. Magn.) N.S. Golubk.			+	+	+	+	+	+	+	+
Peltula minuta (H. Magn.) N.S. Golubk.								+		
Peltula obscurans (Nyl.) Gyeln.			+		+	+	+	+	+	+
Peltula oleifera H. Magn.			+	+	+	+			+	+
Peltula radicata Nyl.			+			+	+	+		
Peltula zabolotnoji (Elenkin) N.S. Golubk.			+			+		+		
Peridiothelia D. Hawksw.	1									
Peridiothelia fuliguncta (Norman) D. Hawksw.			+	+	+	+				+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Pertusaria DC.	33									
Pertusaria albescens (Huds.) M. Choisy et Werner		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pertusaria alpina Hepp ex H.E. Ahles		+	+	+	+	+	+		+	+
Pertusaria amara (Ach.) Nyl. var. *amara*		+	+	+	+	+	+		+	+
Pertusaria amara (Ach.) Nyl. var. *concentrica* (Savicz) Erichsen			+	+	+	+				+
Pertusaria amara (Ach.) Nyl. var. *kimmerica* Oxner			+		+	+			+	+
Pertusaria amara (Ach.) Nyl. var. *pulvinata* (Erichsen) Mak.			+		+	+				+
Pertusaria aspergilla (Ach.) J.R. Laundon						+			+	
Pertusaria bryontha (Ach.) Nyl.					+	+			+	+
Pertusaria carneopallida (Nyl.) Anzi		+	+	+	+	+			+	+
Pertusaria chiodectonoides Bagl. ex A. Massal.			+		+	+			+	+
Pertusaria coccodes (Ach.) Nyl.			+		+	+			+	+
Pertusaria constricta Erichsen			+	+	+	+				
Pertusaria corallina (L.) Arnold			+		+	+			+	+
Pertusaria coriacea (Th. Fr.) Th. Fr.			+		+	+			+	+
Pertusaria dactylina (Ach.) Nyl.			+		+	+			+	+
Pertusaria excludens Nyl.			+		+	+	+		+	+
Pertusaria flavicans Lamy			+		+	+			+	+
Pertusaria flavida (DC.) J.R. Laundon			+	+	+	+			+	+
Pertusaria geminipara (Th. Fr.) C. Knight ex Brodo			+		+	+	+		+	+
Pertusaria glomerata (Ach.) Schaer.			+		+	+	+		+	+
Pertusaria hemisphaerica (Flörke) Erichsen		+	+	+	+	+				+
Pertusaria lactea (L.) Arnold		+	+		+	+		+	+	+
Pertusaria leioplaca DC.			+		+	+				+
Pertusaria multipuncta (Turner) Nyl.		+	+	+	+	+				+
Pertusaria octomela (Norman) Erichsen			+		+	+			+	+
Pertusaria oculata (Dicks.) Th. Fr.			+		+	+			+	+
Pertusaria panyrga (Ach.) A. Massal.		+	+		+	+	+	+	+	+
Pertusaria pertusa (Weigel) Tuck.			+		+	+				+
Pertusaria pseudocorallina (Lilj.) Arnold			+		+	+				+
Pertusaria servitiana Erichsen			+		+	+			+	+
Pertusaria solitaria H. Magn.			+		+	+			+	+
Pertusaria sommerfeltii (Flörke ex Sommerf.) Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pertusaria subdactylina Nyl.			+		+	+				+
Pertusaria trachythallina Erichsen			+		+	+				+
Pertusaria trochiscea Norman		+	+		+	+	+	+	+	+
Pertusaria velata (Turner) Nyl.			+		+	+			+	+
Petractis Fr.	1									
Petractis clausa (Hoffm.) Kremp.						+				
Phacopsis Tul.	2									
Phacopsis cephalodioides (Nyl.) Triebel et Rambold					+	+			+	
Phacopsis oxyspora (Tul.) A. Massal.		+			+	+			+	
Phaeocalicium A.F.W. Schmidt	4									
Phaeocalicium compressulum (Nyl. ex Szatala) A.F.W. Schmidt			+			+			+	+
Phaeocalicium populneum (Brond. ex Duby) A.F.W. Schmidt		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Phaeocalicium praecedens (Nyl.) A.F.W. Schmidt			+		+	+			+	+
Phaeocalicium tremulicola (Norrl. ex Nyl.) Tibell			+	+		+			+	+
Phaeographis Müll. Arg.	1									
Phaeographis dendritica (Ach.) Müll. Arg.		+	+	+	+	+			+	+
Phaeophyscia Moberg	20									
Phaeophyscia cernohorskyi (Nádv.) Moberg								+		
Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Phaeophyscia constipata (Norrl. et Nyl.) Moberg		+	+	+	+	+		+	+	+
Phaeophyscia dissecta G. Urban., I. Urban. et T. Otn.									+	
Phaeophyscia endococcina (Körb.) Moberg			+		+	+			+	
Phaeophyscia endococcinoides (Poelt) Essl.						+			+	+
Phaeophyscia endophoenicea (Harm.) Moberg		+	+		+	+			+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Phaeophyscia hirsuta (Mereschk.) Essl.			+	+	+	+			+	
Phaeophyscia hirtella Essl.		+	+	+	+	+			+	+
Phaeophyscia hirtuosa (Kremp.) Essl.			+		+	+			+	
Phaeophyscia hispidula (Ach.) Essl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Phaeophyscia kairamoi (Vain.) Moberg		+	+	+	+	+		+	+	+
Phaeophyscia nigricans (Flörke) Moberg			+	+	+	+	+		+	+
Phaeophyscia orbicularis (Neck.) Moberg		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Phaeophyscia primaria (Poelt) Trass					+	+			+	+
Phaeophyscia pusilloides (Zahlbr.) Essl.					+	+			+	+
Phaeophyscia pyrrhophora (Poelt) D.D. Awasthi et M. Joshi						+				+
Phaeophyscia rubropulchra (Degel.) Essl.						+				+
Phaeophyscia sciastra (Ach.) Moberg		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Phaeophyscia squarrosa Kaschiw.					+	+				
Phaeorrhiza H. Mayrhofer et Poelt	2									
Phaeorrhiza nimbosa (Fr.) H. Mayrhofer et Poelt			+		+	+		+	+	+
Phaeorrhiza sareptana (Tomin) H. Mayrhofer et Poelt			+		+	+	+	+	+	+
Phaeospora Hepp ex Stein	1									
Phaeospora peltigericola D. Hawksw.		+				+				
Phaeosporobolus D. Hawksw. et Hafellner	1									
Phaeosporobolus usneae D. Hawksw. et Hafellner		+			+	+			+	
Phlyctis Wallr.	2									
Phlyctis agelaea (Ach.) Flot.		+	+	+	+	+			+	+
Phlyctis argena (Spreng.) Flot.		+	+	+	+	+			+	+
Phylliscum Nyl.	1									
Phylliscum demangeonii (Moug. et Mont.) Nyl.			+		+	+			+	+
Physcia (Schreb.) Michx.	15									
Physcia adscendens H. Olivier		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physcia aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fürnr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physcia albinea (Ach.) Nyl.			+	+	+	+		+	+	+
Physcia alnophila (Vain.) Loht. et al.					+	+				+
Physcia caesia (Hoffm.) Fürnr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physcia clementei (Turner) Maas Geest.			+	+	+	+			+	+
Physcia dimidiata (Arnold) Nyl.		+	+		+	+	+	+	+	+
Physcia dubia (Hoffm.) Lettau		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physcia leptalea (Ach.) DC.			+	+	+	+			+	+
Physcia magnussonii Frey			+		+	+			+	+
Physcia phaea (Tuck.) J.W. Thomson		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physcia stellaris (L.) Nyl. var. *stellaris*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physcia stellaris (L.) Nyl. var. *angustiloba* Räsänen			+	+	+	+			+	+
Physcia tenella (Scop.) DC.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physcia tribacia (Ach.) Nyl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physcia vitii Nádv.			+		+	+		+	+	+
Physciella Essl.	2									
Physciella chloantha (Ach.) Essl.		+			+	+				+
Physciella denigrata (Hue) Essl.		+	+		+	+				+
Physconia Poelt	10									
Physconia detersa (Nyl.) Poelt		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physconia distorta (With.) J.R. Laundon		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physconia enteroxantha (Nyl.) Poelt		+	+	+	+	+	+		+	+
Physconia grisea (Lam.) Poelt		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physconia grumosa Kashiw. et Poelt					+	+				+
Physconia leucoleiptes (Tuck.) Essl.					+	+				+
Physconia muscigena (Ach.) Poelt		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Physconia perisidiosa (Erichsen) Moberg		+	+	+	+	+		+	+	+
Physconia servitii (Nàdv.) Poelt								+		
Physconia venusta (Ach.) Poelt			+	+	+	+		+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Pilophorus Th. Fr.	2									
Pilophorus cereolus (Ach.) Th. Fr.			+		+	+			+	+
Pilophorus robustus Th. Fr.			+		+	+			+	+
Placidiopsis Beltr.	3									
Placidiopsis cervinula (Nyl.) Vain.			+		+	+		+	+	+
Placidiopsis pseudocinerea Breuss						+			+	
Placidiopsis tominii Bredkina						+		+	+	
Placidium A. Massal.	3									
Placidium lachneum (Ach.) de Lesd.			+	+	+	+	+	+	+	+
Placidium rufescens (Ach.) A. Massal.			+	+	+	+			+	+
Placidium squamulosum (Ach.) Breuss			+		+	+		+	+	
Placocarpus Breuss	1									
Placocarpus schaereri (Fr.) Breuss			+		+	+			+	
Placolecis Trevis.	1									
Placolecis opaca (Fr.) Hafellner									+	
Placopsis (Nyl.) Linds.	2									
Placopsis cribellans (Nyl.) Räsänen						+				
Placopsis gelida (L.) Linds.			+	+	+	+	+		+	+
Placopyrenium Breuss	1									
Placopyrenium trachyticum (Hazsl.) Breuss			+		+	+	+	+	+	+
Placynthiella Elenkin	3									
Placynthiella icmalea (Ach.) Coppins et P. James			+		+	+			+	+
Placynthiella oligotropha (J.R. Laundon) Coppins et P. James		+	+		+	+	+		+	+
Placynthiella uliginosa (Schrad.) Coppins et P. James		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Placynthium (Ach.) Gray	5									
Placynthium asperellum (Ach.) Trevis.			+		+	+			+	+
Placynthium nigrum (Huds.) Gray		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Placynthium pannariellum (Nyl.) H. Magn.			+	+	+	+			+	+
Placynthium subradiatum (Nyl.) Arnold			+	+	+	+		+	+	+
Placynthium tremniacum (A. Massal.) Jatta			+	+	+	+				
Platismatia W.L. Culb. et C.F. Culb.	1									
Platismatia glauca (L.) W.L. Culb. et C.F. Culb.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Plectocarpon Fée	1									
Plectocarpon lichenum (Sommerf.) D. Hawksw.		+				+				
Pleopsidium Körb.	3									
Pleopsidium chlorophanum (Wahlenb.) Zopf		+	+		+	+	+	+	+	+
Pleopsidium flavum (Bellardi) Körb.			+		+	+	+	+	+	+
Pleopsidium gobiensis (H. Magn.) Hafellner		+	+		+	+	+	+	+	+
Pleurosticta Petr.	1									
Pleurosticta acetabulum (Neck.) Elix et Lumbsch			+		+	+				+
Polyblastia A. Massal.	17									
Polyblastia abscondita (Nyl.) Arnold			+		+	+			+	+
Polyblastia albida Arnold			+		+	+				+
Polyblastia cruenta (Körb.) P. James et Swinskow			+		+	+			+	+
Polyblastia cupularis A. Massal.					+	+			+	+
Polyblastia epigaea A. Massal.						+				
Polyblastia forana (Anzi) Arnold					+	+			+	+
Polyblastia fuscoargillacea Anzi						+			+	
Polyblastia hyperborea Th. Fr.			+		+	+	+		+	
Polyblastia intermedia Th. Fr.						+			+	+
Polyblastia melaspora (Taylor) Zahlbr.			+		+	+			+	+
Polyblastia muralis (Hepp) Oxner			+		+	+	+		+	
Polyblastia quinqueseptata (Hepp) Zschacke					+	+			+	+
Polyblastia sendtneri Kremp.			+			+			+	+
Polyblastia septentrionalis Lynge						+				
Polyblastia terrestris Th. Fr.		+	+		+	+	+		+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Polyblastia theleodes (Sommerf.) Th. Fr.		+	+		+	+	+		+	+
Polyblastia verrucosa (Ach.) Lönnr.						+			+	
Polyblastiopsis Zahlbr.	1									
Polyblastiopsis subcoerulescens (Nyl.) Zahlbr.					+	+			+	+
Polychidium (Ach.) Gray	1									
Polychidium muscicola (Sw.) Gray			+		+	+		+	+	+
Polycoccum Saut. ex Körb.	2									
Polycoccum marmoratum (Kremp.) D. Hawksw.			+		+	+		+		+
Polycoccum minor (Kernst.) D. Hawksw.						+				
Polysporina Vězda	4									
Polysporina gyrocarpa (H. Magn.) N.S. Golubk.			+		+	+	+	+	+	+
Polysporina lapponica (Ach. ex Schaer.) Degel.			+		+	+	+			+
Polysporina simplex (Davies) Vězda			+		+	+	+	+	+	+
Polysporina sinensis (H. Magn.) N.S. Golubk.			+			+	+	+	+	
Porina Müll. Arg.	1									
Porina mammillosa (Th. Fr.) Vain.			+		+	+			+	+
Porocyphus Körb.	2									
Porocyphus coccodes (Flot.) Körb.			+	+	+	+			+	+
Porocyphus rehmicus (A. Massal.) Zahlbr.								+		
Porpidia Körb.	11									
Porpidia albocaerulescens (Wulfen) Hertel et Knoph			+		+	+		+	+	+
Porpidia cinereoatra (Ach.) Hertel et Knoph		+	+	+	+	+	+		+	+
Porpidia crustulata (Ach.) Hertel et Knoph		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Porpidia flavocaerulescens (Hornem.) Hertel et A.J. Schwab		+	+	+	+	+		+	+	+
Porpidia macrocarpa (DC.) Hertel et A.J. Schwab		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Porpidia melinodes (Körb.) Gowan et Ahti			+		+	+				+
Porpidia musiva (Körb.) Hertel et Knoph			+		+	+			+	+
Porpidia speirea (Ach.) Kremp.		+	+	+	+	+		+	+	+
Porpidia superba (Körb.) Hertel et Knoph			+		+	+				+
Porpidia thomsonii Gowan							+			
Porpidia tuberculosa (Sm.) Hertel et Knoph			+		+	+			+	+
Pronectria Clem.	1									
Pronectria robergei (Mont. et Desm.) Lowen					+	+			+	
Protoblastenia (Zahlbr.) J. Steiner	5									
Protoblastenia calva (Dicks.) Zahlbr.			+	+	+	+		+	+	+
Protoblastenia incrustans (DC.) J. Steiner			+	+	+	+			+	+
Protoblastenia rupestris (Scop.) J. Steiner		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Protoblastenia siebenhaariana (Körb.) J. Steiner			+			+				+
Protoblastenia terricola (Anzi) Lynge			+		+	+				+
Protomicarea Hafellner	1									
Protomicarea limosa Ach.		+	+		+	+			+	+
Protopannaria (Gyeln.) P.M. Jørg. et S. Ekman	1									
Protopannaria pezizoides (Weber) P.M. Jørg et S. Ekman		+	+		+	+	+	+	+	+
Protoparmelia M. Choisy	6									
Protoparmelia atriseda (Fr.) R. Sant. et V. Wirth		+	+			+				
Protoparmelia badia (Hoffm.) Hafellner		+	+		+	+	+	+	+	+
Protoparmelia cupreobadia (Nyl.) Poelt								+		
Protoparmelia nephaea (Sommerf.) R. Sant.			+		+	+	+	+	+	+
Protoparmelia nitens (Pers.) Sancho et A. Crespo						+			+	+
Protoparmelia psarophana (Nyl.) Sancho et A. Crespo						+			+	+
Protoparmeliopsis M. Choisy	4									
Protoparmeliopsis achariana (A.L. Sm.) Moberg et R. Sant.			+		+	+	+		+	+
Protoparmeliopsis laatokkaënsis (Räsänen) Moberg et R. Sant.					+	+				+
Protoparmeliopsis macrocyclos (H. Magn.) Moberg et R. Sant.			+	+		+			+	+
Protoparmeliopsis muralis (Schreb.) M. Choisy		+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Protothelenella Räsänen	4									
Protothelenella corrosa (Körb.) H. Mayrhofer et Poelt						+				
Protothenella santessonii H. Mayrhofer		+			+	+				
Protothenella sphinctrinoidella (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt			+		+	+			+	+
Protothenella sphinctrinoides (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt		+	+	+	+	+			+	+
Pseudephebe M. Choisy	2									
Pseudephebe minuscula (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw.		+	+		+	+	+	+	+	+
Pseudephebe pubescens (L.) M. Choisy		+	+		+	+	+	+	+	+
Pseudevernia Zopf	1									
Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pseudosagedia (Müll. Arg.) M. Choisy	3									
Pseudosagedia aenea (Wallr.) Hafellner et Kalb			+	+	+	+	+			+
Pseudosagedia chlorotica (Ach.) Hafellner et Kalb			+		+	+			+	+
Pseudosagedia linearis (Leight.) Hafellner et Kalb						+			+	+
Psilolechia A. Massal.	1									
Psilolechia lucida (Ach.) M. Choisy		+	+		+	+			+	+
Psora Hoffm.	9									
Psora crenata (Taylor) Reinke								+		
Psora decipiens (Hedw.) Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Psora elenkinii Rass.					+	+			+	
Psora globifera (Ach.) A. Massal.		+	+		+	+	+	+	+	+
Psora himalayana (Ch. Bal.) Timdal							+			
Psora luridella (Tuck.) Fink					+	+		+	+	+
Psora rubiformis (Ach.) Hook.			+		+	+		+	+	+
Psora testacea (Hoffm.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Psora vallesiaca (Schaer.) Timdal								+		
Psoroma Michx.	1									
Psoroma hypnorum (Vahl) Gray			+		+	+	+		+	+
Psorotichia A. Massal.	9									
Psorotichia asiatica Vain.			+		+	+			+	
Psorotichia caesia (Nyl.) Forssell		+	+		+	+	+		+	+
Psorotichia dispersa H. Magn.								+		
Psorotichia kansuensis H. Magn.								+		
Psorotichia mongolica H. Magn.								+		
Psorotichia moravica Zahlbr.			+		+	+			+	
Psorotichia nigra H. Magn.			+		+	+		+	+	+
Psorotichia schaereri (A. Massal.) Arnold		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Psorotichia taurica (Nyl.) Vain.			+		+	+			+	
Psorula Gotth. Schneid.	1									
Psorula rufonigra (Tuck.) Gotth. Schneid.			+		+	+	+	+	+	+
Punctelia Krog	2									
Punctelia rudecta (Ach.) Krog			+		+	+			+	+
Punctelia subrudecta (Nyl.) Krog		+	+		+	+			+	+
Pycnora Hafellner	1									
Pycnora xanthococca (Sommerf.) Hafellner			+			+		+		
Pycnothelia (Ach.) Dufour	1									
Pycnothelia papillaria (Ehrh.) Dufour		+	+	+	+	+			+	+
Pyrenidium Nyl.	1									
Pyrenidium actinellum Nyl.		+				+				
Pyrenocarpon Trevis.	1									
Pyrenocarpon flotowianum (Hepp) Trevis.			+		+	+			+	+
Pyrenopsis Nyl.	3									
Pyrenopsis grumulifera Nyl.			+		+	+				+
Pyrenopsis macrospora Lynge			+		+	+			+	+
Pyrenopsis umbilicata Vain.			+		+	+	+		+	+
Pyrenula A. Massal.	5									
Pyrenula coryli A. Massal.				+	+	+				+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Pyrenula laevigata (Pers.) Arnold		+	+	+	+	+				+
Pyrenula macrospora (Degel.) Coppins et P. James			+							
Pyrenula nitida (Weigel) Ach.			+	+	+	+			+	+
Pyrenula nitidella (Flörke ex Schaer.) Müll. Arg.		+	+	+	+	+			+	+
Pyrrhospora Körb.	2									
Pyrrhospora cinnabarina (Sommerf.) M. Choisy			+			+				
Pyrrhospora elabens (Fr.) Hafellner			+		+	+				+
Pyxine Fr.	1									
Pyxine sorediata (Ach.) Mont.		+	+		+	+				+
Raciborskiomyces Siemaszko	1									
Raciborskiomyces peltigericola (D. Hawksw.) M.E. Barr						+				
Racodium Pers.: Fr.	1									
Racodium rupestre Pers.			+		+	+			+	+
Ramalina Ach.	17									
Ramalina almquistii Vain.			+	+	+	+			+	+
Ramalina asahinana Zahlbr.			+	+	+	+				+
Ramalina baltica Lettau			+		+	+				
Ramalina calicaris (L.) Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ramalina capitata (Ach.) Nyl. var. *capitata*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ramalina capitata (Ach.) Nyl. var. *strepsilis* (Ach.) Motyka			+		+	+	+		+	+
Ramalina dilacerata (Hoffm.) Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ramalina farinacea (L.) Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Ramalina fastigiata (Pers.) Ach.			+		+	+	+			+
Ramalina fraxinea (L.) Ach.			+		+	+	+		+	+
Ramalina intermedia (Delise ex Nyl.) Nyl.						+				
Ramalina obtusata (Arnold) Bitter		+	+	+	+	+				
Ramalina pollinaria (Westr.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ramalina polymorpha (Lilj.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ramalina roesleri (Hochst. ex Schaer.) Hue		+	+	+	+	+		+	+	+
Ramalina sinensis Jatta		+	+	+	+	+			+	+
Ramalina thrausta (Ach.) Nyl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ramalina vogulica Vain.		+	+	+	+	+			+	+
Refractohilum D. Hawksw.	1									
Refractohilum peltigerae (Keissl.) D. Hawksw.									+	
Rhexophiale Th. Fr.	1									
Rhexophiale rhexoblephara (Nyl.) Hellb.			+		+	+				
Rhizocarpon Ramond ex DC.	41									
Rhizocarpon alpicola (Anzi) Rabenh.		+	+		+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon badioatrum (Flörke ex Spreng.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon chioneum (Norman) Th. Fr.					+	+				+
Rhizocarpon cinereovirens (Müll. Arg.) Vain.		+	+		+	+		+	+	+
Rhizocarpon concentricum (Davies) Vain.			+	+	+	+			+	+
Rhizocarpon copelandii (Körb.) Th. Fr.						+				
Rhizocarpon disporum (Nägeli ex Hepp) Müll. Arg.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon distinctum Th. Fr.		+	+		+	+	+		+	+
Rhizocarpon effiguratum (Anzi) Th. Fr.			+		+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon eupetraeoides (Nyl.) Blomb. et Forssell			+		+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon eupetraeum (Nyl.) Arnold		+	+		+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon expallescens Th. Fr.						+			+	+
Rhizocarpon ferax H. Magn.						+				
Rhizocarpon frigidum Räsänen			+		+	+		+		+
Rhizocarpon geminatum Körb.		+	+		+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon geographicum (L.) DC. ssp. *geographicum*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon geographicum (L.) DC. ssp. *kittilense* (Räsänen) R. Sant.		+	+	+	+	+				+
Rhizocarpon geographicum (L.) DC. ssp. *lindsayanum* (Räsänen) R. Sant.		+	+		+	+		+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Rhizocarpon grande (Flörke.) Arnold		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon hochstetteri (Körb.) Vain.			+		+	+	+		+	+
Rhizocarpon inarense (Vain.) Vain.						+				
Rhizocarpon intermediellum Räsänen						+	+			+
Rhizocarpon jemtlandicum (Malme) Malme					+	+	+			+
Rhizocarpon kansuense H. Magn.						+	+	+	+	
Rhizocarpon lavatum (Fr.) Hazsl.			+	+	+	+			+	+
Rhizocarpon lecanorinum Anders			+		+	+			+	+
Rhizocarpon leptolepis Anzi						+			+	+
Rhizocarpon macrosporum Räsänen			+		+	+			+	+
Rhizocarpon norvegicum Räsänen		+	+		+	+		+	+	+
Rhizocarpon oederi (Weber) Körb.			+		+	+			+	+
Rhizocarpon oportense (Vain.) Räsänen			+		+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon petraeum (Wulfen) A. Massal.		+	+	+	+	+	+		+	+
Rhizocarpon plicatile (Leight.) A.L. Sm.			+		+	+	+		+	+
Rhizocarpon polycarpum (Hepp) Th. Fr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon postumum (Nyl.) Arnold			+		+	+	+		+	+
Rhizocarpon reductum Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhizocarpon rittokense (Hellb.) Th. Fr.						+				+
Rhizocarpon saanaënse Räsänen			+		+	+				+
Rhizocarpon simillimum (Anzi) Lettau						+			+	
Rhizocarpon subgeminatum Eitner					+	+		+	+	+
Rhizocarpon superficiale (Schaer.) Vain.			+		+	+		+	+	+
Rhizocarpon umbilicatum (Ramond) Flagey			+		+	+		+	+	+
Rhizocarpon viridiatrum (Wulfen) Körb.			+		+	+		+	+	+
Rhizoplaca Zopf	4									
Rhizoplaca baranowii (Poelt) N.S. Golubk.			+			+		+	+	
Rhizoplaca chrysoleuca (Sm.) Zopf		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhizoplaca melanophthalma (DC.) Leuckert et Poelt		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhizoplaca peltata (Ramond) Leuckert et Poelt		+	+		+	+	+	+	+	+
Rhymbocarpus Zopf	1									
Rhymbocarpus stereocaulorum (Alstrup et D. Hawksw.) Etayo et Diederich			+			+				
Rimularia Nyl.	4									
Rimularia gibbosa (Ach.) Coppins, Hertel et Rambold			+		+	+	+		+	+
Rimularia impavida (Th. Fr.) Hertel et Rambold			+		+	+			+	+
Rimularia insularis (Nyl.) Rambold et Hertel		+	+		+	+				+
Rimularia psephota (Tuck.) Hertel et Rambold					+	+			+	+
Rinodina (Ach.) Gray	35									
Rinodina archaea (Ach.) Arnold		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rinodina bischoffii (Hepp) A. Massal.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rinodina calcarea (Arnold) Arnold			+	+	+	+	+		+	+
Rinodina calcigena (Th. Fr.) Lynge			+			+				+
Rinodina cinereovirens (Vain.) Vain.			+	+	+	+			+	+
Rinodina colobina (Ach.) Th. Fr.				+		+				+
Rinodina confragosa (Ach.) Körb.			+			+	+		+	+
Rinodina conradii Körb.			+	+	+	+	+	+	+	+
Rinodina dubyana (Hepp) J. Steiner			+	+	+	+	+	+	+	+
Rinodina efflorescens Malme					+	+				+
Rinodina exigua (Ach.) Gray		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rinodina fimbriata Körb.			+		+	+			+	+
Rinodina gennarii Bagl.			+	+	+	+	+	+	+	+
Rinodina immersa (Körb.) Zahlbr.		+	+	+	+	+			+	+
Rinodina intermedia Bagl.					+	+				+
Rinodina interpolata (Stirt.) Sheard						+		+		+
Rinodina laevigata (Ach.) Malme			+		+	+			+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Rinodina lecanorina (A. Massal.) A. Massal.			+		+	+			+	+
Rinodina milvina (Wahlenb.) Th. Fr.			+		+	+	+	+	+	+
Rinodina mniaraea (Ach.) Körb. var. *mniaraea*		+	+		+	+	+		+	+
Rinodina mniaraea (Ach.) Körb. var. *cinnamomea* Th. Fr.			+		+	+	+	+	+	+
Rinodina mniaraea (Ach.) Körb. var. *mniaraeiza* (Nyl.) H. Magn.						+			+	+
Rinodina occulta (Körb.) Sheard			+	+	+	+			+	+
Rinodina olivaceobrunnea C.W. Dodge et G.E. Baker						+			+	+
Rinodina oxydata (A. Massal.) A. Massal.			+		+	+	+		+	+
Rinodina polyspora Th. Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Rinodina populicola H. Magn.			+	+	+	+				+
Rinodina pyrina (Ach.) Arnold		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rinodina rinodinoides (Anzi) H. Mayrhofer et Scheid.						+			+	+
Rinodina roscida (Sommerf.) Arnold			+		+	+	+		+	+
Rinodina septentrionalis Malme		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rinodina sibirica H. Magn.			+	+	+	+				+
Rinodina sophodes (Ach.) A. Massal.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rinodina teichophila (Nyl.) Arnold			+		+	+			+	+
Rinodina tephraspis (Nyl.) Herre			+	+	+	+		+	+	+
Rinodina terrestris Tomin			+		+	+		+	+	+
Rinodina turfacea (Wahlenb.) Körb.		+	+		+	+	+	+	+	+
Rinodinella H. Mayrhofer	1									
Rinodinella controversa (A. Massal.) H. Mayrhofer			+		+	+	+		+	
Ropalospora A. Massal.	1									
Ropalospora lugubris (Sommerf.) Poelt			+		+	+			+	+
Sagiolechia A. Massal.	1									
Sagiolechia protuberans (Ach.) A. Massal.			+		+	+				
Santessoniella Henssen	1									
Santessoniella arctophila (Th. Fr.) Henssen			+		+	+			+	+
Sarcogyne Flot.	6									
Sargogyne clavus (DC.) Kremp.			+			+	+	+	+	+
Sarcogyne distinguenda Th. Fr.						+	+		+	
Sarcogyne picea H. Magn.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Sarcogyne polackiana (Müll. Arg.) H. Magn.						+			+	
Sarcogyne privigna (Ach.) A. Massal.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Sarcogyne regularis Körb. em. Oxner		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Schaereria Körb.	4									
Schaereria cinereorufa (Schaer.) Th. Fr.			+		+	+			+	+
Schaereria fuscocinerea (Nyl.) Clauzade et Cl. Roux			+		+	+	+		+	+
Schaereria parasemella (Nyl.) Lumbsch		+	+		+	+		+	+	+
Schaereria serenior (Vain.) Vitik.						+				+
Schismatomma Flot. et Körb. ex A. Massal.	2									
Schismatomma pericleum (Ach.) Branth et Rostr.						+				
Schismatomma umbrinum (Coppins et P. James) P.M. Jørg. et Tønsberg						+				+
Sclerophora Chevall.	2									
Sclerophora coniophaea (Norman) J.-E. Mattsson et Middelborg			+	+	+	+				+
Sclerophora pallida (Pers.) Y.J. Jao et Spooner			+	+	+	+			+	+
Scoliciosporum A. Massal.	2									
Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda			+	+	+	+		+	+	+
Scoliciosporum umbrinum (Ach.) Arnold		+	+	+	+	+		+	+	+
Scutula Tul.	3									
Scutula epiblastematica (Wallr.) Rehm						+				
Scutula miliaris (Wallr.) Trevis.									+	
Scutula stereocaulorum (Anzi) Körb.			+		+	+			+	+
Seirophora Frödén	1									
Seirophora contortuplicata (Ach.) Frödén					+	+		+	+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Solorina Ach.	5									
Solorina bispora Nyl.			+		+	+	+		+	+
Solorina crocea (L.) Ach.		+	+		+	+	+	+	+	+
Solorina octospora Arnold			+		+	+			+	+
Solorina saccata (L.) Ach.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Solorina spongiosa (Ach.) Anzi			+		+	+			+	+
Sphaerellothecium Zopf	3									
Sphaerellothecium araneosum (Arnold) Zopf var. cladoniae Alstrup et Zhurb.					+					
Sphaerellothecium minutum Hafellner		+				+				
Sphaerellothecium parmeliae Diederich et Etayo					+					
Sphaerophorus Pers.	2									
Sphaerophorus fragilis (L.) Pers.		+	+		+	+		+	+	+
Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain.		+	+		+	+		+	+	+
Sphinctrina Fr.	2									
Sphinctrina turbinata (Pers.: Fr.) De Not.			+		+	+			+	+
Sphinctrina tubiformis A. Massal.						+				
Spilonema Bornet	1									
Spilonema revertens Nyl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Sporastatia A. Massal.	3									
Sporastatia asiatica H. Magn.						+	+		+	
Sporastatia polyspora (Nyl.) Grummann			+		+	+			+	+
Sporastatia testudinea (Ach.) A. Massal.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Squamarina Poelt	9									
Squamarina cartilaginea (With.) P. James			+		+	+	+		+	+
Squamarina concrescens (Müll. Arg.) Poelt							+			
Squamarina gypsacea (Sm.) Poelt			+		+	+	+		+	+
Squamarina lentigera (Weber) Poelt			+		+	+	+	+	+	+
Squamarina nivalis Frey et Poelt			+			+			+	
Squamarina pamirica N.S. Golubk.							+			
Squamarina periculosa (Dufour) Poelt					+		+	+		
Squamarina stella-petrae Poelt							+			
Squamarina usbekica Poelt			+		+	+			+	
Staurothele Norman	7									
Staurothele areolata (Ach.) Lettau			+		+	+			+	+
Staurothele catalepta (Ach.) Blomb. et Forssell			+			+				
Staurothele fissa (Taylor) Zwackh			+	+	+	+	+		+	+
Staurothele fuscocuprea (Nyl.) Zschacke			+	+	+	+	+	+	+	+
Staurothele guestphalica (J. Lahm ex Körb.) Arnold						+				
Staurothele hymenogonia (Nyl.) Th. Fr.			+		+	+			+	
Staurothele rufa (A. Massal.) Zschacke		+	+	+	+	+	+		+	+
Steinia Körb.	1									
Steinia geophana (Nyl.) Stein			+		+	+	+		+	+
Stenhammarella Hertel	1									
Stenhammarella turgida (Ach.) Hertel					+	+			+	
Stenocybe (Nyl.) Körb.	2									
Stenocybe major Nyl.			+		+	+			+	+
Stenocybe pullatula (Ach.) Stein		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Stereocaulon Hoffm.	27									
Stereocaulon alpestre (Flot.) Dombr.						+				
Stereocaulon alpinum Laurer		+	+		+	+	+	+	+	+
Stereocaulon apocalypticum Nyl.			+		+	+			+	+
Stereocaulon arenarium (Savicz) I.M. Lamb			+		+	+			+	+
Stereocaulon botryosum Ach.			+		+	+				+
Stereocaulon capitellatum H. Magn.			+			+			+	+
Stereocaulon condensatum Hoffm.		+	+		+	+	+		+	+
Stereocaulon cumulatum (Sommerf.) Timdal					+	+			+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Stereocaulon dactylophyllum Flörke			+	+	+	+			+	+
Stereocaulon depressum (Frey) I.M. Lamb					+	+	+			+
Stereocaulon evolutum Graewe			+		+	+			+	+
Stereocaulon glareosum (Savicz) H. Magn.		+	+		+	+	+	+	+	+
Stereocaulon grande (H. Magn.) H. Magn.			+		+	+		+	+	+
Stereocaulon incrustatum Flörke			+		+	+	+		+	+
Stereocaulon intermedium (Savicz) H. Magn.			+		+	+			+	+
Stereocaulon myriocarpum Th. Fr.			+		+	+	+		+	+
Stereocaulon nanodes Tuck.			+		+	+			+	+
Stereocaulon paschale (L.) Hoffm.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Stereocaulon pileatum Ach.			+		+	+				+
Stereocaulon rivulorum H. Magn.		+	+		+	+		+	+	+
Stereocaulon saxatile H. Magn.		+	+		+	+	+	+	+	+
Stereocaulon sibiricum I.M. Lamb						+				
Stereocaulon subcoralloides (Nyl.) Nyl.		+	+		+	+	+	+	+	+
Stereocaulon symphycheilum I.M. Lamb			+		+	+			+	+
Stereocaulon tomentosum Fr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Stereocaulon vesuvianum Pers.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Stereocaulon wrightii Tuck.						+			+	
Sticta (Schreb.) Ach.	5									
Sticta fuliginosa (Hoffm.) Ach.			+		+	+		+		+
Sticta limbata (Sm.) Ach.		+	+		+	+				+
Sticta nylanderiana Zahlbr.		+	+	+	+	+			+	+
Sticta sylvatica (Huds.) Ach.			+		+	+				
Sticta wrightii Tuck.					+	+				
Stigmidium Trevis.	4									
Stigmidium conspurcans (Th. Fr.) Triebel et R. Sant.			+			+			+	+
Stigmidium gyrophorarum (Arnold) D. Hawksw.						+			+	+
Stigmidium peltideae (Vain.) R. Sant.		+				+				
Stigmidium pseudopeltideae Cl. Roux et Triebel		+				+				
Strangospora Körb.	4									
Strangospora deplanata (Almq.) Clauzade et Cl. Roux			+			+			+	
Strangospora moriformis (Ach.) Stein			+		+	+			+	+
Strangospora ochrophora (Nyl.) R.A. Anderson			+		+	+			+	+
Strangospora pinicola (A. Massal.) Körb.			+	+		+				+
Strigula Fr.	2									
Strigula glabra (A. Massal.) V. Wirth			+	+	+	+			+	+
Strigula stigmatella (Ach.) R.C. Harris			+	+	+	+				
Synalissa Fr.	1									
Synalissa symphorea (Ach.) Nyl.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Taeniolella S. Hughes	2									
Taeniolella beschiana Diederich									+	
Taeniolella pertusariicola D. Hawksw. et H. Mayrhofer		+				+				
Teloschistes Norman	2									
Teloschistes brevior (Nyl.) Hillmann		+								
Teloschistes lacunosus (Rupr.) Savicz							+	+	+	
Tephromela M. Choisy	3									
Tephromela atra (Huds.) Hafellner		+	+		+	+	+	+	+	+
Tephromella cypria (Körb.) Hafellner			+			+				
Tephromella grumosa (Pers.) Hafellner et Cl. Roux						+			+	
Thamnolia Ach. ex Schaer.	1									
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer. var. *vermicularis*		+	+		+	+	+	+	+	+
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer. var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer.						+			+	+
Thelenella Nyl.	3									
Thelenella aeruginosa Vain.						+				
Thelenella modesta (Nyl.) Nyl.			+	+	+	+				

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Thelenella pertusariella (Nyl.) Vain.			+		+	+			+	+
Thelidium A. Massai.	9									
Thelidium aeneovinosum (Anzi) Arnold			+		+	+			+	+
Thelidium aethioboloides Zschacke						+			+	+
Thelidium cataractarum (Hepp) Lönnr.					+	+			+	+
Thelidium decipiens (Nyl.) Kremp.			+		+	+	+	+	+	+
Thelidium minutulum Körb.		+	+		+	+			+	+
Thelidium olivaceum (Schaer.) Körb.			+		+	+		+	+	+
Thelidium papulare (Fr.) Arnold		+	+		+	+	+	+	+	+
Thelidium pyrenophorum (Ach.) Mudd					+	+			+	+
Thelidium umbrosum A. Massal.					+	+			+	+
Thelocarpon Nyl.	5									
Thelocarpon epibolum Nyl. f. *epibolum*		+	+		+	+			+	+
Thelocarpon epibolum Nyl. f. *longisporum* H. Magn.		+				+			+	
Thelocarpon intermediellum Nyl.			+	+	+	+			+	+
Thelocarpon laureri (Flot.) Nyl.			+		+	+			+	+
Thelocarpon lichenicola (Fuckel) Poelt et Hafellner						+			+	
Thelocarpon superellum Nyl.			+		+	+			+	+
Thelomma A. Massal.	1									
Thelomma ocellatum (Körb.) Tibell						+			+	
Thelopsis Nyl.	2									
Thelopsis flaveola Arnold						+				
Thelopsis melathelia Nyl.						+			+	+
Thelotrema Ach.	1									
Thelotrema lepadinum (Ach.) Ach.			+							
Thermutis Fr.	1									
Thermutis velutina (Ach.) Flot.		+	+	+	+	+			+	+
Thrombium Wallr.	1									
Thrombium epigaeum (Pers.) Wallr.			+		+	+	+		+	+
Thyrea A. Massal.	1									
Thyrea confusa Henssen		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Toninia A. Massal.	16									
Toninia alutacea (Anzi) Jatta								+		
Toninia aromatica (Sm.) A. Massal.			+		+	+	+		+	+
Toninia athallina (Hepp) Timdal						+			+	+
Toninia candida (Weber) Th. Fr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Toninia cinereovirens (Schaer.) A. Massal.			+		+	+		+	+	+
Toninia gobica N.S. Golubk.								+		
Toninia massata (Tuck.) Herre			+			+				
Toninia opuntioides (Vill.) Timdal		+	+		+	+				
Toninia philippea (Mont.) Timdal			+			+		+		
Toninia rosulata (Anzi) H. Olivier					+	+				
Toninia sculpturata (H. Magn.) Timdal			+			+		+		
Toninia sedifolia (Scop.) Timdal		+	+		+	+	+	+	+	+
Toninia squalida (Ach.) A. Massal.					+	+			+	
Toninia subnitida (Hellb.) Hafellner et Türk			+	+	+	+	+	+	+	+
Toninia taurica (Szatala) Oxner			+		+	+			+	
Toninia tristis (Th. Fr.) Th. Fr. ssp. *tristis*		+	+		+	+	+	+	+	+
Toninia tristis (Th. Fr.) Th. Fr. ssp. *asiae-centralis* (H. Magn.) Timdal								+		
Toninia tristis (Th. Fr.) Th. Fr. ssp. *scholanderi* (Lynge) Timdal						+		+		
Trapelia M. Choisy	2									
Trapelia coarctata (Sm.) M. Choisy			+		+	+			+	+
Trapelia obtegens (Th. Fr.) Hertel			+		+	+			+	+
Trapeliopsis Hertel et Gotth. Schneid.	5									
Trapeliopsis flexuosa (Fr.) Coppins et P. James		+	+		+	+			+	+
Trapeliopsis gelatinosa (Flörke) Coppins et P. James			+		+	+			+	+

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Trapeliopsis granulosa (Hoffm.) Lumbsch		+	+		+	+	+	+	+	+
Trapeliopsis viridescens (Schrad.) Coppins et P. James		+	+	+	+	+	+		+	+
Trapeliopsis wallrothii (Flörke ex Spreng.) Hertel et Gotth. Schneid.			+		+	+			+	+
Tremella Pers.	1									
Tremella hypogymniae Diederich et M.S. Christ.		+				+				
Tremolecia M. Choisy	1									
Tremolecia atrata (Ach.) Hertel		+	+		+	+	+	+	+	+
Tuckermanopsis Gyeln.	2									
Tuckermanopsis chlorophylla (Willd.) Hale			+		+	+			+	+
Tuckermanopsis ciliaris (Ach.) Gyeln.			+		+	+			+	+
Tuckneraria Randl. et Thell	1									
Tuckneraria laureri (Kremp.) Randl. et Thell		+	+	+	+	+		+	+	+
Umbilicaria Hoffm.	30									
Umbilicaria altaiensis J.C. Wei et Jiang		+								
Umbilicaria arctica (Ach.) Nyl.			+		+	+			+	+
Umbilicaria caroliniana Tuck.		+	+		+	+		+	+	+
Umbilicaria cinerascens (Arnold) Frey			+		+	+		+	+	+
Umbilicaria cinereorufescens (Schaer.) Frey			+		+	+	+	+	+	+
Umbilicaria crustulosa (Ach.) Frey			+		+	+		+	+	+
Umbilicaria cylindrica (L.) Delise ex Duby var. *cylindrica*		+	+		+	+	+	+	+	+
Umbilicaria cylindrica (L.) Delise ex Duby var. *delisei* Nyl.			+		+	+			+	+
Umbilicaria cylindrica (L.) Delise ex Duby var. *denudata* (Turner) Frey			+		+	+			+	+
Umbilicaria cylindrica (L.) Delise ex Duby var. *tornata* (Ach.) Nyl.			+		+	+			+	+
Umbilicaria decussata (Vill.) Zahlbr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Umbilicaria deusta (L.) Baumg.		+	+		+	+	+	+	+	+
Umbilicaria grisea Hoffm.					+	+		+	+	+
Umbilicaria havaasii Llano						+		+		
Umbilicaria hirsuta (Sw. ex Westr.) Hoffm.		+	+		+	+		+	+	+
Umbilicaria hyperborea (Ach.) Hoffm.		+	+		+	+	+	+	+	+
Umbilicaria krascheninnikovii (Savicz) Zahlbr.		+	+		+	+	+	+	+	+
Umbilicaria leiocarpa DC.			+		+	+			+	+
Umbilicaria lyngei Schol.		+	+			+			+	+
Umbilicaria microphylla (Laur.) A. Massal.					+	+	+		+	+
Umbilicaria muehlenbergii (Ach.) Tuck.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Umbilicaria nylanderiana (Zahlbr.) H. Magn.		+	+		+	+			+	+
Umbilicaria polyphylla (L.) Baumg.		+	+		+	+	+		+	+
Umbilicaria polyrrhiza (L.) Fr.			+		+	+			+	+
Umbilicaria proboscidea (L.) Schrad.		+	+		+	+	+	+	+	+
Umbilicaria pulvinaria (Savicz) Frey			+		+	+			+	
Umbilicaria rigida (Du Rietz) Frey			+		+	+			+	+
Umbilicaria spodochroa (Hoffm.) DC.			+		+	+			+	+
Umbilicaria subglabra (Nyl.) Harm.		+	+		+	+	+		+	+
Umbilicaria subpolyphylla Oxner			+		+	+			+	+
Umbilicaria torrefacta (Lightf.) Schrad.		+	+		+	+	+	+	+	+
Umbilicaria vellea (L.) Hoffm.		+	+		+	+	+	+	+	+
Umbilicaria virginis Schaer.			+		+	+	+	+	+	+
Unguiculariopsis Rehm	1									
Unguiculariopsis cribriformis (Norman) Alstrup et D. Hawksw.						+				
Usnea Dill. ex Adans.	27									
Usnea barbata (L.) Weber ex F.H. Wigg.			+		+	+	+		+	+
Usnea bismolliuscula Zahlbr.					+	+				
Usnea carpatica Motyka					+				+	
Usnea cavernosa Tuck. var. *cavernosa*		+	+	+	+	+	+		+	+
Usnea cavernosa Tuck. var. *sibirica* (Räsänen) Motyka			+	+	+	+			+	+
Usnea ceratina Ach.			+		+	+				+
Usnea extensa Vain.						+				

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Usnea filipendula Stirt.		+	+	+	+	+	+		+	+
Usnea florida (L.) Weber ex F.H. Wigg.			+		+	+				+
Usnea fragilescens Hav. var. *fragilescens*		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Usnea fragilescens Hav. var. *mollis* (Vain.) Clerc		+	+	+	+	+			+	+
Usnea fulvoreagens (Räsänen) Räsänen		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Usnea glabrata (Ach.) Vain.		+	+	+	+	+	+		+	+
Usnea glabrescens (Nyl. ex Vain.) Vain.			+	+	+	+	+	+	+	+
Usnea hapalotera (Harm.) Motyka						+				
Usnea hirta (L.) Weber ex F.H. Wigg.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Usnea lapponica Vain.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Usnea longissima Ach.		+	+		+	+			+	+
Usnea monstruosa Vain.			+			+				
Usnea perplexans Stirt.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Usnea rigida (Ach.) Röhl.			+	+		+			+	
Usnea samjatninii Tomin									+	
Usnea scabrata Nyl.		+	+	+	+	+	+		+	+
Usnea silvatica Motyka			+		+	+				+
Usnea sphacelata R. Br.			+		+	+			+	+
Usnea subfloridana Stirt.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Usnea subscabrata (Vain.) Motyka		+	+	+	+	+			+	+
Usnea substerilis Motyka		+	+		+	+				+
Usnea wasmuthii Räsänen		+	+	+	+	+			+	+
Varicellaria Nyl.	1									
Varicellaria rhodocarpa (Körb.) Th. Fr.			+		+	+			+	+
Verrucaria Schrad.	45									
Verrucaria acrotella Ach.			+		+	+	+		+	+
Verrucaria aethiobola Wahlenb.		+	+		+	+		+	+	+
Verrucaria aquatilis Mudd		+	+		+	+	+		+	+
Verrucaria caerulea DC.			+	+	+	+			+	
Verrucaria caesiopsila Anzi								+		
Verrucaria calciseda DC.			+	+	+	+	+		+	+
Verrucaria denudata Zschacke		+			+	+			+	
Verrucaria devergens Nyl.					+	+			+	+
Verrucaria devergescens Nyl.			+		+	+			+	+
Verrucaria deversa Vain.			+	+	+	+	+		+	+
Verrucaria dolosa Hepp			+			+				
Verrucaria floerkeana Dalla Torre et Sarnth.				+		+			+	
Verrucaria foveolata (Flörke) A. Massal.			+	+	+	+			+	+
Verrucaria fusca Pers.			+		+	+			+	+
Verrucaria fuscella (Turner) Winch			+			+				
Verrucaria fuscula Nyl.		+	+	+	+	+	+		+	
Verrucaria glaucovirens Grummann			+	+		+			+	+
Verrucaria hochstetteri Fr.		+	+	+	+	+	+		+	+
Verrucaria hydrela Ach.		+		+		+				
Verrucaria keisslerii Szatala			+			+				+
Verrucaria kondaensis Vain.						+				
Verrucaria latebrosa Körb.					+	+			+	
Verrucaria lecideoides (A. Massal.) Trevis.					+	+		+	+	+
Verrucaria maculiformis Kremp.			+							
Verrucaria margacea (Wahlenb.) Wahlenb.			+		+	+	+	+	+	+
Verrucaria marmorea (Scop.) Arnold					+	+			+	
Verrucaria maura Wahlenb.						+				
Verrucaria mauroides Vain.			+	+	+	+			+	+
Verrucaria muralis Ach.		+	+	+	+	+	+		+	+
Verrucaria murorum (Arnold) Lindau			+							
Verrucaria nigrescens Pers.		+	+	+	+	+	+	+	+	+

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Verrucaria obnigrescens Nyl.			+		+	+			+	+
Verrucaria onegensis Vain.						+				
Verrucaria pachyderma (Arnold) Arnold						+				
Verrucaria papillosa Ach.			+	+	+	+	+		+	+
Verrucaria riparia (Nyl.) Nyl.			+		+	+			+	
Verrucaria squamulosocrustacea (Savicz) Oxner			+			+				
Verrucaria striatula Wahlenb.						+				
Verrucaria subtilis Müll. Arg.					+	+			+	+
Verrucaria subumbrinula Vain.						+			+	
Verrucaria tristis (A. Massal.) Kremp.			+		+	+		+	+	+
Verrucaria umbrinula Nyl.			+	+	+	+	+	+	+	+
Verrucaria veronensis A. Massal.			+		+	+	+		+	+
Verrucaria viridula (Schrad.) Ach.			+	+	+	+			+	+
Verrucaria xyloxena Norman			+	+	+	+	+		+	+
Vulpicida J.-E. Mattsson et M.J. Lai	4									
Vulpicida juniperinus (L.) J.-E. Mattsson et M.J. Lai		+	+		+	+	+		+	+
Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M.J. Lai		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Vulpicida tilesii (Ach.) J.-E. Mattsson et M.J. Lai		+	+		+	+	+	+	+	+
Vulpicida tubulosus (Schaer.) J.-E. Mattsson et M.J. Lai						+		+	+	
Xanthoparmelia (Vain.) Hale	7									
Xanthoparmelia camschadalis (Ach.) Hale		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Xanthoparmelia conspersa (Ach.) Hale		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Xanthoparmelia somloënsis (Gyeln.) Hale		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Xanthoparmelia subdiffluens Hale						+				
Xanthoparmelia sublaevis (Coutinho) Hale			+			+				
Xanthoparmelia subramigera (Gyeln.) Hale					+	+				
Xanthoparmelia tinctina (Maheu et A. Gillet) Hale		+	+		+	+	+	+	+	+
Xanthoria (Fr.) Th. Fr.	13									
Xanthoria aureola (Ach.) Erichsen			+	+	+	+			+	+
Xanthoria borealis R. Sant. et Poelt						+			+	+
Xanthoria calcicola Oxner			+	+	+	+	+	+	+	+
Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Xanthoria elegans (Link) Th. Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Xanthoria fallax (Hepp) Arnold		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Xanthoria fulva (Hoffm.) Poelt et Petutschnig						+			+	
Xanthoria papillifera (Vain.) Poelt		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Xanthoria parietina (L.) Th. Fr.			+			+	+	+		
Xanthoria polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber			+	+	+	+	+	+	+	+
Xanthoria sorediata (Vain.) Poelt			+		+	+	+		+	+
Xanthoria subfruticulosa (Elenkin) Piin			+			+				+
Xanthoria ulophyllodes Räsänen		+	+	+	+	+			+	+
Xylographa (Fr.) Fr.	3									
Xylographa minutula Körb.		+	+	+	+	+		+		+
Xylographa parallela (Ach.: Fr.) Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Xylographa vitiligo (Ach.) J.R. Laundon		+	+	+	+	+				+
Xyloschistes Vain.	1									
Xyloschistes platytropa (Nyl.) Vain.					+	+				+
Zwackhiomyces Grube et Hafellner	1									
Zwackhiomyces coepulonus (Norman) Grube et R. Sant.						+		+		
Всего видов:	1805	693	1344	690	1349	1707	706	631	1326	1329

Примечание. АК – Алтайский край; КО – Кемеровская область; НО – Новосибирская область; КК – Красноярский край; АЛТ – Республика Алтай; КЗ – Казахстан; МН – Монголия; РТ – Республика Тыва; РХ – Республика Хакасия.

дов лишайников. Автор предлагаемой работы, оценивая видовое разнообразие лишайников по семи регионам в четырех ландшафтных областях рассматриваемой территории, с учетом литературных данных, опирается преимущественно на собственные материалы, полученные в ходе 45-летних исследований Алтае-Саянского экорегиона (Водопьянова*, 1970а,б, 1971а,б, 1973; Седельникова, 1974, 1976, 1977а,б, 1978, 1980, 1981а,б, 1982а,б, 1983, 1984а,б, 1985–1987, 1990, 1993а–г, 1994а,б, 1996а–в, 1997, 1998, 2001а,б, 2002а,б, 2003, 2006, 2007а,б, 2008а,б, 2009, 2011; Седельникова, Седельников, 1979, 1982; Седельникова, Бубнова, 1983; Седельникова и др., 1989а,б; Седельникова, Лащинский, 1990, 1991). Отмеченного региона коснулись также исследования Е.А. Давыдова (2001, 2004) и его соавторов (Давыдов и др., 2007; Давыдов, Санникова, 2008). Большой вклад в изучение Казахстанского Алтая внесли Е.И. Андреева (1983, 1987), З.С. Мырзакулова (1988, 1993), Е.И. Андреева, З.С. Мырзакулова (1988, 1989), а также М.П. Андреев в соавторстве с З.С. Мырзакуловой (1992). Оценка видового разнообразия лишайников в пределах отмеченных выше ландшафтных областей на территории Монголии проводилась преимущественно на основе работ Л.Г. Бязрова (1983, 1989), Н.С. Голубковой (1971, 1981, 1983, 2001), О. Клемента (Klement, 1965), Р. Шуберта и О. Клемента (Schubert, Klement, 1971) и особенно электронной версии Л.Г. Бязрова (2004). Большой вклад в изучение лихенофильных грибов экорегиона, в том числе и по сборам Е.А. Давыдова и Т.Н. Отнюковой, внес М.П. Журбенко, данные которого также включены в статью (Zhurbenko, Davydov, 2000; Zhurbenko, Otnyukova, 2001; Zhurbenko, 2004, 2007).

В результате обобщения собственных и литературных данных уровень разнообразия лихенобиоты Алтае-Саянского экорегиона достиг к настоящему времени 1805 видов из 326 родов (см. таблицу). Полученные результаты не претендуют на исчерпывающую полноту, так как огромная и труднодоступная во многих частях территория экорегиона далеко не полностью исследована, но в значительной степени ликвидирует существовавший пробел и по всему региону, и по его девяти крупным составным частям, способствуя пониманию значимости их биоразнообразия на земном шаре и усилению мер по его сохранению.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев М.П., Мырзакулова З.С. Виды семейств *Lecideaceae* и *Lecanoraceae* (*Lichenes*) Южного Алтая (Восточный Казахстан) // Бот. журн. 1992. Т. 77, № 3. С. 114–118.

Андреева Е.И. Лецидеевые (*Lecideales*) – Леканоровые (*Lecanorales*) // Флора споровых растений Казахстана. Алма-Ата, 1983. Т. 11, кн. 2. 308 с.

Андреева Е.И. Леканоровые (*Lecanorales*) – Фисциевые (*Physciales*) // Там же. Алма-Ата, 1987. Т. 11, кн. 3. 296 с.

Андреева Е.И., Мырзакулова З.С. Лишайники семейств *Parmeliaceae* в Казахстанском Алтае // Изучение грибов в биогеоценозах: Тез. докл. IV Всесоюз. конф. (Пермь, 12–16 сент. 1988 г.). Пермь, 1988. С. 24.

Андреева Е.И., Мырзакулова З.С. Материалы к флоре лишайников Казахстанского Алтая // Ботан. материалы Гербария ин-та ботаники АН Казахской ССР. Алма-Ата, 1989. Вып. 16. С. 133–156.

Биологическое разнообразие Алтае-Саянского экорегиона. Кемерово, 2003. 156 с.

Бязров Л.Г. Лишайники // Флора Восточного Хангая. М., 1983. С. 16–88.

Бязров Л.Г. Лишайники // Флора Хангая. Л., 1989. С. 17–73.

Бязров Л.Г. Видовой состав лихенобиоты Монголии. Версия 2. 2004 (электронная версия). – http: // www. sevin.ru (laboratories) biazrov.html

Водопьянова Н.В. Лишайники липового острова на Кузнецком Алатау // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1970а. С. 56–59.

Водоп'янова Н.В. Про новий вид *Pyrenodesmia* з Горної Шорії // Укр. бот. журн. 1970б. Т. 27, № 3. С. 373–375.

Водопьянова Н.В. Новый вид из рода *Acarospora* Massal. // Новости сист. низш. раст. 1971а. Т. 8. С. 290–293.

Водопьянова Н.В. О новом виде *Haematomma oxneri* Vodop. // Там же. 1971б. Т. 8. С. 294–298.

Водопьянова Н.В. Основные лишайниковые группировки Горной Шории // Водоросли, грибы и лишайники лесной и лесостепной зон Сибири. Новосибирск, 1973. С. 119–127.

Голубкова Н.С. К флоре лишайников Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 6. С. 777–786.

Голубкова Н.С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л., 1981. 200 с.

Голубкова Н.С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 247 с.

Голубкова Н.С. Лишайники пустыни Гоби (Монголия) и их адаптивная стратегия // Новости сист. низш. раст. 2001. Т. 35. С. 129–140.

Давыдов Е.А. Аннотированный список лишайников западной части Алтая (Россия) // Там же. 2001. Т. 35. С. 140–161.

Давыдов Е.А. Дополнения к видовому составу лишайников Алтайской горной страны. I // Turczaninowia. 2004. Т. 7, № 4. С. 47–59.

Давыдов Е.А., Титов А.Н., Замора С.П. Дополнения к видовому составу лишайников Алтайской горной страны. II // Там же. 2007. Т. 10, № 1. С. 60–67.

* Н.В. Водопьянова и Н.В. Седельникова – один и тот же автор.

Давыдов Е.А., Сонникова А.Е. Лишайник из Красной книги России *Cetrelia alaskana* (*Parmeliaceae*) – новый вид для Западной Сибири // Новости сист. низш. раст. 2008. Т. 42. С. 173–177.

Еленкин А.А. Список лишайников, собранных Черским и Гартунгом в Саянских горах в 1873 г. // Тр. Имп. СПб. бот. сада. 1901. Т. 19, вып. 2. С. 175–177.

Еленкин А.А. Краткий предварительный отчет о споровых, собранных в Саянских горах летом 1902 г. // Изв. Имп. СПб. бот. сада. 1902. Т. 2, вып. 6. С. 218–220.

Еленкин А.А. О "замещающих" видах // Тр. Петерб. о-ва естествоиспытателей. 1903а. Т. 34, вып. 1. С. 32–41.

Еленкин А.А. О "замещающих" видах // Изв. Имп. СПб. бот. сада. 1903б. Т. 3, вып. 1–2. С. 3–14, 49–62.

Еленкин А.А. Лишайниковые формации в Саянах // Тр. Петерб. о-ва естествоиспытателей. 1904а. Т. 35, вып. 1. С. 44–51.

Еленкин А.А. Новые наблюдения над явлениями эндосапрофитизма у лишайников // Изв. Имп. СПб. бот. сада. 1904б. Т. 4. С. 25–39.

Еленкин А.А. Флора лишайников Средней России. Ч. 1–4. Юрьев, 1906–1911. 680 с.

Кравчук С.В. Некоторые редкие и интересные лишайники южной части Красноярского края и Тувы // Вопросы ботаники и физиологии растений. Красноярск, 1973а. Вып. 3. С. 20–26.

Кравчук С.В. Эпилитные накипные лишайники Западного Саяна // Там же. Красноярск, 1973б. Вып. 4. С. 47–81.

Мырзакулова З.С. Лишайники Южного Алтая // Тр. II Молодежной конф. ботаников г. Ленинграда. Л., 1988. С. 109–113.

Мырзакулова З.С. Лишайники родов *Cladina* и *Cladonia* Южного Алтая (Восточный Казахстан) // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 9. С. 66–72.

Рассадина К.А. Материалы к флоре лишайников Алтая // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2 (Споровые растения). 1940 (1938). Вып. 4. С. 295–321.

Рассадина К.А. Материалы к флоре лишайников Саян // Растительное сырье. 1961. Вып. 9, сер. 5. С. 382–390.

Савич В.П. К флоре лишайников Тофаларии // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2 (Споровые растения). 1936. Вып. 3. С. 597–602.

Седельникова Н.В. Фитомасса лишайниковых синузий гольцового пояса Кузнецкого Алатау // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10. С. 120–122.

Седельникова Н.В. Новые и редкие виды лишайников для флоры Азии // Новости сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 185–192.

Седельникова Н.В. Реликты в лихенофлоре Горной Шории // Бот. журн. 1977а. Т. 62, № 3. С. 363–370.

Седельникова Н.В. Флора лишайников Горной Шории // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск, 1977б. С. 194–208.

Седельникова Н.В. Географические связи в лихенофлоре Кузнецкого нагорья и Арктики // Систематика и география растений Сибири. Новосибирск, 1978. С. 149–157.

Седельникова Н.В. Лишайники карбонатных местообитаний Кузнецкого нагорья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. Новосибирск, 1980. С. 137–144.

Седельникова Н.В. Нотобореальные лишайники во флоре Кузнецкого нагорья // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1981а. С. 29–33.

Седельникова Н.В. Роль лишайников в щебнистых тундрах нагорья Сангилен (Тува) // Бриологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты, 1981б. С. 110–112.

Седельникова Н.В. Лишайники-индикаторы горных пород // Исследование растительного мира нетрадиционными методами. Новосибирск, 1982а. С. 35–40.

Седельникова Н.В. Новый вид из рода *Placodium* (Ach.) Müll. Arg. // Новости сист. низш. раст. 1982б. Т. 19. С. 165–166.

Седельникова Н.В. Новые для флоры СССР виды лишайников из нагорья Сангилен Тувинской АССР // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 2. С. 244–246.

Седельникова Н.В. Новый вид *Aspicilia* из нагорья Сангилен Тувинской АССР // Там же. 1984а. Т. 69, № 11. С. 1552–1554.

Седельникова Н.В. О рациональном использовании лишайников – источника лекарственного сырья // Биологические ресурсы Алтайского края и их освоение. Барнаул, 1984б. С. 85–86.

Седельникова Н.В. Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск, 1985. 180 с.

Седельникова Н.В. Новые и редкие для лихенофлоры Сибири виды лишайников с Алтая // Новое о флоре Сибири. Новосибирск, 1986. С. 77–86.

Седельникова Н.В. Лишайники горно-степных фитоценозов Алтая // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 626–632.

Седельникова Н.В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 172 с.

Седельникова Н.В. Лишайники // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 1993а. С. 33–78.

Седельникова Н.В. Лишайники в структуре светлохвойных лесов Алтая и Кузнецкого нагорья // Сиб. биол. журн. 1993б. № 1. С. 18–25.

Седельникова Н.В. Лишайники в структуре темнохвойных лесов Алтая и Кузнецкого нагорья // Бот. журн. 1993в. Т. 78, № 10. С. 23–31.

Седельникова Н.В. Состав лихенофлоры Восточного Саяна // Сиб. биол. журн. 1993г. № 4. С. 3–9.

Седельникова Н.В. Лишайники в степных экосистемах Южной Сибири // Сиб. экол. журн. 1994а. № 5. С. 453–458.

Седельникова Н.В. Оценка биологического разнообразия лишайников Сибири // Там же. 1994б. № 6. С. 563–573.

Седельникова Н.В. Особенности состава лихенофлоры Западного Саяна // Бот. журн. 1996а. Т. 81, № 3. С. 75–83.

Седельникова Н.В. Редкие высокогорные лишайниковые сообщества Сибири // Зеленая книга Сибири. Новосибирск, 1996б. 396 с.

Седельникова Н.В. Систематический список лишайников Восточного Саяна // Новости сист. низш. раст. 1996в. Т. 31. С. 144–151.

Седельникова Н.В. Лишайники Цугер-Элисс Убсунурской котловины // Флора Цугер-Элисс. Барнаул, 1997. С. 31–53.

Седельникова Н.В. Разнообразие лишайников Восточного Танну-Ола и особенности его лихенофлоры // Сиб. экол. журн. 1998. № 2. С. 179–186.

Седельникова Н.В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001а. 189 с.

Седельникова Н.В. Лишайники // Флора и растительность Катунского заповедника. Новосибирск, 2001б. С. 228–277.

Седельникова Н.В. Анализ лихенофлоры Балгазынского бора Республики Тыва // Сиб. экол. журн. 2002а. Т. 9, № 6. С. 647–655.

Седельникова Н.В. Биоразнообразие лишайников горных экосистем Сибири // Там же. 2002б. Т. 9, № 5. С. 541–548.

Седельникова Н.В. Видовой состав лишайников наскальных изображений и курганов в горах Алтая // Там же. 2003. Т. 10, № 4. С. 467–478.

Седельникова Н.В. Лишайники музея-заповедника "Томская писаница" (Кемеровская область) // Там же. 2006. Т. 13, № 5. С. 677–683.

Седельникова Н.В. Лишайники // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 2007а. С. 98–136.

Седельникова Н.В. Лишайники: Энциклопедия Республики Хакасия. В 2-х т. Красноярск, 2007б. Т. I. 432 с.

Седельникова Н.В. Лихенобиота Алтае-Саянского экорегиона // Сиб. экол. журн. 2008а. Т. 15, № 6. С. 851–858.

Седельникова Н.В. Лишайники: Энциклопедия Республики Хакасия. Красноярск, 2008б. Т. 2. 320 с.

Седельникова Н.В. Лихенобиота Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16, № 4. С. 549–558.

Седельникова Н.В. Разнообразие лихенобиоты Тувы // Раст. мир Азиатской России. 2011. № 1. С. 3–8.

Седельникова Н.В., Бубнова С.В. Лихенофлористический очерк хребта академика Обручева // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1983. № 3. С. 73–78.

Седельникова Н.В., Лащинский Н.Н. Лишайники карбонатных местообитаний Салаира // Там же. 1990. № 2. С. 51–58.

Седельникова Н.В., Лащинский Н.Н. Лишайники сосновых лесов Салаира // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 1. С. 20–29.

Седельникова Н.В., Лащинский Н.Н., Лузанов В.Г. Лишайники-эпифиты липового леса Салаира // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1989а. № 3. С. 99–105.

Седельникова Н.В., Лащинский Н.Н., Лузанов В.Г. Эпифитные лишайники черневых лесов Салаира // Бот. журн. 1989б. Т. 74, № 11. С. 1572–1583.

Седельникова Н.В., Седельников В.П. Роль лишайниковых синузий в высокогорных фитоценозах северной части Алтае-Саянской горной области // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 5. С. 671–679.

Седельникова Н.В., Седельников В.П. Геоботаническая характеристика ерниковых тундр западной части нагорья Сангилен // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск, 1982. С. 182–194.

Седельникова Н.В., Седельников В.П. Роль лишайников в высокогорных фитоценозах Сибири // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16, № 6. С. 907–916.

Klement O. Flechten aus Mongolischen Volksrepublik // Feddes Repertorium. 1965. Bd. 72, No. 2–3. P. 98–123.

Schubert R., Klement O. Beitrag zur Flechtenflora der Mongolischen Volksrepublik // Ibid. 1971. Bd. 82, H. 3–4. P. 187–262.

Zhurbenko M.P. Lichenicolous and some interesting fungi from the Nothern Ural, Komi Republic of Russia // Herzogia. 2004. V. 17. P. 77–86.

Zhurbenko M.P. Mycologia Balcanica. 2007. No. 4. P. 105–124.

Zhurbenko M.P., Davydov E.A. Lichenicolous fungi and some lichens from the Russian Altai, Southern Siberia // Folia Cryptogamica Estonica. 2000. No. 37. P. 109–118.

Zhurbenko M.P., Otnyukova T.N. Lichenicolous fungi from the Sayan-Tuva Mountains, Southern Siberia, Russia // Ibid. 2001. No. 38. P. 79–84.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 55–60 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 57.017.5: 581.9

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

В.Н. Годин

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

У 43.7 % (183 видов и подвидов) покрытосеменных растений подкласса *Caryophyllidae* в Сибири встречаются 6 форм половой дифференциации: моноэция, гиномоноэция, гинодиэция, диэция, парадиэция и полигамодиэция. Самые распространенные из них – гиномоноэция (63 вида, 15.0 %) и гинодиэция (70 видов, 16.7 %). Из 6 семейств наиболее богаты видами с половой экспрессией *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae* и *Polygonaceae*.

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

SEXUAL POLYMORPHISM IN *CARYOPHYLLIDAE* IN SIBERIA. REVIEW PUBLICATIONS

V.N. Godin

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

In 43.7 % (183 species and subspecies) flower plants of subclass *Caryophyllidae* in Siberia have 6 forms of sexual differentiation: monoecy, gynomonoecy, gynodioecy, dioecy, paradioecy and polygamodioecy. The most frequent forms of a sexual expression are gynomonoecy (63 species, 15.0 %) and gynodioecy (70 species, 16.7 %). From 6 families are richest with species with sexual differentiation *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae* and *Polygonaceae*.

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

ВВЕДЕНИЕ

В предыдущих статьях, посвященных изучению полового полиморфизма у цветковых растений на территории Сибири, мной был показан спектр половых форм и типов в пределах подклассов *Hamamelididae*, *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Lamiidae* и *Asteridae*, взаимосвязь половой экспрессии растений с их биологическими и экологическими особенностями (Годин, 2011, 2012). У растений всех изученных подклассов наблюдается связь между половыми и жизненными формами, а также неравномерное распределение видов с половой экспрессией среди вегетативно подвижных и неподвижных растений. В пределах некоторых подклассов выявлена связь между половыми формами и размерами ареалов видов и их экологическими группами. Цель настоящей работы – определение видов с половым полиморфизмом и анализ взаимосвязей половой дифференциации растений с их эколого-биологическими особенностями на примере подкласса *Caryophyllidae* в Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

К подклассу *Caryophyllidae* в Сибири относятся 3 порядка, 6 семейств, 80 родов и 419 видов и подвидов (Конспект…, 2005). Список видов и подвидов для исследования основан на “Конспекте флоры Сибири” (2005) и “Флоре Сибири” (1992, 1993, 1997, 2004). Для каждого вида и подвида указаны следующие характеристики: половая дифференциация, жизненная форма, вегетативная подвижность, тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Жизненные формы, типы ареалов, поясно-зональные группы, экологическая приуроченность видов приведены по работам А.В. Куминовой (1960), Растительный покров Хакасии (1976), Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1984), Г.А. Пешковой (2001), Н.А. Секретаревой (2004), А.Б. Безделева и Т.А. Безделевой (2006), А.Ю. Королюка (2006), Флора Салаирского кряжа (2007). Жизненные формы классифицированы по системе И.Г. Серебрякова (1962) и выделены соответственно: древесные, полудревесные растения, наземные (поли- и монокарпические) и водные травы. Для выявления особенностей структуры жизненных форм у видов

© В.Н. Годин, 2013

крупных родов использовали работу М.О. Моренко (2007). Установлено пять типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американские, азиатские, геми- и эндемики) и пять экологических групп растений по степени увлажнения (ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты). Все виды и подвиды отнесены к шести поясно-зональным группам: степным, лесостепным, бореальным, высокогорным, арктическим и гипарктическим, азональным.

В приведенном ниже списке семейства, роды и виды внутри семейства расположены в алфавитном порядке. Для каждого вида указана его половая дифференциация. Если вид характеризуется половым полиморфизмом, то приведены авторы, описавшие ту или иную форму половой дифференциации, а варианты половой дифференциации перечислены по степени уменьшения их встречаемости. Приняты следующие условные обозначения: М – моноэция, ГМ – гиномоноэция, Д – диэция, ГД – гинодиэция, ПД – парадиэция (особи с тычиночными цветками и особи с пестичными цветками, но оба типа особей могут иметь несколько однополых цветков противоположного пола), ПГД – полигамодиэция (на одних особях тычиночные и обоеполые цветки, на других особях – обоеполые и пестичные) (Годин, 2007).

Для оценки степени отклонения фактической численности от теоретически ожидаемой и сопоставления частот видов с половой дифференциацией использован критерий χ^2 (Животовский, 1991). Величина χ^2 вычисляется по формуле

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

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Amaranthaceae. *Amaranthus albus* L. [М], *A. blitoides* S. Wats. [М], *A. blitum* L. [М], *A. cruentus* L. [М], *A. retroflexus* L. [М] (Schinz, 1893).

Caryophyllaceae. *Agrostemma githago* L. [ГД, ГМ], *Cerastium arvense* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1898), *C. holosteoides* Fries [ГД, ГМ] (Демьянова, 1985), *C. pauciflorum* Stev. ex Ser. [ГМ] (Демьянова, 1990), *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr. [ГД, ГМ] (Knuth, 1898), *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. [ГД] (Пономарёв, Демьянова, 1975), *D. borbasii* Vandas [ГД] (Демьянова, 1981а), *D. deltoides* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1898), *D. leptopetalus* Willd. [ГД] (Демьянова, 1981а), *D. ramosissimus* Pall. ex Poir. [ГД], *D. repens* Willd. [ГД] (Кайгородова, 1979), *D. superbus* L. [ГД], *D. superbus* ssp. *sajanensis* Baikov [ГД] (для *D. superbus* L., Knuth, 1898), *D. uralensis* Korsh. [ГД] (Томилова, 1981), *D. versicolor* Fisch. ex Link [ГД] (Пономарёв, Демьянова, 1975), *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb. [ГД] (Демьянова, 1985), *Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr. [ГД] (для *Silene noctiflora* L., Knuth, 1898), *E. viscosa* (L.) Rupr. s. str. [ГД] (для *Silene viscosa* (L.) Pers.), *E. viscosa* ssp. *quadriloba* (Turcz. ex Kar. et Kir.) Zuev [ГД] (для *Silene viscosa* (L.) Pers., Пономарёв, Демьянова, 1975), *Eremogone koriniana* (Fisch. ex Fenzl) Ikonn. [ГД] (Демьянова, 1985), *E. longifolia* (Bieb.) Fenzl [ГД] (Пономарёв, Демьянова, 1975), *E. polaris* (Schischk.) Ikonn. [ГД], *E. saxatilis* (L.) Ikonn. [ГД] (Демьянова, 1985), *Gastrolychnis uniflora* (Ledeb.) Tzvelev [ГД] (для *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov), *Gypsophila altissima* L. [ГД] (Пономарёв, Демьянова, 1975), *G. paniculata* L. [ГД], *G. perfoliata* L. [ГД] (Турсунов, 1969), *Herniaria glabra* L. [ГД] (Веселова, 1985), *H. polygama* J. Gay [ПГД] (Gay, 1847), *Honckenya oblongifolia* Torr. et Gray [ГД] (Knuth, 1905), *Melandrium album* (Mill.) Garcke [Д, АМ*] (Knuth, 1898), *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell. [ГД] (Loew, 1894), *M. verna* (L.) Hiern [ГД] (Knuth, 1898), *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl [ГД] (Tohda, 1965), *M. trinervia* (L.) Clairv. [ГД], *Myosoton aquaticum* (L.) Moench [ГД, ГМ], *Oberna behen* (L.) Ikonn. [ГД, ГМ] (для *Silene vulgaris* (Moench) Garcke, Knuth, 1898), *O. procumbens* (Murr.) Ikonn. [ГД] (для *Silene procumbens* Murr., Демьянова, 1985), *Otites baschkirorum* (Janisch.) Holub [Д] (для *Silene baschkirorum* Janisch.), *O. exaltata* (Friv.) Holub [Д] (для *Silene exaltata* Friv., Шишкин, 1936), *O. jenissensis* Klok. [Д] (Клоков, 1974), *O. media* (Litv.) Klok. [Д] (для *Silene media* (Litv.) Kleop.), *O. parviflora* (Ehrh.) Grossh. [Д] (для *Silene parviflora* Pers.), *O. polaris* (Kleop.) Holub [Д] (для *Silene polaris* Kleop.), *O. wolgensis* (Hornem.) Grossh. [Д] (для *Silene wolgensis* (Hornem.) Otth, Шишкин, 1936), *Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn. [ГМ] (для *Gypsophila muralis* L., Демьянова, 1990), *Sagina nodosa* (L.) Fenzl [ГД, ГМ], *S. procumbens* L. [ГД], *S. saginoides* (L.) Karst. [ГД, ГМ], *Saponaria officinalis* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1898), *Scleranthus annuus* L. [ГД, ГМ, АМ, АД**] (Loew, 1894; Knuth, 1898), *Silene acaulis* (L.) Jacq. [ГД, Т, Д] (Knuth, 1898; Shykoff, 1988; Jürgens et al., 2002), *S. amoena* L. [ГД] (для *Silene repens* Patrin, Демьянова, 1985), *S. armeria* L. [ГД] (Knuth, 1898),

* Андромоноэция.

** Андродиция.

S. chlorantha (Willd.) Ehrh. [ГД] (Шамурин, 1958), *S. dichotoma* Ehrh. [ГД] (Knuth, 1898), *S. holopetala* Bunge [ГД] (для *Silene sibirica* (L.) Pers., Демьянова, 1985), *S. multiflora* (Ehrh.) Pers. [ГД] (Шамурин, 1958), *S. nutans* L. [ГД, ГМ, АМ, АД] (Knuth, 1898), *S. tatarica* (L.) Pers. [ГД] (Демьянова, 1985), *Spergula arvensis* L. [ГД], *S. maxima* Weihe [ГД] (для *Spergula arvensis* var. *maxima* (Weihe) G.F.W. Meyer), *Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl [ГД, ГМ], *S. salina* J. et C. Presl [ГД, ГМ] (Knuth, 1898), *Stellaria bungeana* Fenzl [ГД] (Демьянова, 1981б), *S. calycantha* (Ledeb.) Bong. [ГД], *S. crassifolia* Ehrh. [ГД], *S. graminea* L. [ГД, ГМ], *S. holostea* L. [ГД, ГМ], *S. humifusa* Rottb. [ГД], *S. media* (L.) Vill. [ГД, ГМ], *S. palustris* Retz. [ГД], *S. peduncularis* Bunge [ГД], *S. uliginosa* Murr. [ГД], *Steris viscaria* (L.) Rafin. [ГД], *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert [ГД] (Knuth, 1898).

Chenopodiaceae. *Atriplex altaica* Sukhor. [М], *A. cana* C.A. Mey. [М], *A. centralasiatica* Iljin [М], *A. crassifolia* C.A. Mey. [М], *A. fera* (L.) Bunge [М], *A. hortensis* L. [М], *A. laevis* C.A. Mey. [М], *A. littoralis* L. [М], *A. micrantha* C.A. Mey. [М], *A. oblongifolia* Waldst. et Kit. [М], *A. patens* (Litv.) Iljin [М], *A. patula* L. [М], *A. prostrata* Boucher ex DC. [М], *A. sagittata* Borkh. [М], *A. sibirica* L. [М], *A. tatarica* L. [М], *A. tichomirovii* Sukhor. [М], *Axyris amaranthoides* L. [М], *A. hybrida* L. [М], *A. prostrata* L. [М], *A. sphaerosperma* Fisch. et C.A. Mey. [М] (Volkens, 1893), *Bassia hirsuta* (L.) Aschers. [ГМ] (Knuth, 1898), *Camphorosma lessingii* Litv. [ГМ], *C. monspeliaca* L. [ГМ], *C. songorica* Bunge [ГМ] (Scott, 1978), *Ceratocarpus arenarius* L. [М], *Chenopodium acerifolium* Andrz. [ГМ], *C. acuminatum* Willd. [ГМ], *C. album* L. [ГМ], *C. aristatum* L. [ГМ], *C. botrys* L. [ГМ], *C. bryoniifolium* Bunge [ГМ], *C. chenopodioides* (L.) Aell. [ГМ], *C. ficifolium* Smith [ГМ], *C. foliosum* Aschers. [ГМ], *C. frutescens* C.A. Mey. [ГМ] (Volkens, 1893), *C. glaucum* L. [ГМ, АМ, АД] (Knuth, 1898), *C. gubanovii* Sukhor. [ГМ], *C. hybridum* L. [ГМ], *C. hybridum* ssp. *gigantospermum* (Aell.) Hult. [ГМ], *C. iljinii* Golosk. [ГМ], *C. karoi* (J. Murr) Aell. [ГМ], *C. opulifolium* Schrad. [ГМ], *C. polyspermum* L. [ГМ], *C. pratericola* Rydb. [ГМ], *C. prostratum* Bunge [ГМ], *C. rubrum* L. [ГМ], *C. strictum* Roth [ГМ], *C. suecicum* J. Murr [ГМ], *C. urbicum* L. [ГМ], *C. vulvaria* L. [ГМ], *Halimione pedunculata* (L.) Aell. [М] (для *Atriplex pedunculata* L.), *H. verucifera* (Bieb.) Aell. [М] (для *Atriplex verucifera* Bieb.), *Halogeton glomeratus* C.A. Mey. [ГМ] (Volkens, 1893), *Kochia angustifolia* (Turcz.) Peschkova [ГМ], *K. densiflora* (Moq.) Aell. [ГМ], *K. krylovii* Litv. [ГМ], *K. laniflora* (S.G. Gmel.) Borb. [ГМ], *K. melanoptera* Bunge [ГМ] (Ильин, 1936), *K. prostrata* (L.) Schrad. [ГМ, ГД] (Шамсутдинов, Хамидов, 1984), *K. scoparia* (L.) Schrad. [ГМ], *K. stellaris* Moq. [ГМ], *Kraschenninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. [М], *K. lenensis* (Kumin.) Tzvel. [М], *Micropeplis arachnoidea* (Moq.) Bunge [ГМ] (для *Halogeton arachnoideus* Moq.), *Monolepis asiatica* Fisch. et C.A. Mey. [ГМ], *Suaeda acuminata* (C.A. Mey.) Moq. [ГМ], *S. altissima* (L.) Pall. [ГМ], *S. corniculata* (C.A. Mey.) Bunge [ГМ], *S. corniculata* ssp. *erecta* (Bunge) Lomonosova [ГМ], *S. glauca* (Bunge) Bunge [ГМ], *S. kossinskyi* Iljin [ГМ], *S. linifolia* Pall. [ГМ], *S. physophora* Pall. [ГМ], *S. prostrata* Pall. [ГМ], *S. pterantha* (Kar. et Kir.) Bunge [ГМ], *S. salsa* (L.) Pall. [ГМ], *S. tschujensis* Lomonosova et Freitag [ГМ] (Ильин, 1936).

Plumbaginaceae. *Armeria scabra* Pall. ex Schult. [ГД] (для *Armeria maritima* (Mill.) Willd., Baker, 1966).

Polygonaceae. *Acetosa alpestris* (Jacq.) A. Love [Д] (для *Rumex alpestris* Jacq.), *A. lapponica* (Hiit.) Holub [Д], *A. oblongifolia* (Tolm.) A. et D. Love [Д], *A. pratensis* Mill. [Д] (для *Rumex acetosa* L.), *A. pseudoxyria* (Tolm.) Tzvel. [Д], *A. thyrsiflora* (Fingerh.) A. et D. Love [Д] (для *Rumex thyrsiflorus* Fingerh.), *Acetosella aureostigmatica* (Kom.) Tzvel. [Д] (для *Rumex aureostigmaticus* Kom.), *A. graminifolia* (Lamb.) A. Love [Д] (для *Rumex graminifolius* Lamb.), *A. vulgaris* (Koch) Fourr. [Д] (для *Rumex acetosella* L., Лозина-Лозинская, 1936), *Aconogonon alpinum* (All.) Schur [ГМ] (для *Polygonum alpinum* All., Демьянова, 1990), *Bistorta officinalis* Delabre [ГД, ГМ] (для *Polygonum bistorta* L., Knuth, 1899), *B. vivipara* (L.) S.F. Gray [ГД, ГМ] (для *Polygonum viviparum* L.), *Fagopyrum esculentum* Moench [ГД, ГМ, АМ, АД] (для *Polygonum fagopyrum* L., Knuth, 1898), *F. tataricum* (L.) Gaertn. [ГД, ГМ] (для *Polygonum tataricum*, Knuth, 1899), *Oxyria digyna* (L.) Hill [ГМ] (Knuth, 1898), *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray [ГМ, ГД] (для *Polygonum amphibium* L.), *P. hydropiper* (L.) Spach [ГМ] (для *Polygonum hydropiper* L., Knuth, 1899), *Rumex confertus* Willd. [ПД] (Демьянова, 1990), *R. crispus* L. [ГМ, АД], *R. longifolius* DC. [ГМ], *R. maritimus* L. [ГМ, АД] (Knuth, 1898), *R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb. [ГМ, Т], *R. rossicus* Murb. [ГМ] (Демьянова, 1990).

Анализ половой дифференциации растений подкласса *Caryophyllidae* в Сибири показывает, что 183 вида (43.7 %) из 419 образуют негермафродитные цветки. Среди видов этого подкласса с половым полиморфизмом наиболее часто встречаются гинодиэцичные (70 видов, 16.7 %), гиномоноэцичные (63 вида, 15.0 %), моноэцичные (31 вид, 7.4 %) и диэцичные (17 видов, 4.1 %) виды. Остальные варианты половых форм встречаются намного реже и представлены: парадиэцией (1 вид) и полигамодиэцией (1 вид). Частота встречаемости видов с половой экспрессией в подклассе *Caryophyllidae* намного выше, чем в подклассах *Rosidae* (12.3 %), *Lamiidae* (15.2 %) и *Dilleniidae* (26.2 %) (Годин, 2011, 2012), и лишь немного больше, чем в подклассе *Asteridae* (42.3 %). Только один подкласс цветковых растений – *Hamamelididae* – характеризуется самой высокой долей видов с половым полиморфизмом, входящих в его состав: все 19 видов этого подкласса образуют негермафродитные цветки.

На уровне семейств в 5 из 6 (83.3 %) встречаются таксоны с разными вариантами половой дифференциации. Только семейство *Portulacaceae* в Сибири представлено видами, формирующими только гермафродитные цветки. Однако и для этого семейства

характерна половая дифференциация, встречающаяся у его тропических представителей: например, гинодиэция и диэция у представителей рода *Talinella* Baill. (Applequist, 2005). Одно семейство из этого подкласса (*Amaranthaceae*) на территории Сибири включает виды только с половой дифференциацией, представленной моноэцией. В других четырех семействах наблюдаются разнообразные варианты половой экспрессии. По степени уменьшения числа видов с половым полиморфизмом эти семейства располагаются: *Chenopodiaceae* (66.7 %) – *Caryophyllaceae* (42.5 %) – *Polygonaceae* (24.2 %) – *Plumbaginaceae* (6.3 %). Высокая частота встречаемости видов с половой экспрессией в этих семействах проявляется и на более высоком родовом уровне. Так, из 34 родов семейства *Caryophyllaceae* в 27 описаны виды с половым полиморфизмом (79.4 %), а в семействе *Chenopodiaceae* в 13 родах из 24 (54.2 %) есть виды и подвиды, образующие негермафродитные цветки.

Из 80 родов подкласса *Caryophyllidae* в Сибири в 50 (62.5 %) отмечены виды с половым полиморфизмом. К родам, все виды которых в Сибири образуют однополые цветки, относятся: *Acetosa*, *Acetosella*, *Amaranthus*, *Atriplex*, *Axyris*, *Camphorosma*, *Chenopodium*,

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

Биологические особенности	Число видов	Половые формы			
		Виды и подвиды с половой дифференциацией		Виды и подвиды с гермафродитными цветками	
		n_{ij}	$\tilde{n}_{ij}$	n_{ij}	$\tilde{n}_{ij}$
Жизненные формы					
Древесные	6	0	2.6	6	3.4
Полудревесные	16	8	7.0	8	9.0
Наземные травы:					
многолетние	223	74	97.4	149	125.6
малолетние	173	100	75.6	73	97.4
Водные травы	1	1	0.4	0	0.6
χ^2 (P)		**30.218** (P = 0.0004)			
Вегетативная подвижность					
Вегетативно неподвижные	317	142	138.5	175	178.5
Вегетативно подвижные	102	41	44.5	61	57.5
χ^2 (P)		0.663 (P = 0.882)			
Экологические группы по степени увлажнения					
Ксерофиты	141	50	61.6	91	79.4
Мезоксерофиты и ксеромезофиты	61	28	26.6	33	34.4
Мезофиты	157	83	68.6	74	88.4
Гигрофиты	59	21	25.8	38	33.2
Гидрофиты	1	1	0.4	0	0.6
χ^2 (P)		12.238 (P = 0.200)			
Типы ареалов					
Циркумполярные	72	51	31.4	21	40.6
Евразийские	145	88	63.3	57	81.7
Азиатско-американские	13	1	5.7	12	7.3
Азиатские	137	31	59.8	106	77.2
Геми- и эндемики	52	12	22.7	40	29.3
χ^2 (P)		**79.133** (P = 0.0000)			
Поясно-зональные группы					
Степные	153	65	66.8	88	86.2
Лесостепные	27	18	11.8	9	15.2
Бореальные	62	28	27.1	34	34.9
Высокогорные	22	3	9.6	19	12.4
Арктические и гипарктические	68	24	29.7	44	38.3
Азональные	87	45	38.0	42	49.0
χ^2 (P)		12.248 (P = 0.076)			

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

Dianthus, *Kochia*, *Oberna*, *Otites*, *Suaeda* и больше десятка моно- и олиготипных родов. Следует отметить, что все перечисленные роды включают виды только с одной половой дифференциацией в пределах данного таксона.

Результаты изучения взаимосвязей половой дифференциации растений с их биологическими и экологическими особенностями представлены в таблице, из которой видно, что отмечается связь половой экспрессии видов с их жизненными формами, а также с типами их ареалов.

Из всех отделов жизненных форм, выделенных И.Г. Серебряковым (1962), процесс половой дифференциации наиболее выражен среди наземных трав: среди малолетних растений отмечается более высокая частота встречаемости видов с половым полиморфизм, чем следовало ожидать, а среди многолетних видов – наоборот более низкая доля видов с негермафродитными цветками. Как показано Е.И. Демьяновой (1985), по характеру жизненных форм подавляющее большинство гинодиэцичных растений относится к травянистым многолетникам, в то время как среди малолетников (одно-, двулетних растений) их доля невелика. Однако семейство *Caryophyllaceae* представляет в этом отношении исключение: женская двудомность нередко отмечается у однолетних травянистых представителей многих родов: например, *Dianthus*, *Silene* и т. д. Тем не менее следует отметить, что более высокая частота встречаемости видов с половым полиморфизмом среди малолетних травянистых растений связана с большим числом одно- и двулетников среди представителей семейства *Chenopodiaceae*: подавляющее большинство родов *Atriplex*, *Axyris*, *Chenopodium*, *Kochia*, *Suaeda* включает однолетние травянистые растения, формирующие негермафродитные цветки.

Интересно отметить связь между половой дифференциацией растений подкласса *Caryophyllidae* и размерами их ареалов (см. таблицу). Наиболее часто виды с половой экспрессией имеют циркумполярные и евразийские ареалы, чем виды с гермафродитными цветками. Противоположная ситуация наблюдается у видов с более узкими ареалами: виды с азиатскими и эндемичными ареалами значительно реже обладают половым полиморфизмом, чем виды, образующие гермафродитные цветки.

Из данных таблицы следует, что не выявлено связи между вегетативной подвижностью растений, экологическими группами по степени увлажнения и поясно-зональными группами растений и половой экспрессией видов в пределах подкласса *Caryophyllidae* на территории Сибири.

Для многих видов подкласса *Caryophyllidae* в Сибири характерен половой полиморфизм, т. е. наличие у одного вида разных половых форм особей. Особенно ярко это проявляется у представителей семейства *Caryophyllaceae*, у видов которого гинодиэция может встречаться в сочетании с другими половыми формами. Чаще всего гинодиэция сочетается с гиномоноэцией. У многих гинодиэцичных видов гиномоноэцичные особи встречаются даже чаще, чем особи с пестичными цветками. Аналогичная ситуация отмечается и у ряда представителей семейства *Polygonaceae*, а именно у видов родов *Bistorta*, *Fagopyrum*, *Persicaria*. Напротив, у всех видов семейств *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae* встречается только одна половая форма, характерная для каждого конкретного вида или рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для 183 видов и подвидов из 419 растений из подкласса *Caryophyllidae* в Сибири описаны шесть форм половой дифференциации: гинодиэция (70 видов, 16.7 %), гиномоноэция (63 вида, 15.0 %), моноэция (31 вид, 7.4 %), диэция (17 видов, 4.1 %), парадиэция (1 вид, 0.2 %) и полигамодиэция (1 вид, 0.2 %). Пять семейств из шести этого подкласса включают виды и роды с негермафродитными цветками: *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae* и *Plumbaginaceae*. Также широко представлены роды, все виды которых обладают одной формой половой экспрессии: *Acetosa*, *Acetosella*, *Amaranthus*, *Atriplex*, *Axyris*, *Camphorosma*, *Chenopodium*, *Dianthus*, *Kochia*, *Oberna*, *Otites*, *Suaeda* и т. д.

Анализ половой дифференциации у растений подкласса *Caryophyllidae* в Сибири показал неодинаковую эволюционную пластичность разных жизненных форм растений. Четко прослеживается связь между интенсивностью и направленностью половой дифференциации растений с их жизненными формами и размерами ареалов.

ЛИТЕРАТУРА

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

Веселова Т.Д. Эмбриологическое исследование *Herniaria glabra* (L.) (*Caryophyllaceae*) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1985. № 1. С. 40–46.

Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.

Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Lamiidae* в Сибири. Обзор литературы // Раст. мир Азиатской России. 2011. № 2 (8). С. 49–53.

Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Rosidae* в Сибири // Сиб. экол. журн. 2012. Т. 19, № 3. С. 453–460.

Демьянова Е.И. К изучению гинодиэции в роде *Dianthus* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1981а. Т. 66, № 1. С. 65–74.

Демьянова Е.И. К изучению гинодиэции в роде *Stellaria* L. // Экология опыления растений. Пермь, 1981б. С. 28–41.

Демьянова Е.И. Распространение гинодиэции у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.

Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: Дис. … д-ра биол. наук. М., 1990. Т. 2. 112 с.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.

Ильин М.М. *Chenopodiaceae* Less. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 2–354.

Кайгородова М. С. Антэкология растений ракомитриевой тундры Полярного Урала // Экология опыления. Пермь, 1979. Вып. 4. С. 80–108.

Конспект флоры Сибири: сосудистые растения. Новосибирск, 2005. 362 с.

Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–28.

Клоков М.В. Современное состояние изучения украинских гвоздичных // Новости сист. высш. и низш. растений. Киев, 1974. С. 7–67.

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

Лозина-Лозинская А.С. *Rumex* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 444–482.

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

Моренко М.О. Семейство *Chenopodiaceae* Vent. (Маревые) Алтайской горной системы: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Томск, 2007. 22 с.

Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.

Пономарёв А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодиэции у растений // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 3–15.

Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 424 с.

Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Томилова Л.И. Некоторые данные о гинодиэции уральских эндемичных гвоздик в условиях культуры // Экология опыления растений. Пермь, 1981. С. 20–28.

Турсунов Ж. Биология цветения и цитоэмбриология видов "мыльного корня": Автореф. дис. … канд. биол. наук. Ташкент, 1969. 18 с.

Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 2007. 252 с.

Флора Сибири. *Salicaceae – Amaranthaceae*. Новосибирск, 1992. Т. 5. 311 с.

Флора Сибири. *Portulacaceae – Ranunculaceae*. Новосибирск, 1993. Т. 6. 309 с.

Флора Сибири. *Pyrolaceae – Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997. Т. 11. 296 с.

Флора Сибири. Доп., испр., указатели к томам 1–13. Новосибирск, 2004. Т. 14. 188 с.

Шамсутдинов З.Ш., Хамидов А.А. Биология цветения и явление мужской стерильности у *Kochia prostrata* (L.) Schrad. // Проблемы освоения пустынь. 1984. Т. 4, № 1. С. 20–28.

Шамурин В.Ф. Суточная ритмика и экология цветения некоторых степных растений // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 4. С. 548–557.

Шишкин Б.К. *Silene* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 577–691.

Applequist W.L. A revision of the Malagasy endemic *Talinella* (*Portulacaceae*) // Adansonia. Ser. 3. 2005. V. 27, No. 1. P. 47–80.

Baker H.G. The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. I. The *Plumbaginaceae* // Evolution. 1966. V. 20, No. 3. P. 349–368.

Gay M.J. Diagnoses de six especes nouvelles du genre *Herniaria* // Rev. Bot. Recueil Mens. 1847. No. 2. P. 370–372.

Jürgens A., Witt T., Gottsberger G. Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in *Caryophylloideae*: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system // Sexual Plant Reprod. 2002. V. 14, No. 5. P. 279–289.

Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1898. Bd. II, T. I. 696 S.

Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1899. Bd. II, T. II. 705 S.

Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1905. Bd. III, T. II. 598 S.

Loew E. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den Letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart, 1894. 424 p.

Schinz H. *Amarantaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1893. T. 3, Abt. 1a. S. 91–118.

Scott A.J. A revision of the *Camphorosmioideae* (*Chenopodiaceae*) // Feddes Repertorium. 1978. Bd. 89, H. 2–3. S. 101–119.

Shykoff J.A. Maintenance of gynodioecy in *Silene acaulis* (*Caryophyllaceae*): stage-specific fecundity and viability selection // Amer. J. Bot. 1988. V. 75, No. 6. P. 844–850.

Tohda H. Morphological investigations on the staminodia of the female plants in *Moehringia lateriflora* Fenz. 1. On the development of tapetal cells and pollen mother cells // Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. IV. Biol. 1965. V. 31, No. 2. P. 83–92.

Volkens G. *Chenopodiaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1893. T. 3, Abt. 1a. S. 36–91.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 61–73 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 582.689.2(47+57)

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

Н.К. Ковтонюк

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

Выполнено комплексное исследование типовой секции рода *Primula* во флоре России. Критически просмотрены гербарные коллекции, проведены наблюдения за растениями в естественных условиях и в условиях интродукции. Изучены признаки скульптуры поверхности семян с помощью сканирующего электронного микроскопа. Использованы результаты определения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК. Составлен конспект видов секции *Primula* флоры России, включающий 4 подсекции, 14 видов и 1 подвид. Приведены фотографии типов *P. veris* и *P. juliae*, рисунок *P. elatior*, лектотипифицированы *P. elatior*, *P. heterochroma* и *P. ruprechtii*. Предложена новая комбинация в ранге подсекции: subsect. *Julianae* (Fed. et A. Los.) Kovt.

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

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

N.K. Kovtonyuk

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

The complex research of typical section of genus *Primula* in flora of Russia is made. The herbarium collections are inspected critically, supervision over plants under natural conditions and in the conditions of an introduction are carry out. The seed surface sculpture characters are studied with help of scanning electronic microscope. Results of definition of nucleotide sequences of ITS-region of nuclear rDNA are involved. Conspectus of the section *Primula* for flora of Russia, including 4 subsections, 14 species and 1 subspecies is made. The phototypes for *P. veris* и *P. juliae* are published, *P. elatior*, *P. heterochroma* and *P. ruprechtii* are lectotyped. The new combination of subsectional rank is offered: subsection *Julianae* (Fed. et A. Los.) Kovt.

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

ВВЕДЕНИЕ

В мировой флоре род *Primula* L. насчитывает 450–500 видов (Richards, 1993, 2003; Hu, Kelso, 1996), распространенных в основном в умеренной зоне и альпийском поясе гор Северного полушария, лишь некоторые из них встречаются в горах Африки (Эфиопия), тропической Азии (о-ва Ява и Суматра) и в горах Южной Америки. При описании рода *Primula* К. Линней (Linnaeus, 1753) дал биноминальные названия для 10 видов рода *Primula*.

H. Schott (1851) изложил систему рода *Primula* Австрии, состоящую из 2 подродов и 6 секций; для секции *Euprimula* он указывал типовой вид *P. veris* L. Вслед за ним F.J. Ruprecht (1863) в статье "Bemerkungen über die Caucasischen Primeln" эту таксономическую группу привел в подродовом ранге как "§ 1. *Verbasculum*", а в качестве синонима указал *Euprimula* Schott, типовым видом Ф. Рупрехт также назвал *P. veris*. Позднее F. Pax (1889, 1905) предложил свою систему рода *Primula* и дал название этой секции *Vernales* Pax., которое в дальнейшем закрепилось в литературе. В соответствии со статьей 22 "Международного кодекса номенклатуры" (International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants [Melbourne Code], 2012) правильным для этой типовой секции является название *Primula*.

Виды секции *Primula* – травянистые, многолетние, короткокорневищные растения без мучнистого налета. Листовые пластинки обычно вечнозеленые, сетчатые, морщинистые, чаще опушенные, зубчатые по краю, с закрученным вниз листорасположением в почке. Растения бесстебельные, цветки на цветоносах разной длины, гетеростильные. Соцветие – одиночный зонтик с желтыми или реже белыми, розовыми, или фиолетовыми цветками, с желтым кольцом в се-

© Н.К. Ковтонюк, 2013

редине. Пыльца от шаровидной до овальной и приплюснутой у полюсов, многобороздная. Чашечка ребристая, опушенная, иногда вздутая, коробочка цилиндрическая, $x = 11$ (Федоров, 1952; Куприянова, Алешина, 1978; Ruprecht, 1863; Wendelbo, 1961, 1965; Richards, 2003). Произрастают в горах, лесах, на лугах в умеренной и бореальной зонах. Встречаются от Скандинавии до Атласных гор на севере Африки, в Европе, Юго-Западной Азии, Сибири, на восток до сибирско-маньчжурских границ.

По литературным данным типовая секция *Primula* рода *Primula* L. насчитывает в мировой флоре от 3 до 20 видов (Кузнецов, 1900, 1901; Федоров, 1952; Ковтонюк, 1997, 2012; Меницкий, Ковтонюк, 2012; Valentine, Kress, 1972; Valentine, Lamond, 1978; Halda, 1992; Richards, 1993, 2003). Объем секции *Primula* различными авторами трактовался неоднозначно. Так, Ан.А. Федоров (1952) во "Флоре СССР" для секции *Euprimula* (=*Primula*) отметил 4 ряда с диагнозами на русском языке (*Acaules* Fed., *Amoenae* Fed., *Veres* Fed. и *Elatiores* Fed.) и привел 18 видов. J. Halda (1992) в секцию *Primula* включил 3 вида – *P. elatior* (L.) Hill с 10 подвидами, *P. veris* L. с 5 подвидами и *P. vulgaris* (L.) Huds. с 5 подвидами. J. Richards (1993, 2003), основываясь на данных анализа ДНК и типе пыльцы в составе секции *Primula* мировой флоры, рассматривал 6 видов – *P. veris*, *P. elatior*, *P. vulgaris*, *P. megaseifolia* Boiss., *P. renifolia* Volg., *P. juliae* Kusn. и несколько подвидов, при этом многие виды флоры России отнесены в синонимы.

Исследователь флоры Кавказа Н.И. Кузнецов (1900, 1901) отмечал, что секция *Vernales* Pax (=секция *Primula*) из всех секций рода *Primula* наиболее характерна для флоры этого региона, и именно здесь эта секция и возникла. А такие виды, как *P. elatior*, *P. vulgaris*, *P. veris*, появившись на Кавказе, отсюда распространились на север, запад и восток в одну из ледниковых или межледниковых эпох и достигли в своих миграциях Алтая, Ирана и Европы. Приспосабливаясь к новым условиям существования, эти виды перенесли морфологические изменения или остались неизменными, но большая часть видов секции *Vernales* осталась на Кавказе в виде эндемичных таксонов: *P. amoena* M. Bieb., *P. cordifolia* Rupr., *P. juliae*, *P. renifolia*, *P. megaseifolia*.

А.С. Лозинская (1933) изучала явление гетерохромии у бесстебельных первоцветов, она отмечала, что белая, желтая или антоциановая окраска цветков может встречаться у нескольких видов из родства *P. vulgaris*.

Цель данной работы – комплексное изучение таксономического состава первоцветов секции *Primula* во флоре России на основе критического просмотра гербарных коллекций, наблюдений за растениями в природных популяциях и на коллекционных участках, исследования скульптуры поверхности семян с помощью сканирующего электронного микроскопа и использования результатов молекулярного анализа ДНК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили доступные гербарные коллекции крупнейших гербариев России: ALTB, IRK, LE, LECB, MW, MHA, MOSP, NS, NSK, SVER, PERM, PGFA, TK, VBGI, VLA, а также коллекции Даурского, Сихотэ-Алинского, Сохондинского заповедников, Краеведческого музея г. Читы, Сухумского ботанического сада, частной коллекции Д. Шильникова (г. Пятигорск). Критически просмотрены зарубежные гербарные коллекции: гербарий А.П. Декандоля (G) в г. Женева (Швейцария), гербарий Венского университета (WU) и Музея естественной истории (W) в г. Вена (Австрия), а также гербарные коллекции Королевского ботанического сада Кью (K), Музея естественной истории (BM) и Линнеевского ботанического общества (LINN) в г. Лондон (Великобритания), что позволило детально ознакомиться с представителями секции *Primula*. Наблюдения за изменчивостью морфологических признаков проводились по гербарному материалу и в естественных условиях произрастания видов во время экспедиционных работ на территории европейской части России, Кавказа, Сибири, российского Дальнего Востока и Казахстана, а также в условиях интродукции на коллекционных участках в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, г. Новосибирск (ЦСБС СО РАН). Коллекция дикорастущих видов рода *Primula* флоры России создавалась с 1998 г., секция *Primula* представлена в коллекции следующими образцами, привезенными из различных регионов России: *P. amoena* (Кавказ), *P. juliae* (Кавказ), *P. macrocalyx* (Кавказ, Урал, Новосибирская, Томская, Кемеровская области, Алтайский край и Республики Алтай, Хакасия), *P. elatior* (Новгородская, Ленинградская области), *P. pallasii* (Томская область, Алтайский край и Республика Алтай), *P. ruprechtii* (Кавказ), *P. veris* (Ленинградская область), *P. vulgaris* (Кавказ).

Скульптура поверхности семян изучалась с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) моделей Multiscan 200 GS, Carl Zeiss LEO 420 и LEO 430, Hitachi TM 1000. Зрелые семена взяты с гербарных образцов либо собраны во время экспедиционных работ в природных популяциях. Методика исследования описана в более ранних работах, где также доказана эффективность использования признаков скульптуры поверхности семян в секционном делении рода *Primula* (Ковтонюк, 1999, 2011а,б). Семена для исследования брали из разных точек ареала (3–10 шт.), признаки скульптуры поверхности семян были стабильными для всех изученных образцов.

Список исследованных образцов: *P. amoena*: Ставропольский край, 02.08.1979. № 106, аноним [MHA]. *P. cordifolia*: Северный Кавказ, Кабардино-Балкария, Баксанский р-н, верховья р. Адыл-су, подножие горы Джантуган, морена ледника Башкара, *h* = 2800 м над ур. м., 22.07.1990, О.Я. Морозенко [LE]. *P. elatior*: Ленинградская обл., с. Михайловское, разнотравный луг, среди кустарников, 14.10.2008, Н.К. Ковтонюк, Г.Ю. Конечная [NSK]; Украина, Закарпатская обл., Великоберезнянский р-н, 12.07.1985, Д.В. Гельтман, В.И. Дорофеев, Г.Ю. Конечная [LE]. *P. macrocalyx*: Республика Алтай, с. Чемал, березово-сосновый лес на склоне, 28.07.1984, № 2373, М.Н. Ломоносова, В.В. Зуев [NS]; Республика Алтай, окр. с. Усть-Кокса, 30.07.1984, И. Артемов [NS]; Новосибирская обл., Новосибирский р-н, дер. Ключи, разнотравный луг на опушке березового леса, 17.08.2001, Н.К. Ковтонюк [NSK]; Пермская обл., Кунгурский р-н, разнотравный луг на склоне, 20.09.2004, Н.К. Ковтонюк [NSK]; Ставропольский край, Карачаево-Черкесская автономная область, Урупский р-н, Верховье р. Большой Лабы, хр. Загдан, *h* = 2000 м, субальпийский луг, у опушки леса, 02.08.1979, Е. Гогина [MHA]; Чувашская Республика, Алатырский р-н, территория государственного природного заповедника "Присурский", опушка березняка, 21.07.1999, Н.В. Налимова [MW]. *P. pallasii*: Республика Бурятия, юго-восточное побережье Байкала, низовье р. Мишиха, 28.07.1963. № 647, аноним [NSK]; Тува, Зап. Саян, хр. Куртушибинский, верховье р. Мынас, *h* = 1400 м, 14.07.1980, Д.Н. Шауло, № 2634 [NS]; Урал, хр. Квархуш, моховая тундра с ивовым криволесьем, Н.В. Москвина, 24.07.1999 [PERM]. *P. poloninensis*: Украина, Черновицкая обл., Путиловский р-н, Верхний Яровец, Р. Телилов, 16.07.1954 [LE]. *P. pseudoelatior*: Грузия, Аджария, Кобулетский р-н, Кинтришский заповедник, Сарбиела, высокогорье, 11–12.07.1988, А.П. Хохряков [MHA]. *P. ruprechtii*: Северо-Осетинская АССР, 1971, Е. Гогина [MHA]. *P. veris*: Латвия, Лиепайский р-н, окр. с. Вирга, дубравы, 12.09.1962, аноним [MW]; Псковская обл., Себежский р-н, окр. деревни Горбуны, опушка леса, 12.07.2003, И.О. Бузунова [NSK]; Ленинградская обл., Ломоносовский р-н, с. Гостилица, на опушке смешанного леса, 12.10.2008, Н.К. Ковтонюк [NSK]. *P. juliae*: Frankfurt am Main, Botanischer Garten J.W. Goethe Universität, Germany, No. 1450 [NS]. *P. megaseifolia*: Prov. Batum, ad traject. Satibe inter p. Behlevan et Makret, in fagetis, 3300′, 2–15.06.1902, leg. Alexeenko et Woronow, teste Prof. N. Kuznezow, No. 87 [LE].

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В систематике рода *Primula* традиционно использовались признаки морфологии листовой пластинки, ее форма, характер зазубренности края листовой пластинки, соотношение длины чашечки и трубки венчика, степень опушения листьев, наличие или отсутствие мучнистого налета на различных частях растения. В настоящей работе в качестве дополнительных диагностических признаков на уровне секций использованы результаты карпологического анализа. При исследовании скульптуры поверхности семян 11 таксонов рода *Primula* из секции *Primula* с помощью СЭМ выявлено, что для всех видов этой секции характерен ретикулярный (мелкоямчатый) тип поверхности. Семена овально-округлые или угловатые (что зависит от положения семян в коробочке), 1.5–2.1 мм дл. (рис. 1: *1*, *3*, *5*, *7*, *9*, *11*, *13*, *15*, *17*). У *P. megaseifolia* семя треснуло при подготовке препарата, при этом общая форма семени сохранилась (см. рис. 1, *15*). У семян изученных таксонов рубчик лежит на вентральной стороне семени и мало заметен под световым микроскопом. Снимки общего вида семян, сделанные со стороны рафе (см. рис. 1: *P. amoena*, *P. cordifolia*, *P. pallasii*, *P. elatior*) или антирафе (см. рис. 1: *P. macrocalyx*, *P. poloninensis*, *P. megaseifolia*, *P. juliae*), показывают, что скульптура поверхности семян со стороны рафе и антирафе у всех изученных таксонов практически одинакова и относится к ретикулярному типу. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента в процессе развития семени увеличиваются в размерах, вытягиваются в длину, их клеточные оболочки более или менее утолщаются. Экзотеста незрелого семени состоит из выпуклых сосочкообразных или бочковидных клеток. При созревании и высыхании семени наружные клеточные стенки экзотесты или даже верхушка сосочка могут прогибаться, образуя ямчатую скульптуру (Немирович-Данченко, 1992). У всех изученных таксонов клетки экзотесты округло-овальные, неправильной формы, выпуклые, с запавшей верхней частью наружных периклинальных стенок (см. рис. 1: *2*, *4*, *6*, *8*, *10*, *12*, *14*, *16*, *18*). Данные этих исследований совпадают с полученными нами ранее при изучении сибирских видов *P. macrocalyx* и *P. pallasii* (Ковтонюк, 1999), по остальным видам результаты исследования и фотографии скульптуры поверхности семян публикуются впервые.

По результатам сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рибосомальной ДНК у видов рода *Primula* было построено филогенетическое дерево (Ковтонюк, Гончаров, 2009). Фрагмент этого дерева, отражающий степень родства таксонов внутри секции *Primula*, представлен на рис. 2. Цифрами указана устойчивость ветвей, рассчитанная для NJ/MP анализов методом бутстрепа (BP). Ветви, поддержанные 100 % в обоих методах, выделены толстыми линиями, жирным шрифтом выделены семь таксонов, последовательности которых определены в

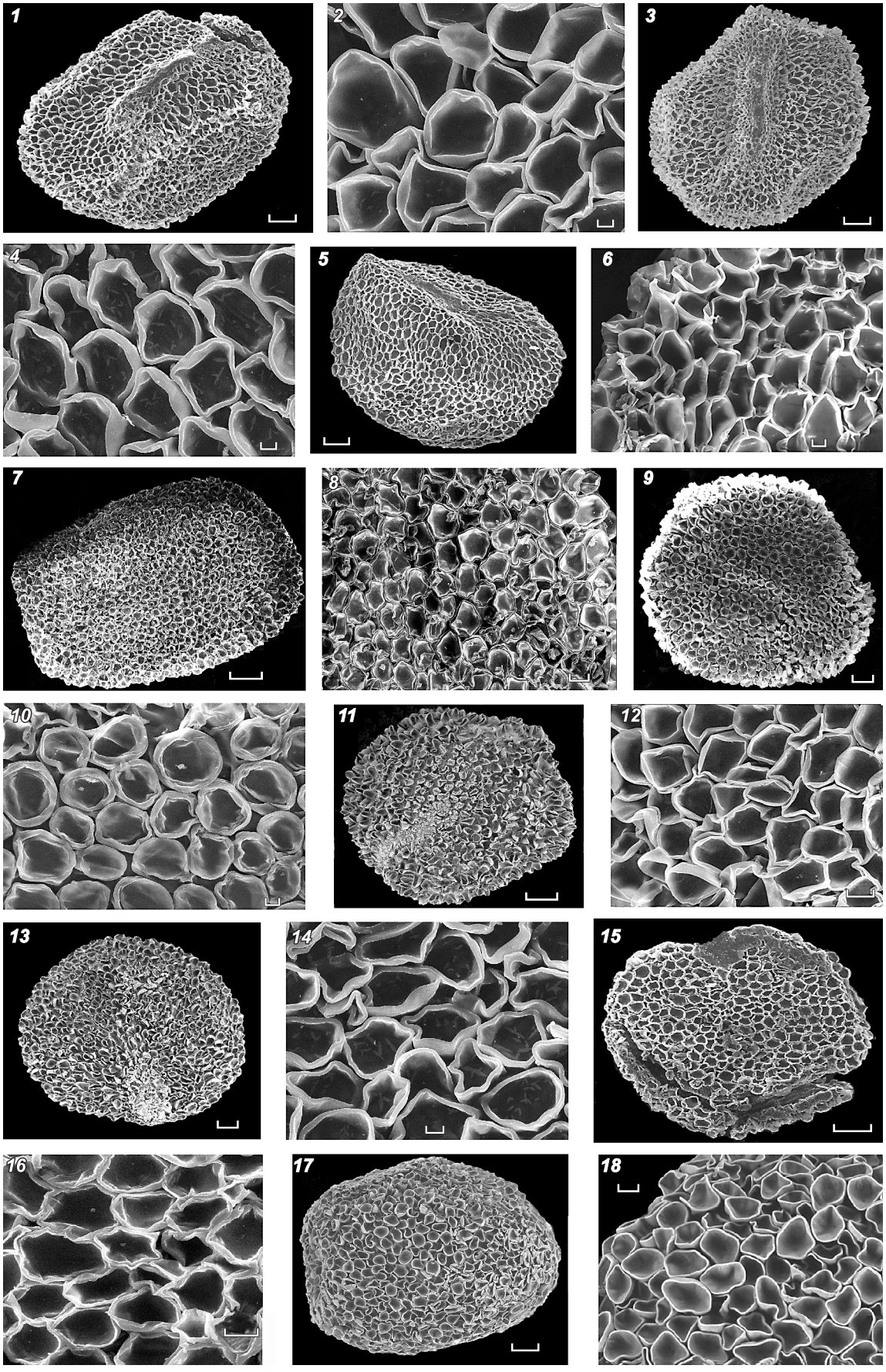


Рис. 1. Скульптура поверхности семян видов рода *Primula* секции *Primula*:

1, *2* – *P. amoena*; *3*, *4* – *P. cordifolia*; *5*, *6* – *P. pallasii*; *7*, *8* – *P. macrocalyx*; *9*, *10* – *P. poloninensis*; *11* – *P. elatior*; *12* – *P. meyeri*; *13* – *P. veris*; *14* – *P. ruprechtii*; *15*, *16* – *P. megaseifolia*; *17*, *18* – *P. juliae*.

Масштабная линейка: *1*, *3*, *5*, *7*, *9*, *11*, *13*, *15*, *17* – 30 мкм; *2*, *4*, *6*, *8*, *10*, *12*, *14*, *16*, *18* – 100 мкм.

работе авторами (Ковтонюк, Гончаров, 2009). В таблице представлен перечень таксонов секции *Primula*, использованных для сравнения ITS-региона рДНК с указанием происхождения материала и номеров 10 последовательностей в базе Genbank (NGBI) http://www.ncbi.nlm.nih.gov/. Названия 7 таксонов, номера последовательностей которых впервые цитировались в работе Н.К. Ковтонюк, А.А. Гончарова (2009), выделены жирным курсивом. В секции *Primula* проанализированы нуклеотидные последовательности викарирующих видов: *P. macrocalyx* Bunge и *P. veris* L. (BP = 85/80), а также трех близких видов – *P. pallasii* Lehm., *P. elatior* (L.) Hill и *P. poloninensis* Fed. Последовательности по *P. veris* (AF323701, AY680704) и *P. vulgaris* (AJ427800), взятые из базы данных Genbank, возможно получены от культурных или гибридных форм, материал по этим таксонам неоднороден и отвечать за правильность определения таксонов мы не можем.

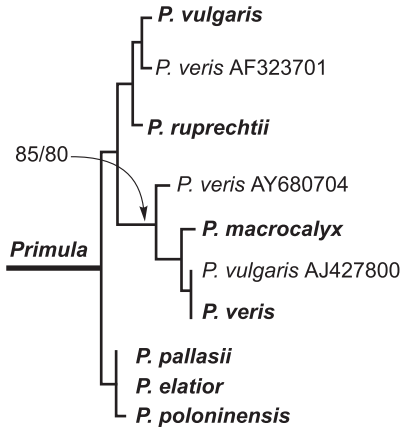


Рис. 2. Фрагмент филогенетического дерева представителей секции *Primula*, основанного на сравнении ITS-региона рДНК последовательностей методом максимального правдоподобия (Ковтонюк, Гончаров, 2009).

Список видов рода *Primula* секции *Primula*, использованных для сравнения ITS-региона рДНК

Таксон	Происхождение материала	Номер в базе Genbank
P. elatior (L.) Hill	Новгородская обл., И.О. Бузунова, 2003 г., коллекция ЦСБС	AM920659
P. macrocalyx Bunge	Ставропольский край, Пятигорск, Г.Ю. Конечная, 2006 г., коллекция ЦСБС	AM920481
P. pallasii Lehm.	Окр. Томска, Н.К. Ковтонюк, 2006 г., коллекция ЦСБС	AM920482
P. poloninensis Fed.	Украина, Черновицкая обл., Путиловский р-н, Верхний Яровец, Р. Телилов, 16.07.1954 (LE)	AM920483
P. ruprechtii Kusn.	Кавказ, ущелье Адыл-Су, лев. бер. р. Адыл-Су, не доходя альп. лагеря "Шхельда", у снежной лавины, 06.06.1969, Шаутаева, Щукин (NS)	AM920480
P. veris L.	Ленинградская обл., Михайловское, Г.Ю. Конечная, 2006 г., коллекция ЦСБС	AM920484
P. veris L.	G. Hao, C.M. Hu, N.S. Lee. Phylogenetic analysis of *Primula* sections *Auganthus* and *Ranunculoides*, 2001 г., Unpubl.	AF323701
P. veris L.	I. Trift, A.A.A. Anderberg, M. Liden. Phylogeny and Biogeography of *Dionysia* (*Primulaceae*) // Int. J. Plant Sci. 2005	AY680704
P. vulgaris Huds.	Краснодарский край, дорога на Красную поляну, Г.Ю. Конечная, 2006 г., коллекция ЦСБС	AM920479
P. vulgaris Huds.	L.B. Zhang. Phylogeny, biogeography and systematics of *Soldanella* L. and *Primula* L. sect. *Auricula* Duby (*Primulaceae*) based on molecular and morphological evidence // Thesis, Mainz University, Germany. 2002	AJ427800

Конспект секции *Primula* рода *Primula* во флоре России

Распространение видов дано согласно районированию, принятому во "Флоре СССР" (Федоров, 1952) с дополнениями Т.В. Егоровой (1999, 2005, 2007).

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

Subgen. *Primula*

Wendelbo, 1965, in Rechinger, Fl. Iranica 9: 4, p. p.; Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-naturwiss. Reiche, 17, 3: 310; Halda, 1992, The genus *Primula*: 47; Richards, 2003, *Primula*: 106. – Subgen. *Primulastrum* (Duby) Schott, 1851, Sippen. Osterr. Primeln: 10; Rupretcht, 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 218; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 123.

Typus: *P. veris* L.

Sect. *Primula*

Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-naturwiss. Reiche, 17, 3: 310; Halda, 1992, The genus *Primula*: 47; Richards, 2003, *Primula*: 106. – Sect. *Primulastrum* Duby, 1844, in DC. Prodr. 8: 35. – § 1. *Verbasculum* C. Bauh., in Ruprecht, 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 218. – Sect. *Vernales* Pax, 1889, in Engl. Bot. Jahrb. 10: 177; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 47; Balf. f. 1913, Journ. Roy. Hort. Soc. (London) 39: 170; Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh: 42; Е.А. Буш, 1926, Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 65: 20. – *Euprimula* Schott, 1851, Sippen. Osterr. Primeln: 10; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 135.

Typus: *P. veris* L.

Subsect. 1. *Primula*

Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-naturwiss. Reiche, 17, 3: 310, p. p. – Subsect. *Primulina* Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-naturwiss. Reiche, 17, 3: 316. – Ser. *Veres* Fed. 1952, во Фл. СССР 18: 145, descr. ross. – Ser. *Elatiores* Fed. 1952, во Фл. СССР 18: 145, descr. ross.

Typus: *P. veris* L.

1. ***P. amoena*** M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-Caucas. 1: 138, excl. var. β *acaulis*; Lehm. 1817, Monogr. Primul.: 39; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 53; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 142, p. p.; Смольян. 1967, Фл. Кавк., изд. 2, 7: 159, p. p.; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 325. – *P. elatior* (L.) Hill var. *amoena* (M. Bieb.) Duby, 1844, in DC. Prodr. 8: 36; Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 9. – *P. elatior* (L.) Hill subsp. *amoena* (M. Bieb.) Greuter et Burdet, 1982, Willdenowia 12, 2: 199. – *P. amoena* M. Bieb. var. *genuina* Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10: 180. – *P. amoena* M. Bieb. var. *sublobata* Kusn. 1900, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 1:65; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 69. – *P. kusnetzovii* Fed. 1952, во Фл. СССР 18: 723, 144; Смольян. 1967, во Фл. Кавк. 7: 160; Галушко, 1980, во Фл. Сев. Кавк. 2: 286; Давлианидзе, 1985, во Фл. Груз. изд. 2, 10: 56. – *P. elatior* subsp. *meyeri* auct., non (Rupr.) Valentine et Lamond: Lamond, 1978, in Fl. Turk. 6: 117. – *P. elatior* auct., non (L.) Hill: Richards, 2003, *Primula*: 109.

На альпийских лужайках, скалах и осыпях, часто у тающих снегов. – **Кавказ**: Предкавк., Зап. Закавк., Центр. Закавк., Вост. Закавк., Южн. Закавк., Зап. Кавк., Центр. Кавк., Вост. Кавк. **Общ. распр**.: эндемик.

Описан с Кавказа. По протологу: “Habitat in alpibus caucasicis”.

L e c t o t y p u s (Меницкий, 2000: 155): “Ex Caucaso altiore iberico. [Bieberstein]” (Herb. Bieb., LE!).

Ан. А. Федоров (1949, in shed; 1952: 143) предложил в качестве лектотипа образец Адамса “Primula veris. Habitat in alpibus Caucasi septentrionalis: floret primo vere”, определенный как *P. amoena* Рупрехтом и Буассье. Но этот гербарный лист не цитируется в протологе *P. amoena* и не имеет авторского определения. Предлагаемый Ю.Л. Меницким (2000) лектотип из гербария Ф.А. Биберштейна имеет авторское определение и текст этикетки не противоречит протологу.

2. ***P. meyeri*** Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 224; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 143; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 326. – *P. amoena* Bieb. var. *meyeri* (Rupr.) Boiss. 1875, Fl. Or. 4, 1: 26; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 54. – *P. amoena* subsp. *meyeri* (Rupr.) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42. – *P. elatior* (L.) Hill subsp. *meyeri* (Rupr.) Valentine et Lamond, 1978, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 36: 42; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6: 117; Halda, 1992, The genus *Primula*: 49; Richards, 2003, *Primula*: 110. – *P. elatior* auct., non (L.) Hill: Richards, 1993, *Primula*: 106.

На осыпях и скалистых местах в альпийском поясе, близ тающих снегов. – **Кавказ:** Зап. Кавк., Центр. Кавк., Зап. Закавк. **Общ. распр**.: Юго-Зап. Азия (Сев.-Вост. Турция).

Описан с Центрального Кавказа (Эльбрус). По протологу: “von den hohen Vorbergen des Elbrus, am 7. Juli mit Blumen gesammelt und mitgebracht von C.A. Meyer”.

H o l o t y p u s: “In locis humidiusculis alpinis et subalpinis (6000–10 000 p.) 7 VII [C.A. Meyer]” (LE!).

3. ***P. veris*** L. 1753, Sp. Pl. 1: 142; Lehm. 1817, Monogr. Primul.: 27; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 145; Фед. 1981, во Фл. европ. ч. СССР 5: 68; Valentine et Kress, 1972, Fl. Europ. 3: 16; Halda, 1992, The genus *Primula*: 49; Richards, 2003, *Primula*: 108. – *P. veris* var. *officinalis* L. 1753, Sp. Pl. 1: 142. – *P. officinalis* (L.) Hill. 1764, Veg. Syst. 8: 25; Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 8, p. p.

По опушкам лиственных лесов, на сухих лесных лужайках и склонах. – **Европ. ч**.: Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Дон., Нижн.-Дон. **Общ. распр**.: Сред. и Южн. Европа. На Урале, в Сибири и на Кавказе замещается близким видом *P. macrocalyx* Bunge.

Описан из Европы. По протологу: “Habitat in Europae pratis”.

L e c t o t y p u s (Richards, 1993: 79): “Herb. Burser XIII: 137 (UPS!)”.

К числу наиболее крупных и известных сохранившихся до наших дней гербариев XVII и начала XVIII в. принадлежат коллекции доктора медицины и профессора ботаники Joachim Burser. Этот гербарий представляет собой листы 20 × 35 см, переплетенные в 23 тома, на которых размещено более 3000 растений. Гербарий И. Бурсера важен тем, что его активно использовал К. Линней при написании “Species Plantarum” (Jarvis, 2007), в нем содержится несколько типов линнеевских видов. С 1854 г. гербарий И. Бурсера хранится в Швеции в Ботаническом музее университета Упсалы, который сейчас называется Музеем эволюции. Куратор ботанической секции Музея Dr. Mats Hjertson в ответ на мой запрос любезно согласился прислать фотографию лектотипа *P. veris* и разрешил опубликовать ее (рис. 3).

4. ***P. macrocalyx*** Bunge 1829, in Ledeb. Fl. Alt. 1: 209; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 146; Проб. 1987, в Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 2: 143; Ковт. 1997, во Фл. Сиб. 11: 43; Ковт. 2012, в Консп. фл. Аз. Рос.: 133; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 326. – *P. officinalis* (L.) Hill var. *macrocalyx* (Bunge) C. Koch, 1843, Linnaea 17: 307; Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10, 3: 182; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 58; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 81; Крыл. 1904, Фл. Алт. 3: 808; Туркевич, 1923, во Фл. Аз. Рос. 1: 15; Е.А. Буш, 1926, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 65: 23; Крыл. 1937, Фл. Зап. Сиб. 9: 2129. – *P. veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi, 1927, in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur. 5: 1753; Фед. 1973, Фл. Арм. 6: 31; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6: 115; Halda, 1992, The genus *Primula*: 51. – *P. inflata* subsp. *macrocalyx* (Bunge) O. Schwarz, 1968, Wiss. Zeitschr. Univ. Jena 17: 313. – *P. veris* auct., non L.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1: 137; Richards, 1993, *Primula*: 105. – *P. officinalis* auct. non (L.) Hill: Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 24, p. p., quoad pl. cauc.

В южной части лесной зоны на опушках, в сухих логах, в горах доходит до субальпийского пояса. – **Европ. ч**.: Волж.-Кам. **Зап. Сиб**.: Верх.-Тоб., Ирт., Обск. **Вост. Сиб**.: Анг.-Саян. **Кавказ**: все р-ны. **Дальн. Восток**: Уссур. (заносное или одичавшее из культуры). **Общ. распр**.: Турция, Сев. Иран.



Рис. 3. Лектотип *Primula veris* L. (UPS).



Рис. 4. Лектотип *P. elatior* (L.) Hill (In: Clusius C., 1601. Rariorum Plantarum Historia: 301).

Описан с Алтая. По протологу: “Hab. in montosis frequens (L. M. B.)”. В настоящее время местонахождение типа *P. macrocalyx* неизвестно (Бузунова, Ковтонюк, 2010). Возможно, гербарий А.А. Бунге находится в Париже (Вилков и др., 1993: 404). При описании нового вида A. Bunge (1829: 209) сравнивает его с *P. veris* и отмечает, что у *P. macrocalyx* чашечка ширококолокольчатая с самого начала цветения растения, тогда как у *P. veris* она расширяется в конце цветения и при плодоношении растения.

5. ***P. elatior*** (L.) Hill, 1765, Veg. Syst. 8: 25, plate 24, fig. 3; Lehm. 1817, Monogr. Primul.: 33; Duby, 1844, in DC. Prodr. 8: 36, excl. var. β.; Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 9, p. p.; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 150; Фед., 1981, во Фл. европ. ч. СССР 5: 70; Valentine a. Kress, in Fl. Europ. 3:19; Halda, 1992, The genus *Primula*: 47; Richards, 2003, *Primula*: 109. – *P. veris* var. β *elatior* L., 1753, Sp. Pl.: 143. – *P. elatior* var. *genuina* Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10, 3: 178. – *P. elatior* var. *genuina* Pax f. *typica* Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 49.

На лугах предгорий и холмов, по опушкам лиственных лесов, на склонах. – **Европ. ч.**: Лад.-Ильм., Верх.-Днестр., Сред.-Днепр. **Общ. распр**.: Южн. и Сред. Европа.

Описан из Европы. По протологу: “Habitat in Europae pratis”.

Lectotypus (Kovtonyuk, hic designatus): «Icon. “Primula veris pallido flore elatior”. In: C. Clusius. 1601, Rariorum Plantarum Historia: 301».

К. Линней в “Species Plantarum” (1753) цитировал довольно известную иллюстрированную монографию директора ботанического сада в Вене и почетного профессора ботаники в Лейдене Карла Клузиуса (1526–1609 гг. жизни) “Rariorum Plantarum Historia”, посвященную описанию растений и грибов. Рисунок “*Primula veris pallido flore elatior*“ в этой работе (Clusius, 1601: 301), отражающий отличительные призна-

ки *P. elatior* и *P. veris*, предлагается лектотипифицировать (рис. 4). В настоящее время эта монография доступна на сайте Biodiversity Heritage Library с оцифрованной биологической литературой из библиотеки Peter H. Reven, директора Миссурийского ботанического сада: http://www.biodiversitylibrary.org/item/14549#page/313/mode/1up.

John Hill в 1765 г. присвоил таксону ранг вида, опубликовал рисунок и привел краткое описание *P. elatior*: "The leaves are oblong with a short footstalk; the flowers are large and tufted" (Листья продолговатые с коротким черешком; цветки крупные и пучковатые – *перевод Н.К.*). *P. elatior* – один из самых широко распространенных видов, таксономическое положение которого неоднократно обсуждалось ботаниками (Федоров, 1952, 1981; Valentine, Kress, 1972; Valentine, Lamond, 1978; Brummitt, Meikle, 1993; Jarvis, 2007).

6. ***P. pallasii*** Lehm. 1817, Monogr. Primul.: 38; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 149; Фед. 1981, во Фл. европ. ч. СССР 5: 70; Ковт. 1997, Фл. Сиб. 11: 45; Ковт. 2012, в Консп. фл. Аз. Рос.: 133. – *P. elatior* var. δ. *pallasii* (Lehm.) Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10, 3: 179; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 51. – *P. elatior* subsp. *pallasii* (Lehm.) W.W. Smith et Forrest, 1928, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42; Valentine et Kress, 1972, Fl. Europ. 3: 16; Halda, 1992, The genus *Primula*: 49; Richards, 2003, *Primula*: 111. – *P. altaica* Pallas, 1829, in Ledeb. Fl. Altaica, 1: 209.

На альпийских и субальпийских лугах, у верхней границы леса, в северных широтах (окр. Томска) на опушках смешанного леса. – **Европ. ч.**: Волж.-Кам. **Зап. Сибирь:** Алт. **Вост. Сибирь:** Анг.-Саян. **Общ. распр**.: Сред. Азия (Юго-Вост. Казахстан), Юго-Зап. Азия.

Описан с Алтая. По протологу: "Habitat in alpibus Altaicis".

L e c t o t y p u s (Halda, 1992: 49): "Tab. 3 – *Primula pallasii*. In: Lehmann, 1817, Monogr. Gen. Prim.: 3".

P. elatior и *P. pallasii* викарирующие виды, близкие по морфологическим признакам. Они различаются по срокам цветения. При совместном произрастании *P. pallasii* и *P. elatior* в условиях интродукции на коллекционном участке в ЦСБС СО РАН, *P. elatior* цветет на несколько дней раньше (Ковтонюк, 2012). Этот естественный барьер не позволяет видам переопылять-ся. Близкий к этим видам *P. poloninensis* Fed. растет в Карпатах (Украина), в высокогорном поясе, описан с хр. Свидовец.

7. ***P. ruprechtii*** Kusn. 1899, Ученые записки Императорского Юрьевского ун-та, 7, 2: 51; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 64; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 148; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 327. – *P. amoena* Bieb. var. *flava* Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 223. – *P. elatior* (L.) Hill var. *genuina* Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10: 186, p. p. – *P. leucophylla* Pax var. *ruprechtii* (Kusn.) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42. – *P. elatior* subsp. *ruprechtii* (Kusn.) Hesl.-Harr. 1931, Trans. North Nat. Union, 1: 49. – *P. elatior* auct., non (L.) Hill: Richards, 1993, *Primula*: 106.

На альпийских лужайках, на верхней границе леса, по галечникам заходит в субальпийские луга. – **Кавказ**: Зап. Кавк., Центр. Кавк., Вост. Кавк., Вост. Закавк., Центр. Закавк., Зап. Закавк., Южн. Закавк. **Общ. распр**.: Армения.

Описан с Центрального Кавказа, из Осетии. По протологу: "Caucasus, Ossetia – Marcowicz (45)".

L e c t o t y p u s (Kovtonyuk, hic designatus): "Caucasus. Ossetia, in pratis alpinis prope pag. Dagom. 17 V [18] 97. Leg. Markowitsch. Teste Prof. N. Kusnezow". (TU!).

Н.И. Кузнецов (Kuznezow et al., 1899) описал новый вид *P. ruprechtii* в "Ученых записках Императорского Юрьевского университета" в статье по делектусам и привел очень краткий диагноз нового вида: "Folia in petiolum attenuate. Corolla flava. Folia subtus albo-tomentosa". Цифра 45 может обозначать количество гербарных листов *P. ruprechtii*, разосланных по ботаническим учреждениям. Позднее, в 1901 г. Н.И. Кузнецов вновь описал *P. ruprechtii* и перечислил множество гербарных листов. В настоящее время, благодаря помощи кураторов Гербария Университета Тарту (TU) , Ülle Reier and Kaili Orav, ответившим на мой запрос и приславшим фотографии гербарных листов *P. ruprechtii*, собранных до 1899 г., обнаружен один гербарный лист с текстом, не противоречащим протологу 1899 г., и имеющий авторское определение. Этот гербарный образец предлагается лектотипифицировать.

P. ruprechtii морфологически очень близок к *P. pallasii*. У *P. ruprechtii* листовые пластинки снизу серовойлочные, с завернутыми внутрь краями; трубка венчика едва длиннее чашечки. У *P. pallasii* листовые пластинки голые или рассеянно-волосистые вдоль жилок, а трубка венчика на треть или почти вдвое длиннее чашечки. При совместном произрастании этих видов в условиях интродукции в ЦСБС СО РАН их отличительные признаки особенно хорошо заметны.

8. ***P. pseudoelatior*** Kusn. 1900, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 1: 68; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 63; Фед. 1952, во Фл. СССР, 18: 155; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 327. – *P. elatior* (L.) Hill subsp. *pseudoelatior* (Kusn.) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6: 117. – *P. pallasii* Lehm. subsp. *pseudoelatior* (Kusn.) Hesl.-Harr. 1931, Trans. North Nat. Union 1: 49.

На альпийских и субальпийских лугах. – **Кавказ**: Зап. Кавк., Центр. Кавк., Зап. Закавк., Центр. Закавк. **Общ. распр**.: Грузия, Юго-Зап. Азия (Сев.-Вост. Турция).

Описан с Западного и Центрального Кавказа. По протологу: "In Caucaso mango centr. nec non occident., in regione subalp. et alpine 6–9500′".

L e c t o t y p u s (Меницкий, 2000: 157): "Мамиссон, 8000′, 17 VI 1890, И. Акинфиев" (LE!).

9. ***P. cordifolia*** Rupr. 1863, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 6: 225; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 152; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 328. – *P. pallasii* Lehm var. *cordifolia* (Rupr.) Boiss. 1875, Fl. Or. 4, 1: 26. – *P. elatior* (L.) Hill var. *cordifolia* (Rupr.) Pax, 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10: 179; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 62. – *P. elatior* subsp. *cordifolia* (Rupr.) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42. – *P. elatior* auct. non (L.) Hill: Richards, 1993, *Primula*: 106.

На субальпийских лугах и в березняках близ верхней границы леса в горах. – **Кавказ**: Центр. Кавк., Вост. Кавк., Центр. Закавк., Вост. Закавк. **Общ. распр**.: Грузия, Армения.

Описан с Центрального Кавказа. По протологу: "Bei Kasbek und Kobi, 920–1030 Toisen zusammen mit *P. amoena* (purpurea) und *P. macrocalyx*".

L e c t o t y p u s (Давлианидзе, 1985: 61; Федоров, in sched.): "Caucasus, inter Wladikawkas et Tiflis, Kobi, 1020 hex., 13/14 V 1861, Ruprecht" (LE!).

Subsect. 2. *Acaules* (Fed.) Menitsky, 2000,
Бот. журн. 85, 6: 154

Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324. – Ser. *Acaules* Fed. 1952, Фл. СССР, 18:135, descr. ross. – Subsect. *Primulina* Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.- naturwiss. Reiche, 17, 3: 316 p. p.

T y p u s: *P. vulgaris* Huds. (= *P. acaulis* (L.) Hill).

10. ***P. vulgaris*** Huds. 1762, Fl. Angl.: 70; Фед. 1952, во Фл. СССР, 18: 135; Valentine et Kress, 1972, Fl. Europ. 3: 16; Hegi, 1975, Illust. Fl. Mitteleur. 5, 3: 1743; Фед. 1981, во Фл. европ. ч. СССР, 5: 70; Richards, 2003, *Primula*: 111; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324. – *P. vulgaris* (L.) Huds. 1762, Fl. Angl.: 70; Halda, 1992, The genus *Primula*: 51. – *P. veris* [var.] γ *acaulis* L. 1753, Sp. Pl.: 143. – *P. acaulis* (L.) Hill, 1765, Veg. Syst. 8: 25; Boiss. 1879, Fl. Or. 4, 1: 24. – *P. acaulis* Jacq. 1778, Misc. Austr. 1: 158; Lehm. 1817, Monogr. Primul.: 30; Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 10. – *P. grandiflora* Lam. 1778, Fl. Franc. 2: 248. – *P. acaulis* (L.) Hill var. *genuina* Pax. 1889, Bot. Jahrb. Syst. 10, 3: 180; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 77, p. p.; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 54.

В лиственных лесах на опушках, в альпийском поясе гор на лужайках и близ тающих снегов. – **Кавказ**: Зап. Закавк., Зап. Кавк. **Общее распр**.: Сев., Южн. и Сред. Европа, Юго-Зап. Азия (Турция, Ливан).

Описан из Англии. По протологу: "Habitat in sylvis sepibus et ericetis ubique". Местонахождение типового материала неизвестно, в гербарных коллекциях K и BM в Лондоне (Великобритания) он также не обнаружен.

Один из самых распространенных в садоводстве декоративных раннецветущих видов, у которого отмечена гетерохромия – вариация в окраске венчика, что послужило поводом для описания новых видов и форм. Типичная желтоцветковая форма произрастает в Европе, Крыму, на Кавказе встречаются растения с розовыми цветками.

11. ***P. vulgaris*** subsp. ***sibthorpii*** (Hoffmanns.) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42; Lamond, 1978, Fl. Turk. 6: 114; Halda, 1992, The genus *Primula*: 52; Richards, 1993, *Primula*: 108. – *P. sibthorpii* Hoffmanns. 1824, Verz. Pflanzenkult.: 189; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 137; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 325. – *P. acaulis* var. *rubra* Sibth. et Smith, 1813, Fl. Graec. 2: 70. – *P. acaulis* var. *rosea* Boiss. 1879, Fl. Or. 4, 1: 24. – *P. acaulis* var. *sibthorpii* (Hoffmanns.) Pax, 1889, Bot. Jahrb. 10: 181; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 78. – *P. komarovii* Losinsk. 1933, Изв. АН СССР, сер. 7, 1: 301; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 137. – *P. woronowii* Losinsk. 1933, Изв. АН СССР, сер. 7, 1: 303; Фед. 1952, Фл. СССР 18: 138. – *P. abchasica* Sosn. 1937, Тр. Тбил. бот. сада, 2: 231; Фед. 1952, Фл. СССР 18: 141. – *P. sibthorpii* Hoffmanns. var. *abchasica* (Sosn.) Kolak. 1948, во Фл. Абх. 3: 267. – *P. leskeniensis* G. Kos ex Smoljan. 1967, во Фл. Кавк. 7: 158. – *P. vulgaris* subsp. *komarovii* (Losinsk.) Fed. 1973, во Фл. Арм. 6: 30. – *P. vulgaris* subsp. *woronowii* (Losinsk.) Fed. 1973, во Фл. Арм. 6: 30.

В лиственных лесах на опушках. – **Кавказ**: Зап. Кавк., Центр. Кавк., Вост. Кавк., Зап. Закавк., Центр. Закавк., Вост. Закавк., Южн. Закавк. **Общ. распр**.: Юго-Вост. Европа (Крым, Болгария, Греция), Юго-Зап. Азия (Турция).

Описан по растениям, выращенным в саду г. Дрездена (Германия). По протологу: "in nemoribus circa Constantinopolim". Местонахождение типового материала неизвестно.

Наличие гетерохромии послужило поводом для описания нескольких видов. J. Richards (1993) считает *P. abchasica*, *P. komarovii* и *P. woronowii* гибридами между *P. vulgaris* и *P. vulgaris* subsp. *sibthorpii*.

12. ***P. heterochroma*** Stapf, 1885, Denkschr. der Kaiserlichen Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Cl. Wien, 50, 2: 70; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 141; Меницкий, Ковт. 2012 , в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324. – *P. vulgaris* subsp. *heterochroma* (Stapf) W.W. Sm. et Forrest, 1928, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16: 42; Halda, 1992, The genus *Primula*: 52; Richards, 2003, *Primula*: 112. – *P. acaulis* auct. non (L.) Hill: Boiss. 1879, Fl. Or. 4, 1: 24; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 77–79, quoad var. *genuina*, p. p. et *sibthorpii* p. p.

В горных лесах, на опушках. – **Кавказ**: Вост. Кавк. (Астамирова, 2010). **Общ. распр**.: Азербайджан, Сев. Иран.

Описан из Ирана (Кудрун). По протологу: "Prope Kudrun, 22 IV [1882]. [Dr. J.E. Polak et T.H. Pichler]".

L e c t o t y p u s (Kovtonyuk, hic designatus): "Iter Persicum Dr. J.E. Polak. 1882. Primula heterochroma Staf, Kudrun (Gilar). Legit Th. Pichler, [fl.] (WU!)". Syntypus: WU! K!

В гербарии Венского университета (WU) обнаружено 2 гербарных листа, этикетки на которых не противоречат протологу, на одном из них стоит дата сбора "22 Apr". Этот гербарный лист предлагается лектотипифицировать, второй гербарный лист без точной даты сбора является синтипом. Синтип также найден в гербарии Royal Botanic Gardens, Kew (K).

Растения с густым опушением на нижней поверхности листьев, окраска венчика варьирует от белого, желтого до розового и лилового. При биохимическом исследовании экстрактов *P. heterochroma* обнаружена антиоксидантная активность (Nabavi et al., 2012).

Subsect. 3. *Julianae* (Fed. et A. Los.)

Kovt. comb. et stat. nov.

– Sect. *Julia* Fed. et A. Los. 1952, во Фл. СССР, 18: 723; Halda, 1992, The genus *Primula*: 57. – Sect. *Julia* Fed. et A. Los. (*Julianae*) Menitsky, 2000, Бот. журн. 85, 6: 154; Меницкий, Ковт. 2012 , в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324. – Sect. *Primula*, Richards, 2003, Primula: 106, p. p.

T y p u s: *P. juliae* Kusn.

13. ***P. juliae*** Kusn. 1900, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 1, 2: 67; Кузн. 1901, Мат. фл. Кавк. 4, 1: 75; Pax, 1905, in Engler, Das Pflanzenr. 4, 237: 56; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 132; Halda, 1992, The genus *Primula*: 57; Richards, 2003, *Primula*: 114; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324.

На влажных скалах в лесном поясе. – **Кавказ**: Вост. Закавк., Даг. (ущелье Пала-ката).

Описан с Кавказа (Лагодехское ущелье). По протологу: "Hab. in Transcaucasia orientali, in Kachetia, prope Lagodechy. 20.IV.[19]00, leg. J. Mlokossiewicz".

H o l o t y p u s: "Caucasus. Kachetia, prope Lagodechy (Лагодехское ущелье). На скале в воде. 20 IV 1900, leg. J. Mlokossiewicz. No. 56. *Primula juliae* n. sp. m. Teste: prof. N. Kusnezow" [TU!].

В гербарии БИН (LE) хранятся экземпляры *P. juliae*, собранные Ю.Л. Млокосевич в 1901 г. в locus classicus. Когда Ю.Л. Меницкий (2000) готовил "Конспект видов семейства *Primulaceae* Кавказа", местонахождение типового материала *P. juliae* было неизвестно. J. Halda (1992) предполагал, что типовой материал хранится в Тарту (TAA). Я сделала запросы в гербарные коллекции Тарту. Обнаружилось, что в Гербарии Эстонского университета типовые образцы *P. juliae* отсутствуют, они находятся в гербарной коллекции Музея естествознания университета Тарту (Herbarium of Botanical and Mycological Museum, Natural History Museum, University of Tartu, TU). С разрешения кураторов коллекции Kaili Orav и Ülle Reier в статье приводится фотография голотипа *P. juliae* (рис. 5).

Очень декоративный вид, быстро распространившийся по ботаническим садам Европы и частным коллекциям, на его основе выведено несколько сортов примул. Назван в честь коллектора, натуралиста Юлии Людовиковны Млокосевич, которая собирала этот вид в Лагодехском ущелье неоднократно и передавала гербарный материал Н.И. Кузнецову.

– Subsect. 4. *Megaseifolia* (Balf. f.) Schwz. ex Kovt. Subsect. *Megaseifolia,* Schwz, 1968, Wiss. Z. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-naturwiss. Reiche, 17, 3: 314, p. p. – Sect. *Megaseifolia* Balf. f. 1913, Journ. Roy. Hort. Soc. (London) 39: 179; Halda, 1992, The genus *Primula*: 55. – Sect. *Carolinella* (Hemsl.) Pax, 1905, in Engler Pflanzenr. 25, 4: 45; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 723; Давлианидзе, 1985, во Фл. Груз. изд. 2, 10: 48.

T y p u s: *P. megaseifolia* Boiss.

14. ***P. megaseifolia*** Boiss. et Bal. ex Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 26; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 133; Lamond, 1978, in Fl. Turkey, 6: 118; Давлианидзе, 1985, во Фл. Груз. изд. 2, 10: 48; Halda, 1992, The genus *Primula*: 55; Richards, 2003, Primula: 113; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 324.

В буковых лесах с подлеском из понтийского рододендрона. – **Кавказ:** Зап. Закавк. **Общ. распр.**: Юго-Зап. Азия (Сев.-Вост. Турция). Эндемик Колхидской провинции, реликт третичной флоры.

Описан из Вост. Турции. По протологу: "Hab. in faucibus humidis umbrosis circa Rhizé Ponti Lazici 900′ (Bal!). Fl. Mai. In Bal. pl. Pont. exs. 1866".

S y n t y p u s: "B. Balansa, Plantes D'Orient. 1866. [Ecs.] 1492. *Primula megaseifolia* n. sp. (Boiss.) Ravins humides et ombragés des environs de Rhizé (Lazistan) vers 300 métres d'altitude. Mai." (K!, P! W! – № 254216).

При описании нового вида *P. megaseifolia* Edmond Boissier (1879: 26) ссылается на эксикаты французского ботаника Benedicta Balansa 1866 г., не указывая их номера. Эксикат *P. megaseifolia* за номером 1492 обнаружен мной в нескольких гербарных коллекциях (K, P, W), кроме того, оцифрованный типовой материал можно посмотреть на сайте Royal Botanical gardens, Kew (K): http://apps.kew.org/herbcat/getImage.do?imageBarcode=K000732942 и Muzeum National d'Histoire Naturelle (P): http://coldb.mnhn.fr/ScientificName/Primula/megaseifolia.

O. Schwarz (1968), рассматривая систему рода *Primula*, предложил выделить подсекцию *Megaseifolia*, объединив в ней *P. megaseifolia*, *P. juliae* и *P. renifolia*.

15. ***P. renifolia*** Volgunov, 1940, Бот. мат. (Ленинград) 7: 111; Фед. 1952, во Фл. СССР 18: 134; Halda, 1992, The genus *Primula*: 56; Richards, 2003, *Primula*: 114; Меницкий, Ковт. 2012, в Консп. фл. Кавк. 3, 2: 326.

В трещинах скал у верхней границы леса, среди сосен, на высоте 1500–2500 м. – **Кавказ:** Предкавк**. Общ. распр**.: эндемик.

Описан с Западного Кавказа. По протологу: "Северный Кавказ, Карачаевская авт. обл., долина р. Теберды, в трещинах скал, 1500–2500 м над ур. м., 22.09.1936, 2 и 04.07.1937, 11.08.1937, отцв. и плод. Д.К. Волгунов".

L e c t o t y p u s (Menitsky, 2012: 326): "Тебердинский гос. заповедник, западный склон Кель-баши, в трещи-



Рис. 5. Голотип *Primula juliae* Kusn. (TU).

нах скал, 2000 м над ур. м., 02 VII 1937, № 70, Д. Волгунов" (LE!, cum isolectotypo); syntypi: "Северный Кавказ, Карачаевская авт. обл., долина р. Теберды, в трещинах скал, 1500–2500 м над ур. м., 22 IX 1936, 02 и 04 VII 1937, 11 VIII 1938, Д. Волгунов" (LE!).

Д.К. Волгунов (1940) при описании нового вида сравнивал его с *P. meyeri*. Нам ближе точка зрения Ан.А. Федорова (1952: 135) и J. Halda (1992: 56), сближавших *P. reniflolia* с *P. megaseifolia*, и оба эти вида мы отнесли к одной подсекции *Megaseifolia*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Секция *Primula* представлена во флоре России 4 подсекциями (*Primula*, *Acaules*, *Julianae*, *Megaseifolia*), 14 видами и 1 подвидом, наибольшее разнообразие этих таксонов отмечено во флоре Кавказа. Секция имеет довольно изолированное положение в системе рода *Primula*. Для видов секции характерен особенный многоборoздчатый тип поверхности пыльцы и ретикулярный (мелкоямчатый) тип скульптуры поверхности семян. Явление гетерохромии, отмеченное у видов родства *P. vulgaris*, послужило поводом для описания форм с различной окраской цветков в качестве таксонов в ранге вида.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность кураторам и сотрудникам Гербариев за представленную возможность работать с коллекциями, И.В. Соколовой (БИН РАН, г. С.-Петербург) и Ch. Jarvis (Natural History Musem, London, Великобритания, BM) за консультативную помощь при типификации *P. elatior*, И.О. Бузуновой (LE) за консультации при написании настоящей работы, сотруднику Института биологии моря ДВО РАН Д.В. Фомину и сотруднику ЦСБС СО РАН А.А. Красникову за помощь в работе на СЭМ, Pam Eveleigh (Calgary, Canada) за моральную поддержку и создание веб-сайта с великолепными фотографиями первоцветов. Особую признательность за предоставленную информацию и присланные фотографии типов *P. veris*, *P. juliae* и *P. ruprechtii* выражаю коллегам из зарубежных гербариев: Dr. Mats Hjertson – Curator Museum of Evolution, Botany Section Uppsala University (Швеция, UPS); Kaili Orav – Curator of the Vascular Plants Herbarium, Museum of Botany and Mycology, Museum of Natural History University of Tartu, Ülle Reier – Curator of Seed Plants, Ferns Botanical and Mycological Museum Natural History Museum, University of Tartu (Эстония, TU) и Toomas Kukk, Estonian University of Life Sciences Herbarium (Эстония, TAA), С.В. Овчинниковой и сотрудникам лаборатории систематики и флорогенетики ЦСБС СО РАН за критические замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Астамирова М.А. Инвентаризация и анализ рода *Primula* L. (*Primulaceae*) Терского Кавказа и Дагестана: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Астрахань, 2010. 28 с.

Бузунова И.О., Ковтонюк Н.К. Типовые образцы таксонов рода *Primula* L. (*Primulaceae*), описанных из Сибири и Дальнего Востока, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. Комарова (LE) // Раст. мир Азиатской России. 2010. № 1 (5). С. 12–18.

Вилков О.Н., Завалишин В.В., Бубенков Ю.П. Комментарии и примечания / К.Ф. Ледебур, А.А. Бунге, К.А. Мейер. Путешествие по Алтайским горам и Джунгарской Киргизской степи. Новосибирск, 1993. С. 389–412.

Волгунов Д.К. Новый вид рода *Primula* с Северного Кавказа // Ботанические материалы Гербария БИН (Ленинград). 1940. Т. 8. С. 111–112.

Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств. СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Егорова Т.В. Таксономический обзор рода *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla (*Cyperaceae*) флоры Северной Евразии // Новости сист. высш. раст. 2005. Т. 37. С. 49–79.

Егорова Т.В. Таксономический обзор рода *Eleocharis* R. Br. (*Cyperaceae*) флоры Европы // Новости сист. высш. раст. 2007. Т. 39. С. 159–192.

Ковтонюк Н.К. Семейство *Primulaceae* – Примуловые // Флора Сибири. *Pyrolaceae – Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 30–47.

Ковтонюк Н.К. Признаки скульптуры поверхности семян в систематике рода *Primula* (*Primulaceae*) на примере сибирских видов // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 7. С. 41–46, 160–163.

Ковтонюк Н.К. К систематике секции *Cortusoides* рода *Primula* (*Primulaceae*) во флоре России // Бот. журн. 2011а. Т. 96, № 7. С. 953–966.

Ковтонюк Н.К. Секция *Crystallophlomis* рода *Primula* (*Primulaceae*) во флоре России // Раст. мир Азиатской России. 2011б. № 2 (8). С. 39–48.

Ковтонюк Н.К. *Primula* L. // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск, 2012. С. 130–135.

Ковтонюк Н.К., Гончаров А.А. Филогенетические отношения в роде *Primula* L. (*Primulaceae*) на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК // Генетика. 2009. Т. 45, № 6. С. 758–765.

Кузнецов Н.И. О новом виде *Primula* с Кавказа // Тр. Бот. сад. Юрьев. унив. 1900. Т. 1. С. 65–68.

Кузнецов Н.И. Gen. 1. *Primula* L. // Материалы для флоры Кавказа. Критическое систематическо-географическое исследование (Flora caucasica critica). Юрьев, 1901.Ч. 4, вып. 1. С. 52–117.

Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae – Zigophyllaceae*. Л., 1978. 184 с.

Лозинская А.С. Гетерохромия у бесстебельных первоцветов *Primula acaulis* (L.) Hill // Изв. АН СССР. 1933. Сер. 7, № 1. С. 293–308.

Меницкий Ю.Л. Конспект видов семейства *Primulaceae* Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 6. С. 152–167.

Меницкий Ю.Л., Ковтонюк Н.К. *Primula* L. // Конспект флоры Кавказа: в 3 томах / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. Т. 3, ч. 2 / Ред. Г.Л. Кудряшова, И.В. Татанов. СПб.; М., 2012. С. 324–360.

Немирович-Данченко Е.Н. Семейство *Primulaceae* // Сравнительная анатомия. Т. 4. СПб., 1992. С. 65–70.

Федоров Ан.А. Первоцвет – *Primula* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 111–202.

Федоров Ан.А. *Primulaceae* Vent. – Первоцветные // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 63–83.

Boissier E. Flora Orientalis sive enumeratio plantarum in oriente a Gracia et Egypto ad Indiae fines hucusque observatarum. V. 4. Corolliflorae et Monochlamydeae. Genevae et Basileae. 1879. P. 26.

Brummitt R.K., Meikle R.D. The correct Latin names for the Primrose and the Oxlip, *Primula vulgaris* Hudson and *Primula elatior* (L.) Hill // Watsonia. 1993. V. 19. P. 181–184.

Bunge A.A. *Primula* L. // C.F. Ledebour, C.A. Meyer, A.A. Bunge. Flora Altaica. 1829. T. 1. S. 208–214.

Clusius C. Rariorum Plantarum Historia. Antverpiae, 1601. S. 301.

Halda J.J. The genus *Primula* in cultivation and in the wild. Denver, 1992. 364 p.

Hu C.M., Kelso S. Primulaceae // Flora of China. V. 15. (*Myrsinaceae* through *Loganiaceae*). Beijing; St. Louis, 1996. P. 39–189.

International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. Publ. 2012. (Regnum Vegetabile, 154). A.R.G. Gantner Verlag KG. 240 p.

Jarvis Ch. Order out of chaos. Linnean plant names and their types. London, 2007. 1020 p.

Kovtonyuk N.K. Family *Primulaceae* // Flora of Siberia. *Pyrolaceae – Lamiaceae* (*Labiatae*). NH, USA. Enfield: Science Publishers, 2006. V. 11. P. 37–56.

Kuznezow N., Busch N., Fomin A., Fedoseev M. II. Delectus Planrarum Exsiccatarum quas anno 1899 permutationi offert Hortus Botanicus Universitatis Jurjevensis // Acta Horti Bot. Univ. Jurjev, 1899. No. 2. S. 51.

Linnaeus C. Species Plantarum. Ed. 1. Holmiae, 1753. V. 1. 564 p.

Nabavi S.M., Nabavi S.F., Setzer W.N., Alinezhad H., Zare M., Naqinezhad A. Interaction of Different Extracts of *Primula heterochroma* Stapf. with Red Blood Cell Membrane Lipids and Proteins: Antioxidant and Antihemolytic Effects // J. Diet Suppl. 2012. V. 9, No. 4. P. 285–292.

Pax F. Monographishe Übersicht über die Arten der Gattung *Primula* // Bot. Jahrb. Syst. 1889. Bd. 10. S. 75–241.

Pax F. *Primula* L. / H.G.A. Engler (Ed.). Das Pflanzenreich. Bd. IV, H. 237. Berlin, 1905. S. 16–160.

Richards J. *Primula*. Illustrated by B. Edwards. Portland, 1993. 300 p.

Richards J. *Primula*. Illustrations by B. Edwards. New edition. Portland, 2003. 348 p.

Ruprecht F.J. Bemerkungen über die Caucasischen Primeln // Bull. Acad. Sci. Petersb. 1863. T. 6. S. 218–238.

Schott H. Die Sippen der österreichischen Primeln. Wien, 1851. 14 S.

Schwarz O. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Primula* // Wissen Zeitschrift Friedrich Schiller-Universität Jena, Mathematik-Naturwissen Reiche. 1968. Bd. 17, H. 3. S. 307–332.

Valentine D.H., Kress A. *Primula* // Flora Europaea. 1972. V. 3. Cambridge Univ. Press. P. 15–20.

Valentine D.H., Lamond J. The taxonomy and nomenclature of *Primula amoena* // Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh. 1978. V. 36, No. 1. P. 39–42.

Wendelbo P. Studies in Primulaceae III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology // Arb. Univ. Bergen. Mat. Nat. 1961. Ser. 7. P. 1–15.

Wendelbo P. *Primula* // K.H. Rechinger. Flora Iranica. 1965. No. 9/31.3. P. 1–12.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 74–78 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 581.522.5(582.929.4)

ОНТОГЕНЕЗ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *MYRICARIA* (*TAMARICACEA*E)

Е.М. Лях

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

Изучены биологические особенности и онтогенез сибирских видов рода *Myricaria* Desv. Исследования проводились в интродукционном питомнике лаборатории дендрологии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН и в естественных условиях во время экспедиций по Алтаю и Восточному Саяну. В результате впервые изучен и описан онтогенез сибирских видов рода *Myricaria* и даны диагнозы их онтогенетических состояний.

Ключевые слова*: Tamaricaceae, Myricaria, онтогенез.*

ONTOGENESIS OF SIBERIAN *MYRICARIA* SPECIES (*TAMARICACEA*E)

E.M. Lyakh

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

Biological peculiarities and ontogenesis of Siberian *Myricaria* Desv. Species were studied. Research was conducted in the introduction nursery of the Laboratory of Dendrology, Central Siberian Botanical Garden and natural conditions during expeditions to the Altai and East Sayan Mountains. As a result, for the first time ontogenesis of Siberian *Myricaria* species has been studied and diagnosiscs of their ontogenetic stages have been given.

Key words*: Tamaricaceae,Myricaria, ontogenesis.*

ВВЕДЕНИЕ

Зеленые насаждения – неотъемлемая часть строительства новых и реконструкции старых городов. Они являются важным фактором создания здоровых условий жизни и труда, служат естественными озонаторами воздуха и удовлетворяют эстетические потребности человека. Значительные успехи достигнуты в озеленении сибирских городов, в частности города Новосибирска. Но пока ассортимент кустарниковых пород, используемых для озеленения Новосибирской области, все еще беден по составу.

Во многих европейских странах (Германия, Италия, Испания, Франция и др.) с античных времен в садово-парковом строительстве и озеленении широко используются виды рода *Tamarix* (сем. *Tamaricaceae*). Эти растения представляют несомненный интерес как очень декоративные, солеустойчивые и засухоустойчивые кустарники. Такие качества делают их перспективными для выращивания в современном городе. К сожалению, на территории Сибири представители этого рода не используются, так как имеют низкую зимостойкость и сильно страдают в весеннее время от выпревания. Прекрасным заменителем этих широко известных кустарников могут стать виды другого рода семейства *Tamaricaceae – Myricaria* Desv. Они характеризуются хорошей устойчивостью в зимнее время, высокой скоростью роста и декоративностью.

Цель наших исследований – изучить онтоморфогенез сибирских видов рода *Myricaria* и дать диагнозы онтогенетических состояний.

В Сибири естественно произрастают два вида рода *Myricaria* Desv. – *M. bracteata* Royle и *M. longifolia* (Willd.) Ehrenb. Это кустарники, растущие на галечниковых прирусловых участках рек на Алтае и Восточной Сибири (Лях, 1996). Они очень декоративны (Растительные ресурсы, 1986). В природе и культуре сибирские виды мирикарии цветут в течение длительного периода в два срока: последовательное цветение боковых (начало июня–середина июля) и верхушечных соцветий (середина июля–начало августа). Число одновременно цветущих кистей на побеге от 35 до 40. Периоды массового цветения составляют 10–20 дней в каждый из сроков (Лях, 2007).

Они также представляют практическую ценность как медоносные, технические и лекарственные растения, которые используются в народной (Растительные ресурсы СССР, 1986; Лях, Цыбуля, 2009) и тибетской (Растения…, 1989) медицине.

Для широкого использования мирикарий в озеленении необходимо изучение их биологии, экологии,

© Е.М. Лях, 2013

онтогенеза. Эти исследования проводились нами в интродукционном питомнике лаборатории дендрологии ЦСБС и в естественных условиях во время экспедиций по Алтаю и Восточному Саяну.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Онтогенез особей *M. bracteata* изучали в экспедициях на Алтае в долине р. Катунь, в районе пос. Манжерок, а *M. longifolia* – в Бурятии на р. Иркут в районе пос. Монды в сходных условиях на песках. Материал был собран в течение вегетационного периода 1996–1999 гг. Изучали растения разных онтогенетических состояний в природных условиях. Онтогенез обоих видов исследовали также в культуре: в интродукционном питомнике выращивали сеянцы двух видов, в качестве субстрата использовали песок. Интродукционный материал обмеряли и зарисовывали. Всего собрано и изучено 75 особей в природе и культуре. Описание побегов и побеговых систем проводили в соответствии с терминологией, разработанной И.Г. Серебряковым (1952), М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым (1977). При описании онтогенеза была принята классификация возрастных состояний, разработанная Т.А. Работновым (1950) и дополненная А.А. Урановым (1975), а также другими исследователями (Ценопопуляции растений…, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основной структурно-морфологической единицей побеговой системы особей *Myricaria* является годичный побег. В результате ветвления образуется система годичного побега. Типичная система годичного побега взрослого растения изображена на рис. 1. Побеги различаются по месту формирования и роли в побеговой системе кустарника. Используя классификацию М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова, мы выделя-

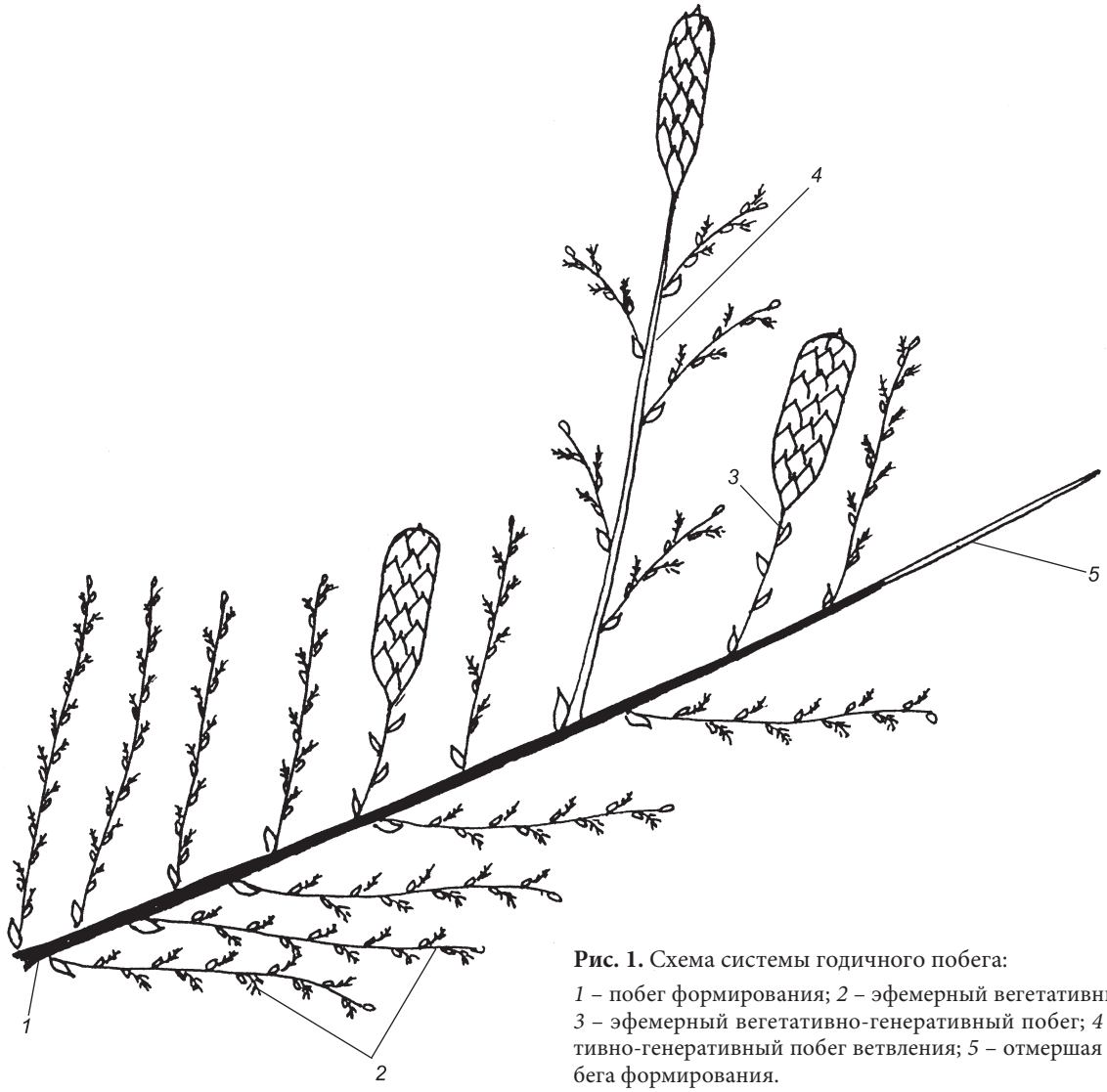


Рис. 1. Схема системы годичного побега:

1 – побег формирования; *2* – эфемерный вегетативный побег; *3* – эфемерный вегетативно-генеративный побег; *4* – вегетативно-генеративный побег ветвления; *5* – отмершая часть побега формирования.

ем для обоих видов мирикарии основные типы побегов: побеги формирования, побеги ветвления и эфемерные побеги.

Побеги формирования образуются из пролептических почек в базальной части побега предыдущего порядка, ветвление базитонное. Морфологически они выделяются на фоне остальных побегов крупными размерами, усиленным ростом. У *Myricaria* именно они служат основой, на базе которой развиваются главные скелетные оси.

Побеги ветвления образуются из силлептических почек в средней части побега, ветвление мезотонное. Их роль в основном сводится к увеличению вегетативной массы ассимиляционных органов (зеленых веточек). Могут быть как вегетативными, так и вегетативно-генеративными, после плодоношения генеративная часть их отмирает, а вегетативная включается в систему побегов.

Характерной чертой побегов формирования и ветвления является то, что они не одревеснеют полностью к концу вегетационного сезона. Часто верхняя часть с верхушечной почкой остается неодревеснев-шей, что способствует отмиранию верхней части побега в зимней период.

Эфемерные побеги (Мазуренко, Хохряков, 1977) бывают вегетативные и вегетативно-генеративные. Характерной чертой мирикарии является способность почек к ветвлению. В пазухе листа возникают 1 или 2 крупные почки и до 5 мелких. Из наиболее крупных почек развертываются силлептические эфемерные побеги. Остальные, более мелкие остаются спящими и на следующий год также развиваются в эфемерные побеги. Вегетативно-генеративные эфемерные побеги закладываются обычно в средней и верхней трети побегов ветвления и формирования, т. е. располагаются в самых освещенных местах кроны.

Семена мирикарии мелкие (длина 1–2 мм), с остью, покрытой от половины длинными белыми волосками. Прорастание семян надземное. В течение первого года жизни образуются две овальные семядоли. Побег удлиненный. В пазухах ассимилирующих листьев закладываются почки. Гипокотиль переходит в главный корень, который к концу 1 года жизни имеет длину до 5 см и образует боковые разветвления до второго порядка. После перезимовки главная ось отмирает, за исключением базальной части. Нарастание симподиальное, за счет зимующих почек на базальной части главной оси. В дальнейшем образование побегов формирования идет в основном за счет спящих почек. По мере образования новых скелетных осей подземная скелетная основа куста все более разрастается, формируется ксилоподий. И.Г. Серебряков (1962) определил мирикарию как геоксильный кустарник, у которого оси возобновления возникают в основном из спящих почек первичного побега.

На основании исследования в природе и культуре мы выделяем следующие онтогенетические состояния (рис. 2), общие для сибирских представителей рода *Myricaria*.

Проросток (р) мирикарии представляет собой однопобеговое растение. Главный побег 0.5–1.0 см длиной, на его моноподиально нарастающей оси вместе с овальными семядолями развиваются настоящие листья. Корневая система представлена глав-

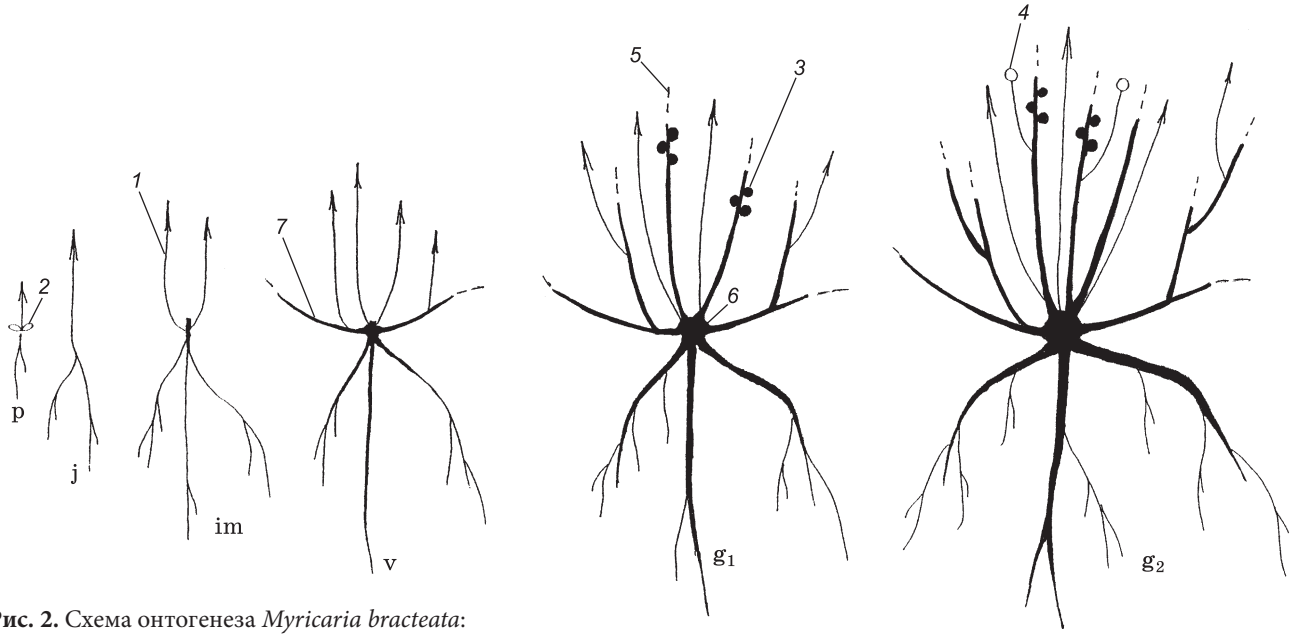


Рис. 2. Схема онтогенеза *Myricaria bracteata*:

1 – побег текущего года; *2* – семядольный лист; *3* – боковые соцветия; *4* – верхушечные соцветия; *5* – отмершая часть вегетативного побега; *6* – ксилоподий; *7* – скелетная ось.

р – проросток; состояние особи: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g_1 – молодое генеративное, g_2 – средневозрастное генеративное.

ным корнем до 1 см длиной. В течение первого года жизни растение из состояния проростка переходит в ювенильное.

У ювенильных растений (j) главная ось увеличивается до 10–15 см. На главном побеге появляются эфемерные вегетативные побеги из пазух листьев. Базальная часть главной оси начинает одревеснеть. Итак, в первый год жизни кончается, по выражению И.Г. Серебрякова (1962), "этап древовидного роста", а со следующего года начинается "этап кустовидного роста". Затем растение из ювенильного состояния переходят в имматурное.

У особей имматурного состояния (im) большая часть первичной оси после первой зимовки отмирает. Живой сохраняются 2–3 метамера, семядольный узел и базальная часть главной оси. Боковые побеги (1 или 2) образуются из наиболее развитых почек, сформировавшихся в пазухах семядольных листьев. Из них развиваются побеги формирования, которые в дальнейшем и будут составлять скелетную основу куста. На побегах формирования силлептически развертываются эфемерные вегетативные побеги, которые выполняют ассимиляционную функцию. Параллельно увеличиваются корневая система и главный корень с боковыми корнями второго порядка.

После следующего зимнего периода, в виргинильном состоянии (v) особи продолжают формировать многолетнюю часть куста. Ветвление базитонное. На прошлогодних побегах формирования из зимующих почек развиваются вегетативные побеги ветвления (5–6 шт.), которые к концу вегетационного сезона одревеснеют и входят в скелетную основу растения. Из спящих почек, расположенных в базальной части главного побега, развиваются новые побеги формирования. В подземной сфере базальная часть куста утолщается и формируется ксилоподий.

На 3–4-й год мирикария зацветает. Молодые генеративные особи (g_1) представлены 3–9 побегами высотой 50–140 см, диаметр куста 50–120 см. На побегах формирования с осени закладываются генеративные почки, а весной в мае–начале июня из них развиваются боковые эфемерные генеративные и генеративно-вегетативные побеги. Эфемерные побеги цветут в один срок, в мае–июне. Плодоношение происходит в июле. Главный корень достигает в базальной части 3 см в диаметре, на глубине 20–30 см от него отходят несколько наиболее мощных боковых скелетных корней. В этот же период развития отмечаются некоторые различия в особенностях формирования структуры куста *M. bracteata* и *M. longifolia*. У *M. longifolia* формируется значительно большее число побегов ветвления, а у *M. bracteata* – побегов формирования (рис. 3).

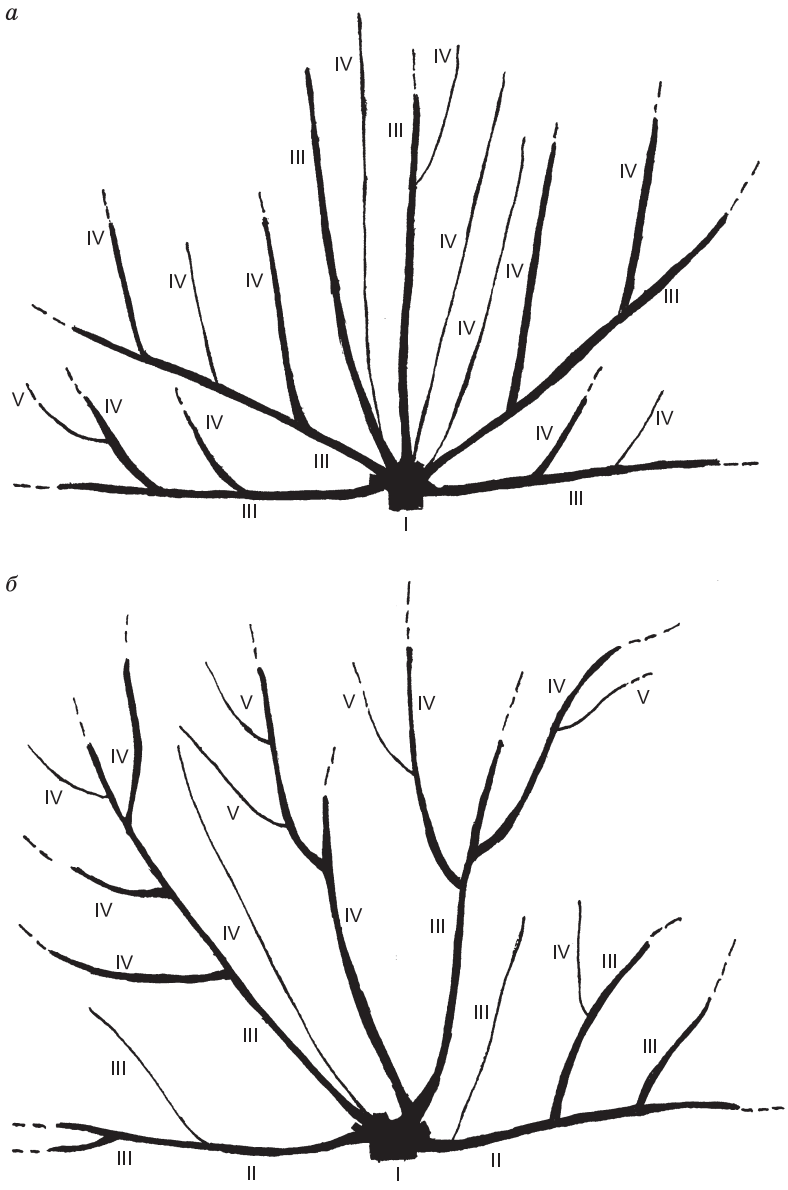


Рис. 3. Схема скелетной основы надземной части *Myricaria bracteata* (*а*) и *M. longifolia* (*б*):
I–V – порядок побегов.

У особей средневозрастного генеративного состояния (g_2) отмечается растянутое цветение в два срока (в мае–июне и июле). Кроме генеративных эфемерных побегов, заложенных с осени и цветущих в первый срок, на побегах формирования в течение летнего периода развиваются и вегетативно-генеративные побеги ветвления, которые зацветают во второй срок – в июле. Плодоносят эти побеги в августе, затем генеративная часть отмирает, а вегетативная часть одревеснеет и включается в скелетную систему куста. Корневая система обоих видов мирикарии

поверхностно-стержнево-якорная (Красильников, 1970). В этот период растения имеют наибольшие высоту (до 2 м) и диаметр кроны (до 1.5 м), они максимально интенсивно цветут и плодоносят. Интенсивное побегообразование характерно для обоих видов. Средневозрастные генеративные особи представлены: 15–25 побегами, высотой 140–210 см, диаметром куста 90–210 см.

У старых генеративных растений (g_3) нарастание скелетных осей уменьшается и постепенно прекращается. Эфемерные побеги уже не развиваются на побегах формирования. Ассимиляция идет за счет эфемерных побегов на побегах ветвления. Цветение происходит в 1 срок – в июле, плодоношение – в августе. Число побегов снижается до 9–12.

У субсенильных особей (ss) большая часть побегов формирования и ветвления отмирает. Из спящих почек на ксилоподии формируются 3–5 очень слабых побегов формирования, ксилоподий максимальных размеров (13–20 см в диаметре). Цветение и плодоношение отсутствуют.

Сенильные растения (s) с засохшими обломанными ветвями уносятся паводком. В условиях интродукции растения еще не достигали сенильного возрастного состояния.

Онтогенетические состояния растений обоих видов иногда могут быть не привязаны к календарному возрасту, так как в разных условиях произрастания продолжительность разных онтогенетических состояний растений неодинакова.

ВЫВОДЫ

Таким образом, взрослые растения *M. bracteata* и *M. longifolia* представляют собой геоксильный кустарник, его подземная ксилоподиальная часть, несущая спящие почки, залегает обычно на глубине 5–10 см. Надземная часть представлена несколькими десятками разновозрастных скелетных осей, последовательно сменяющих друг друга, высота их составляет 90–200 см. Корневая система обоих видов мирикарии поверхностно-стержнево-якорная. Для *M. bracteata* и *M. longifolia* характерен чрезвычайно высокий темп развития. Побеговая и корневая системы нарастают очень быстро в первые годы жизни, повышая общую массу, величину куста, число скелетных и ассимилирующих побегов, толщину скелетных осей и корней, массу многолетней части растений. С возрастом увеличивается число отмерших скелетных осей и целых их групп.

Исследования в естественных и интродукционных условиях показали единую картину онтогенеза рода *Myricaria*.

Развитие двух видов мирикарии совпадает от состояния проростка до сенильного онтогенетического состояния, кроме состояния молодых генеративных растений. В этом онтогенетическом состоянии отмечаются различия в формировании структуры куста *M. bracteata* и *M. longifolia*. У *M. longifolia* образуется значительно большее число побегов ветвления, а у *M. bracteata* – побегов формирования. Это является хорошим дополнительным диагностическим признаком при определении видов мирикарии.

Благодарности

Автор выражает благодарность д-ру биол. наук, профессору В.А. Черёмушкиной и канд. биол. наук А.Ю. Асташенкову за ценные советы.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, грант № 11-04-00793.

ЛИТЕРАТУРА

Красильников П.К. Классификация корневых систем деревьев и кустарников // Лесоведение. 1970. № 3. С. 35–44.

Лях Е.М. Род *Myricaria* Desv. // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 80–82.

Лях Е.М. Экологические особенности цветения и плодоношения сибирских видов рода *Myricaria* Desv. // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 14, № 6. С. 945–949.

Лях Е.М., Цыбуля Н.В. К изучению антибактериальной и антифунгальной активности летучих выделений *Myricaria bracteata* (*Tamaricaceae*) // Раст. ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 1. С. 154–156.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника: Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, вып. 6. М.; Л., 1950. С. 7–205.

Растения тибетской медицины: Опыт фармакологического исследования / С.М. Баторова, Г.П. Яковлев, С.М. Николаев, З.Г. Самбуева. Новосибирск, 1989. 159 с.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав и использование. Сем. *Paeoniaceae–Thymelaeaceae*. Л., 1986. 358 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34..

Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 79–88 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 582.948.2

СИСТЕМА И КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *ANOPLOCARYUM* (*BORAGINACEAE*)

С.В. Овчинникова

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

Приведены система и конспект видов рода *Anoplocaryum* (триба *Eritrichieae*, *Boraginaceae*), включающие две секции. Реликтовый род третичной мезофитной флоры представлен четырьмя видами, которые приурочены к тенистым сырым расщелинам и подножию гранитных скал в поясе горной тайги и распространены в Восточной Сибири и Монголии. Для каждого таксона указаны номенклатурные цитаты, сведения о типификации и об экологии и географическом распространении, даны примечания, карта ареалов и фотографии плодов, прилистников и растений в природе, приведены списки изученных образцов, составлен ключ для определения видов. В результате таксономической ревизии описана новая секция *Tenella*, выделены голотипы трех видов, уточнены ареалы всех таксонов. Предложена новая комбинация *Microula brandisii*, для нее выбран лектотип. Даны рекомендации по охране видов.

Ключевые слова: *конспект, система, Boraginaceae, Eritrichieae, Anoplocaryum, Сибирь, Монголия, номенклатура, ареал, реликт, эремы.*

THE SYSTEM AND CONSPECTUS OF THE GENUS *ANOPLOCARYUM* (*BORAGINACEAE*) SPECIES

S.V. Ovchinnikova

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

The system and conspectus of the genus *Anoplocaryum* species (tribe *Eritrichieae, Boraginaceae*) with 2 sections are presented. The relict genus of tertiary mesophytic flora is present by 4 species. All species prefer shady damp crevices and foundation of granite rocks in mountain taiga zone and are distributed in East Siberia and Mongolia. Information about nomenclature and typification, data on ecology and geographical distribution, comments, map of areas, photos of nutlets, stipules and plants in nature, lists of examine specimens, as well as the key for determination of all taxons are given. In result of taxonomical revision new section *Tenella* is described, holotypes of 3 species are established, areas for all species are precised. New combination *Microula brandisii* is offered and lectotype is chosen. Recomendations for guarding of species are given.

Key words: *conspectus, system, Boraginaceae, Eritrichieae, Anoplocaryum, Siberia, Mongolia, nomenclature, area, relict, eremus.*

Н.С. Турчанинов (Turczaninow, 1840) описал из Даурии вид *Echinospermum compressum* Turcz. В отличие от других липучек у нового вида на плодах не было шипиков и он выделил его в отдельную секцию *Anoplocaryum* Turcz., что означало – "бесшипник" (Turczaninow, 1850, 1856). По его материалам К.Ф. Ледебур (Ledebour, 1847–1849) описал новый род *Anoplocaryum* Ledeb. с одним видом *A. compressum* (Turcz.) Ledeb.

В своей системе G. Bentham и J.D. Hooker (1876) в "Genera Plantarum" отнесли род *Anoplocaryum* к трибе *Eritrichieae* Benth. et Hook. f. на основании признака прикрепления эремов к пирамидальному карпобазису нижней частью брюшной стороны и особенностей постфлорального разрастания эремов вверх (при этом остается свободным поднимающийся столбик). В наиболее полной сводке, охватывающей все виды трибы *Eritrichieae*, А. Бранд (Brand, 1931) в составе рода *Anoplocaryum* Ledeb. приводит пять видов: *A. compressum* и четыре вида, которые в настоящее время относятся к китайско-гималайскому роду *Microula* Benth.* *A. rockii* (I.M. Johnst.) Brand и *A. myoso-*

* Род *Microula* объединяет невысокие рыхлодерновинные одно- и многолетние травы, опушенные короткими мягкими волосками или жесткими щетинками, с цветками, сидящими по одному в пазухах верхних листьев или собранными полузонтиками на концах ветвей, растущие на альпийских лугах, в расщелинах скал, зарослях кустарников, по окраинам лесов

© С.В. Овчинникова, 2013

tideum (Franch.) Brand первоначально были обнародованы в составе этого рода, вновь описанный вид *A. limprichtii* Brand отнесен в синонимы к *Microula sikkimensis* (C.B. Clarke) Hemsley. Выделенный А. Брандом новый вид *A. brandisii* Brand из Гималаев до сих пор формально входит в состав рода *Anoplocaryum* (Kazmi, 1970). Типовой материал этого вида хранится в Лесном институте г. Дехра-Дуна (Индия, DD) и не доступен для нашего исследования, однако на основании подробного описания и данных о распространении его также следует относить к роду *Microula* – ***M. brandisii*** (Brand) **Ovczinnikova, comb. nov.** – *Anoplocaryum brandisii* Brand, 1925, Feddes Repert. 22: 100; id., 1931, in Engler, Pflanzenr. 4, 252: 116. – Lectotypus (Ovczinnikova, hic designatus): "Chamba State: Sach Pandi, Brandis n. 3166" (DD).

Первая крупная сводка по видам трибы *Eritrichieae* для территории СССР принадлежит М.Г. Попову (1953). Он разделил трибу на две подтрибы по форме карпобазиса (гинофора) и особенностям выростов околоплодника. Подтриба *Lithosperminae* Popov (nom. nud.) включала виды родов *Anoplocaryum*, *Allocarya* Greene, *Amblynotus* I.M. Johnst. с низкопирамидальным карпобазисом и эремами без крыльев и шипов. Как показали наши исследования, выделенная подтриба – искусственная группа, объединяющая таксоны разного родства. Род *Amblynotus* тесно связан с секцией *Coloboma* DC. рода *Eritrichium* Schrad. общими морфологическими, палинологическими и фитохимическими признаками и входит в состав подтрибы *Eritrichiinae* Riedl. Род *Allocarya* выделен в подтрибу *Allocaryinae* Grigorjev ex Ovczinnikova, виды которой распространены в бассейне Тихого океана: по западному побережью Северной и Южной Америки, в Австралии. Один вид рода *Allocarya* сохранился в реликтовом состоянии на п-ове Камчатка, Курильских, Командорских и Алеутских островах. Результаты исследования показали, что из изученных родов трибы *Eritrichieae* род *Anoplocaryum* отличается своеобразием в строении плодов и пыльцевых зерен и поэтому выделен в монотипную подтрибу *Anoplocaryinae* Ovczinnikova (Овчинникова, 2007а,б, 2011).

При изучении видов рода *Anoplocaryum* подвергнуты тщательной ревизии гербарные материалы, хранящиеся в Гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE, г. Санкт-Петербург), Главного ботанического сада и Московского госуниверситета (MHA**,** MW, г. Москва), Томского госуниверситета (TK, г. Томск), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK, г. Новосибирск), Алтайского госуниверситета (ALTB, г. Барнаул), Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (SASY, г. Якутск).

Ниже приводятся система и конспект видов рода *Anoplocaryum*, включающие две секции и четыре вида. Для всех таксонов указаны номенклатурные цитаты, сведения о типификации, данные об экологии и географическом распространении, а также примечания, карта ареалов и фотографии плодов, прилистников и растений в природе, приведены списки изученных образцов, составлен ключ для определения видов. Распространение видов в Сибири дано в пределах административных единиц, в Монголии – в пределах ботанико-географических районов, принятых в работе В.И. Грубова (1982).

Gen. ***Anoplocaryum*** Ledeb.

1847–1849, Fl. Ross. 3: 154; I.M. Johnst. 1924, Contrib. Gray Herb. 83: 67; Brand, 1931, in Engler, Pflanzenr. IV, 252: 115; Попов, 1953, во Фл. СССР 19: 524; Овчинникова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 101, 150. – *Echinospermum* sect. III *Anoplocaryum* Turcz. 1850, Bull. Soc. Nat. Moscou 23, 1: 522; id., 1856, Fl. Baical.-Dahur. 2, 1: 318.

Карпобазис пирамидальный с длинным столбиком, заметно превышающим высоту эремов. Эремы серые или черные, яйцевидные или продолговатые, на верхушке оттянутые, дорсивентрально сжатые, с выпуклой спинкой, плавно переходящей в бока. Брюшной киль в центре эрема заканчивается немного скошенным набок, выпуклым в виде ножки, клювовидным цикатриксом с крупным отверстием для сосудистого пучка. Поверхность эремов извилисто-складчато-бородавчатая или рассеянно-бугорчатая. Венчик голубой брахиморфный, с хорошо развитыми сводиками. Чашечка пятираздельная или в основании сросшаяся. Соцветия цимозные: фрондозный кистевидный тирс с редуцированными монохазиями или многочисленные монохазии с укороченными междо-

---

и на щебнистых склонах на высотах 2400–5300 м над ур. м. (Zhu Ge-ling et al., 1995). Важное таксономическое значение в роде имеют признаки плодов (Овчинникова, 2007а; Wang, 1980).

Изучение морфологии и особенностей поверхности плодов у представителей разных секций рода показало, что карпобазис низкопирамидальный, эремы бледно-зеленые или серые, кубарчатые, яйцевидные, 1.5–2.4(3) мм дл., 1.0–1.6(2) мм шир. Сильно выступающий широкий брюшной киль в нижней части эрема заканчивается выступающим треугольным, в виде ножки, цикатриксом 0.4–0.5 мм дл. Спинной диск овальный, расположен в верхней части спинной стороны, скрыт пузыревидно приподнимающимся, по краю б.м. широким кожистым или перепончатым окрылением 0.3–0.5 мм шир. Поверхность эрема и окрыления ровная или крупнобугорчатая, рассеянно опушенная длинными мягкими волосками. Ультраскульптура перикарпия у изученных видов густошиповатая, у *M. sikkimensis* кроме того с заметными сосочками и мелкоморщинистой поверхностью наружных периклинальных стенок клеток экзокарпия (Овчинникова, 2007а). Для рода *Microula* свойственны 6-бороздно-3-оровые кокообразные пыльцевые зерна с сильным сужением в области экватора, широкоромбовидные оровые борозды с хорошо развитыми экваториальными орами, утолщенные края борозд и отчетливо перфорированная поверхность экзины на полюсах (Ning et al., 1993).

узлиями (полузонтики). Стебли повторно вильчатоветвистые, по всей длине ребристые от тонких эпидермальных полосок. Листья продолговатые или продолговато-яйцевидные, сверху рассеянно опушенные мелкими щетинками. Одно-двулетние или многолетние поликарпические моноподиально нарастающие короткокорневищно-корнеотпрысковые растения с удлиненными полегающими побегами теневых мезофитных местообитаний. Пыльцевые зерна 6-бороздно-3-оровые сжато-эллиптические, продолговатые, мелкие, (7.5–8.4) × (3.0–3.2) мкм, имеют узколанцетные безоровые борозды и широкоромбовидные оровые борозды со слабо развитыми экваториальными орами. Поверхность экзины неравномерно бугорчатая.

T y p u s: *A. compressum* (Turcz.) Ledeb.

Реликтовый род третичной мезофитной флоры представлен четырьмя видами, которые приурочены к тенистым сырым расщелинам и подножию гранитных скал в поясе горной тайги и распространены в Восточной Сибири и Монголии.

Sect. 1. ***Anoplocaryum*** – *Echinospermum* sect. III *Anoplocaryum* Turcz. 1850, Bull. Soc. Nat. Moscou 23, 1: 522; id., 1856, Fl. Baical.-Dahur. 2, 1: 318.

Растения, опушенные мелкими щетинками. Соцветия цимоидные, удлиняющиеся при плодоношении. Плодоножки длинные – 1–3(4) см. Пыльники без придатка. Столбик 1.5–5.5 мм дл. Ультраскульптура перикарпия эремов шиповатая.

T y p u s: *A. compressum* (Turcz.) Ledeb.

1. ***A. compressum*** (Turcz.) Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 154; Brand, 1931, in Engler, Pflanzenr. IV, 252: 116; Попов, 1953, во Фл. СССР 19: 525; Иванова, 1979, в Фл. Центр. Сиб. 2: 740; Грубов, 1982, Опред. сосуд. раст. Монг.: 210, p. p.; Губанов, 1996, Конспект фл. Внеш. Монг.: 86, p. p.; Овчинникова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 150, табл. 21, *1*. – *Echinospermum compressum* Turcz. 1838, Cat. Pl. Baic.-Dahur. N 819, nom. nud.; id., 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou 13: 259, nom. nud.; id., 1850, Bull. Soc. Nat. Moscou 23, 1: 522, tabl. 12; id., 1856, Fl. Baical.-Dahur. 2, 1: 318.

Описан из Забайкальского края. Lectotypus (Раенко, 2000: 197): "In rupibus Dahuriae prope Altangan, 1832, [fl.], Turczaninow" (LE! cum isolectotypo et syntypi 8).

В тенистых расщелинах, у подножия скал. – Россия: **Сибирь:** Бурятия (Еравнинский р-н), Забайкальский край (Даурия); **Монголия:** Прихубс., Хэнт., Ханг., Монг.-Даур., Ср. Халха, Вост.-Монг., Дол. оз., Вост. Гоби (рис. 1, *1*; 2, *1–2*; 3, *1–2*; 4, *a*). Ошибочно указывался для Якутии (Волотовский и др., 1992).

Третичный реликт мезофитной флоры. Включен в сводку "Редкие и исчезающие растения Сибири" (1980), "Редкие и исчезающие виды флоры СССР" (1981) и "Красную книгу Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа" (Гилева, Овчинникова, 2002) как редкий вид с узкой экологической амплитудой. Рекомендовано включение в "Красную книгу Республики Бурятия" и "Красную книгу Российской Федерации".

Список изученных образцов: **Сибирь:** Вост. Забайкалье, с. Дульдурга, скалы, тенистая расщелина, 05.08.1964, Г. Пешкова, Л. Овчинникова; Читинская обл.: Агинский нац. округ, оз. Ножий, на осыпях у подножия скалы, 16.06.1980, Б.И. Дулепова **(NSK)**; Оловянинский р-н, останцовые скалы Адун-Чолон, 29.07.1977, Н. Алянская, Т. Софейкова **(MHA, NSK)**; Забайкальский край: Ононский р-н, 5 км ЮВ с. Лаха, окр. Цаган-Обо, Адун-Челонский горный массив, под скалами, 02.08.2009, А.Ю. Королюк; Борзинский р-н, территория Даурского заповедника, хр. Адун-Челон, у подножия скал на выс. 916 м над ур. м., 19.07.2011,

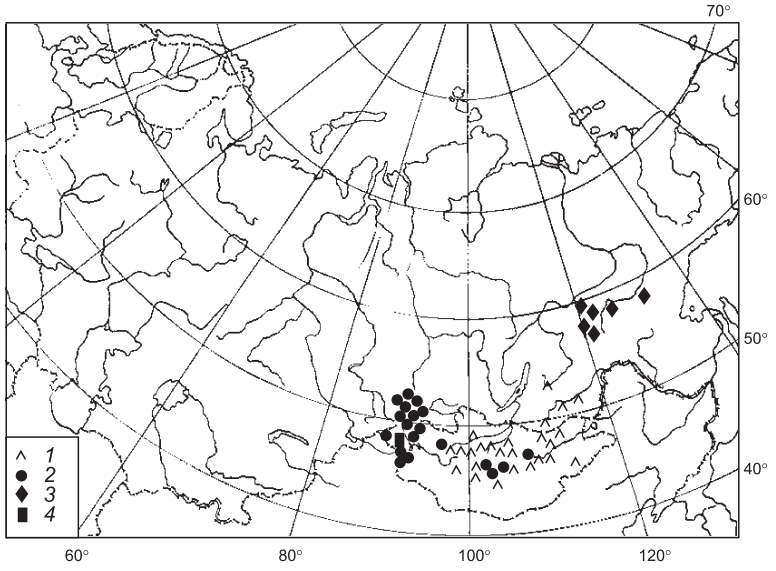


Рис. 1. Ареалы видов рода *Anoplocaryum*:

1 – A. compressum; *2 – A. turczaninowii*; *3 – A. helenae*; *4 – A. tenellum.*



Рис. 2. Форма и опушение прилистников у видов рода *Anoplocaryum* и представителей родов *Microula* и *Bothriospermum*:
1, *2* – *A. compressum*; *3*, *4* – *A. helenae*; *5*, *6* – *A. turczaninowii*; *7*, *8* – *A. tenellum*; *9*, *10* – *Microula sikkimensis*; *11*, *12* – *Bothriospermum zeylanicum*.
1, *2*, *5*–*9*, *11*, *12* – верхняя сторона прилистника; *3*, *4*, *10* – нижняя сторона прилистника.
Масштабная линейка: *3*, *5*, *7* – 2 мм; *1*, *9*, *11* – 1 мм; *2*, *4*, *6*, *8*, *10*, *12* – 0.5 мм.

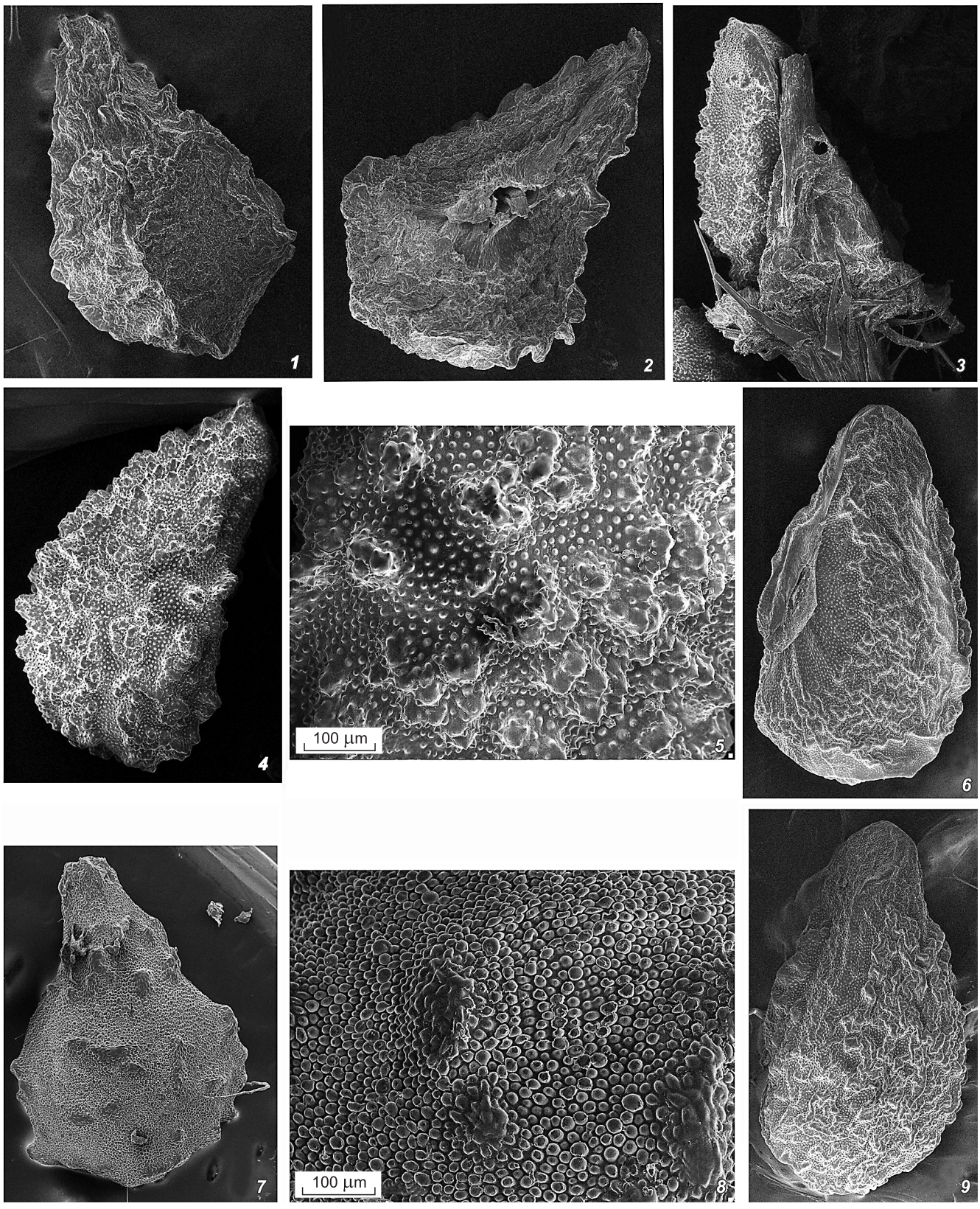


Рис. 3. Карпобазис и эремы у видов рода *Anoplocaryum*:

1, *2* – *A. compressum*; *3*–*5* – *A. helenae*; *6*, *9* – *A. turczaninowii*; *7*, *8* – *A. tenellum*.

1, *4*, *7*, *9* – вид эрема со стороны диска; *2*, *6* – вид эрема со стороны цикатрикса; *3* – пирамидальный карпобазис с одним эремом; *5* – извилисто-складчато-бородавчатая поверхность эремов с шиповатой ультраскульптурой перикарпия; *8* – рассеянно-бугорчатая поверхность эремов с пупырчатой ультраскульптурой перикарпия.

Масштабная линейка: *1*–*4*, *6*, *7*, *9* – 300 мкм; *5*, *8* – 100 мкм.

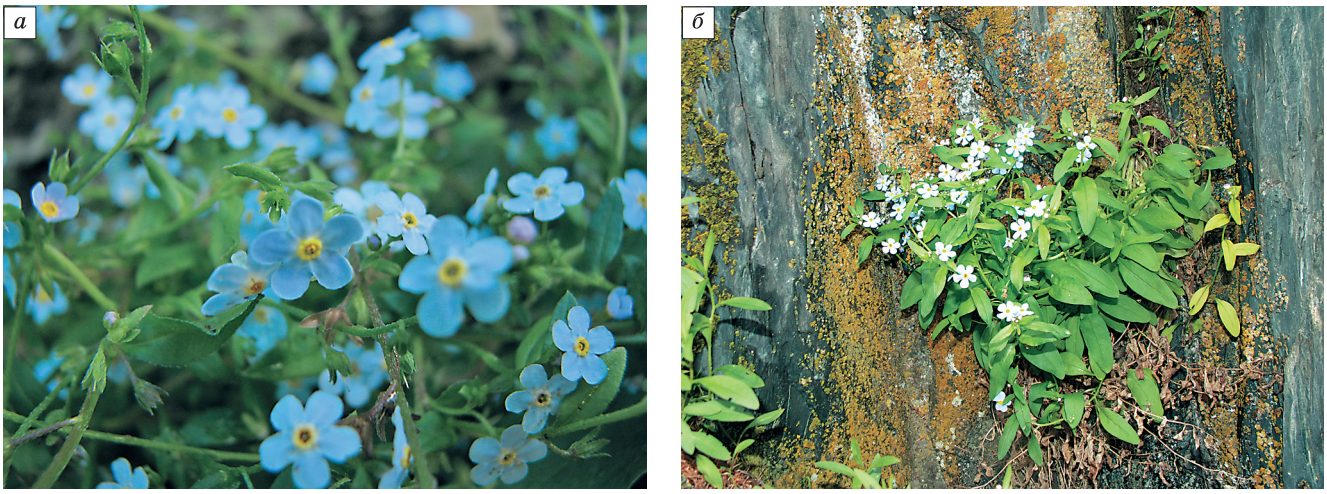


Рис. 4. Фотографии растений в природе:

а – A. compressum (Забайкальский край: Ононский р-н, 5 км ЮВ с. Лаха, окр. Цаган-Обо, Адун-Челонский горный массив, под скалами, 02.08.2009, А.Ю. Королюк); *б – A. turczaninowii* (Республика Тыва, Бай-Тайгинский р-н, окр. пос. Кара-Холь, плато Алаш, тенистые скалы, 24.06.2006, Д.Н. Шауло).

И.В. Хан, Е.А. Балдэ **(NSK)**; Бурятия, Еравнинский р-н, лев. берег р. Витим, в 1 км выше впадения р. Байса-Горхон, в 80 км выше с. Романовка, затененные скалы, 20 VIII 1983, Д.Е. Щербаков **(LE)**; **Монголия:** окр. г. Улан-Батор, в тени скального выхода на сев. склоне, 01.07.1984, Н.Н. Лащинский; Хэнтейский а., в 60 км к югу от Ундер-Хана; Хэнтей, Восточный а., долина Дзун-Бурхейн-гола в 22 км выше центра Мунгун-Морит сомона; Восточный а., г. Дэл-Обо в 6 км к югу от сомона Хуа-Энбуйр на прав. берегу р. Керулен, заросли кустарников; долина р. Онгийн-Гола; горы вост. Хентея, верх. р. Керулен, прав. берег Керуленского Терельджи; ***Хангай*:** по р. Курюмту, 21 сентября 1886, Потанин; на перевале Улалзай, 6 VII 1895, Клеменц; р. Джергалитай между Орто-Тамиром и Хойто-Тамиром; под утесами Улан-Хада при вершине р. Мурэн; р. Асхыту в горах к вост. от р. Орхон, Потанин; г. Шокуль; р. Урту-Тамир, ст. Ургету; у Заинчэгена; по дороге на Улясутай-Заин-Шаба; оз. Тэрхийн-Цаган-Нур, вулкан у центра Тарят сомона, выс. 2150 м, степной склон со скалами; на г. Боро-Ундур близ Угей-Нора; предгорья хр. Хангай, Залагэн-Суджи, скалистая гора; окр. оз. Ихэ-Тухумнор, г. Баин-Зурхэ; басс. р. Джергалант между г. Ботога и Агит; окр. Цзаинтаби, падь к западу от ключа Халузангын-булак; Центральный а., Унжул с г. Баянгийн-ула; массив Бичиктэ-Булан-Хада; юго-вост. предгорья Хангая, окр. уроч. Холт; горы Аптанти, Дулга и Номага-Мичигун; окраина Хангая, Уртыин-Цаган-Дерис-тала; р. Хуца, г. Ходын-Хошу; Калганский тракт, ст. Чойра, г. Богдо-ула; р. Улан-Моринг **(LE)**; ***Хэнтэй:*** Хэнтэйский а. Монгольская Даурия, сопки слева от дороги Багноров–Норовлин, в тени под скалой; хр. Эрен-Даба, г. Их-ел на лев. берегу Онона близ переправы на Дадал, 1100–1289 м; Центральный а., Баян-Дзурх Хэнтэй, ср. течение Тэрелджийн-Гол (прав. приток Тола), басс. Селенги; Цэнхэр-Мандал, сред. течение р. Цэнхэр-Гол; Внешняя Монголия, в 5 км на юг от г. Шилийн-Богдо-ула, г. Ац-ула в 85 км на юго-зап. от пос. Эрдэнэ-Цаган Сухэ-Баторского а., 1650–1700 м; ***Хангай*:** Увэр-Хангайский а., Таргат сомон, Южн. Хангай 20 км на юго-юго-зап. от пос. Таргат, в расщелине останцовой скалы, 2450 м, 10.08.1984, № 8903; Ара-Хангайский а., Тэвшрулэх сомон, ковыльный участок стационара в 12 км к вост. от пос. Тэвшрулэх; там же, Тариат сомон, оз. Цаган-Нур близ Тариата, пашня; Увэр-Хангайский а., Вост. Хангай, верх. р. Онгийн-гол, долина Барун-Чулуний-гола; Центральный а., в 45 км к югу от г. Дзун-мод, на уступе скалы; в расщелине скал по склонам вулкана Хорга севернее пос. Тарвяг; под скалами в лесу Хантагай у Заинчэгена; в расщелинах над оз. Угей-Нор в г. Боро-Ундур **(MW)**.

2. ***A. helenae*** Volot., **emend Ovczinnikova.** – *A. helenae* Volot. 1996, Новости сист. высш. раст. 30: 147; Овчинникова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 152, табл. 21, *3*; Волотовский, 2000, в Красн. кн. Респ. Саха (Якутия): 43. – Perennial plants 20–70 cm tall, rhizomes are short to 7 mm thickness. Inflorascences during fruitadge are 5–30 cm long.

Описан из Якутии. Holotypus: "Южная Якутия, р. Большой Ыллымах (бассейн р. Алдан), устье р. Холодной (Агды), в тенистых сырых расщелинах скалы, 420 м над ур. м., 24 VIII 1988, цв. и пл., К.А. Волотовский" (LE!, isotypus – SASY).

В тенистых сырых расщелинах гранитных скал, на мелкоземе в поясе горной тайги. – Россия: **Сибирь:** Республика Саха (Якутия). Эндемик (см. рис. 1, *3*; 2, *3–4*; 3, *3–5*).

Вид был описан К.А. Волотовским (1996) только по материалам из классического местонахождения.

Детально исследован обширный гербарный материал, собранный в разные годы в бассейне р. Олекма и любезно предоставленный П.В. Голяковым. Необходимо отметить некоторые изменения, внесенные нами в диагноз этого вида. По нашим наблюдениям *A. helenae* – многолетние растения с короткими корневищами до 7 мм толщ. (у автора они 1–2-летние), стебли могут быть до 20–70 см выс. (а не 20–30 см), многочисленные, почти от основания ветвистые, как у *A. turczaninowii.* Соцветия в плодах 5–30 см дл., что значительно длиннее указанных в диагнозе (Овчинникова, 1997а,б). Сборы К.А. Волотовского с р. Гыным (приток р. Учур), определенные как *A. compressum* (Волотовский и др., 1992), принадлежат *A. helenae*.

Третичный реликт мезофитной флоры. Интродуцирован в Якутском ботаническом саду в 1989 г. (интродуктор Н.С. Данилова). Возобновляется самосевом, нормально цветет и плодоносит (Волотовский, 1996). Включен в "Красную книгу Республики Саха (Якутия)" (Волотовский, 2000). Рекомендовано включение в "Красную книгу Российской Федерации".

Список изученных образцов: **Республика Саха (Якутия):** Олекминский заповедник, р. Олекма, р. Крестях в 4 км выше устья, левый берег, скалы, 17.09.1988, П.В. Голяков **(NSK, SASY)**; р. Олекма, берег 3 км ниже устья р. Тас-Хайко, береговые гранитные скалы, 16.06.1989, П.В. Голяков; левый берег р. Гыным (левый приток р. Учур, бассейн р. Алдан), 0.5 км выше устья р. Мегюскян, 400 м абс. выс., на влажном мелкоземе в тенистых нишах гранитных скал, единично, 26.07.1991, К.А. Волотовский; от устья р. Амедичан до пос. Хатыстыр, Л.В. Кузнецова; Олекминский заповедник, р. Олекма, р. Крестях в 1 км выше устья, скалы, гранит, пойменный луг, 27.07.1991, П.В. Голяков, А. Иноземцев **(SASY)**; там же, 15.08.1993, П.В. Голяков; р. Олекма, ниже устья р. Тас-Хайко, пойменные кустарники, 08.08.1994, П.В. Голяков; р. Олекма, устье р. Орюс-Миеле, бечевник, 15.08.1994, П.В. Голяков; р. Олекма, устье р. Тас-Миеле, скалы, 26.07.1994, П.В. Голяков; р. Олекма, устье р. Тас-Хайко, скала, 30.07.1994, П.В. Голяков **(NSK)**; р. Олекма, близ устья р. Вагонай, 58°54′ с.ш. – 121°36′ в.д., остепненный склон, скала, 19.06.1998, № 1568, П.В. Голяков; Олекминский улус, р. Олекма, близ устья р. Тас-Хайко, берег реки, 23.06.1998, П.В. Голяков **(ALTB)**.

3. ***A. turczaninowii*** Krasnob. 1967, Сист. зам. Герб. Томск. ун-та 84: 4; он же, 1984, в Опред. раст. Тув. АССР: 192; он же, 1989, в Редкие и исчез. виды раст. Тув. АССР: 35, рис. 16; Овчинникова, 1997, во Фл. Сибири 11: 154, табл. 21, *2*; Красноборов, 1999, в Красн. кн. Респуб. Тыва: 30, рис., карта. – *A. compressum* auct. non Ledeb.: Грубов, 1982, Опред. сосуд. раст. Монг.: 210, р. р.; Губанов, 1996, Конспект фл. Внеш. Монг.: 86, р. р.

Описан из Республики Тыва. Holotypus: "Тувинская АССР, дол. р. Ак-Суг в 45 км от Ак-Довурака, выс. 1100 м, у основания скал, 07.07.1966, цв., И. Красноборов, Б. Бобонаков" (TK!)

У основания тенистых скал, на каменистых осыпях и в зарослях кустарников. – Россия: **Сибирь:** Красноярский край (Саянский хр., дол. р. Мунгаш-Ак), Республика Тыва (бассейн рек Алаш, Ак-Сук, Барлык, Хемчик, Каргы, Мугур); **Монголия:** Прихубс., Ханг.. Хобд., Монг.-Алт., Ср. Халха, Котл. оз., Джунг. Гоби (см. рис. 1, *2*; 2, *5–6*; 3, *6, 9*; 4, *б*).

В первоописании отнесен автором (Красноборов, 1967) к длиннокорневищным многолетникам. Анализ материалов последних лет показывает, что этот вид имеет жизненную форму моноподиально нарастающего короткокорневищно-корнеотпрыскового поликарпика с полурозеточным полегающим побегом.

Третичный реликт мезофитной флоры. Высокодекоративный вид, при увеличении антропогенной нагрузки на территории Тывы находится под угрозой исчезновения. Включен в сводки "Редкие и исчезающие растения Сибири" (1980), "Редкие и исчезающие виды растений Тувинской АССР" и "Красную книгу Республики Тыва" (Красноборов, 1989, 1999). Рекомендовано включение в "Красную книгу Российской Федерации".

Список изученных образцов: **Сибирь:** Республика Тыва: Барун-Хемчикский р-н, верх. р. Ак-Суг, выс. 1270 м, скалы, 21.06.1965, И.М. Красноборов; там же, Хемчикская котловина, окр. с. Эрги-Барлык, скалы в долине р. Барлык, 14.07.1976, Н. Пешкова, С. Менде; Бай-Тайгинский р-н, окр. пос. Кара-Холь, выс. 1400 м, тенистые скалы в долине р. Алаш в 10 км выше поселка, 17.07.1976, И.М. Красноборов, В.И. Грубов; там же, окр. с. Тээли, г. Тээли, каменистая плаунково-разнотравно-кустарниковая степь, у основания тенистых скал, 10.07.1976, С. Тимохина, Е. Ким; там же, с. Шуй; Дзун-Хемчикский р-н, Зап. Саян, долина р. Ак-Суг, у моста заросли кустарников, 05.08.1976, А.В. Куминова; Монгун-Тайгинский р-н, хр. Цаган-Шибету в 5 км ниже пос. Мугур-Аксы, ур. Хадынныг-Доргун, сев.-зап. склон, каменистая полузадернованная осыпь, 06.08.1981, М. Ломоносова, А. Вершинин **(NS)**; там же, р. Каргы в 7 км ниже пос. Мугур-Аксы, на скалах, 13.08.1989, Н.В. Фризен; там же, междуречье Каргы и Мугур; там же, 15 км ЮЮВ с. Мугур-Аксы, каменистые осыпи вдоль дороги на перевал, 22.06.2000, А.Ю. Королюк **(NSK)**; Красноярский край, Зап. Саян, Саянский хр., долина р. Мунгаш-Ак, в 20 км от ее устья, под скалами в тени **(TK)**; **Монголия:** Сев. Монголия, circa lacus Ubsa, дол. р. Харкира, под скалами в тени от солнца, 10.07.1879, Г.Н. Потанин; долина р. Кенгурлена, у утеса, 06.07.1897, Е.А. Клеменц; долина р. Кобдо (верхнее течение), на скалах, 04.08.1899, В.Ф. Ладыгин; Зап. Монголия, горная группа Харкира, р. Нэцугун (приток р. Намюр), 20.07.1903, Г.У. Грум-Гржимайло; там же, дол. р. Шиверин-гол к югу от г. Кобдо, сухие склоны, 20.07.1906, В. Сапожников;

Убсунурский аймак, в 22 км к зап. от Сагила, горы к югу от р. Шора-Хадны-гол, склон южн. экспозиции; там же, долина р. Тургэн; там же, в 50 км к югу от Улангома, массив Морт-ула; Сев.-Зап. Монголия, Уланкомский окр., прав. кам. берег р. Харкиры близ выхода из ущелья, осыпи, 27.06.1916, М.Ф. Нейбург; Перевал Тлангара от Хенделена, 7 км к сев.-зап., выс. 1827 м, каменистые степи на выходах пород, 07.07.1976 **(LE)**; Прихубсугульский р-н, оз. Хубсугул, южн. берег, пос. Хатхыл, в лесном поясе на скалах выс. 1650 м, 29.06.1972, № 31, Л.И. Малышев; там же, истоки р. Эги, среди валунов на холме в степи, 10.07.1975, А. Чепурнов **(NSK)**; Сев. часть Монгольского Алтая, гора Хуран-Хайрхан-ула в 20 км на запад от г. Улэгэя; Монг. Алтай, 30 км на запад от г. Кобдо, каменистый склон ущелья, открывающегося в р. Буянт-гол; Сев.-Вост. Хангай, Архангайский а. 15 км к югу от пос. Тэвшрулэх по склонам ущелья, откр. в долину Хух-Сума, 1900 м над ур. м; там же, 20 км на юг от пос. Цэнхэр, на скалах по левому берегу р. Цэнхэр; крайний юг Булганского аймака, сев.-вост. отроги Хангая 90 км на СВВ от г. Хархорина, южный макросклон г. Цэцэрлэг-Ул у бывшего буддийского монастыря; там же, Хангай, долина Урд-Тамира в 5 км выше пос. Булган Архангайского а., пойма реки; Хубсугульский а., долина р. Дэлгэр-Мурэн в 10 км выше пос. Бурэн-Тохток, г. Агит-Ута на прав. берегу среди скал 1700 м выс.; Внешняя Монголия, сев. макросклон г. Хэрлэн-Тонго в 20 км на юг от пос. Дэлгэр-Хан на юге Хэнтэйского а., 1350–1450 м над ур. м.; Центральный а., сомон Баян-Дзурх, ур. Цаган-Чулут около гранитных глыб **(MW)**.

Sect. 2. ***Tenella* Ovczinnikova, sect. nov.** – Plants are bare. Inflorescences are cymosed umbellulate with shorten reduced axis. Pedicles are short, 3–4 mm long. Anthers have short prominent messenger. Style is 0.6–1.0 mm long. Pericarp ultrasculpture of erems is pustulate. – Растения голые. Соцветия цимоидные зонтики с укороченной редуцированной осью. Плодоножки короткие, 3–4 мм дл. Пыльники с коротко выдающимся связником. Столбик 0.6–1.0 мм дл. Ультраскульптура перикарпия эремов пупырчатая.

T y p u s: *A. tenellum* A.L. Ebel et Rudaya.

4. ***A. tenellum*** A.L. Ebel et Rudaya, 2002, Turczaninowia 5, 2: 7.

Описан из Монголии. Holotypus: "Монголия, аймак Баян-Улгий, сомон Толбо, окр. оз. Дуруу, 48°12′40.9″ с.ш., 90°41′12.7″ в.д., субальпийский пояс, выс. ок. 2500 м над ур. м., у основания скал, 17.08.2001, Н.А. Рудая, А.Л. Эбель" (TK!, isotypi LE!, MW, ALTB!, NSK!).

В субальпийском поясе в трещинах скал и у их основания. – **Монголия:** Монг.-Алт. Эндемик (см. рис. 1, *4*; 2, *7–8*; 3, *7–8*).

Авторам был известен из единственного местонахождения (Рудая, Эбель, 2002). В 2004 г. найден в Монгольском Алтае: Намарцан, в трещинах скал под камнями на земле, 15.06.2004, цв., О.М. Маслова (NSK!).

A. tenellum отличается отсутствием опушения, особым типом соцветия и наличием зачаточных придатков на пыльниках. Последний признак не характерен для видов из трибы *Eritrichieae* Benth. et Hook. f., а свойствен видам из триб *Lithospermeae* (DC.) Guerke, *Myosotideae* Reichenb., *Trigonotideae* Riedl. Ультраскульптура перикарпия эремов у *A. tenellum* пупырчатая, отличающаяся от других видов рода. Ультраскульптура перикарпия у остальных трех видов одинаковая – шиповатая. Поверхность эремов у всех видов и особенности строения цикатрикса проявляют заметное сходство с видами *Mertensia rivularis* (Turcz.) DC. и *Bothriospermum zeylanicum* (J. Jacquin) Druce из трибы *Trigonotideae* Riedl (Овчинникова, 2007а).

Экология видов рода *Anoplocaryum* необычна. Виды приурочены к тенистым сырым расщелинам и подножию гранитных скал (теневые мезофиты). В Сибири мезофильных трав среди бурачниковых немного: можно назвать роды *Trigonotis* Stev., *Mertensia* Roth., *Asperugo* L. В Восточной Азии широкие ареалы занимают роды *Microula* и *Botriospermum* Bunge. Несмотря на сходство экологии, все четыре вида *Anoplocaryum* хорошо отличаются габитусом. У *A. turczaninowii* прикорневые листья отсутствуют. У *A. compressum* они мелкие и немногочисленные, рано отмирающие, у *A. helenae* розетка прикорневых листьев хорошо выражена, листовые пластинки очень крупные, на длинных черешках, многочисленные. По внешнему виду *A. helenae* напоминает представителей рода *Trigonotis* и *Mertensia*. По строению цветка *A. compressum* и *A. helenae* отличаются мало. *A. turczaninowii* выделяется более крупным венчиком и очень длинной (в 1.5–2 раза больше) трубкой венчика, соцветия прямые неветвистые, прицветники очень крупные, густо опушенные мелкими щетинками с верхней стороны (см. рис. 2), с нижней стороны – голые. Соцветия в плодах у *A. helenae* сильно разветвленные и только в нижней части с листовидными прицветниками, с двух сторон опушенными длинными полуоттопыренными волосками, а у *A. compressum* напротив – соцветия слабо разветвленные, с большим числом прицветников, рассеянно опушенных только с верхней стороны. У монгольского эндемика *A. tenellum* цветки компактно собраны в цимоидных зонтиках, окруженных крупными голыми прицветными листочками.

Представляет интерес современный дизъюнктивный ареал рода *Anoplocaryum*. *A. helenae* – эндемик Алданского нагорья. *A. compressum* широко распространен в Северо-Восточной и Центральной Монголии, на северной границе ареала редок в Бурятии и Даурии. *A. turczaninowii* обитает изолированно в Саян-

нах и прилегающей территории Северо-Западной Монголии – в бассейне оз. Убсу-Нур и в Монгольском Алтае. *A. tenellum* – эндемик Монгольского Алтая (см. рис. 1). В Евразии раздробление ареалов происходило благодаря ледниковым явлениям и развитию аридных областей в Средней Азии и севернее, в степной полосе (Сочава, 1933; Лавренко, 1981). Род *Anoplocaryum* как более мезофитный в периоды наступления ксерофитной растительности сохранялся лишь в местах с резко выраженным рельефом, создающим условия лучшего влагообеспечения. Слабая конкуренция со стороны других видов в расщелинах скал, высокая семенная продуктивность видов, а также выработка специализированной жизненной формы короткокорневищно-корнеотпрыскового многолетника могли способствовать сохранению рода в экстремальных условиях Древнего Средиземья. Анализ ареалов, морфологических и экологических особенностей видов рода *Anoplocaryum* подтверждает предположение М.Г. Попова (1983) о том, что активные гибридизационные процессы, создавшие комплекс эритрихиевых видов, происходили на значительном пространстве, включая крайний восток Азии, а одним из наиболее вероятных предков был мезофитный род *Trigonotis*.

Ключ для определения видов рода *Anoplocaryum*

1. Чашечка внизу сросшаяся 2
\+ Чашечка почти до основания пятираздельная 3
2. Однолетние растения. Листья прикорневой розетки рано отмирающие. Соцветия в плодах рыхлые, 5–10 см дл., слабо разветвленные, по всей длине с листовидными прицветниками. Эремы 1.6–2.2 мм дл. и 1.0–1.1 мм шир. . . . . 1. ***A. compressum***
\+ Многолетние короткокорневищные растения. Листья прикорневой розетки хорошо выражены. Соцветия в плодах рыхлые, 5–30 см дл., многократно разветвленные, только в нижней части с листовидными прицветниками. Эремы 1.3–1.7 мм дл. и 0.9–1.0 мм шир. . . . . .2. ***A. helenae***
3. Многолетние короткокорневищные многостебельные растения. Прикорневая розетка листьев рано отмирающая. Соцветие прямое неветвистое с очень крупными прицветниками и цветоножками 1–3(4) см дл. Трубка венчика в 1.5–2 раза превышает чашечку. Столбик 4.5–5.5 мм дл. Эремы 2.0–2.8 мм дл. и 1.5–1.6 мм шир. . . . . .3. **A. *turczaninowii***
\+ Однолетние растения. Соцветие – цимоидный зонтик, сильно укороченное. Цветоножки 3–4 мм дл. Трубка венчика в 1.5–2 раза меньше чашечки. Столбик 0.6–1.0 мм дл. Эремы 1.5–1.7 мм дл. и 1.1–1.2 мм шир. . . . . .4. ***A. tenellum***

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность д-ру биол. наук В.А. Черёмушкиной за консультацию по определению жизненной формы видов, д-ру биол. наук А.Ю. Королюку и канд. биол. наук Д.Н. Шауло за предоставленные фотографии видов в природе. Фотографии плодов выполнены в Институте гидродинамики СО РАН (инженер Я.Л. Лукьянов), фотографии прилистников – в ЦКП микроскопических исследований ЦСБС СО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

Волотовский К.А. Новый вид рода *Anoplocaryum* Ledeb. (*Boraginaceae*) из Южной Якутии // Новости сист. высш. раст. 1996. Т. 30. С. 147–150.

Волотовский К.А. Безшипник Елены, Безшипник сжатый // Красная книга Республики Саха (Якутия). Якутск, 2000. С. 43–44.

Волотовский К.А., Голяков П.В., Захарова В.Н. Редкие виды сосудистых растений Южной Якутии и их охрана // Ботанические исследования в криолитозоне: Сб. науч. тр. Якутск, 1992. С. 50–54.

Гилева М.В., Овчинникова С.В. Бесшипник сжатый // Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Растения. Чита: Изд-во мастерская "Стиль", 2002. С. 140.

Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 443 с.

Красноборов И.М. Новый вид рода *Anoplocaryum* Ledeb. из Тувинской АССР // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. 1967. № 84. С. 3–6.

Красноборов И.М. Незабудочник тувинский – *Eritrichium tuvinense* // Редкие и исчезающие виды растений Тувинской АССР. Новосибирск, 1989. С. 12–14.

Красноборов И.М. Бесшипник Турчанинова – *Anoplocaryum turczaninovii*, Незабудочник тувинский – *Eritrichium tuvinense* // Красная книга Республики Тыва: растения. Новосибирск, 1999. С. 30, 33.

Лавренко Е.М. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 3. С. 313–327.

Овчинникова С.В. *Anoplocaryum* Ledeb. – Бесшипник // Флора Сибири: *Pyrolaceae–Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997а. Т. 11. С. 150–153, 262.

Овчинникова С.В. Заметки о роде *Anoplocaryum* Ledeb. в Северной Азии // Материалы Междунар. конф. "Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья". Чита, 1997б. Т. 1. С. 49–51.

Овчинникова С.В. Ультраскульптура плодов некоторых родов из триб *Eritrichieae* (подтриба *Eritrichiinae*) и *Trigonotideae* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2007а. Т. 92, № 2. С. 228–240.

Овчинникова С.В. Система трибы *Eritrichieae* (*Boraginaceae*) // Там же. 2007б. Т. 92, № 5. С. 751–759.

Овчинникова С.В. Установление филогенетических связей трибы *Eritrichieae* с другими трибами семейства *Boraginaceae* с использованием данных палиноморфологии // Проблемы современной палинологии: Материалы XIII Российской палинологической конференции, посвященной памяти выдающихся рос-

сийских палинологов Е.Д. Заклинской и Л.В. Ровниной. Сыктывкар, 2011. Т. 1. С. 42–46.

Попов М.Г. Бурачниковые – *Boraginaceae* G. Don // Флора СССР. М.; Л., 1953. Т. 19. С. 97–718.

Попов М.Г. Опыт восстановления филогенетической истории семейства Бурачниковых (*Boraginaceae* s.s.) на основе теоретических построений // Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Киев, 1983. Ч. 2. С. 361–447.

Раенко Л.М. Типовые образцы таксонов родов *Lappula* Moench, *Heterocaryum* A. DC., *Hackelia* Opiz и *Anoplocaryum* Ledeb. (*Boraginaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE) // Новости сист. высш. раст. 2000. Т. 32. С. 195–202.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. С. 29–30.

Рудая Н.А., Эбель А.Л. Новые виды *Potentilla* L. и *Anoplocaryum* Ledeb. из высокогорий Монгольского Алтая // Turczaninowia. 2002. Т. 5, вып. 2. С. 5–10.

Сочава В.Б. К истории флоры южной части Азиатской Берингии // Бот. журн. 1933. Т. 18, № 4. С. 278–285.

Bentham G., Hooker J.D. Genera Plantarum. Londini, 1876. V. 2. Pars 2. 1279 p.

Brand A. *Boraginaceae – Cryptantheae* / A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1931. IV. Fam. 252 (Heft 97). 236 S.

Ledebour C.F. Flora Rossica. Stuttgartiae, 1847–1849. V. 3. 866 p.

Kazmi S.M.A. A revision of the *Boraginaceae* of West Pakistan and Kashmir // J. Arn. Arbor. 1970. V. 51. P. 383–520.

Ning J., Xi Y., Zhang Y. A study on pollen morphology of *Microula* Benth. and allied genera (*Boraginaceae*) // Acta Phytotax. Sin. 1993. V. 31, No. 4. P. 318–328.

Turczaninow N.S. Observations sur quelques genres et especes de la familie de Borraginees // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1840. V. 13. P. 241–259.

Turczaninow N.S. Flora Baicalensi–Dahurica // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1850. T. 23, No. 1. P. 495–529.

Turczaninow N.S. Flora Baicalensi–Dahurica. Mosquae, 1856. V. 2. Fasc. 2. 436 p.

Wang W.T. A revision of the genus *Microula* (*Boraginaceae*) // Acta Phytotax. Sin. 1980. T. 18, No. 3. P. 266–282.

Zhu Ge-ling, Riedl H., Kamelin R. *Boraginaceae* // Flora of China. Beijing, 1995. V. 16. P. 329–427.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 89–98 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 581:581.93.98

ОПЫТ ТИПИЗАЦИИ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР СЕВЕРА СРЕДНЕЙ СИБИРИ ПО ШИРОТНОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ КЛАСТЕРНОГО АНАЛИЗА

Е.Б. Поспелова, И.Н. Поспелов

Государственный природный биосферный заповедник "Таймырский",
647460, Красноярский край, с. Хатанга, ул. Советская, 18, e-mail: parnassia@mail.ru; taimyr@orc.ru

Предпринята попытка выделения типов локальных флор (ЛФ) севера Средней Сибири по соотношению широтных элементов с применением кластерного анализа. Для этой цели использованы списки 82 ЛФ, составленные авторами и взятые из литературных источников. Границы кластеров, нанесенные на карту в тундровой зоне, совпадают с общепринятыми зональными границами. Соответственно диапазонам значений широтных фракций выделены типы ЛФ – высокоарктический, арктический, гипоарктический и бореальный.

Ключевые слова: *Таймыр, арктические флоры, гипоарктические флоры, высокоарктические флоры, кластерный анализ, бореально-арктический экотон, типология флор.*

EXPERIENCE OF LOCAL FLORAS TYPIFICATION OF MIDDLE SIBERIA NORTH BY LATITUDINAL GEOGRAPHICAL STRUCTURE WITH USE CLUSTER ANALYSIS

E.B. Pospelova, I.N. Pospelov

The State Nature Biosphere Reserve "Taimyrsky",
647460, Krasnoyarsk Territory, Khatanga, Sovjetskaya str., 18, e-mail: parnassia@mail.ru; taimyr@orc.ru

The attempt of local floras (LF) types division in Middle Siberia North by their latitudinal element proportions with application of cluster analysis is initiated. For this purpose the lists of 82 LF are used, as by author's generated, as well as by taken from literature sources. Cluster borders, marked on the map in tundra zone, corresponds with generally accepted zone borders. Accordingly with range of latitudinal fractions, the next types of LF are divided: high arctic, arctic, hypoarctic and boreal.

Key words: *Taimyr, arctic local flora, hypoarctic local flora, high arctic local flora, cluster analysis, boreal-arctic ecoton, flora typology.*

ВВЕДЕНИЕ

В работах по сравнительной флористике, касающихся Арктической области, обычно используется типология локальных флор (далее ЛФ), основанная на соотношении составляющих их широтных элементов. Основные общепринятые термины принадлежат А.И. Толмачеву (1932), который ввел понятия "гипоарктических", "арктических" и "высокоарктических" флор, свойственных соответствующим подзонам тундровой зоны. При этом он использовал такие качественные признаки, как преобладание, обеднение или отсутствие того или иного широтного элемента. Так, гипоарктическим флорам, по А.И. Толмачеву, свойственно "обилие бореальных элементов, массовое произрастание гипоарктических, неполнота арктических и арктоальпийских элементов, не занимающих отчетливо преобладающего положения", в арктических "арктические и арктоальпийские виды представлены полностью и занимают отчетливо преобладающее положение, гипоарктические затемнены, бореальные выражены слабо или совсем отсутствуют", наконец, в высокоарктических флорах "бореальные и гипоарктические виды отсутствуют (в исключительных случаях единичны), арктические и арктоальпийские обнаруживают постепенное обеднение" (Толмачев, 1932: 25). Как видно из цитируемых определений, никаких количественных придержек для выделенных типов флор А.И. Толмачев не давал, что вполне понятно, поскольку в его задачи входило только определение самих понятий типов флор, к тому же, в то время, когда разрабатывалась эта система, материалов по флорам Арктики было явно недостаточно.

По мере накопления фактического материала по ЛФ Арктики появилась возможность систематизации их типов уже на количественной основе, т. е с учетом конкретных соотношений широтных фракций. Б.А. Юрцев (1981) выделил несколько типов

© Е.Б. Поспелова, И.Н. Поспелов, 2013

флор для Чукотки, за основной показатель была принята доля криофитов (под ними подразумевалась арктическая фракция (далее Афр), но этот термин, по нашему мнению, не совсем удачен, так как под криофитами обычно понимаются просто растения холодных местообитаний). Были выделены: 1) высококриофитные флоры (Афр > 65 %), 2) среднекриофитные флоры с тремя подтипами, в которых доля этой фракции составляла от 35 до 65 % и низкокриофитные (<35 %). Эти определения в целом соответствуют типам А.И. Толмачева. В.В. Петровский и Т.М. Королева (1981) для ЛФ низовьев р. Колымы приводят несколько иные цифры, причем они не выделяют из арктического типа высокоарктический, поскольку в рассмотренном регионе последние отсутствуют. По мнению авторов, флора относится к арктическому типу при доле Афр > 55 %, для гипоарктического она составляет 54–46 %, бореальный тип они выделяют при доле бореальной фракции (далее Бфр) в сумме с гипоарктомонтанной группой >55 %. В более ранней работе этих авторов (Петровский, Королева, 1979) к гипоарктическому типу отнесены флоры, в которых все три фракции распределены более или менее равномерно и ни одна не преобладает. Наконец, в работе Н.А. Секретаревой (2010) для высокоарктических ЛФ приводится доля Афр > 70 %, для арктических – 50–70, в среднем 60–65 %, для гипоарктических – менее 50 %, в последних "идеальное" соотношение трех фракций – по 33 %. К флорам, относящимся к бореальной флористической области, автор считает вполне правомерным отнесение ЛФ с долей Афр < 25–30 %.

Как видно из приведенного обзора, в определениях типов ЛФ по количественным данным имеются разночтения, хотя и не очень существенные. Во многом они связаны с тем, что авторы опирались на имеющиеся собственные данные, полученные в разных регионах. Большие трудности заключаются также в том, что в исходных материалах разные авторы относят некоторые виды к разным широтным группам, особенно часто путаница возникает при отнесении вида либо к гипоарктической, либо к арктобореальной группе, кроме того, многие выделяют дополнительные группы в пределах фракций. Эти вопросы детально рассмотрены в работе Н.А. Секретаревой (2010). Кроме того, все цитированные работы проводились почти исключительно для Арктической флористической области и в силу этого остается не до конца выясненным вопрос, как меняется состав ЛФ на ее границе с северотаежной подзоной, т. е. в области бореально-арктического (таежно-тундрового) экотона (Юрцев и др., 2004).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

По-видимому, наиболее объективным методом выявления количественных показателей типов флор и, возможно, создания хотя бы первого варианта их общей классификации можно считать кластерный анализ большой совокупности ЛФ, охватывающих крупный регион или группу регионов. Нам представилось интересным провести подобный анализ для большой совокупности ЛФ, расположенных на широтном градиенте в пределах одной флористической подпровинции. Среднесибирский сектор Арктики и Субарктики (п-ов Таймыр в сочетании с примыкающими с юга территориями) в этом отношении является почти идеальным местом. На протяжении почти 1000 км здесь сменяются три природные зоны – таежная (подзона северной тайги и лесотундра, или тундролесье по Ю.П. Пармузину (1964); тундровая с тремя подзонами: южных, типичных и арктических тундр, и полярно-пустынная, характерная для северной оконечности материка и островов морей Карского и Лаптевых. Н.В. Матвеева (1998) считает эту территорию "идеальным материком" для изучения проявлений зональности.

Для этого региона имеется очень большой массив ЛФ (Поспелова, Поспелов, 2007), которые расположены по всему меридиану; большинство из них можно считать полностью обследованными. Это позволило нам провести кластерный анализ и построить дендрограммы в программе GRAPHS 1.46 (Новаковский, 2004) с использованием метода ближайшего соседа с помощью матриц сходства по коэффициенту Сёренсена–Чекановского. Основой для проведения анализа флор всех структурных уровней послужила составленная по материалам наших исследований, литературных источников и фондовых материалов база данных "Флора Таймыра"*, в которую были включены все имеющиеся сведения о ЛФ Таймыра и расположенных южнее гор Путорана и Анабарско-Котуйского массива.

Всего в нашем распоряжении было 128 списков ЛФ, для анализа мы отобрали 82 наиболее полно обследованные, чтобы исключить артефакты. Дендрограммы строились по соотношению как широтных фракций (арктической, гипоарктической и бореальной), так и групп. Было построено два варианта дендрограмм: 1) по общепринятым трем фракциям; 2) по широтным группам – собственно арктической, арктоальпийской и метаарктической в составе Афр, гипоарктической и гипоарктомонтанной в составе гипоарктической фракции (далее ГАфр), бореальной, арктобореальной и полизональной в составе Бфр. На

* Размещен на интернет-сайте http://byrranga.ru/.

Таблица 1

Средние показатели долевого участия широтных фракций в подкластерах (варианты 1 и 2) и их зональная приуроченность

Кластеризация ЛФ по доле широтных фракций						Кластеризация ЛФ по доле широтных групп					
Зона, подзона	Подкластер	Стат. показатели	Доли фракций (%) и статистические показатели			Зона, подзона	Подкластер	Стат. показатели	Доли фракций (%) и статистические показатели		
			А	ГА	Б				А	ГА	Б
ПП, сАТ	IIб1	ср. ± σ	96.52 ± 2.91	0.78 ± 0.75	2.70 ± 2.59	ПП	IIб2	ср. ± σ	97.09 ± 2.91	0.74 ± 0.75	2.16 ± 2.37
		Δ*	93–100	0–1.6	0–5.9			Δ	93–100	0–1.6	0–4.4
		*V***, %	3.01	96.1	95.9			*V*, %	3.01	96.1	>100
сАТ, юАТ	IIб2	ср. ± σ	84.20 ± 3.30	8.71 ± 2.49	7.09 ± 1.47	АТ	IIб1	ср. ± σ	84.83 ± 3.96	8.16 ± 3.16	7.01 ± 1.45
		Δ	78–91	5–14	4–9			Δ	78–93	1–14	4–9
		V, %	3.92	28.6	20.70			*V*, %	4.7	38.7	20.7
сев., ср.ТТ	IIа2	ср. ± σ	69.70 ± 2.92	19.10 ± 2.12	11.20 ± 1.49	сев., ср.ТТ	IIа2	ср. ± σ	69.70 ± 2.92	19.10 ± 2.12	11.20 ± 1.49
		Δ	66–74	15–24	9–14			Δ	66–74	16–21	9–14
		V, %	4.19	11.1	13.30			*V*, %	4.2	11.1	13.3
юТТ	IIа1	ср. ± σ	60.84 ± 2.28	24.66 ± 1.16	14.50 ± 2.74	юТТ	IIа1	ср. ± σ	61.68 ± 1.48	24.51 ± 1.29	13.80 ± 2.61
		Δ	57–63	23–26	12–18			Δ	59–62	23–26	12–18
		V, %	3.75	4.70	18.90			*V*, %	2.4	5.3	18.9
ЮТ, ЛТ	Iа	ср. ± σ	49.27 ± 2.75	27.58 ± 1.00	23.15 ± 2.49	ЮТ	Iа1	ср. ± σ	54.47 ± 3.54	26.84 ± 1.06	21.70 ± 3.21
		Δ	45–53	26–29	19–27			Δ	48–57	25–29	17–26
		V, %	5.58	3.62	10.70			*V*, %	6.5	3.9	14.8
						ЛТ, гЛТ	Iа2	ср. ± σ	47.78 ± 3.56	28.13 ± 1.21	24.09 ± 2.74
								Δ	42–53	26–30	19–27
								V, %	7.4	4.3	11.4
гСТ	Iб1	ср. ± σ	37,53 ± 2,73	29,81 ± 1,94	32,66 ± 2,41	гСТ (Анабар)	Iб2а	ср. ± σ	36.98 ± 2.19	30.85 ± 2.55	32.18 ± 1.75
		Δ	33–42	26–34	28–36			Δ	34–40	25–32	31–36
		V, %	7.3	6.5	7.40			*V*, %	5.9	8.3	5.4
						гСТ (Котуй)	Iб2в	ср. ± σ	36.85 ± 2.22	28.02 ± 1.30	35.13 ± 2.51
								Δ	34–40	26–29	31–39
								V, %	6.0	4.6	7.1
						гСТ (Путорана)	Iб2б	ср. ± σ	35.60 ± 2.17	26.02 ± 2.09	40.82 ± 2.01
								Δ	32–40	24–30	38–44
								V, %	6.10	8.03	4.9
рСТ, гСТ	Iб2	ср. ± σ	32.13 ± 3.91	26.11 ± 2.54	41.77 ± 2.73	рСТ	Iб1	ср. ± σ	27.61 ± 2.19	28.59 ± 2.55	43.8 ± 2.91
		Δ	26–37	24–32	38–49			Δ	26–31	25–32	41–49
		V, %	12.20	10.20	6.50			*V*, %	7.9	8.9	6.6

Примечание. ПП – полярные пустыни; сАТ, юАТ – северная и южная полосы арктических тундр (АТ); сев., ср., юТТ – северная, средняя, южная полосы подзоны типичных тундр; ЮТ – подзона южных тундр; ЛТ – лесотундра; гЛТ – горная лесотундра; рСТ, гСТ – равнинная и горная части северотаежной подзоны; А, ГА – арктическая и гипоарктическая фракции; Б – бореальная.

* Диапазон значений.

** Коэффициент вариации.

обеих дендрограммах массив четко делится на два макрокластера – I и II, это деление прослеживается примерно на одном и том же уровне – 50–60 %. Но дальнейшее подразделение на кластеры несколько различается: чем больше параметров задавалось, тем более дробным было деление и тем ниже уровень сходства, на котором оно происходит. За пороговый уровень сходства, выше которого нет смысла проводить дальнейшее деление на подкластеры, мы приняли 90 %. Это высокое сходство, но следует учесть, что все флоры в пределах арктического и гипоарктического поясов (Юрцев и др., 1978) имеют сходную широтную структуру и сходство между ними и должно быть высокое. Соответственно в описанных вариантах выделялось 7 и 10 подкластеров, расходящихся на уровне 90 % и ниже. Средние значения долевого участия широтных фракций в выделенных подкластерах при кластеризации по фракциям и по группам даны в табл. 1, где подкластеры расположены по убыванию доли Афр и возрастанию доли Бфр.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В первом варианте кластеризации ЛФ по соотношению широтных фракций (рис. 1, *А*) макрокластер I объединяет флоры, относящиеся к южной части гипоарктического пояса в понимании Б.А. Юрцева (1966). В этих ЛФ сумма ГАфр и Бфр фракций почти всегда преобладает над Афр. На уровне сходства 83 % он делится на два кластера. Кластер Iа включает 12 ЛФ, в которых слабо преобладает Афр при примерно равном соотношении ГАфр и Бфр. Все ЛФ кластера Iа приурочены к подзоне южных тундр и лесотундре (как равнинной, так и горной), кроме того в него входят две высокогорные ЛФ плато Путорана –"оз. Боковое" и "оз. Аян" (Петроченко, 1976).

Кластер Iб делится на уровне 89 % на два подкластера – Iб1 и Iб2. Первый объединяет 13 ЛФ, в которых соотношение фракций примерно равное, второй – 14 ЛФ, в составе которых заметно преобладает Бфр. Локальные флоры подкластера Iб1 сосредоточены в районе Анабарского и Котуйского плато; ключевые участки, для которых они были составлены, характеризуются низкогорным рельефом. В нем выражены все пояса (кроме одного равнинного – "Хатанга"), находящиеся в северотаежной подзоне. К этой же подзоне относятся и почти все ЛФ подкластера Iб2, но они располагаются преимущественно на западе плато Путорана; в приенисейской лесотундре только одна равнинная ЛФ – "Дудинка", сильно обогащенная бореальными видами, проникающими на север по долине Енисея. И только пять ЛФ, относящихся к этому подкластеру, находятся в восточном секторе – в доли-

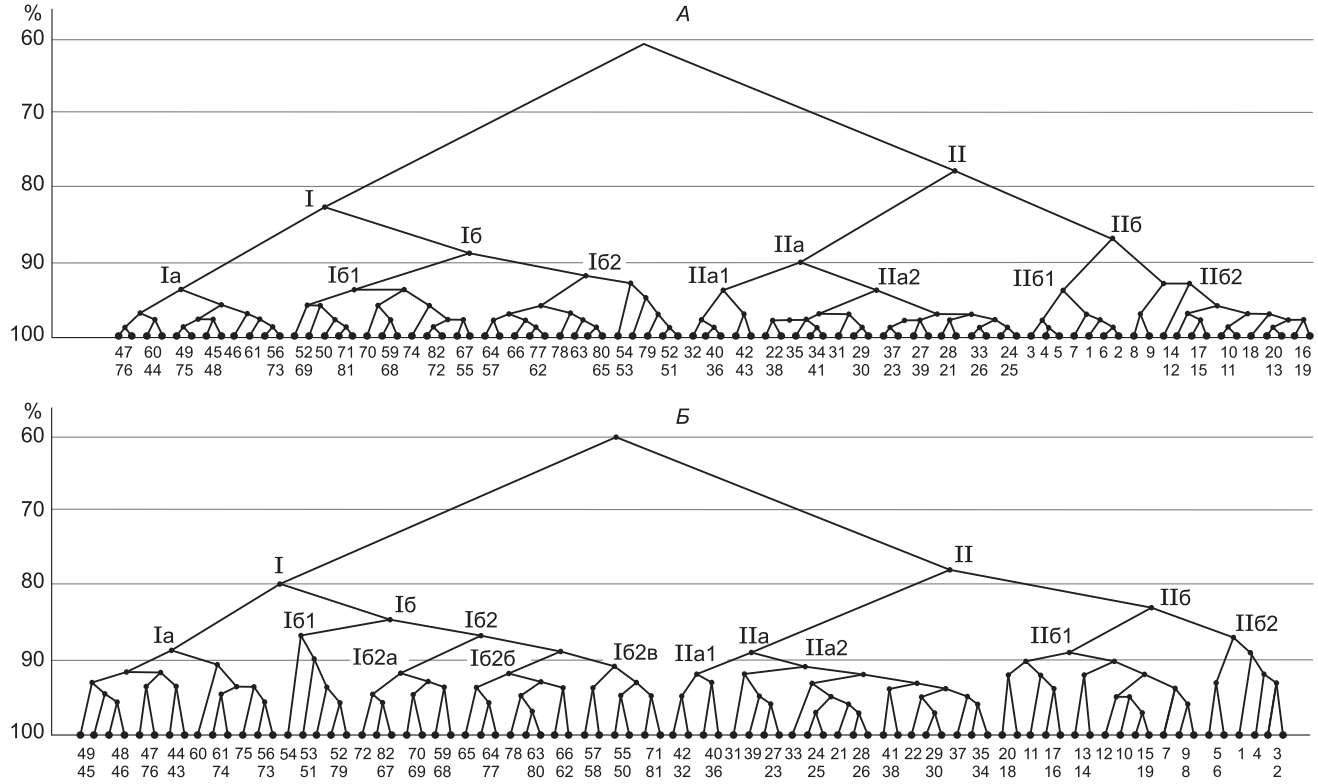


Рис. 1. Дендрограммы сходства локальных флор по спектрам:
А – широтных фракций; *Б* – широтных групп.

Iа–Iб2 – номера кластеров и подкластеров (см. текст); 1–82 – номера локальных флор ключевых участков: 1 – п-ов Жилой; 2 – о. Октябрьской Революции; 3 – север о. Большевик; 4 – о. Тройной; 5 – о. Свердруп; 6 – мыс Челюскин; 7 – бухта Прончищевой; 8 – р. Нижняя Таймыра; 9 – бухта Книповича; 10 – мыс Стрелегова; 11 – низовья р. Ленивая; 12 – р. Убойная; 13 – мыс Восточный; 14 – о. Сибирякова; 15 – о. Большой Бегичев; 16 – оз. Прончищева; 17 – р. Мамонта; 18 – р. Ленивая; 19 – пос. Диксон; 20 – о. Диксон; 21 – мыс Ефремов Камень; 22 – р. Бикада; 23 – р. Малахай-Тари; 24 – р. Нюнькаракутари; 25 – устье р. Оленья; 26 – оз. Левинсон-Лессинга; 27 – р. Бол. Боотанкага; 28 – бухта Ледяная; 29 – р. Верхняя Таймыра; 30 – р. Фадьюкуда; 31 – р. Шайтан; 32 – устье р. Логата; 33 – оз. Ая-Турку; 34 – устье р. Тарея; 35 – р. Рагозинка; 36 – пос. Сындасско; 37 – р. Яму-Тарида; 38 – р. Сонасыты-Яму; 39 – оз. Надатурку; 40 – р. Мал. Логата; 41 – оз. Сырутатурку; 42 – р. Пура; 43 – пос. Воронцово; 44 – устье р. Мал. Балахня; 45 – участок Ары-Мас; 46 – участок Лукунский; 47 – р. Агапа; 48 – пос. Кресты Таймырские; 49 – устье р. Черная; 50 – с. Хатанга; 51 – р. Нижний Котуй; 52 – р. Маймеча; 53 – с. Волочанка; 54 – г. Дудинка; 55 – р. Фомич; 56 – Афанасьевские озера; 57 – р. Медвежья; 58 – р. Средняя Маймеча; 59 – оз. Хая-Кюель; 60 – оз. Боковое; 61 – оз. Аян; 62 – оз. Собачье; 63 – оз. Капчук; 64 – оз. Имангда; 65 – гора Талнах; 66 – г. Норильск; 67 – р. Мэркю; 68 – р. Чуостах; 69 – р. Илья; 70 – р. Джогджо; 71 – устье р. Котуйкан; 72 – гора Одихинча; 73 – р. Рассоха; 74 – р. Попигай; 75 – устье р. Фомич; 76 – пос. Сопочное; 77 – оз. Кутармакан; 78 – оз. Хантайское; 79 – низовья р. Маймеча; 80 – оз. Лама; 81 – р. Эриечка; 82 – р. Мэркю Верхняя.

нах рек Хета, Маймеча и Котуй. Для ЛФ этого подкластера, в отличие от предыдущего, характерно преобладание Бфр при доле Афр не более 37 % (см. табл. 1).

Таким образом, ЛФ подкластеров, входящих в кластер Iб, не различаются по широтной приуроченности, обнаруживая скорее меридиональную. По всей видимости, большую роль в их различиях играет ландшафтная структура ключевых участков. Разница в соотношении широтных фракций между подкластерами проявляется только для Бфр (28–36 % в Iб1 и 38–49 % в Iб2), диапазон значений остальных различается очень слабо.

Макрокластер II включает ЛФ арктического и северной части гипоарктического пояса; на уровне сходства 78 % он делится на два кластера – IIа и IIб. Для всех входящих в него ЛФ характерно существенное преобладание Афр (≥60 %), колебания остальных весьма существенны – от полного отсутствия обеих до 26 % для ГАфр и 18 % для Бфр.

Все ЛФ кластера IIа территориально относятся к подзоне типичных тундр, но на "критическом" уровне 90 % кластер делится на два неравных подкластера. Первый – IIа1, объединяет всего пять ЛФ, приуроченных к южной, равнинной полосе типичных тундр. Они отличаются от второго менее высоким процентом Афр (диапазон значений 57–63 % против 67–74 % в IIа2) и более значительной ролью ГАфр (23–26 %, что вполне сопоставимо с ЛФ кластера Iб) и Бфр (12–18 % против 8–14 %) фракций. По доле ГАфр он приближается и к южнотундрово-лесотундровым ЛФ кластера Iа.

Во второй подкластер – IIа2, входят 18 ЛФ северной, горно-предгорной полосы подзоны типичных тундр (горы Бырранга и их южные предгорья) и частично средней, равнинной полосы. Афр вдвое или более преобладает над остальными (см. табл. 1), что обусловлено не только широтным положением, но и повышенной ролью горных метаарктических и арктоальпийских видов, составляющих вместе до 50 % состава ЛФ, которые выходят и на лежащие южнее предгорные равнины, занимая там возвышенные и ощебненные местообитания. Соответственно понижена роль остальных двух фракций.

Кластер IIб объединяет ЛФ подзоны арктических тундр и зоны полярных пустынь. Абсолютно преобладает Афр, доля остальных крайне мала. На уровне сходства 87 % подразделяется на два подкластера. Подкластер IIб1 представлен семью ЛФ, доля Афр в которых выше 90 %, сюда входят все ЛФ полярных пустынь, преимущественно островных, и единственная ЛФ северной полосы арктических тундр – "Бухта Прончищевой". В ней наиболее высока доля Бфр (6 %), исключительно за счет шести видов арктобореальной группы. В остальных эта фракция либо отсутствует, либо не превышает 4 %. ГАфр занимает не более 1,5 % или отсутствует совсем.

В подкластер IIб2 входят 13 ЛФ подзоны арктических тундр. В их составе Афр занимает 78–90 %, доля ГАфр очень варьирует – от 5 до 14 % (более высокие значения характерны для ЛФ о. Сибирякова и трех ЛФ бассейна р. Ленивая). Доля Бфр составляет от 4 до 9 %, также за счет арктобореальной группы, собственно бореальные виды присутствуют всего в пяти ЛФ, но и там их доля меньше 1 %.

В итоге на дендрограмме четко выделяются семь совокупностей ЛФ, сходных на уровне 90 % по соотношению трех основных широтных фракций. При нанесении на картосхему этих ЛФ видно, что если в тундровой части Таймыра они достаточно четко ложатся на соответствующие подзональные выделы (полярные пустыни, арктические тундры), то в южной, лесотундрово-северотаежной части такое четкое распределение отсутствует, что связано, по-видимому, с перекрытием диапазонов значений для ГАфр и Бфр. Некоторые ЛФ (например, ЛФ "Попигай") явно попадают не в свою группу, у этой ЛФ только значения ГАфр вписываются в общий диапазон, а остальные ближе к кластеру Iа.

Второй вариант кластеризации – по широтным группам, дает более достоверные, на наш взгляд, результаты (см. рис. 1, *Б*). В целом полученные ранее закономерности соблюдаются, но при этом некоторые из описанных кластеров разбиваются, образуя самостоятельные единицы. Практически в том же составе сохраняется макрокластер II, объединяющий ЛФ полярных пустынь, арктических и типичных тундр, характеризующиеся высокими значениями доли Афр (>60 %), и он также делится на кластеры, объединяющие, соответственно, ЛФ полярных пустынь и подзоны арктических тундр (подкластеры IIб2 и IIб1) и подзоны типичных тундр (IIа) с разделением на ЛФ южной полосы и ЛФ средней и северной полос этой подзоны. При этом ЛФ "Бухта Прончищевой", в отличие от первого варианта, вошла в "свою" группу ЛФ арктических тундр, а не полярных пустынь.

Другая ситуация наблюдается для макрокластера I, объединяющего более южные ЛФ. Он делится на два кластера. Кластер Iа объединяет ЛФ подзоны южных тундр и лесотундры, но его состав несколько меняется. Как и в предыдущих вариантах, он делится на два, но только при кластеризации по широтным группам это деление идет на уровне сходства <90 % и при этом четко выделяются подкластеры ЛФ южных тундр (Iа1) и лесотундры, включая горную (Iа2). И самая заметная трансформация происходит в кластере Iб. Вместо двух описанных выше подкластеров при кластеризации по широтным группам выделяется четыре. На самом низком уровне сходства (85 %) отделяется подкластер, объединяющий ЛФ равнинных северотаежных редколесий, расположенных в низовьях рек Енисей ("Дудинка"), Хета ("Волочанка"), Маймеча и Котуй. Все ЛФ остальных трех подкластеров, разделяющихся на уровне сходства 87–89 %, от-

носятся к горным северотаежным лесам и редколесьям, но различаются скорее по географическому положению: Iб2а – ЛФ Анабарского щита, среди трех подкластеров в них наименьшую роль играет Бфр и входящие в нее группы и максимум остальных, причем среди широтных групп лидирует гипоарктомонтанная, от остальных подкластеров этот отделяется на уровне 87 %; Iб2б – ЛФ северо-западной части Путорана, с максимальной долей Бфр в целом и бореальной группы; Iб2в – ЛФ среднего течения рек Котуй и Маймеча, также горно-северотаежные, по всем показателям они промежуточные между первыми двумя подкластерами, но значительно ближе ко второму, впрочем уровень сходства их достаточно велик – 89 %.

Расположение вошедших в определенные подкластеры ЛФ по результатам последнего варианта кластеризации на территории дано на рис. 2. “Гене-

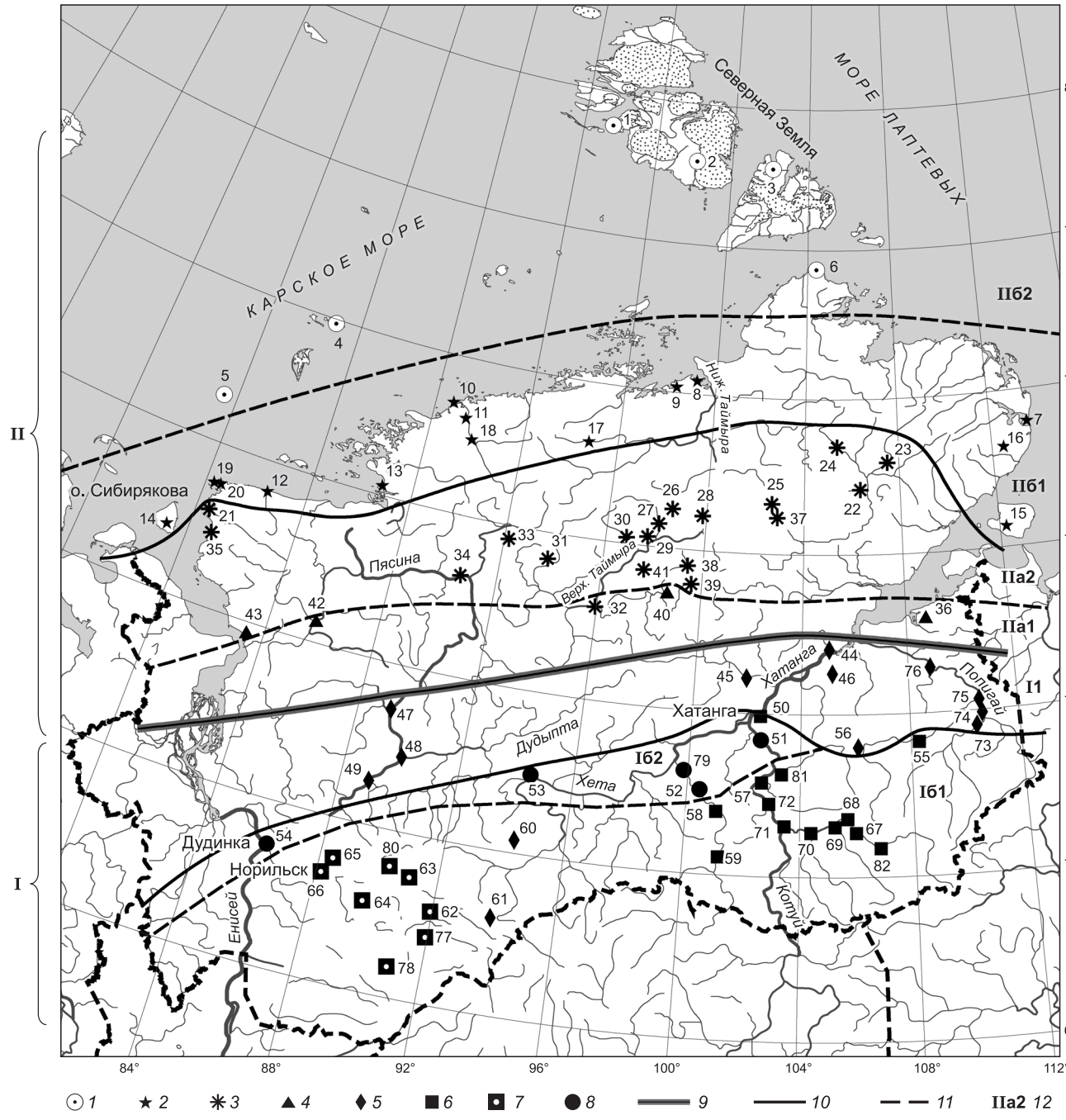


Рис. 2. Картографическое представление границ между кластерами и покластерами с указанием типов и подтипов локальных флор (см. табл. 2).

Типы и подтипы локальных флор: *1* – высокоарктические; *2* – собственно арктические; *3* – умеренно арктические; *4* – низкоарктические; *5* – умеренно гипоарктические; *6* – гипоарктомонтанные; *7* – гипоарктобореальные; *8* – бореальные. Границы: *9* – генеральная между макрокластерами, *10* – 1-го порядка, *11* – 2-го порядка; *12* – обозначения кластеров и подкластеров.

ральная" граница, соответствующая разделению макрокластеров, проходит примерно по линии, разделяющей подзоны южных и типичных тундр, что соответствует значениям доли Афр <60 % и >60 % (см. табл. 1). В северной части (макрокластер II) граница 2-го порядка, разделяющая входящие в него кластеры IIа и IIб, соответствует границе между подзонами арктических и типичных тундр (доля Афр 65–75 % и >75 %). Граница 3-го порядка на севере отделяет арктические тундры от зоны полярных пустынь, а на юге – южную полосу типичных тундр. Все эти границы в целом соответствуют схеме Ю.И. Чернова (1980), кроме последней, поскольку в цитируемой работе полос в пределах подзон не выделяется. Тем не менее в пределах подзоны типичных (северных субарктических) тундр В.Д. Александрова (1977) рассматривает три полосы по признакам растительности – северную, среднюю и южную. По нашему мнению, с точки зрения флористического состава эту полосу следует рассматривать как промежуточный экотон между подзонами типичных и южных тундр в трактовке Б.А. Юрцева с соавторами (1978).

В южной части (макрокластер I) граница 2-го порядка примерно соответствует южной границе лесотундры и постепенного перехода к северотаежной подзоне, где доля Афр снижается до <50 %. Граница 3-го порядка между подкластерами Iа1 и Iа2 неясная, делит ЛФ южных тундр и лесотундры, а на юге, между подкластерами Iб1 и Iб2, за небольшим исключением, идет по северной границе горных поднятий Путорана, Котуйского и Анабарского плато, т. е. уже имеет не зональный, а скорее ландшафтный смысл. Но большинство ЛФ кластера Iб носит гипоарктический, а не бореальный характер, поскольку наличие высотной поясности обусловливает именно ту степень ландшафтного разнообразия, которая обеспечивает примерно равные пропорции видов всех трех фракций – в нижнем поясе преобладает Бфр, в верхнем – Афр, а гипоарктические виды присутствуют по всему профилю. Несмотря на меньшую численность они имеют высокую активность в лесном и подгольцовом поясе.

По сути, основная – генеральная граница должна разделять собственно арктический пояс от бореально-арктического экотона (Юрцев и др., 2004; Юрцев, 2006), где происходит постепенное обогащение арктического комплекса за счет снижения роли бореального. Но на нашей схеме "южный" макрокластер I включает и ЛФ подзоны южных тундр, поскольку резкое насыщение видами бореального комплекса происходит как раз при переходе к ним от типичных тундр (20–26 % против 16–21 %), хотя отнесение этой подзоны к Арктической области и общепринято. Однако следует учесть, что растительность южных тундр в настоящее время безусловно носит тундровый облик, но в геологически недалеком прошлом она была лесотундровой, о чем свидетельствуют многочисленные палеогеографические данные (Белорусова, Украинцева, 1980; Украинцева, 2002; и др.). Флора, будучи более консервативной составляющей растительного покрова, сохранила в своем составе большое количество видов бореального комплекса, что подтверждено полученными результатами. В большинстве обследованных ЛФ этой подзоны присутствует лиственница, хотя бы в стланиковой форме (на западе она распространена по р. Пясина до устья р. Дудыпта, на востоке присутствует во всех ЛФ, вплоть до 73° с.ш.), и везде есть ольховник. Поэтому с точки зрения состава флоры (без учета активности отдельных видов) отнесение этой подзоны к бореально-арктическому экотону кажется вполне правомерным.

В то же время достаточно резкое нарастание доли видов гипоарктического комплекса происходит на нашей схеме уже при переходе от арктических тундр к типичным, что подтверждает отнесение всей подзоны типичных тундр к гипоарктическому поясу (Юрцев, 1966) или к гипоарктической группе подзон (Юрцев и др., 1978), особенно заметно оно при переходе к южной полосе типичных тундр, достигая максимума в горно-северотаежных ЛФ.

Опираясь на полученные данные, мы попытались охарактеризовать типы флор Таймыра, соответствующие определенным широтным выделам, дать для них количественные придержки по доле определенных фракций и групп и сравнить с данными других авторов (табл. 2). За основу, как и во всех других работах, мы взяли долю Афр, как основной при анализе флор арктического и гипоарктического поясов. Придерживаясь выделенных на дендрограммах совокупностей ЛФ, мы обозначили следующие типы, некоторые из них сочли возможным разделить на подтипы, как это было сделано в работе Б.А. Юрцева (1981).

Высокоарктический тип: доля Афр – >90 %, ГАфр – <2 %, Бфр – <5 %. В составе Афр доля арктической группы составляет 26–41 %, арктоальпийской – 24–30 %, долевое участие этих групп наивысшее. К этому типу мы отнесли все ЛФ полярных пустынь (см. рис. 2, 1).

Арктический тип: доля Афр – 56–89 %, доли остальных фракций колеблются в зависимости от этого, а также от доли отдельных групп, выделяются три подтипа:

а) **собственно арктический:** доля Афр – 80–89 %, ГАфр – <15 %, Бфр – 5–9 %. В составе Афр наиболее высока роль метаарктической группы (36.8 %), доли арктической и арктоальпийской высокие, но ниже, чем в ЛФ высокоарктического типа. В составе Бфр собственно бореальные виды отсутствуют, минимум (0–0.8 %) составляют полизональные, преобладают арктобореальные (5–8 %). Гипоарктическая фракция представлена очень неровно – от 1–5 % в наиболее северных ЛФ до 10–14 % в западных и континентальных, причем доминируют собственно гипоарктичес-

Таблица 2

Сравнение количественных характеристик выделенных типов и подтипов ЛФ с данными других авторов

Доля широтных фракций, % (по результатам кластеризации)			Типы и подтипы ЛФ				
			Данные авторов (Таймыр)		Юрцев, 1981 (Чукотка)	Петровский, Королева, 1981 (Зап. Чукотка)	Секретарева, 2010 (вся Арктика России)
Афр	ГАфр	Бфр	Тип	Подтип			
≥90	<2	<5	Высокоарктический	–	Высококриофитный	Арктический	Высокоарктический
80–89	3–15	5–9	Арктический	Собственно арктический			
65–79	15–23	9–14		Умеренно арктический			
56–65	23–26	13–18		Низко-арктический	Умеренно высококриофитный		Арктический
40–55	25–30	20–25	Гипоарктический	Умеренно гипоарктический	Умеренно криофитный	Гипоарктический	Гипоарктический
30–39	26–35	31–39		Гипоарктомонтанный	Умеренно низкокриофитный		
30–36	24–26	38–44		Гипоарктобореальный		Бореальный	
≤30	25–32	41–49	Бореальный	Бореальный	Низкокриофитный		Бореальный

кие виды, только в ЛФ северных предгорий несколько выше доля гипоарктомонтанных. Все ЛФ этого подтипа сосредоточены в подзоне арктических тундр (см. рис. 2, 2).

б) **умеренно арктический:** доля Афр – 65–79 %, ГАфр – 15–23 %, Бфр – 9–14 %. Состав Афр изменяется незначительно, но заметно снижается доля арктической группы (12–18 % против 19–28 % в ЛФ предыдущего подтипа). Состав ГАфр варьирует в зависимости от ландшафтной приуроченности участков – в ЛФ гор и предгорий всегда выше доля гипоарктомонтанных видов. В составе Бфр доля видов арктобореальной группы (в сумме с арктобореально-монтанной) – 8–13 %, собственно бореальных видов попрежнему мало, но выше, чем в ЛФ предыдущего подтипа – до 1–2 % (см. рис. 2, 3).

в) **низкоарктический:** доля Афр колеблется в близких пределах (56–65 %), но резко возрастает доля других фракций – ГАфр 23–26 %, Бфр – 13–18 %. Это ЛФ южной полосы типичных тундр. Доля арктической и арктоальпийской групп еще ниже (1–14 и 17–21 %), метаарктической остается на прежнем уровне. Почти в 2 раза увеличивается доля бореальной группы (до 4 %), арктобореальная составляет 9–12 %; в пределах ГАфр гипоарктомонтанная группа преобладает над гипоарктической: 16–18 % против 10–12 % (см. рис. 2, 4).

Гипоарктический тип: доля Афр – 30–55 %, доля ГАфр – 25–40 %, Бфр – 20–39 %. Мы выделили два подтипа, различающихся соотношением двух последних фракций и входящих во фракции групп:

а) **гипоарктический:** доля Афр (40–55 %) > ГАфр (25–35 %) > Бфр (20–25)%, т. е. пропорции Афр: ГАфр + Бфр примерно соответствуют 5:5. В составе Афр доминирует метаарктическая группа (21–29 %), доля остальных понижена, среди ГАфр отчетливо преобладает гипоарктомонтанная группа, особенно в горно-лесотундровых ЛФ. Доля бореальных и арктобореальных видов в составе Бфр почти одинакова (6–14 % против 11–14 %). Это ЛФ подзоны южных тундр и лесотундры, включая горные редколесья северных предгорий и высокогорий Путорана и Анабарско-Котуйского массива (см. рис. 2, 5).

б) **гипоарктомонтанный:** доля Афр – 30–39 %. Доля ГАфр самая высокая среди всех типов и подтипов – 26–35 %, причем доля гипоарктомонтанной группы почти вдвое выше гипоарктической (16–22 % против 9–12 %). В составе Бфр (31–39 %) доля бореальной группы выше, чем арктобореальной (17–21 % против 11–16 %). Таким образом, соотношение фракций здесь почти равное, что является признаком "классической" гипоарктической флоры. Локальные флоры с такими показателями приурочены к горным лесам и редколесьям Анабарско-Котуйского массива, лежащим уже в северотаежной подзоне. Пропорции широтных групп и фракций сильно варьируют в зависимости от конкретных физико-географических условий – высоты гор, характера пород, наличия или отсутствия развитой долины и др., но в целом сохраняется соотношение фракций Афр > Бфр > ГАфр (см. рис. 2, 6).

в) **гипоарктобореальный:** Бфр (38–44 %) > Афр (30–36 %) > ГАфр (24–26 %). В составе Бфр (и во всем спектре групп) преобладает бореальная группа (25–30 %), в составе ГАфр – гипоарктомонтанная (15–18 %). Это значительно отдаленные от предыдущих ЛФ западного сектора плато Путорана, где в нижнем поясе развиты настоящие таежные леса, в том числе со значительным участием ели и лесных видов, находящихся там на северном и восточном пределах рас-

пространения (см. рис. 2, 7). Основное его отличие от предыдущего подтипа – высокая доля видов бореальной фракции. По ряду признаков (и по положению на дендрограмме) их можно было бы отнести к бореальному типу, но по значительному участию Афр, сравнимому с остальными подтипами гипоарктического типа, и гипоарктомонтанной группы все же скорее – к гипоарктическому.

Бореальный тип: Бфр занимает ведущее положение (41–49 %), доля Афр – ≤30 %, ГАфр ненамного ее превышает (25–32 %). Среди широтных групп отчетливо доминирует бореальная (23–34 %), на втором месте – гипоарктомонтанная (13–18 %); наименьшие значения свойственны арктической группе – 1–3 %; 12–16 % составляет метаарктическая, наиболее представленная в составе Афр. Бореальная фракция занимает преобладающее положение (>40 %), доля Афр колеблется в пределах 26–36 %, ГАфр – 25–30 %, с преобладанием гипоарктомонтанной группы (см. рис. 2, 8).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемая схема совершенно не претендует на универсальность, но является иллюстрацией одного из региональных вариантов широтного распределения ЛФ. Сравнение данных, приведенное в табл. 2, показывает, что наибольшие несоответствия типизации ЛФ Таймыра с другими регионами наблюдаются в разделении высокоарктического и арктического типов, в то время как значения соотношения фракций для гипоарктического и бореального типов примерно совпадают. По всей вероятности, это связано с тем, что при выделении типов флор только на Таймыре имеется полный зональный спектр ЛФ, и поэтому существует четкое разделение их на полярно-пустынные (высокоарктические) и арктические. Именно благодаря этому удалось проследить смену состава широтных элементов и, соответственно, типов флор по всему меридиану вплоть до северотаежной подзоны, находящейся за границей Арктики в трактовке В.Д. Александровой (1977) и Б.А. Юрцева (Юрцев и др., 1978), т. е. в области бореально-арктического экотона, что представляется нам наиболее интересным. А.И. Толмачев (1986: 125) считал, что уже "начиная с пространств, флора которых имеет выраженный гипоарктический характер, мы вступаем в пределы Арктики как флористической области". В данном случае мы видим, что таким характером обладают ЛФ, расположенные значительно южнее южной границы тундровой зоны, хотя при этом надо учитывать горный характер территории. Ничего странного в этом нет, поскольку они расположены в пределах единого гипоарктического пояса, хотя Б.А. Юрцев (1977: 133) отмечал, что, несмотря на сходство флор, присоединять эти районы к Арктической флористической области "можно считать принципиально возможным с точки зрения правил районирования", но нецелесообразным. Тем не менее мы полагаем, что для задач ботанико-географического (не геоботанического!) зонирования и районирования такое присоединение вполне уместно и позволит более точно проследить изменения состава и структуры флор (как локальных, так и региональных) на широтном градиенте.

Из приведенных для Центрально-Сибирского сектора Арктики и Субарктики цифровых характеристик видно, насколько плавно, с перекрытием диапазонов значений доли широтных фракций, происходит смена типов флор в пределах гипоарктического пояса (в отличие от Арктики). В связи с этим интересно, что только несколько ЛФ, лежащих в равнинной части северотаежной подзоны, можно причислить без особых сомнений к бореальному типу, даже горно-таежные флоры Путорана склоняются к гипоарктическому, а ЛФ высокогорий – к типично гипоарктическим по соотношению фракций. Эта "мозаика" ЛФ свойственна именно широкой полосе бореально-арктического экотона, где конкретная ландшафтная ситуация в значительной степени влияет на характер флоры, обеспечивая условия для доминирования той или иной фракции. Виды каждой из них находят свои оптимальные ниши и в зависимости от соотношения последних фракции занимают преобладающее или подчиненное положение.

Безусловно, было бы интересно сравнить полученные данные с ЛФ других секторов Арктики и Субарктики, что позволило бы провести более точные (по крайней мере единообразные) границы в системе выделения ботанико-географических зон и подзон. Это одна из дальнейших задач наших исследований.

Благодарности

Мы благодарны коллективу Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург) за постоянную поддержку и помощь в работе и совместное сотрудничество, что и способствовало появлению настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с.

Белорусова Ж.М., Украинцева В.В. Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена бассейна р. Новой на Таймыре // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 3. С. 386–389.

Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 219 с.

Новаковский А.Б. Возможности и принципы работы программного модуля "Graphs" // Автоматизация научных исследований / Коми научный центр УрО РАН; Вып. 27. Сыктывкар, 2004. 31 с.

Петровский В.В., Королева Т.М. К флоре дельты р. Колымы // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 1. С. 19–31.

Петровский В.В., Заславская Т.М. (Королева). К флоре правобережья р. Колымы близ ее устья // Там же. 1981. Т. 66, № 5. С. 662–673.

Петроченко Ю.Н. Обзор обследованных участков конкретных флор Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 32–39.

Пармузин Ю.П. Средняя Сибирь. Очерк природы. М., 1964. 310 с.

Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч. 1. Аннотированный список флоры и ее общий анализ. М., 2007. 457 с.

Секретарева Н.А. О терминологии географических широтных элементов в Арктике // Бот. журн. 2010. Т. 94, № 4. С. 448–463.

Толмачев А.И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. I // Тр. Полярной Комиссии АН СССР. 1932. Вып. 8. 126 с.

Толмачев А.И. Теоретические проблемы изучения флоры Арктики // Методы сравнительной флористики и проблема флорогенеза. Новосибирск, 1986. С. 110–131.

Украинцева В.В. Растительность и климат Сибири эпохи мамонта. Красноярск, 2002. 192 с.

Чернов Ю.И. Жизнь тундры. М., 1980. 236 с.

Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л., 1966. 93 с.

Юрцев Б.А. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 125–138.

Юрцев Б.А. Распределение криофитов во флорах Чукотской тундры // Биол. проблемы Севера. 9-й симпозиум: Тез. докл. Ч. 1. Сыктывкар, 1981. С. 50.

Юрцев Б.А. Использование индексов региональной встречаемости и региональной активности для ботанико-географического анализа растительного покрова // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 3. С. 375–391.

Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. Флористическое разграничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9–104.

Юрцев Б.А., Зверев А.А., Катенин А.Е., Королева Т.М., Кучеров И.Б., Петровский В.В., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 11. С. 1689–1727.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 99–108 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 551.455(571.5)

ПСАММОСТЕПИ ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ: ОСОБЕННОСТИ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

С. Вика[1], Б.Б. Намзалов[2], О. Рахмонов[1], В.А. Снытко[3], Т. Щипек[1]

[1] *Силезский университет, Польша, 40-007, Катовице, ул. Банкова, 12, e-mail: swika@us.edu.pl*
[2] *Бурятский государственный университет, 670000, Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а, e-mail: namsalov@bsu.ru*
[3] *Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН,*
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1, Россия, e-mail: vsnytko@yandex.ru

Дана характеристика песчаных степей трех урочищ (Каткова, Безымянное, Песчаное) восточного побережья оз. Байкал. В сообществах доминируют не только виды псаммофитной экологии – *Bromopsis korotkiji* (Drobow) Holub, *Carex sabulosa* Turcz. ex Kunth, *Oxytropis lanata* (Pall.) DC., но и горно-степные ксеропетрофиты, такие как *Artemisia ledebouriana* Besser, *Phlojodicarpus sibiricus* (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol. Методами экологической ординации выявлены особенности 16 характерных сообществ псаммостепей. Установлено, что сообщества песчаных степей урочища Каткова по сравнению с остальными по экологическим условиям оказались более однородными как по структуре, так и по видовому составу. В растительности отмечены все основные стадии псаммосукцессий с формированием устойчивых по видовому составу и структуре ценозов песчаных степей. Ценофлору псаммостепей слагают 40 видов высших сосудистых растений, при этом доля общих видов на трех ключевых участках составила 8 видов (20 %). Оригинальность флоре придают эндемики, в их числе *Craniospermum subvillosum* Lehm., *Astragalus sericeocanus* Gontsch., *Festuca rubra* ssp. *baicalensis* (Griseb.) Tzvelev.

Ключевые слова: *псаммостепи, дефляция, вид, флора, фитоценотическое разнообразие, фитокомбинация, эндемизм.*

THE PSAMMOPHILOUS STEPPES OF THE EASTERN COAST LAKE BAIKAL: PECULIARITY OF THE FLORISTIC AND PHYTOCOENOTIC DIVERSITY

S. Wika[1], B.B. Namzalov[2], O. Rahmonov[1], V.A. Snytko[3], T. Szczypek[1]

[1] *University of Silesia in Katowice, 40-007, Katowice, Bankowa str., 12, e-mail: swika@us.edu.pl*
[2] *Buryat State University, 670000, Ulan-Ude, Smolin str., 24a, e-mail: namsalov@bsu.ru*
[3] *V.B. Sochava Institute of Geography, SB RAS,*
664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya str., 1, e-mail: vsnytko@yandex.ru

In the article there is a characteristic of psammo-steppes in three index plots (Katkovo, Bezimyannoe, Peschanoe) of eastern coast of Lake Baikal. In the phytocoenosises dominate not only species of psammophyte ecology – *Bromopsis korotkiji* (Drobow) Holub, *Carex sabulosa* Turcz. ex Kunth, *Oxytropis lanata* (Pall.) DC., but also mountainsteppe xeropetrophytes, like *Artemisia ledebouriana* Besser, *Phlojodicarpus sibiricus* (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol. The analysis of typical phytocoenosises of psammo-steppes by the method of ecological ordination has brought out their peculiarities. In the result, psammo-steppe associations of Katkovo in comparison with other index plots on ecological conditions became more homogenous by structure and floristic composition. That is why there is the largest diversity of psammo-steppes, here developed ancient aeolian-deflation forms of relief. In vegetation marked all the basic stages of psammosuccessions with forming the constant by floristic composition and structure coenoses of psammo-steppes. The coenoflora of the psammo-steppes consist of 40 species of the higher vascular plants. The part of common species on this three index plots is 8 species (20 %). The originality to the flora adds the endemics – *Craniospermum subvillosum* Lehm., *Astragalus sericeocanus* Gontsch., *Festuca rubra* ssp. *baicalensis* (Griseb.) Tzvelev.

Keywords: *psammo-steppes, deflation, species, flora, phytocoenotic diversity, phytocombination, endemism.*

ВВЕДЕНИЕ

Побережья Байкала, особенно восточные, представляют собой своеобразную лабораторию для изучения эоловых процессов, развивающихся под влиянием, в основном северо-западных, в меньшей степени – юго-западных ветров (Снытко, Щипек, 2006). В генезисе данных процессов не последнюю роль играет сама водная масса озера, поставляющая песчаный материал на побережья, в дальнейшем вовлекае-

© С. Вика, Б.Б. Намзалов, О. Рахмонов, В.А. Снытко, Т. Щипек, 2013



Рис. 1. Локализация исследуемых ключевых участков.

мый в механическую миграцию. Источником современных эоловых образований являются и древние песчаные отложения, ныне покрытые лесными фитоценозами и составляющие обрамление Байкала. Развивающийся в настоящее время эоловый рельеф на территории трех анализируемых нами урочищ (Каткова, Безымянное, Песчаное) на восточном байкальском побережье отличается типичным дефляционным характером. Все древние эоловые формы рельефа подверглись интенсивному развеванию, вследствие чего образовались как выпуклые и вогнутые дефляционные формы, так и менее или более обширные плоскости выдувания. Даже небольшое антропогенное вмешательство способствует активизации эоловых процессов, в ходе которых формируются новые формы рельефа, в том числе также небольшие аккумулятивные (Вика и др., 2002).

В статье дается характеристика растительности эоловых фаций трех вышеотмеченных урочищ восточного побережья оз. Байкал (рис. 1). При этом несколько подробнее рассмотрена структура растительности урочища Каткова как наиболее характерной, где разнообразие сообществ песчаных или псаммофитных степей более полно выражено. Растительность эоловых песков относится к особому типу псаммостепей, является наиболее динамичным и весьма информативным элементом в структуре ландшафтов байкальского побережья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Описания сообществ растительности проводились на пробных площадках размером 10 × 10 м, в тех случаях, когда площади фитоценозов составляли площади менее 100 м^2, то они описывались в границах своих контуров.

В полевых условиях общее проективное покрытие (ОПП) травостоя указывали в процентах, а оценка участия отдельных видов в покрове травостоя при геоботанических описаниях сообществ дана согласно 7-балльной шкале Браун–Бланке в соответствии со сравнительной шкалой Ю.Н. Нешатаева (2001): R – очень редки; 1–3 особи; плюс – разрежены или покрывают менее 5 % площади; 1 – многочисленны, но покрывают менее 5 % площади или разрежены, но с большей величиной покрытия; 2 – покрыто от 10 до 25 % площади; 3 – от 25 до 50 % площади; 4 – от 50 до 75 % площади; 5 – покрыто больше 75 % площади. Дополнительно введено обозначение gr – групповое размещение особей.

Для сравнительного анализа сообществ использовано 9–11 конкретных описаний по ключевым участкам. При этом встречаемость (%) определялась с учетом присутствия видов во всем массиве описаний по отдельным урочищам. Так, например, в табл. 1 встречаемость видов в сообществах псаммостепей урочища Каткова выявлялась на основе анализа девяти геоботанических описаний. Вид, встреченный во всех описаниях, дает 100%-ю встречаемость (*Scrophullaria incisa*), остальные виды имеют меньшие показатели. Такой вид, как *Artemisia ledebouriana*, указан в пяти описаниях (встречаемость – 55.5 %). В случае, когда вид приводится в таблице, но без указания балла обилия в графах, это означает, что данное растение не отмечено в составе пяти характерных фитоценозов. Виды растений приведены по сводке “Флора Сибири” (1987–1997).

При проведении экологического градиентного анализа сообществ псаммофитных степей в поле ведущих эдафических факторов (богатства и увлажнения почв) использована программа IBIS (Зверев, 2007). Оценка видов растений по отношению к экологическим факторам определена с использованием данных по фитоиндикационным их статусам в соответствии со шкалой А.Ю. Королюка (2006).

Таблица 1

Сравнительная характеристика сообществ псаммостепей урочища Каткова по видам с учетом показателя встречаемости

Вид растений	Встречаемость, %	Характерные фитоценозы				
		Остролодочниково-овсяницевая	Полынно-остролодочниковая	Кострецово-овсяницевая	Остролодочниково-кострецовая	Верблюдково-леймусовая
		Привершинная часть дюны	Вершина дюны	Пологий шлейф дюны	Пологий скат ЮВ эксп. увала	Привершинная часть увала
		ОПП – 5–10 %	ОПП – 20–30 %	ОПП – 5 %	ОПП – 10–12 %	ОПП – 30 %
		5/12.07.02	6/12.07.02	7/12.07.02	9/12.07.02	6/12.07.02
Scrophullaria incisa	100	+	+	+	+	+
Festuca rubra ssp. *baicalensis*	77.7	4	2	3		
Oxytropis lanata	77.7	2gr	3–4	2	2gr	
Aconogonon angustifolium	66.6	+	1+	+		1–2
Alyssum obovatum	66.6		2	+	+	+
Artemisia ledebouriana	55.5	2	3			
Bromopsis korotkiji	55.5			2	3	+
Corispermum ulopterum	33.3				2	2
Leymus secalinus	33.3				1–2	4
Craniospermum subvillosum	11.1				+	
Nonea pulla	11.1				1	
Isatis oblongatum	11.1					
Chamerion angustifolium	11.1				R	
Stereocaulon condensatum	11.1					
Artemisa bargusinensis	11.1					
Leymus littoralis	11.1		R	+		
Pinus sylvestris	11.1					

Примечание. Обилие видов в геоботанических описаниях сообществ растительности дано в баллах по шкале Браун–Бланке в соответствии со сравнительной шкалой Ю.Н. Нешатаева (2001). Встречаемость определена на основе девяти описаний. В тех случаях, когда виды не отмечены в таблице в приведенных пяти описаниях, строка остается пустой. Однако в списке ценофлоры они несут определенную информацию по их встречаемости в общем массиве описаний. В нижней строке головной части таблицы приведены количество видов и дата описания.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПСАММОСТЕПЕЙ

Южнее Баргузинского залива в прибрежной полосе губы Каткова отмечается типично дефляционный рельеф с системой как дефляционных останцов, так и бугров аккумуляции, котловин выдувания (Вика и др., 2002).

В урочище Каткова выполнено 13 геоботанических описаний, из них 9 на профиле (рис. 2) и 3 при характеристике одной из типичных комбинаций (сигма единиц в системе синтаксономистов) растительности на дефляционном останце с развитием активных эоловых процессов на склонах различных экспозиций.

Фитоценозы с урочища Каткова относятся преимущественно к псаммостепям (11 описаний) и 2 описания – к лесокустарниковым сообществам. В составе растительности выделяются группировки из молодняка сосны (*Pinus sylvestris*), которые были высажены с целью ослабления эолово-дефляционных процессов. Сосны плохо прижились, ослаблены в результате действий ветра, сопутствующий травяной покров крайне изрежен и беден по видовому составу (видовая насыщенность на 100 м^2 – 3–5). Наибольшую встречаемость имеют *Scrophullaria incisa*, *Oxytropis lanata*, *Artemisia ledebouriana*. По-видимому, эту синузию можно рассматривать как структурный элемент ассоциации *Oxytropido lanatae–Festucetum baicalensis*, союза *Oxytropidion lanatae* (Chytry et al., 1993).

В пространственной организации ландшафтных комплексов данного песчаного массива одну из ключевых позиций занимает растительность дефляционных останцов (Намзалов и др., 2003). В качестве примера рассмотрим структуру одной из фитокомбинаций (рис. 3). Останец представляет собой асимметричный увалистый гребень с направлением хребтовой линии с ЮЗ на СВ, перпендикулярно расположенный к господствующим ветрам. Последние активизировали дефляционные и эолово-аккумулятивные процессы, моделировавшие гряду в останец. В рельефе останца четко выражены пологий наветренный дефлируемый шлейф и склон, относительно стабильный гребень и крутой (до 28°) подветренный склон, резко переходящий к дефляционному коридору и мульде выдувания. На этой крутосклонной, под-

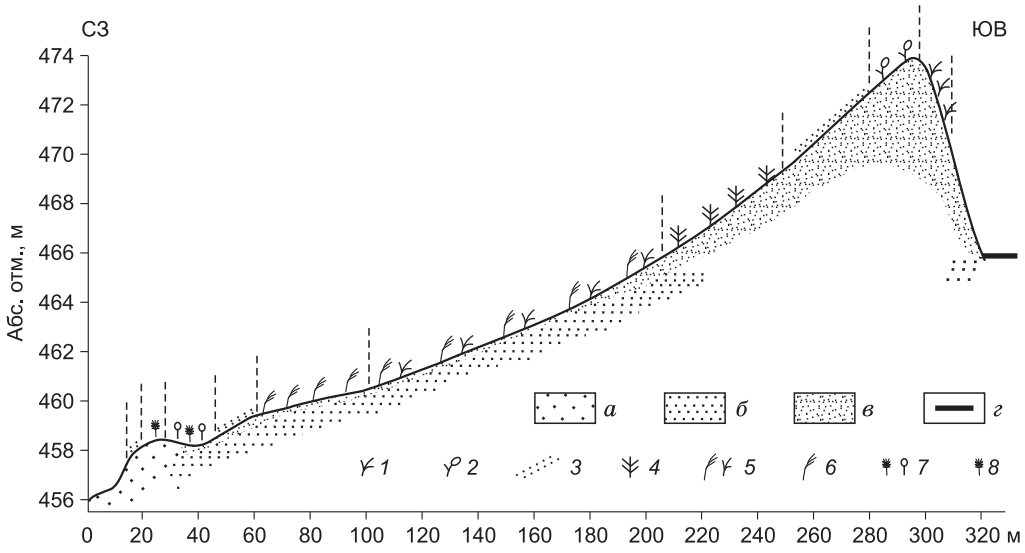


Рис. 2. Эколого-фитоценотический профиль через дефляционный останец и песчаные валы в урочище Каткова (12 июля 2002 г.):

а – современные озерные отложения; *б* – плейстоценовые озерно-аллювиальные отложения; *в* – эоловые пески; *г* – шоссе.
1 – полынно-остролодочниково-овсяницевая (*Festuca rubra* ssp. *baicalensis* + *Oxytropis lanata* + *Artemisia ledebouriana*) псаммостепь на привершинных частях дюны с единичным участием норичника вырезного (*Scrophullaria incisa*); общее проективное покрытие травостоя (ОПП) – 5–10 %; *2* – полынно-остролодочниковая (*Oxytropis lanata* + *Artemisia ledebouriana*) псаммостепь на вершинной поверхности дюны; ОПП – 20–30 %; *3* – единичные поселенцы на активно дефлируемых поверхностях с участием *Artemisia ledebouriana*, *Scrophullaria incisa*, *Aconogonon angustifolium*, *Festuca rubra* ssp. *baicalensis* и других видов на пологом скате дюны северо-западной экспозиции; уклон до 5°; *4* – сосняк бедноразнотравно-овсяницевый (*Pinus sylvestris–Festuca rubra* ssp. *baicalensis*) на нижней, более пологой части ската дюны; фитомелиоративные лесопосадки; *5* – остролодочниково-кострецово-овсяницевая (*Festuca rubra* ssp. *baicalensis* + *Bromopsis korotkiji* + *Oxytropis lanata*) псаммостепь на пологом шлейфе песчаной дюны; ОПП – 5 %; *6* – верблюдково-остролодочниково-кострецовая (*Bromopsis korotkiji* + *Oxytropis lanata* + *Corispermum ulopterum*) псаммостепь на юго-восточном скате пологого берегового песчаного вала; ОПП – 10–12 %; *7* – верблюдково-леймусовая (*Leymus secalinus–Corispermum ulopterum*) псаммостепь на привершинной части песчаного вала; ОПП – 30 %; *8* – леймусовая (*Leymus secalinus*) псаммогруппировка вдоль береговой полосы песчаного вала; ОПП – 3–5 %.

ветренной части гряды идут не только процессы аккумуляции в результате эолового завихрения самых мелких песчаных фракций, но и дефляционный вынос в коридорах выдувания с характерной эоловой рябью из сочетания грубозернистого и мелкозернистого песка. В соответствии с развитием различных по интенсивности процессов эолово-дефляционного морфогенеза на элементах рельефа останцовой гряды развиваются определенные по структуре и составу сообщества (группировки) и фитокомбинации (Brzeg, Wika, 2001).

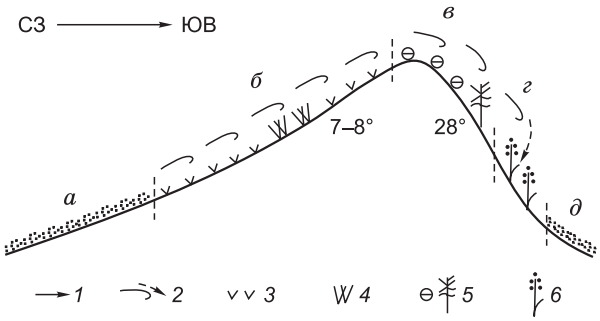


Рис. 3. Схематический профиль распределения растительности на дефляционном останце (урочище Каткова):

1 – направление преобладающих ветров; *2* – потоки эоловой аккумуляции песка: *а* – зона максимальной дефляции – чистый песок, *б* – псаммокомплекс на наветренной поверхности; *3* – норичниково-кострецовая группировка на более динамичных участках без мелкозема; *4* – остролодочниково-полынная псаммостепь на менее динамичных участках с мелкоземом: *в* – подветренная часть; *5* – багульниково-шикшево-лиственничная редина: *г* – зона максимальной аккумуляции, *д* – песок мелкозернистый; *6* – полынно-овсяницевая псаммостепь.

Наветренный шлейф склона начинается с полосы чистого песка (см. рис. 3, *а*), находящейся в зоне усиленной дефляции (ветроударная позиция). Здесь диаспорам растений трудно закрепляться, проростки на самых ранних стадиях онтогенеза погибают.

Далее пологий склон (7–8°) северо-западной экспозиции вплоть до гребня останца составляет участок с развитием избирательного эолово-дефляционного рельефа с пятнами микропонижений с глубиной до 1.3 см, где дефляция несколько ослаблена и начинает зарастать псаммогруппировками (см. рис. 3, *б*, см. усл. знак *3*), в отличие от плоских слегка возвышенных с эоловой рябью поверхностей (см. рис. 3, *б*, *4*) с редкими поселенцами высших растений. Данную микрокомбинацию растительности мы рассматриваем как **псаммокомплекс**, который составлен из сочетания двух элементов: V и W. Ниже дадим характеристику ценозов и группировок комплекса. *Элемент № 1* (V): ***Норичниково-кострецовая группировка*** с единичным участием *Oxytropis lanata*. Площадь участ-

ка до 40 м^2. Общее проективное покрытие травостоя (ОПП) – 5–7 %. Видовой состав: *Bromopsis korotkiji* (4), *Scrophularia incisa* (4), *Artemisia ledebouriana* (1), *Aconogonon angustifolium* (+1gr), *Oxytropis lanata* (+). *Элемент № 2* (W): ***Остролодочниково-полынная псаммостепь.*** Имеет вытянутую вдоль гряды полосу, вероятно, это более ранняя стадия в развитии морфогенетических поверхностей на склоне дефляционного останца. На это косвенно указывает присутствие нескольких особей костреца Короткова. Площадь участка до 20 м^2. ОПП – 15–20 %, с пятнисто-агрегированной структурой. Отдельные пятна имеют более плотное надземное покрытие до 35–40 %. Ценоз слагается из восьми видов: *Artemisia ledebouriana* (4), *Oxytropis lanata* (3–4), *Alyssum obovatum* (1–2), *Festuca rubra* ssp. *baicalensis* (1–2gr), *Scrophularia incisa* (+), *Bromopsis korotkiji* (1+), *Aconogonon angustifolium* (+), *Rhododendron dauricum* (+gr). Соотношение элементов в комплексе V: W = 6:4.

Привершинная и склоновая части юго-восточной экспозиции дефляционного останца, по сути, представляют собой реликты растительных сообществ первичного дюнного рельефа, позднее разрушенные денудацией на серии останцовых форм. Примечателен факт – на склоне мощно возвышается засохший кедр, предположительно 340–400-летнего возраста. Ценоз данной узкой полосы как бы составляет парцеллу таежной фации, развивающуюся в автономном режиме, и структурно близок лесным кустарниковым реликтам (см. рис. 3, *в*, *5*). **Фитоценоз**: ***Багульниково-шикшевая лиственничная редина.*** ОПП травяно-кустарникового яруса – 100 %. Следует отметить редкие денудационные "окна" в плотном шикшевом покрове с преобладанием костреца Короткова. Видовой состав: *Larix sibirica* (+, 2 экз.), *Pinus sibirica* (+, 1 экз.), *Empetrum nigrum* (4–5gr), *Ledum palustre* (2–3), *Calamagrostis epigejos* (1–2), *Festuca rubra* ssp. *baicalensis* (1), *Aconogonon angustifolium* (1+), *Artemisia ledebouriana* (+1), *Bromopsis korotkiji* (1), *Rhododendron dauricum* (1–2).

Подветренная часть крутого склона (до 28°) юго-восточной экспозиции, ниже кустарниково-лесной редины, развивается в зоне аккумуляции мелкозернистых песков палево-белесового оттенка в отличие от ниже расположенной мульды выдувания, где песок крупнозернистый желтоватого оттенка. Последний полностью лишен растительности (см. рис. 3, *д*). Сообщество псаммостепи (см. рис. 3, *г*) формируется в полосе аккумуляции мелкозернистого песка (песок аллохтонный, привнесенный в ходе эолово-бифуркационного переноса с наветренной поверхности останца). **Фитоценоз**: ***Полынно-овсяницевая псаммостепь.*** ОПП – 5–7 %. Длина полосы – 35–40 м, при средней ширине – 6 м. Видовой состав: *Festuca rubra* ssp. *baicalensis* (4–5), *Artemisia ledebouriana* (3), *Oxytropis lanata* (1–2), *Aconogonon angustifolium* (1), *Bromopsis korotkiji* (+1), *Alyssum obovatum* (+), *Rhododendron dauricum* (+).

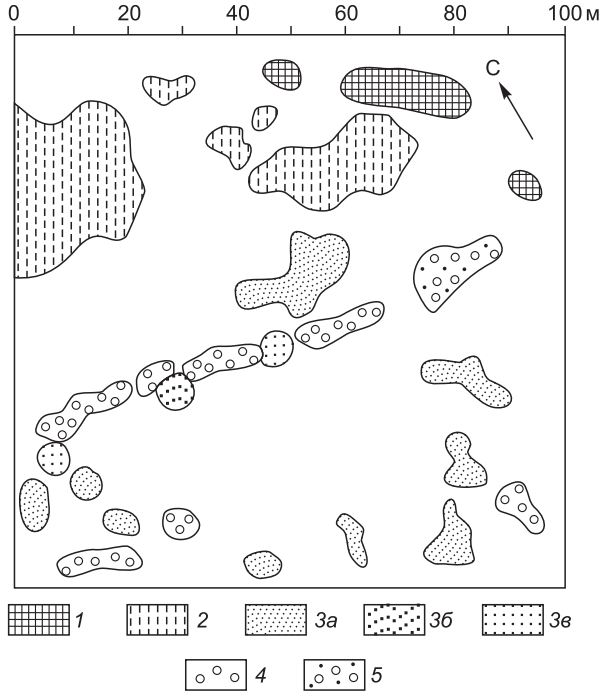


Рис. 4. Карта-схема распределения сообществ и микрогруппировок псаммостепей урочища Каткова. Площадь ключевого участка 1.0 га.

Лесные сообщества: *1* – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Отдельные особи и куртины лесопосадок, сосны чахлые с простратной формой кроны, суховершинные, высотой 1.5–2.0 м. *Псаммостепные сообщества различных сукцессионных стадий*: *2* – лишайниково-плауновая (*Selaginella rupestris–Cladonia pyxidata + C. amourocrea–Cetraria aculeate + Stereocaulon* sp.); *3* – несомкнутые группировки из особей цветковых растений с участием *Scrophullaria incisa* (*а*), *Oxytropis lanata* (*б*), *Festuca rubra* ssp. *baicalensis* (*в*); *4* – полынная (*Artemisia ledebouriana*) с участием единичных особей *Oxytropis lanata*, *Alyssum obovatum*; *5* – полынно-тарановая (*Aconogonon angustifolium–Artemisia ledebouriana*).

Такая фитокомбинация на одной из дефляционных останцов байкальского побережья показывает, с одной стороны, сложность структуры, с другой – адекватность и обусловленность их ведущими экзогенными процессами.

Из всего разнообразия псаммогруппировок на ключевом участке урочища Каткова (рис. 4) выделяются оригинальные медальоны с обилием плаунка (*Selaginella rupestris*) и лишайниковых синузий. Последние, несомненно, составляют одну из начальных стадий псаммосукцессий байкальского побережья. Анализ ценотического разнообразия сообществ и группировок на профилях, а также результатов детального картирования растительности ключевого участка площадью 1.0 га показал наиболее вероятным следующий ряд сукцессии растительности на песках:

I стадия: Лишайниково-плауновая (*Selaginella rupestris – Cladonia pyxidata + C. amourocrea – Cetraria aculeata + Stereocaulon* sp.).*

* Авторы благодарны Т.М. Харпухаевой за определение образцов лишайников.

II стадия: Несомкнутые группировки из псаммофитов – цветковых растений: *Oxytropis lanata*, *Festuca rubra* ssp. *baicalensis*, *Scrophullaria incisa*, *Craniospermum subvillosum* и др.

III стадия: Полыные, остролодочниково-полынные (*Artemisia ledebouriana* + *Oxytropis lanata*) псаммостепи.

IV стадия: Тараново-полынная (*Aconogonon angustifolium* + *Artemisia ledebouriana*) псаммостепь.

На первой стадии группировки плаунка носят групповой и пятнистый характер размещения особей (gr) на относительно выпуклых слабодефлируемых поверхностях с грубозернистым песком (плаунковая мелкобугорчатая стадия). Далее, по мере закрепления и обогащения песчаных субстратов более мелкоземистыми фракциями (фитомелиорантная роль плаунка и лишайников) появляются условия для поселения цветковых растений – *Scrophullaria incisa*, *Festuca rubra* ssp. *baicalensis*, *Primula lactiflora* и т. д. (стадия несомкнутых группировок с ОПП до 3–5 %). На третьей стадии (при полном выклинивании плаунка и лишайников) заметно усиливается ценотическая активность псаммофитов – ценозообразователей: *Oxytropis lanata*, *Phlojodicarpus sibiricus*, *Bromopsis korotkiji* и др. (стадия типичных псаммостепей с ОПП до 10–12 %). На заключительной стадии, когда субстрат уже заметно обогащен мелкоземистым материалом, песок приобретает землистый желтовато-палевый оттенок. В сообществе распределение особей растений носит диффузно-несегрегированный характер с явным домированием 1–3 видов (стадия развитого ценоза с ОПП – 30–50 %).

Флористическй состав сообществ и группировок растительности (или ценофлора) урочища Каткова составляет 17 видов (см. табл. 1). Из них встречаемостью более 50 % отмечается 7 видов, причем 4 вида обладают ценотической активностью, выступая как доминанты сообществ. Это *Bromopsis korotkiji*, *Artemisia ledebouriana*, *Oxytropis lanata*, *Festuca rubra* ssp. *baicalensis*. Из видов с низкой встречаемостью при высокой ценотической активности отличается лишь один вид с песчаных литоралей – *Leymus secalinus*. Этот феномен объясняется стенотопной экологией вида, приуроченностью к береговым песчаным валам с активной эоловой дефляцией. В ценофлоре выделяется небольшая группа "сквозных" видов с достаточно высокой встречаемостью (от 66.6 до 100 %) при низкой ценотической роли, это – *Scrophullaria incisa*, *Aconogonon angustifolium*, *Alyssum obovatum.*

В урочище Безымянное сделано 20 геоботанических описаний при картировании ключевого участка размером 50 × 50 м, а также при закладке эталонного профиля от уреза оз. Байкал до грядовых песчаных увалов протяженностью 160.0 м. Фитоценозы с урочища Безымянное в основном характеризуют сообщества псаммостепей (15 описаний) и 5 описаний лесной растительности. При этом отметим, что из лесных сообществ 3 описания относятся к сосновому молодняку на посадках. Структура сообществ сосняков однотипна и составляет угнетенные (в результате воздействий низких температур и ветров) сообщества начальных стадий сукцессий. В табл. 2 даны характеристики одного из наиболее развитых ценозов искусственных сосняков с 12 видами в травянистом ярусе.

Общий флористический состав ценозов с урочища Безымянное составляет 29 видов высших сосудистых растений (см. табл. 2). Ценофлора этого ключевого участка несколько обогащена по сравнению с участком Каткова – за счет включения ряда таежных видов (*Maianthemum bifolium*, *Empetrum nigrum*, *Chamerion angustifolium*), а также видов лесолуговой экологии (*Stellaria media*, *Sanguisorba officinalis*, *Erigeron acris*), свойственных для лесных сообществ на профиле. Главнейшие виды ценофлоры с встречаемостью более 45.0 %, так же как и на первом полигоне, равны 7. Однако при сохранении ряда ключевых видов (*Scrophullaria incisa*, *Festuca baicalensis*, *Aconogonon angustifolium*, *Alyssum obovatum*) наблюдаются изменения в составе основных видов. Так, в сообществах псаммостепей урочища Безымянное значительно увеличивается роль *Phlojodicarpus sibiricus* (100 %), *Allium splendens* (45.4 %). Однако значительно снижена встречаемость и ценотическая роль таких характерных видов псаммостепей, как *Artemisia ledebouriana*, *Oxytropis lanata* (см. табл. 2). Это объясняется, с одной стороны, увеличением разнообразия травяных ценозов не только псаммостепной, степной природы, но и более лучшей облесенностью ключевого участка. На ценотическое разнообразие растительности урочища Безымянное указывает и такой факт, что здесь не выделяется группа "сквозных" видов, пронизывающих все или большинство ценозов. Максимальной встречаемостью отличается лишь один вид – *Phlojodicarpus sibiricus* (72.7 %). Тогда как в Каткова три вида имеют встречаемость выше 70 %, что указывает о более однородных экологических условиях и относительной древности песчано-дефляционных ландшафтов.

На третьем ключевом участке (урочище Песчаное) выполнено 11 описаний. В составе ценофлоры отмечено 18 видов высших сосудистых растений. Растительность урочища включает сообщества псаммостепей, в разной степени отражающие сукцессионные стадии закрепления подвижные песчаные субстраты побережья. Наиболее ярко динамизм процесса иллюстрирует одна из комбинаций, описанная на высокой террасовидной поверхности межгрядового возвышения. Выположенная поверхность по ширине достигает около 50.0 м и вытянута неровной полосой вдоль хребтовой линии пологого увала. На этой поверхности развивается псаммокомплекс из пятен-медальонов (латков) с вздутоплодниково-кровохлебковых (*Sanguisorba officinalis–Phlojodicarpus sibiricus*) группировок (ОПП – 60–70 %) более закрепленных

Таблица 2

Сравнительная характеристика сообществ псаммостепей урочища Безымянное по видам с учетом показателя встречаемости

Вид растений	Встречаемость, %	Характерные фитоценозы				
		Полынно-вздуто-плодниковая	Леймусово-тарановая	Сосняк разнотравно-злаковый	Разнотравно-злаково-крово-хлебковая	Бедноразнотравно-леймусовая
		Склон ЮВ экспозиции дюны	Выположенная вершина дюны	Пологий скат берегового вала	Пологоволнистая вершина гряды	Пологий скат берегового вала
		ОПП – 3–5 %	ОПП – 10–12 %	Сомкнутость – 0.4	ОПП – 20–30 %	ОПП – 3–5 %
		6/14.07.02	6/14.07.02	12/12.07.02	15/14.07.02	7/14.07.02
Phlojodicarpus sibiricus	72.7	2–3	+		1+	+
Festuca rubra ssp. *baicalensis*	63.6		R	2	1	2
Aconogonon angustifolium	54.5		3	2	+	1
Allium splendens	45.4	1+			1	
Scrophullaria incisa	45.4	+				R
Pinus sylvestris	45.4			4	R	
Alyssum obovatum	45.4				+	
Leymus secalinus	36.3		2		2	4
Oxytropis lanata	36.3		+		+R	
Artemisia ledebouriana	27.3	2			1	
Chamerion angustifolium	27.3			2	+	
Betula pendula	18.2			1		
Sanguisorba officinalis	18.2			1	3–4	
Silene repens	18.2			+	1gr	
Artemisia bargusinensis	9.1	+R				
Equisetum arvense	9.1	R				
Aconogonon ocreaton	9.1					
Pinus sibirica	9.1					
Maianthemum bifolium	9.1					
Astragalus propinquus	9.1					
Erigeron acris	9.1			1+		
Empetrum nigrum	9.1			R		
Artemisia latifolia	9.1			+		
Trifolium repens	9.1			+		
Stellaria media	9.1			1		
Artemisia commutata	9.1				+	
Astragalus sericeocanus	9.1				1+	
Craniospermum subvillosum	9.1					+
Festuca ovina ssp. *sphagnicola*	9.1					R

Примечание. Пояснения те же, что и в табл. 1. Встречаемость видов дана на основе анализа 11 геоботанических описаний на профиле.

микровозвышений (*а*). Бурачниково-овсяницевые (*Festuca rubra* ssp. *baicalensis* + *Alyssum obovatum*) фоновые сообщества (ОПП – 10–12 %) псаммостепей характерны более дефлируемым с эоловой рябью участкам (*б*). Соотношение элементов комплекса составляет *а*/*б* = 30/70 %.

Ценофлора участка урочища Песчаное близка к эталонному ключу Каткова (табл. 3). Из 18 видов также 7 относится к наиболее константным с встречаемостью выше 50 %. В их числе типичные псаммофиты – *Scrophullaria incisa*, *Festuca baicalensis*, *Oxytropis lanata*, *Artemisia ledebouriana.* В отличие от урочища Каткова несколько усилена роль лесолуговых и даже горных видов, это подтверждается присутствием в составе основных видов *Allium splendes*, *Sanguisorba officinalis.* Показательно значительное участие эндемичного вида *Astragalus sericeocanus* с встречаемостью 45.4 %, интересным представляется участие в псаммостепях типичного степного вида – *Delphinium grandiflorum*, который имеет своеобразную простратную (стелющуюся) форму роста с 2–3 крупными цветками на побеге. Вероятно, это особая псаммофитная стелю-

Таблица 3

Сравнительная характеристика сообществ псаммостепей урочища Песчаное по видам с учетом показателя встречаемости

Вид растений	Встречаемость, %	Характерные фитоценозы					
		Остролодочниково-норичниковая	Овсяницево-кострецовая	Полынно-леймусовая	Вздутоплодниково-кровохлебковая	Бурачниково-овсяницевая	Остролодочниково-овсяницевая
		Шлейф пологой песчаной гряды	Склон песчаной гряды	Склон песчаного увала	Выположенная поверхность увала	Уступы террасовидных гребней	Пологий склон увала-гряды
		ОПП – 3–5 %	ОПП – 15–20 %	ОПП – 5–7 %	ОПП – 60–70 %	ОПП – 12 %	ОПП – 18–20 %
		4/15.07.02	13/15.07.02	7/15.07.02	7/15.07.02	5/15.07.02	12/15.07.02
Festuca rubra ssp. *baicalensis*	90.9	1+	2	2	+	3	3–
Oxytropis lanata	90.9	2	1+	1	2–3		2
Artemisia ledebouriana	63.6		+	1	1	1+	1
Allium splendens	63.6	3	1	R	1+	+	+
Scrophullaria incisa	54.5		1gr	1+			
Phlojodicarpus sibiricus	54.5		1		1		1+
Sanguisorba officinalis	54.5		1gr	+	3–4	1	R
Astragalus sericeocanus	45.4	1	1	3–4	+		R
Alyssum obovatum	36.3		1+				+
Leymus secalinus	27.2		1				
Carex sabulosa	27.2						
Bromopsis korotkiji	18.1		3–4			R	
Linum perenne	9.1		+				
Aconogonon sericeum	9.1		+				
Delphinium grandiflorum	9.1						+
Primula lactiflora	9.1						R
Pinus sylvestris	9.1						
Aconogonon angustifolium	9.1						+

Примечание. Пояснения те же, что и в табл. 1. Встречаемость видов дана на основе анализа 11 геоботанических описаний на профиле.

щаяся разновидность живокости крупноцветковой. Байкальские ветры, песок и холод – архитекторы этого оригинального вида.

В целом ценофлоры изученных урочищ (всего отмечено 40 видов высших сосудистых растений) показали специфику каждого урочища и общие генетические особенности (табл. 4). При анализе видов с высокой встречаемостью установлено, что они, как и ожидалось, характерны для всех урочищ и являются "сквозными". Из этих восьми видов к строго облигатным псаммофитам относятся – *Scrophyllaria incisa*, *Festuca rubra* ssp. *baicalensis*, *Oxytropis lanata*, *Artemisia ledebouriana*, *Leymus secalinus*, *Aconogonon angustifolium.* К данной категории относятся два вида с широкой экологической амплитудой – это сосна (*Pinus sylvestris*) и бурачок (*Alyssum obovatum*). Виды с низкой встречаемостью со стенотопной экологией подчеркивают специфику каждого из урочищ. В группе видов растений с низкой встречаемостью, как видно из анализа, вошли эндемики, в их составе древнейший палеогеновый вид черепоплодника (*Craniospermum subvillosum*) и более молодые эндемики (*Artemisia bargusinensis*, *Astragalus sericeocanus*) перигляциальных холодных степей Прибайкалья. Последний вид наиболее типичен для псаммостепей урочища Песчаное.

Более бореальный характер флоры урочища Безымянное указывает не только на присутствие ряда лесолуговых видов, но и на отсутствие или пониженное участие в ценозах видов типично псаммофильной экологии – *Oxytropis lanata*, *Aconogonon angustifolium*, *Artemisia ledebouriana*, *Scrophullaria incisa.* Кроме этого, о сравнительной молодости активизации эоловых процессов в урочище Безымянное свидетельствует и то, что в ценофлоре высока роль характерных степных видов – *Silene repens*, *Artemisia commutata*, *A. bargusinensis*, *Astragalus sericeocanus.* Последний вид – эндемик Прибайкалья – имеет исходную горную лесостепную природу (Выдрина, 1994; Намзалов, 1999).

Таблица 4

Сравнительная характеристика ценофлоры псаммостепей урочищ Каткова, Безымянное и Песчаное по показателю встречаемости

Вид растений	Встречаемость, %		
	Каткова	Безымянное	Песчаное
Scrophyllaria incisa	100	45.4	54.5
Festuca rubra ssp. *baicalensis*	77.7	63.6	90.9
Oxytropis lanata	77.7	36.3	90.9
Artemisia ledebouriana	55.5	27.3	63.6
Leymus secalinus	33.3	36.3	27.2
Aconogonon angustifolium	66.6	54.5	9.1
Alyssum obovatum	66.6	45.4	36.3
Pinus sylvestris	11.1	45.4	9.1
Bromopsis korotkiji	55.5		18.1
Corispermum ulopterum	33.3		
Craniospermum subvillosum	11.1	9.1	
Nonea pulla	11.1		
Isatis oblongatum	11.1		
Chamerion angustifolium	11.1		
Stereocaulon condensatum	11.1	18.2	
Artemisa bargusinensis	11.1	9.1	
Leymus littoralis	11.1		
Phlojodicarpus sibiricus		72.7	54.5
Allium splendens		45.4	63.6
Betula pendula		18.2	
Sanguisorba officinalis		18.2	
Silene repens		9.1	
Equisetum arvense		9.1	
Aconogonon ocreaton		9.1	
Pinus sibirica		9.1	
Maianthemum bifolium		9.1	
Astragalus propinquus		9.1	
Erigeron acris		9.1	
Empetrum nigrum		9.1	
Artemisia latifolia		9.1	
Trifolium repens		9.1	
Stellaria media		9.1	
Artemisia commutata		9.1	
Festuca ovina ssp. sphagnicola		9.1	
Astragalus sericeocanus		9.1	45.4
Carex sabulosa			27.2
Linum perenne			9.1
Aconogonon sericeum			9.1
Primula lactiflora			9.1
Delphinium grandiflorum			9.1

Примечание. В урочище Каткова встречаемость определена на основе 9 описаний, Безымянное и Песчаное – по 11 описаниям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для раскрытия особенностей формирования байкальских псаммостепей был осуществлен экологический градиентный анализ. Для этого 16 характерных описаний фитоценозов (см. табл. 1–3) были обработаны с использованием программы IBIS (Зверев, 2007). Были рассчитаны их фитоиндикационные статусы по экологическим шкалам А.Ю. Королюка (2006). Получившаяся в результате анализа ординационная схема описаний в осях богатства почв и увлажнения экотопов достаточно четко разграничила фитоценозы из трех исследованных урочищ (рис. 5). Как и ожидалось, сообщества песчаных степей урочища Каткова по экологическим условиям оказались более однородными как по структуре, так и по видовому составу. На этом ключевом участке наиболее полно выражены эолово-дефляционные формы рельефа, сообщества, вполне сформированные с доминированием типичных видов-псаммофитов с проективным покрытием травостоя до 20–30 % и насыщенностью до 7–9 экз. на пробных площадках. Обособленно выделяется верблюдково-леймусовое сообщество (см. табл. 1), сформированное в привершинной части песчаного вала (см. рис. 2), которое характеризует квазиклимаксовый статус ценоза. Это наиболее закрепленная и устойчивая стадия псаммофитной степи с проективным покрытием 30 %. В отличие от Каткова сообщества степей с урочища Безымянное показали широкий разброс показателей по экологическим градиентам, хотя в целом они заметно гумиднее по условиям местообитаний. Это и понятно, поскольку в данном урочище эолово-дефляционные процессы слабее выражены, их молодость проявляется и в том, что дефляционные валы и гряды на подветренных склонах юго-восточных экспозиций несут островки былых таежно-лесных сообществ, нередко с единичными взрослыми деревьями и очень слабым подростом.

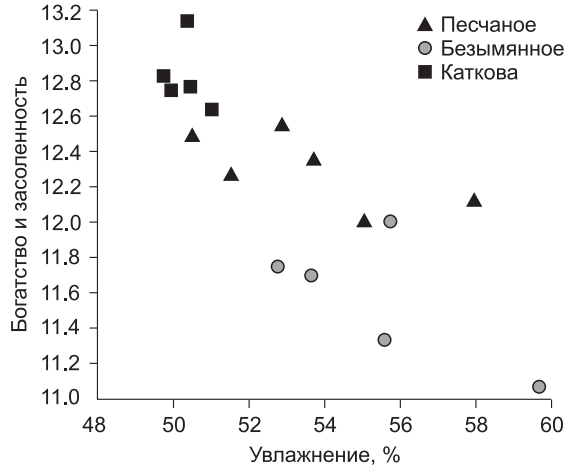


Рис. 5. Ординационная схема распределения описаний псаммостепей по фитоиндикационным статусам в осях двух эдафических факторов – богатства и увлажнения почв.

Среди песчаных степей урочища с особыми экологическими условиями выделяется бедноразнотравно-леймусовое сообщество, описанное на пологом скате берегового песчаного вала (см. табл. 2). Это естественно, так как данный ценоз представляет собой одну из первичных стадий псаммосукцессий, сообщество имеет очень низкое проективное покрытие (3–5 %) и приурочено к очень бедным по содержанию гумуса, однако, достаточно увлажненным почвам (см. рис. 5). И наконец, псаммогруппировки и сообщества песчаных степей с урочища Песчаное характеризуются некоторыми усредненными показателями по сравнению с отмеченными выше.

Таким образом, геоботанические исследования сообществ и комбинаций растительности песчаных урочищ байкальского побережья показали общие адаптивные особенности видов и слагаемых ими ценозов. Последние, организуясь в согласии с действиями ведущих экзогенных процессов в разнообразных эоловых формах рельефа, формируют различные фитокомбинации – комплексы, серии и сочетания. Ценофлоры изученных урочищ показали специфику каждого урочища и общие генетические особенности.

Авторы выражают благодарность А.А. Звереву и Л.В. Кривобокову за помощь и консультации при проведении экологического градиентного анализа.

ЛИТЕРАТУРА

Вика С., Овчинников Г.И., Снытко В.А., Щипек Т. Эоловые фации восточного побережья Байкала. Иркутск, 2002. 56 с.

Выдрина С.Н. Род Астрагал – *Astragalus* L. // Флора Сибири. Т. 9. *Fabaceae* (*Leguminosae*). Новосибирск, 1994. С. 20–73.

Зверев А.А. Информационные технологии в исследовании растительного покрова: Учеб. пособие. Томск, 2007. 304 с.

Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул; Кемерово, 2006. Вып. 12. С. 3–28.

Намзалов Б.Б. Эндемизм и реликтовые явления во флоре и растительности степных экосистем Байкальской Сибири // Биоразнообразие Байкальской Сибири. Новосибирск, 1999. С. 184–192.

Намзалов Б.Б., Овчинников Г.Н., Снытко В.А., Щипек Т. К характеристике растительности эоловых форм и дефляционных останцов Прибайкалья // Структура и функционирование экосистем Байкальского региона: Материалы региональной науч.-практ. конф. (Улан-Удэ, 24 окт. 2002 г.). Улан-Удэ, 2003. С. 132–134.

Нешатаев Ю.Н. О некоторых задачах и методах классификации растительности // Растительность России. СПб., 2001. № 1. С. 57–61.

Снытко В.А., Щипек Т. Опыт определения местных направлений ветров на восточном побережье озера Байкал // География и природ. ресурсы. 2006. Вып. 4. С. 46–48.

Флора Сибири. Новосибирск, 1987–1997. Т. 1–13.

Brzeg A., Wika S. An endemic psammophilous plant association *Astragalo olchonensis–Chamaerhodetum grandiflorae* ass. Nova from Olkhon Island on Lake Baikal and its syntaxonomic position // Polish Bot. J. 2001. V. 46 (2). P. 219–227.

Chytry M., Pesout P., Anenchonov O.A. Syntaxonomy of vegetation of Svjatoj Nos Peninsula, Lake Baikal. 1. Not Forest Communities // Folia Geobot. Phytotax. 1993. V. 28 (3). P. 337–383.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 109–114 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 581.192:582.394

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ В *MATTEUCCIA STRUTHIOPTERIS* (*ONOCLEACEAE*) В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА

Г.И. Высочина, Т.А. Кукушкина, Э.А. Ершова

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

Определено содержание биологически активных веществ (флавонолов, катехинов, танинов, каротиноидов, аскорбиновой кислоты, пектиновых веществ, сапонинов) в вайях страусника обыкновенного (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.), собранного в окрестностях г. Новосибирска в течение вегетационного периода. В проростках, используемых в пищу, по сравнению с взрослыми растениями, больше флавонолов, катехинов, танинов, пектиновых веществ, сапонинов и простых сахаров, однако меньше каротиноидов (провитамина А) и аскорбиновой кислоты (витамина С), пик содержания которых приходится на середину лета.

Ключевые слова: *Страусник обыкновенный, динамика, флавонолы, катехины, танины, каротиноиды, аскорбиновая кислота, пектиновые вещества, сапонины.*

DYNAMICS OF BIOLOGICALLY ACTIVE SUBSTANCES CONTENT IN *MATTEUCCIA STRUTHIOPTERIS* (*ONOCLEACEAE*) DURING THE VEGETATIVE PERIOD

G.I. Vysochina, T.A. Kukushkina, E.A. Ershova

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

The maintenance of biologically active substances (flavonols, catechins, tannins, carotinoids, ascorbic acid, pectin substances, saponins) in leaves of *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., collected in vicinities of Novosibirsk during the vegetative period is defined. In the sprouts used in food, in comparison with adult plants, it is more flavonols, catechins, tannins, pectin substances, saponins and simple sugars, however there are less carotinoids (provitamin A) and the ascorbic acid (vitamin C) which peak of the maintenance is established in the middle of summer.

Key words: *Matteuccia struthiopteris, dynamics, flavonols, catechins, tannins, carotinoids, ascorbic acid, pectin substances, saponins.*

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия повысился интерес к дикорастущим съедобным растениям как дополнительному резерву продуктов питания. Большинство съедобных дикоросов улучшает вкусовые качества пищи, обогащая ее микроэлементами, витаминами и другими физиологически активными веществами, имеет широкий спектр целебного действия и издавна используется в народной медицине. В нашей стране насчитывается более 200 видов пищевых растений, которые употребляют вместо овощей и зеленных культур (Кощеев, 1981; Берсон, 1991). В Сибири и на Дальнем Востоке большой популярностью пользуются папоротники – орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) и страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.), молодые вайи которых применяют как ценный пищевой продукт (Храпко, 2007). Очень большой спрос на папоротники в Японии, которая импортирует его из Китая, России, Кореи, Тайваня. Японская кухня располагает рецептами приготовления множества различных блюд из орляка и страусника. Особенно вкусным среди съедобных папоротников считается страусник, его можно употреблять в пищу не только в вареном, но и в свежем виде. Для приготовления блюд из его молодых вай достаточно пятиминутной обработки паром (Цапалова, 1991; Бакнина, 2007). В народной медицине страусник используется в качестве инсектицидного и противоглистного средства. Несмотря на широкое признание папоротников, научных данных об их пищевой ценности, достоинствах и недостатках немного, что препятствует реализации этого продукта в России (Цапалова, 1991; Храпко, 2007).

Цель настоящей работы – биохимическое исследование вай страусника обыкновенного в течение вегетационного периода.

© Г.И. Высочина, Т.А. Кукушкина, Э.А. Ершова, 2013

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования: *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. – страусник обыкновенный, черная сарана (сем. *Onocleaceae* – оноклеевые). Евразиатский вид, произрастает в пределах лесной зоны в сырых лесах, по влажным опушкам и каменистым россыпям, в зарослях прибрежных кустарников. Стерильные вайи страусника до 100 см длиной и 20 см шириной, продолговато-яйцевидные или продолговатые, к обоим концам суженные. Перья сидячие, продолговатые, до 35 пар и более. Пластинки спороносных вай бурые, кожистые, с цилиндрическими, косо вверх направленными перьями, до 70 см длиной и 7 см шириной. Сорусы расположены по всей нижней поверхности листа (Данилов, 1988).

Образцы страусника для биохимических исследований отбирали в окрестностях г. Новосибирска (Академгородок) на территории Центрального сибирского ботанического сада СО РАН во влажном березово-сосновом лесу в течение периода вегетации – с 31 мая по 4 октября 2010 г. в 10 сроков с интервалом в 2–4 дня в начале вегетации, позднее – более редко.

При определении содержания веществ (флавонолы, катехины, танины, каротиноиды, пектиновые вещества, сапонины, аскорбиновая кислота, сахара) использовали свежесобранное сырье, влажность которого определяли сразу же для пересчета полученных данных на массу абсолютно сухого сырья.

В работе использовали следующие методики.

Количественное определение **флавонолов** проводили по методике, основанной на методе В.В. Беликова и М.С. Шрайбера (1970), в котором использована реакция комплексообразования флавонолов с хлоридом алюминия. Точную навеску измельченного сырья (около 0.5 г) помещали в колбу объемом 100 мл и проводили исчерпывающую экстракцию 70%-м этиловым спиртом, контролируя полноту экстракции реакцией с 5%-м раствором NaOH. Далее в мерную пробирку вносили 0.1 мл экстракта, приливали 0.2 мл 2%-го раствора $AlCl_3$ в 96%-м этиловом спирте и доводили объем до 5 мл этанолом такой же концентрации. В контрольном варианте к 0.1 мл экстракта приливали 1–2 капли 30%-й уксусной кислоты и далее доводили объем до 5 мл. Растворы перемешивали, и через 40 мин измеряли оптическую плотность с хлоридом алюминия на спектрофотометре СФ-26 при 415 нм в кювете с толщиной слоя 1 см, используя для сравнения раствор с кислотой.

Суммарное содержание флавоноидов (в % от массы абсолютно сухого сырья) определяли как X (%) = $= Y \cdot V_1 V_2 \cdot 100 / M \cdot V_3 \cdot 10^6$, где Y – содержание флавоноидов в 1 мл испытываемого раствора, найденное по калибровочному графику, построенному по рутину, мкг; V_1 – объем экстракта, мл; V_2 – объем разведения, мл; V_3 – объем экстракта, взятый для анализа, мл; M – масса абсолютно сухого сырья, г.

Сумму **каротиноидов** устанавливали в ацетоново-этанольном экстракте спектрофотометрическим методом при длине волны 450 и 550 нм (Кривенцов, 1982).

Катехины определяли спектрофотометрическим методом. В пробирки отбирали по 0.8 мл 80%-го спиртового экстракта, приливали 4 мл 1%-го раствора ванилина в концентрированной соляной кислоте, а в контрольные пробирки – 4 мл концентрированной соляной кислоты и доводили объемы до 5 мл. Через 5 мин появлялась розовая окраска в случае присутствия катехинов. Содержание катехинов в пробе вычисляли по калибровочной кривой, построенной по (±)-катехину "Sigma" (Кукушкина и др., 2003).

Содержание **танинов** (дубильных веществ) находили титрометрическим методом (Государственная фармакопея…, 1987). Точную навеску воздушно-сухого сырья (0.5–1 г) экстрагировали водой на кипящей водяной бане в течение 45 мин. 5–10 мл полученного экстракта оттитровывали 0.1 *н* раствором перманганата калия в стакане с 400 мл воды в присутствии индигокармина при постоянном перемешивании до золотисто-желтого цвета. Параллельно проводили контрольное титрование без исследуемого экстракта. 1 мл 0.1 *н* раствора перманганата калия эквивалентен 4.157 мг дубильных веществ в пересчете на танин.

Пектиновые вещества определяли карбазольным методом, основанным на получении специфического фиолетово-розового окрашивания уроновых кислот с карбазолом в сернокислой среде. Плотность окрашенных растворов измеряли на фотоэлектроколориметре (ФЭК-56М) при длине волны 535 нм в кювете с рабочей длиной 5 мм. Содержание пектиновых веществ рассчитывали по калибровочной кривой, построенной по галактуроновой кислоте (Ермаков и др., 1987).

Сапонины. Качественный анализ сапонинов проводили двумя способами. Первый способ заключается в следующем: в две пробирки с 5 мл 0.1 *н* раствора соляной кислоты и 5 мл 0.1 *н* раствора гидроксида натрия добавляли по 2–3 капли экстракта, исследуемого на наличие сапонинов, и сильно встряхивали. При обнаружении тритерпеновых сапонинов в обеих пробирках образуется пена, равная по объему и стойкости. Если сапонины стероидной группы, то в щелочной среде образуется пена, в несколько раз большая по объему и стойкости. По второму способу к 2 мл водного настоя прибавляли 1 мл 10%-го раствора азотнокислого натрия и 1 каплю концентрированной серной кислоты. При наличии сапонинов появляется кроваво-красное окрашивание.

При обнаружении сапонинов их содержание находили весовым методом. Около 2 г воздушно-сухого материала экстрагировали хлороформом в аппарате Сокслета до полного обесцвечивания для удаления

липидов и смол. Затем экстрагировали последовательно 50, 60, 96%-м этанолом, дважды каждой концентрацией, по 30 мин при 70 °С. Объединенный экстракт упаривали до 5 мл и прибавляли 7-кратный объем ацетона. Через 18 ч образовавшийся осадок отфильтровывали, высушивали при 70 °С, взвешивали и вычисляли содержание "сырого сапонина" (Киселева и др., 1991).

Для определения **сахаров** использовали метод А.С. Швецова и Э.Х. Лукьяненко, основанный на восстановлении феррицианида калия редуцирующими сахарами в щелочной среде до ферроцианида. Последний в присутствии желатина образует с сернокислым железом устойчивую синюю окраску, интенсивность которой измеряли на СФ-26 при длине волны 690 нм. Количество сахаров устанавливали по калибровочному графику, построенному по глюкозе (Ермаков и др., 1987).

Метод определения **аскорбиновой кислоты** основан на ее редуцирующих свойствах. Экстракты растений, содержащие аскорбиновую кислоту, восстанавливают раствор 2,6-дихлорфенолиндофенола, при этом синее окрашивание исчезает (реакция Тильманса).

Влажность определяли высушиванием пробы до постоянной массы при температуре +105 °С в термостате. Все биохимические показатели рассчитаны на массу абсолютно сухого сырья. За результат принимали среднее из трех параллельных определений по каждому показателю.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Молодые побеги страусника обыкновенного пригодны в пищу только на ранней стадии развития – до периода развертывания листовой пластинки, когда верхушка листа только возникает над почвой и улиткообразно свернута, а длина черешка не превышает 3 см. В этот период их влажность находится на уровне наиболее сочных зеленых овощей. По нашим данным, вайи страусника имеют самую высокую влажность в начале июня – 91.41 %. По мере роста содержание влаги постепенно снижается – до 78.06 % в конце августа и 67.49 % в начале октября. Среди съедобных папоротников страусник выделяется наиболее активным ферментным комплексом, в заготовительной стадии развития обладает высокими пищевыми достоинствами, не уступая по количеству основных питательных и биологически активных веществ большинству овощных культур. Среди съедобных папоротников выделяется содержанием белков (до 30 % от сухой массы), токоферола, рибофлавина и благоприятным соотношением пищевых волокон (Цапалова, Плотникова, 1982). Отмечено, что исходя из состава аминокислот, белки страусника более полноценны по сравнению с белками орляка, осмунды и грибов. По вкусу побеги страусника напоминают капусту. По количеству белков (33.0 %) они также сопоставимы с капустой. Сахаров в страуснике – 10.6 % (Цапалова, 1991).

По нашим данным в молодых вайях содержится до 17.00 % сахаров, т. е. достаточно большое количество (см. таблицу). В течение недели происходит резкий спад количества сахаров – до 7.19 %, затем некоторый подъем – до 12.49 % и стабилизация на уровне 11.00 % в течение последующего роста.

Большой интерес представляют полисахариды страусника, в связи с чем их активно изучают в Китае. В состав полисахаридов входят глюкоза, манноза, галактоза, ксилоза, арабиноза и сорбоза (Xiao et al., 2000). Установлено их защитное действие в опытах на мышах с синдромом системной волчанки, вызванным *Campylobacter jejuni* (Wang et al., 2010).

При исследовании сезонных изменений в содержании липидов установлено, что максимум их приходится на начало вегетации, далее количество липидов уменьшается. В полностью раскрывшихся листьях они исчезают совсем, а затем появляются вновь на поздних стадиях развития. Авторы связывают отме-

Содержание биологически активных веществ в вайях страусника *Matteuccia struthiopteris* в течение вегетационного периода (2010 г.)

Дата сбора	Флавонолы, %	Катехины, %	Танины, %	Каротиноиды, мг%	Пектины, %	Протопектины, %	Сапонины, %	Аскорбиновая к-та, мг%	Сахара, %
31.05	1.22	2.61	6.61	55.55	0.42	3.90	1.92	29.24	16.26
04.06	1.13	0.40	6.03	58.90	0.37	2.75	8.69	29.34	17.00
08.06	1.59	0.87	3. 38	52.66	0.36	4.65	6.15	19.26	15.95
11.06	3.87	0.74	1.71	154.64	0.40	3.21	4.82	41.77	7.19
16.06	0.84	1.44	3.13	155.55	0.15	4.79	8.09	47.05	9.83
23.06	0.28	0.97	2.13	174.40	0.20	4.12	3.92	58.50	12.49
02.07	0.28	0.74	3.58	207.77	0.07	3.35	4.10	41.90	11.03
14.07	0.41	1.28	3.83	236.61	0.23	5.07	2.70	54.43	11.98
31.08	1.05	1.79	2.96	128.67	0.46	6.35	7.03	22.74	11.49
04.10	Нет	Нет	2.34	3.67	0.30	1.71	0.50	18.21	10.95

ченные изменения со специфической ролью липидов в функционировании растительных мембран (Rozentsvet et al., 2001; Розенцвет и др., 2002).

Вторичные метаболиты страусника изучены слабо. В настоящее время проводится детальное исследование химических и токсикологических свойств страусника. В молодых вайях обнаружены астрагалин и алканы, жирные кислоты, стеролы и фенолокислоты (Сырчина и др., 1993). Из листьев выделен L-O-кафеоилхомосерил, соединение, способное улавливать свободные радикалы (Kimura et al., 2004). Изучен состав эфирного масла листьев. Обнаружено 103 летучих компонента, из них главными являются (E)-фитол (24.8 %), нонанал (15.1 %) и деканал (7.6 %), и два альдегида (Miyazawa et al., 2007). Впервые в фотосинтезирующих тканях листа страусника были обнаружены долихолы, полиизопреноидные спирты – 0.004 % от массы сырого сырья (Wojtas et al., 2005). Показано, что во время развития гаметофита и спорофита страусника происходит сдвиг синтеза кофейной и других коричных кислот в сторону образования флаванонов, флавонов, флавонолов и процианидинов, т. е. происходит переход от коричного к халконовому пути синтеза (Araki, Cooper-Driver, 1993). В молодых вайях обнаружен экдистерон – вещество, которое обладает адаптогенным и стимулирующим свойствами, проявляет анаболическую активность (Ревина, Гуреева, 1985).

Ученые изучают как надземную часть растений, так и корневища. Из корневищ выделены пиносильвин, маттеуцинол и его производные, рибофлавин, апигенин и другие вещества, некоторые впервые (Yang et al., 2004; Zhang et al., 2008).

В наших исследованиях фенольные соединения *M. struthiopteris* представлены флавонолами, катехинами и танинами. К середине июня содержание флавонолов составляет 3.87 %, затем постепенно их количество снижается до 0.28 % в начале июля. Некоторый подъем наблюдается к концу вегетации (см. таблицу).

Катехинов достаточно много в проростках – 2.61 %. Через 4 дня происходит резкое падение, а затем увеличение их содержания до 1.44 % к середине июня. Третий пик накопления катехинов зафиксирован в конце августа – 1.79 %.

Танинов в вайях *M. struthiopteris* немного. Прослеживается тенденция к снижению количества танинов в течение исследованных сроков. Считают, что дубильные вещества играют в растениях защитную роль, губительно действуя на насекомых. Кроме того, они формируют цвет, вкус и аромат потребляемого продукта (Цапалова, 1991).

Молодые папоротники могут быть источником витамина Р и натуральных антиоксидантов. Известно, что флавонолы, катехины и дубильные вещества обладают Р-витаминной и антиоксидантной активностью. Они укрепляют стенки кровеносных сосудов, активно действуют против инфекций, способствуют усвоению аскорбиновой кислоты (Бахтенко, Курапов, 2008). Витаминный комплекс папоротников представлен, кроме витамина Р, аскорбиновой кислотой и провитамином А (каротиноидами). Аскорбиновая кислота в сочетании с витамином Р оказывает положительное влияние на выработку иммунных тел, обеспечивает антиоксидантный эффект, предохраняя окисление гормона адреналина, участвует в образовании эритроцитов и функционировании лейкоцитов крови. Наиболее высокое содержание аскорбиновой кислоты в вайях *M. struthiopteris* отмечено для середины вегетационного периода. В образцах, собранных 23 июня, самый высокий показатель – 58.50 мг%. По данным И.Э. Цапаловой (1991), страусник превосходит орляк по содержанию α-токоферола, рибофлавина и витамина РР, но уступает по каротину. Каротиноиды попадают в организм человека и животных с пищей, где превращаются в витамин А (ретинол). По нашим данным, количество каротиноидов в вайях *M. struthiopteris* возрастает до середины июля – с 55.55 до 236.61 мг%, далее снижается (см. таблицу).

Пектиновые вещества (пектин и протопектин) очень важны для здоровья человека. Они осуществляют его детоксикацию, связывая и удаляя токсины, яды и, что особенно важно, радиоактивные изотопы. Содержание пектиновых веществ в *M. struthiopteris* высокое, причем основную долю в сумме веществ занимают протопектины, являющиеся резервом в образовании пектинов. В молодых листьях пектинов до 0.40 %, к началу июля происходит снижение до 0.07 % и далее, к концу августа, подъем до 0.46 %. Количество протопектинов к этому сроку также повышается. Таким образом, самое высокое содержание пектиновых веществ (сумма пектинов и протопектинов) приходится на начало июня (5.01 %) и конец августа (6.81 %) (см. таблицу).

В динамике накопления сапонинов отмечены три срока их наибольшего содержания – начало июня (8.69 %), середина июня (8.09 %) и конец августа (7.03 %). Известно, что сапонинсодержащие растения используются в медицине как бронхолегочные, мочегонные, общеукрепляющие и тонизирующие средства. Многие из них эффективны при заболеваниях сердечно-сосудистой системы, атеросклерозе, гипертонической болезни и злокачественных новообразованиях (Анисимов, Чирва, 1980).

В связи с увеличивающимся потребительским спросом на страусник появляется все больше работ, касающихся технологических параметров его заготовки и хранения. Примером тому может быть проведенное исследование по замораживанию и сушке сырья (Zhang et al., 2004) и по состоянию ферментов при хранении (Цапалова и др., 1993). Имеются сведения о технологии замораживания, возможностях использования страусника в жареном, маринованном виде, а также при производстве пива (Aderkas, 1984). Иссле-

дователи приходят к мнению, что страусник как пищевой продукт совершенно безопасен в употреблении (Печурина, Цапалова, 2005), тогда как орляк необходимо использовать с большой осторожностью. Причиной тому являются обнаруженные в нем токсические вещества, в том числе алкалоиды (Мартынюк, 1956) и цианогенные гликозиды (Cooper-Driver, 1976). Есть указания на то, что страусник ядовит для скота (Растительные ресурсы России…, 1996), однако в Норвегии его использовали в качестве корма для коз (Aderkas, 1984). Разрабатываются условия культуры тканей страусника (Thakur et al., 1998).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В вайях страусника обыкновенного *Matteuccia struthiopteris* содержится комплекс биологически активных веществ, состоящий из фенольных соединений (флавонолов, катехинов и танинов), каротиноидов, аскорбиновой кислоты, пектиновых веществ и сапонинов. Проростки страусника, используемые в пищу, отличаются достаточно высоким содержанием флавонолов (3.87 %), катехинов (2.61 %), танинов (6.61 %), пектиновых веществ (5.01 %), сапонинов (8.69 %) и простых сахаров (17.00 %). Каротиноидов (провитамина А) и аскорбиновой кислоты (витамина С) в проростках меньше, чем в листьях взрослых растений. В течение вегетационного периода происходит постепенное нарастание их количества – каротиноидов до 236.61 % (в середине июля), аскорбиновой кислоты до 58.50 % (в конце июня).

ЛИТЕРАТУРА

Анисимов М.М., Чирва В.Я. О биологической роли тритерпеновых гликозидов // Успехи современной биологии. 1980. Т. 6, № 3. С. 351–364.

Бакнина О.Н. Пищевые достоинства папоротника-орляка и побегов лопуха войлочного, произрастающих на Камчатке // Хранение и переработка сельхозсырья. 2007. № 10. С. 35–36.

Бахтенко Е.Ю., Курапов П.Б. Многообразие вторичных метаболитов высших растений: Учеб. пособие. Вологда, 2008. 266 с.

Беликов В.В., Шрайбер М.С. Методы анализа флавоноидных соединений // Фармация. 1970. № 1. С. 66–72.

Берсон Г.З. Дикорастущие съедобные растения. Л., 1991. 72 с.

Государственная фармакопея СССР. 11-е изд. Вып. 1. М., 1987. С. 286–287.

Данилов М.П. Семейство 7. *Onocleaceae* – оноклеевые. 2. *Matteuccia* Tod. – страусник. *M. struthiopteris* (L.) Tod. – страусник обыкновенный, черная сарана // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1. С. 52–54.

Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.И. Методы биохимического исследования растений. Л., 1987. 430 с.

Киселева А.В., Волхонская Т.А., Киселев В.Е. Биологически активные вещества лекарственных растений Южной Сибири. Новосибирск, 1991. 136 с.

Кощеев А.К. Дикорастущие съедобные растения в нашем питании. М., 1981. 256 с.

Кривенцов В.И. Методические рекомендации по анализу плодов на биохимический состав. Ялта, 1982. 22 с.

Кукушкина Т.А., Зыков А.А., Обухова Л.А. Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) как источник лекарственных средств // Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения. СПб., 2003. С. 64–69.

Мартынюк Д.Ф. Ядовитые растения Дальнего Востока. Благовещенск, 1956. 196 с.

Печурина Н.Н., Цапалова И.Э. Исследование соответствия папоротника страусника обыкновенного гигиеническим требованиям безопасности // Продукты питания и рациональное использование сырьевых ресурсов. Кемерово, 2005. Вып. 9. С. 83–85.

Растительные ресурсы России и сопредельных государств. Ч. 1. Семейства *Lycopodiaceae–Ephedraceae*; ч. II. Доп. к 1–7 томам. СПб., 1996. 571 с.

Ревина Т.А., Гуреева И.И. Содержание экдистерона в папоротниках горных районов Южной Сибири // Раст. ресурсы. 1985. Т. 21, № 1. С. 75–78.

Розенцвет О.А., Филин В.Р., Саксонов С.В., Мещеряков В.В. Сезонная динамика полярных липидов в листьях папоротников *Dryopteris filix-max* и *Matteuccia struthiopteris* // Биохимия. 2002. Т. 67, № 9. С. 1215–1221.

Сырчина А.И., Печурина Н.Н., Верещагин А.Л., Горшков А.Г., Цапалова И.Э., Семенов А.А. Химическое исследование *Matteuccia struthiopteris* // Химия природ. соединений. 1993. № 4. Р. 608–609.

Храпко О.В. Дальневосточные папоротники: возможности использования // Бюл. Ботанического сада. Института ДВО РАН. 2007. Вып. 1 (1). С. 81–87.

Цапалова И.Э. Съедобные папоротники и их рациональное использование. Новосибирск, 1991. 112 с.

Цапалова И.Э., Плотникова Т.В. Биохимический состав съедобных папоротников Сахалина // Раст. ресурсы. 1982. Т. 18, вып. 1. С. 76–79.

Цапалова И.Э., Плотникова Н.И., Печурина Н.Н. Изменение активности ферментов в молодых побегах папоротников при хранении // Сиб. биол. журн. 1993. Вып. 1. С. 68–69.

Aderkas von P. Economic history of ostrich fern *Matteuccia struthiopteris*, the edible fiddleheard // Econ. Botanica. 1984. V. 38, No. 1. P. 14–23.

Araki Y., Cooper-Driver G. Changes during gametophyte development in *Matteuccia struthiopteris* from the cinnamate to the chalcone synthase pathway // Phytochemistry. 1993. V. 34, No. 1. P. 83–84.

Cooper-Driver G. Chemotaxonomy and phytochemical ecology of bracken // Bot. J. Linn. Soc. 1976. V. 73, No. 1–3. P. 35–46.

Kimura T., Suzuki M., Takenaka M., Yamagishi K., Shinmoto H. L-O-Caffeoylhomo-serine from *Matteuccia struthiopteris* // Phytochemistry. 2004. V. 65, No. 4. P. 423–426.

Miyazawa M., Horiuchi E., Kawata J. Components of the essential oil from *Matteuccia struthiopteris* // J. Oleo Sci. 2007. V. 56, No. 9. P. 457–461.

Rozentsvet O.A., Saksonov S.V., Filin V.R., Dembitsky V.M. Seasonal changes of lipid content in the leaves of some ferns // Physiologia Plantarum. 2001. V. 113. P. 59–63.

Thakur R.C., Hosoi Y., Ishii K. Rapid *in vitro* propagation of *Matteuccia struthiopteris.* An edible fern // Plant Cell Reports. 1998. V. 18, No. 3–4. P. 203–208.

Wang Zh., Xie J.-Y., Xu H., Cheng X.-Q., Yue X.-L., Li H., Zhang Y.-Y., Lu Y., Chen D.-F. Effect of *Matteuccia struthiopteris* polysaccharides on systemic lupus erythematosus-like syndrome induced by Campylobacter jejuni in BALB/c mice // Yao xue xue bao = Acta pharmaceutica Sinica. 2010. V. 45, No. 6. P. 711–717.

Wojtas M., Bienkowski T., Zelman-Femiak M., Tateyama S., Sagami H., Chojnacki T., Danikiewicz W., Swiezewska E. Dolichols of the fern *Matteuccia struthiopteris* // Acta Biochim. Pol. 2005. V. 52, No. 1. P. 255–259.

Xiao Zh., Ma M., Chen Sh., Yao J. Analysis of polysaccharide in fiddlehead // Huaxue Shijie. 2000. V. 41, No. 12. P. 666–667.

Yang L., Wang M., Zhao Y., Tu Y. Studies on chemical constituents in rhizome of *Matteuccia struthiopteris* // Zhongguo Zhongyao Zazhi. 2004. V. 29, No. 7. P. 647–649.

Zhang D., Yang L., Fu M., Tu Y. Studies on chemical constituents of rhizome of *Matteuccia struthiopteris* // Zhongguo Zhongyao Zazhi. 2008. V. 33, No. 14. P. 1703–1705.

Zhang J.-y., Xie Ch.-y., Du F.-h., Wen L.-k. Analysis on physical and chemical characters of freeze-dried fiddlehead // Jilin Nongye Daxue Xuebao. 2004. V. 26, No. 6. P. 687–689.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 115–118 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 582.573.81:582.572.8

ЗАПАСНЫЕ ВЕЩЕСТВА В ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНАХ *ERYTHRONIUM SIBIRICUM* (*LILIACEAE*)

Л.Л. Седельникова, Т.А. Кукушкина

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

Представлены результаты количественного состава запасных веществ и некоторых групп соединений в вегетативных органах *Erythronium sibiricum* (Fischer et Meyer) Krylov. Показано накопление сахаров, крахмала, сапонинов, аскорбиновой кислоты, пектинов, протопектинов, катехинов, дубильных веществ в луковицах и листьях *E. sibiricum*. Исследования компонентного состава *E. sibiricum*, интродуцированного в лесостепную зону Западной Сибири, проведены впервые.

Ключевые слова: *Erythronium sibiricum, сахара, крахмал, сапонины, пектины, протопектины, катехины, аскорбиновая кислота, дубильные вещества, луковица, лист, Западная Сибирь.*

SPARE SUBSTANCES IN VEGETATIVE BODIES *ERYTHRONIUM SIBIRICUM* (*LILIACEAE*)

L.L. Sedelnikova, T.A. Kukushkina

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

The results of quantitative composition of spare substances and of the groups combinations in the vegetative organs of *Erythronium sibiricum* (Fischer et Meyer) Krylov. are represented. Dynamics of accumulation of sugars, starch, saponins, ascorbic acid, pectins, protopectins, catechins, tannins in bulbs and leaves *E. sibiricum* is showed. Researches of the component composition of *E. sibiricum* introduced in the forest-steppe area of West Siberia for the first time are conducted.

Key words: *Erythronium sibiricum, sugars, starch, saponins, pectins, protopectins, catechins, ascorbic acid, tanning matter, bulb, leave, West Siberia.*

ВВЕДЕНИЕ

Роль запасных веществ в устойчивости луковичных растений в процессе их жизнедеятельности существенна. Компонентный состав метаморфизированных побегов у декоративных геофитов изучен еще недостаточно. Выявление адаптивных возможностей растений природной флоры Сибири особенно актуально и связано с биохимическими процессами, в частности с накоплением запасных веществ в вегетативных органах. Среди них большой интерес представляет *Erythronium sibiricum* (Fischer et Meyer) Krylov (*Liliaceae*) – кандык сибирский, из рода *Erythronium* L. (Черепанов, 1995). В мире насчитывается 25 видов, большинство из них произрастает в Северной Америке, Юго-Западной Европе, на Кавказе, в Японии. На территории России и сопредельных государств отмечены четыре вида. *E. sibiricum* – эндемичный вид Алтае-Саянской горной страны и Монголии. Обитает в Западной и Восточной Сибири в кедровых, елово-пихтовых, березово-осиновых лесах, по опушкам, лугам и травянистым склонам гор и оврагов, во влажных местах, вблизи рек и озер, до субальпийского и альпийского пояса, мезофит. Наиболее распространен в Томской, Новосибирской, Кемеровской областях, на Алтае, в Красноярском крае, Хакасии, Туве, между 48–58° с.ш. и 80–97° в.д. (Седельникова, Астанкович, 1977). Это – перспективное ранневесеннее декоративное растение, медонос, луковицы имеют пищевую ценность и используются в народной медицине.

В Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН в лаборатории интродукции декоративных растений с середины 50-х годов прошлого века ботаник – интродуктор Л.П. Зубкус (1956, 1961, 1965) посвятила свою научную деятельность введению в культуру *E. sibiricum*. Это – короткокорневищно-луковичный геофит, характерной особенностью которого является эфемероидность, подснежный ритм развития, морозоустойчивость и высокая адаптационная возможность выживания в экстремальных условиях различных местообитаний.

Первые сведения о пищевых свойствах луковиц *E. sibiricum* и наличии в них крахмала, белка и глюкозы известны из монографии В.И. Верещагина и др.

© Л.Л. Седельникова, Т.А. Кукушкина, 2013

(1959). По данным работ (Клышев и др., 1978; Bate-Smith, 1968), в роде *Erythronium* отмечено содержание флавоноидов – кверцетина и кемпферола. Позднее в цветках *E. sibiricum* обнаружены изорамнетин и мирицетин, а также наличие антоцианов и фенилкарбоновых кислот (Астанкович, Минаева, 1976). В работах Л.П. Зубкус, Л.И. Астанкович (1972), Е.С. Лапиной (1972) установлено накопление общих форм азота и фосфора, хлорофилла "*a*" и "*b*" в вегетативных и генеративных органах. Однако литературные сведения по накоплению некоторых групп соединений в вегетативных органах *E. sibiricum* отсутствуют, это послужило основанием для выполнения работы.

Цель исследования – сравнить содержание метаболитов основных групп веществ в луковицах и листьях *E. sibiricum,* интродуцированного в условия лесостепной зоны Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проведена в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС) СО РАН в 2009–2011 гг. *E. sibiricum* интродуцирован в лесостепную климатическую провинцию юго-восточного района Приобского округа в окрестности пос. Кирово из естественного местообитания (Томская область, с. Бол. Протопопово). По гидротермическим условиям и запасам влаги 2009 г. был прохладный, избыточно увлажненный; 2010 г. – теплый, умеренно увлажненный; 2011 г. – слабозасушливый с ранней теплой весной.

Определяли количественный состав пектинов, катехинов, сахаров, крахмала, сапонинов, дубильных веществ и аскорбиновой кислоты. Использовали свежесобранное сырье (луковицы, листья). Пробы для анализа (навеска 5–10 г) брали в соответствии с фенофазами развития растений до наступления в условиях Новосибирска устойчивых морозов: май – массовое цветение (21.05; 19.05; 24.05); июль – летний покой (10.07; 23.07; 15.07), начало формирования зачаточных генеративных органов; сентябрь (25.09; 20.09; 24.09) – предзимье, окончание формирования зачаточных генеративных органов в 2009–2011 гг. соответственно (Седельникова, 2002). Пектиновые вещества определяли карбазольным методом, основанным на получении специфического фиолетово-розового окрашивания уроновых кислот с карбазолом в сернокислой среде. Плотность окрашенных растворов измеряли на ФЭК-56М при длине волны 535 нм в кювете с рабочей длиной 5 мм. Содержание пектиновых веществ установлено по калибровочной кривой, построенной по галактуроновой кислоте; сахара – по методу А.С. Швецова и Э.Х. Лукьяненко, основанному на восстановлении феррицианида калия редуцирующими сахарами в щелочной среде до ферроцианида, их количество – по калибровочному графику, выполненному по глюкозе (Ермаков и др., 1987). Количество катехинов определяли спектрофотометрическим методом, их содержание в пробе – по калибровочной кривой, построенной по (±)-катехину "Sigma" (Кукушкина и др., 2003). Крахмал находили методом кислотного гидролиза (Бородова и др., 1993); сапонины – весовым методом. При исследовании их содержания измельченные образцы экстрагировали хлороформом в аппарате Сокслета для извлечения липидов и смол, высушивали и вторично экстрагировали на водяной бане при 70 °С 30 минут последовательно 50, 60 и 96%-м этанолом. Объединенный экстракт упаривали до отсутствия запаха спирта и добавляли 7-кратный объем ацетона. Осадок через 18 ч отфильтровывали, высушивали при 70 °С и взвешивали (Киселева и др., 1991). Дубильные вещества определяли титрометрическим методом (Государственная фармакопея…, 1987). Все биохимические показатели, кроме аскорбиновой кислоты, рассчитаны на массу абсолютно сухого сырья. Определения проводили в трехкратной повторности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Определение запасных и биологически активных веществ в листьях *E. sibiricum* в период короткой весенней вегетации и массового цветения позволило установить наличие семи компонентов (табл. 1). За все годы наблюдений в них отмечено высокое содержание аскорбиновой кислоты – 64.7–134.0 мг%. Однако в избыточно увлажненный вегетационный период (2009 г.) ее количество было в 2 раза больше по сравнению с сухим периодом вегетации (2011 г.). Такую же зависимость содержания катехинов от погодных факторов наблюдали в листьях, где их количество возрастало в 10–30 раз в 2010–2011 гг. Показания сахаров были изменчивы по годам, так их не обнаружено во влажный 2009 г., в умеренно увлажненный 2010 г. – 25.1 %, а в слабозасушливый 2011 г. – 43.7 %. Состав сапонинов в листьях *E. sibiricum* варьировал по годам наблюдений. Отмечено, что в весенний период 2010–2011 гг. их содержание было в 8–10 раз больше по сравнению с прохладным избыточно увлажненным периодом вегетации 2009 г. Установлено, что среднее содержание флавонолов было стабильным – 2.1–2.6 %. Показания пектинов – 0.3–0.8 %, протопектинов – 3.4–4.6 %. Обнаружено, что в листьях пектинов в 1.5–2 раза меньше, чем протопектинов (см. табл. 1). Содержание крахмала в листьях *E. sibiricum* не отмечено, а их влажность была достаточно высокая за все годы наблюдений – 81.2–88.7 %.

Исследование запасных веществ в луковицах *E. sibiricum* в период массового цветения, летнего покоя и предзимья показало наличие семи компонентов:

Таблица 1

Содержание некоторых групп соединений (%) в листьях *E. sibiricum*

Показатель	2009 г.	2010 г.	2011 г.
Влажность	81.2	87.8	88.7
Аскорбиновая кислота, мг%	134.0	104.6	64.7
Сахара	–*	25.1	43.7
Флавонолы	2.6	2.5	2.1
Катехины	2.6	1.1	0.08
Пектины	0.29	0.81	0.81
Протопектины	4.82	3.36	4.6
Сапонины	1.15	9.87	13.3

* Прочерк означает отсутствие вещества.

Таблица 2

Сравнительные показатели содержания запасных веществ и некоторых групп соединений (%) в луковицах *E. sibiricum* в условиях Новосибирска за 2010–2011 гг.

Месяц	Пектины	Протопектины	Катехины	Сахара	Крахмал
2010 г.					
Май	0.65	5.54	1.72	11.42	32.99
Июль	0.46	14.47	0.11	7.63	37.78
Сентябрь	0.55	24.35	0.06	9.25	49.77
2011 г.					
Май	2.31	14.62	0.10	6.54	32.90
Июль	0.63	4.2	0.03	12.77	41.29
Сентябрь	1.55	4.18	0.04	3.53	44.75

сахаров, крахмала, пектинов, протопектинов, катехинов, сапонинов, аскорбиновой кислоты, пять из них представлены в табл. 2. В луковицах *E. sibiricum* наблюдали высокое содержание крахмала – от 32.99 до 49.77 % (2010 г.), от 32.90 до 44.75 % (2011 г.). Причем накопление в луковицах крахмала увеличивалось как в течение одного года вегетации, так и в разные вегетационные периоды. Количество сахаров в луковице в 2010 г. составляло 7.6–11.4 %, а в более сухой период 2011 г. их было в 2 раза меньше. Обнаружено, что их показатели были в 1.5–2 раза больше в весенний период, чем в предзимье, т. е. когда происходило интенсивное возобновление луковицы и начало формирования в ней зачатков генеративных органов следующего года вегетации. Увеличение содержания крахмала как нерастворимого полисахарида и сахара способствует ускорению метаболических процессов в тканях запасающих органов луковиц, что обусловливает их значительную морозоустойчивость и усиливает адаптационные возможности в период перезимовки. Накопление этих веществ обеспечивает жизненное состояние единственного зачаточного генеративного побега с одним цветком и двумя листьями, зимующих в почке возобновления у ежегоднозаменяющейся луковицы с туникатным типом строения чешуи.

Установлено, что в период цветения (май) содержание пектинов (0.65–2.31%) в луковицах *E. sibiricum* в 1.5–2 раза больше, чем осенью (сентябрь). Однако обнаружено, что количество протопектинов весной в 7–8 раз больше по сравнению с пектинами. Также отмечено, что в период цветения в течение трех лет наблюдений было самое высокое содержание катехинов (0.10–1.72%), несмотря на то, что их количественное изменение уменьшалось к предзимью в 2 раза. Относительно количественного соотношения сапонинов нами выявлено варьирование этого показателя по годам. Самое высокое содержание сырого сапонина (13.02–15.00 %) было весной во время цветения и летнем покое *E. sibiricum*, в 2011 и 2010 г. – 11.2 и 5.76 % соответственно (рис. 1). Их содержание понижалось в сентябре почти в 10–15 раз.

Количественные показатели аскорбиновой кислоты в луковицах *E. sibiricum* в мае были самыми высокими и соответствовали по годам наблюдений: 2009 г. – 42.07 мг%, 2010 г. – 16.5 мг%, 2011 г. – 21.06 мг% (рис. 2). Причем в период вегетации ее количество было стабильным, а к предзимью незначительно уменьшалось. Дубильных веществ и флавонолов в луковицах не обнаружено. Их влажность во все годы наблюдений имела самые высокие показатели в весенний период – 70.12–83.63 %.

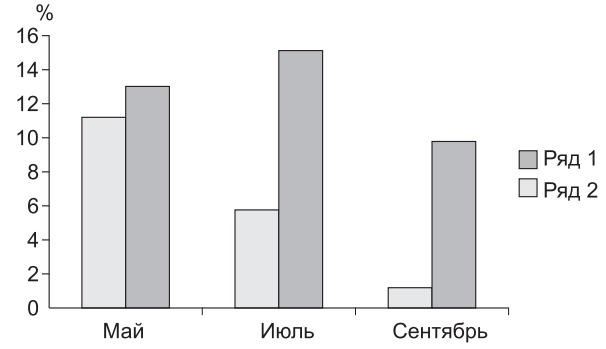


Рис. 1. Гистограмма распределения содержания сапонинов в луковицах *Erythronium sibiricum*.

Ряд 1 – 2010 г., ряд 2 – 2011 г.



Рис. 2. Содержание аскорбиновой кислоты в луковицах *Erythronium sibiricum* в мае.

Анализ результатов исследования распределения метаболитов в период сезонного развития в луковицах и листьях *E. sibiricum* позволил установить индивидуальные и общие закономерности их накопления. Обнаружено, что количественное содержание крахмала в луковицах *E. sibiricum* в течение трех вегетационных периодов увеличивалось с весны к предзимью, а сахара – понижалось. Для коротковегетирующего эфемероида с продолжительностью вегетации 1.5–2 мес. и цветением в I–II декадах мая характерно высокое содержание в листьях аскорбиновой кислоты и флавоноидов. Очевидно, высокая устойчивость и жизнеспособность ежегоднозаменяющейся многолетней луковицы *E. sibiricum*, которая функционирует как однолетняя и видоизмененный побег в течение годичного цикла развития, обеспечены за счет высокого содержания в ней крахмала, сахаров, аскорбиновой кислоты. Наличие таких компонентов, как пектинов, протопектинов, катехинов и сапонинов, способствует усилению активного энергетического обмена для сохранения зачаточных вегетативно-генеративных органов в период относительно летнего и зимнего покоя. По-видимому, вторичные метаболиты обеспечивают адаптационные возможности в течение морфогенеза луковиц и их выживание в крайне экстремальных условиях существования в летне-зимний период развития. Содержание крахмала, сахаров, аскорбиновой кислоты представляет основную пищевую ценность луковиц. Таким образом, морфобиохимические процессы, происходящие при формировании видоизмененных побегов, взаимосвязаны и проявляются на органообразовательном уровне.

ВЫВОДЫ

1. Листья и луковицы *E. sibiricum* содержат семь компонентов, из них шесть общих: сахара, аскорбиновая кислота, катехины, пектины, протопектины, сапонины; в луковицах не обнаружены флавонолы, в листьях – крахмал.

2. Высокое содержание крахмала (33–44.8 %), сахара (6.54–11.42 %), сапонинов (10.5–13 %), аскорбиновой кислоты (40–44 мг%) в луковицах весной, в период массового цветения *E. sibiricum*. К предзимью количество пектинов, катехинов, сапонинов понижается.

3. Накопление вторичных метаболитов в луковицах связано с сезонным ростом и развитием *E. sibiricum.*

ЛИТЕРАТУРА

Астанкович Л.И., Минаева В.Г. К изучению флавоноидов цветков кандыка сибирского *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey) Kryl. // Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, 1976. С. 168–171.

Бородова В.Я., Горенков Э.С., Клюева О.А., Малофеева Л.Н., Мегердичев Е.Я. Методические указания по химико-технологическому сортоиспытанию овощных, плодовых и ягодных культур для консервной промышленности. М., 1993. С. 64–65.

Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова А.И. Полезные растения Западной Сибири. М.; Л., 1959. 663 с.

Государственная фармакопея СССР. 11-е изд. Вып. 1. М., 1987. С. 286–287.

Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.А. Методы биохимического исследования растений. Л., 1987. 429 с.

Зубкус Л.П. Некоторые особенности роста и развития кандыка сибирского *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey) Kryl. в природе // Тр. Бот. сада ЗСФ АН СССР. 1956. Вып. 1. С. 33–38.

Зубкус Л.П. Декоративные растения // Растительные богатства Новосибирской области. Новосибирск, 1961. С. 161–162.

Зубкус Л.П. Дикорастущие травянистые растения Западной Сибири, пути их изучения и введения в культуру // Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока. Новосибирск, 1965. С. 359–364.

Зубкус Л.П., Астанкович Л.И. Формирование коробочки и динамика накопления азота и фосфора в отдельных органах кандыка сибирского // Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. Новосибирск, 1972. С. 188–194.

Киселева А.В., Волхонская Т.А., Киселев В.Е. Биологически активные вещества лекарственных растений Южной Сибири. Новосибирск, 1991. 135 с.

Клышев Л.К., Бандюкова В.А., Алюкина Л.С. Флавоноиды растений. Алма-Ата, 1978. 218 с.

Кукушкина Т.А., Зыков А.А., Обухова Л.А. Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) как источник лекарственных средств // Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения: Материалы VII Междунар. съезда. СПб., 2003. С. 64–69.

Лапина Е.С Декоративные качества и содержание хлорофилла в листьях кандыка сибирского // Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. Новосибирск, 1972. С. 194–198.

Седельникова Л.Л. Биоморфология геофитов в Западной Сибири. Новосибирск, 2002. 307 с.

Седельникова Л.Л., Астанкович Л.И. Ареал и местообитание *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. Новосибирск, 1977. С. 73–76.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Bate-Smith E.C. The phenolic constituents of plants and their taxonomic significansce // J. Linn. Soc. (Bot.). 1968. V. 60, No. 383. P. 325–329.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 119–128 **http://www.izdatgeo.ru**

УДК 57.086.83:502.75

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ

Т.И. Новикова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, Золотодолинская, 101, e-mail: tin27@mail.ru

Сохранение генетических ресурсов в коллекциях *in vitro* становится важнейшим вкладом биотехнологии в стратегии сохранения *ex situ*. В этой области используются различные биотехнологические подходы, включая методы культуры ткани, анализ ДНК-маркеров, протоколы криоконсервации, для сбора материала *in vitro*, микроразмножения и оценки регенерантов, хранения, документирования и обмена гермоплазмой.

Ключевые слова*: биотехнология, биоразнообразие растений, стратегии сохранения, технологии сохранения in vitro.*

USE OF BIOTHECHNOLOGICAL APPROACHES FOR THE CONSERVATION OF PLANT BIODIVERSITY

T.I. Novikova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: tin27@mail.ru

Conservation of plant genetic resources in *in vitro* collections is becoming an essential contribution of biotechnology in *ex situ* conservation strategies. A wide range of biotechnological approaches are utilized in this field including tissue culture techniques, DNA-markers analysis, cryopreservation protocols for *in vitro* collection of materials, micropropagation and characterization of regenerants, conservation, documentation and exchange of germplasm.

Key words: *biotechnology, plant biodiversity, conservation strategies, in vitro conservation technologies.*

ВВЕДЕНИЕ

В течение последних 20 лет, прошедших с момента вступления в силу Конвенции о биологическом разнообразии (КБР) (UNCED, 1992), мы являемся свидетелями столкновения двух противоположных тенденций. С одной стороны, разработаны стратегии устойчивого эколого-социально-экономического развития, имеются институты и организации, призванные реализовывать множество важнейших программных документов, включая, помимо КБР, Глобальную стратегию сохранения растений на 2011–2020 гг., Международную программу ботанических садов по охране растений (2000) и др. С другой стороны, масштаб и интенсивность вмешательства человечества в экосистемы приводят к существенной деградации и фрагментации природных местообитаний, что, наряду с глобальными изменениями климата, способствует резкой потери биологического разнообразия (Heywood, Iriondo, 2003). Существует мнение, что борьба за сохранение биоразнообразия может быть проиграна, так как факторы, приводящие к его деградации, более мощные, чем усилия, предпринимаемые для его защиты (Wood et al., 2000).

В настоящее время только 5 % видов сосудистых растений протестировано на полезность для человечества (ten Kate, Laird, 1999), многие же виды, возможно, потенциально являющиеся пищевыми, лекарственными или техническими, могут быть потеряны до выявления их полезных свойств. Еще в 1999 г. на XVI Международном ботаническом конгрессе отмечалось, что если не принять в ближайшее время решительных мер по сохранению видового разнообразия растений, то к середине XXI в. могут быть утрачены до 2/3 из 300 тыс. видов растений, произрастающих в настоящее время на Земле (Ревин, 2000).

Проблемы предотвращения разрушения природных местообитаний, восстановления численности видов, организации создания и управления заповедными территориями по-прежнему актуальны, однако решать их необходимо с учетом важности и срочности принимаемых мер, с расстановкой приоритетов и поиском новых подходов и инструментов для сохранения биоразнообразия (Heywood, Iriondo, 2003).

Одним из таких новых подходов является использование биотехнологий. В настоящее время мы располагаем широким набором инструментов, включая различные методы культивирования изолированных органов и тканей растений, методы молекулярной диагностики геномов, иммунологическую диа-

© Т.И. Новикова, 2013

гностику и протоколы сохранения видов, в том числе криоконсервацию. Эти методики позволяют на современном уровне проводить сбор, описание объектов, выявление инфекций, размножение, хранение, документирование и обмен генетическими ресурсами (Benson, 2002).

Важно отметить, что биотехнологические подходы к решению проблемы не ограничиваются только сохранением редких, исчезающих видов и полезных растений. Эффективная интеграция биотехнологии в программы сохранения биоразнообразия требует междисциплинарной кооперации с другими областями. Примером такой интеграции являются разработка целенаправленных, эффективных, экологических и экономически выгодных производств, контроль загрязнения природной среды с помощью биосенсоров, внедрение биотехнологий переработки отходов и их деградации с помощью бактерий и грибов до относительно безопасных продуктов, способствующих восстановлению нарушенных экосистем (Gavrilescu, 2010).

В настоящее время развивается новая междисциплинарная наука – биотехнология сохранения растений, основной задачей которой является дополнение существующих традиционных методов сохранения биоразнообразия *ex situ* и *in situ* современными биотехнологическими инструментами, обеспечивающими возможность устойчивого управления генетическими ресурсами (Benson, 2002). В предлагаемом обзоре кратко изложены и проанализированы основные технологии *in vitro*, используемые в биотехнологии сохранения растений, и определено их значение в стратегии сохранения биоразнообразия *ex situ.*

МЕТОДЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ *IN SITU* И *EX SITU*

Существуют две базовые стратегии для сохранения генетического разнообразия: *in situ* и *ex situ*. В статье 2 КБР приведены следующие определения этих подходов: сохранение *ex situ* означает поддержание компонентов биологического разнообразия вне естественных местообитаний, сохранение *in situ* – поддержание и восстановление жизнеспособных популяций и экосистем в естественных местообитаниях (UNCED, 1992). Очевидно фундаментальное различие между этими двумя стратегиями: сохранение *ex situ* включает изъятие интересующего нас таксона из мест обитания, перенос и хранение в коллекциях, в то время как сохранение *in situ* предполагает указание места произрастания и мониторинг растения на месте (Maxted et al., 1997).

Эти базовые стратегии сохранения подразделяются на специфические технологии (рис. 1). Сохранение *ex situ* включает хранение семян, полевой генбанк или "живые" коллекции, банки *in vitro*, хранение ДНК и пыльцы. Стратегия сохранения *in situ* – поддержание компонентов биологического разнообразия на особо охраняемых природных территориях (ООПТ): заповедниках, заказниках, национальных парках, памятниках природы, и сохранение агробиоразнообразия в условиях фермерских хозяйств (on farm) и на приусадебных участках. Последнее имеет важное значение для создания новых сортов сельскохозяйственных культур (Maxted et al., 2012). Международным институтом генетических ресурсов растений (IPGRI) издано специальное пособие для внедрения программы сохранения генетического разнообразия в условиях хозяйства (on farm) с целью вовлечения фермеров в национальные программы по сохранению биоразнообразия и селекции (Джарвис и др., 2002). Особое внимание уделяется сохранению *in situ* дикорастущих сородичей и родственных видов культивируемых сортов, отличающихся большой вариабельностью и служащих генетическим резервуаром для дальнейшей селекции (Dulloo et al., 2010).



Рис. 1. Стратегии сохранения биоразнообразия растений.

Каждая из стратегий имеет определенные преимущества и недостатки (Engels, Wood, 1999). Преимущества сохранения *ex situ* заключаются в возможности изучения биологии видов, ускоренного их использования в селекции, генетического контроля материала, несложного доступа к коллекции и относительной гарантии ее сохранности. Однако отделение генетического материала от его природного окружения в случае использования технологий *ex situ* останавливает эволюционные процессы, поэтому исследователи отмечают динамичную природу сохранения *in situ* и более статичную – *ex situ* (Engelmann, Engels, 2002).

Стратегии *in situ* позволяют сохранить как генетический материал, так и процессы, дающие начало разнообразию. Однако использование этого подхода является эффективным, если сохраняемые популяции содержат большое число особей. В случае же фрагментации местообитаний, сокращения числа особей в популяции происходит генетическая эрозия (Kramer, Havens, 2009). Исследователи отмечают сложность контроля за гермоплазмой в условиях *in situ*, проблематичность доступа к растениям, влияние природных факторов (наводнений, пожаров, засух), антропогенную нагрузку и др. (Engelmann, Engels, 2002).

В последнее время разрабатываются интегрированные технологии, сочетающие элементы сохранения *in situ* и *ex situ* (Burney D., Burney L., 2007; Volis, Blecher, 2010). Одна из таких технологий – *inter-situ* – предполагает реинтродукцию редких и исчезающих в естественные условия, где они произрастали ранее согласно палеоэкологическим данным, но были уничтожены в результате антропогенной нагрузки на популяции (Burney D., Burney L., 2007). Однако, несмотря на привлекательность и потенциальную пользу сохранения *inter-situ*, детальная методология подхода отсутствует (Husband, Campbell, 2004), что приводит к разнообразным трактовкам от сохранения "on farm" до реинтродукции и рекреации природных сообществ (Burney D., Burney L., 2007; Cochrane et al., 2007). Новая комплементарная *in situ–ex situ* стратегия, предлагаемая С. Волисом и М. Блечером, названа авторами "квази" *in situ* (Volis, Blecher, 2010). По замыслу авторов, предлагаемая стратегия должна служить мостиком, связывающим две базовые стратегии. Ими разработана детальная концептуальная схема, включающая пять важных этапов, от первичного анализа распределения редких видов в природе и репрезентативного взятия образцов до заключительного этапа мониторинга успешности их реинтродукции в подходящие природные условия. Стратегия "квази" *in situ* может быть особенно успешна для уязвимых и редких видов, подвергаемых быстрой деструкции в природных местообитаниях, представленных небольшим числом популяций и произрастающих на территориях вне заповедников, заказников или национальных парков. В отличие от "живых" коллекций, относящихся к технологиям *ex situ*, эта стратегия позволяет сохранять растения на менее ограниченных пространствах, в более подходящих природных условиях, в созданных самоподдерживающихся популяциях. К тому же затраты на поддержание коллекции невелики и касаются начальных этапов (Volis, Blecher, 2010).

ТЕХНОЛОГИИ *IN VITRO* КАК ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ОПЦИЯ В СТРАТЕГИИ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ *EX SITU*

Сохранение биоразнообразия растений *ex situ* в настоящее время является самым эффективным и распространенным методом благодаря деятельности ботанических садов (Андреев, Горбунов, 2003). В 148 странах мира на сегодня насчитывается более 1800 ботанических садов и дендриариев, в коллекциях которых представлены более 80 тыс. видов, что составляет почти одну треть от общего количества сосудистых растений. Помимо живых коллекций, около 10 % ботанических садов поддерживают коллекции семян и 2 % – коллекции *in vitro* (Engelmann, Engels, 2002).

Возможности сохранения биоразнообразия в коллекциях *ex situ* связаны с отдельными стадиями жизненного цикла растений (семена, споры, пыльца) и их природной адаптацией длительно поддерживать жизнеспособность (Heywood, Iriondo, 2003). Создание банков семян является одним из наиболее эффективных и широко распространенных методов хранения гермоплазмы, обусловленным его простотой, сравнительно низкой трудоемкостью и возможностью содержать большое количество образцов. До недавнего времени значительные усилия по созданию генбанков семян касались, в первую очередь сельскохозяйственных культур, включая злаки, бобовые и др. В итоге глобальных усилий в мировом масштабе было создано свыше 1300 генбанков, поддерживающих примерно 6.1 млн образцов (FAO, 1996). Так как большинство семян пищевых растений относятся к ортодоксальным, т. е. могут быть обезвожены до низкого содержания влаги (от 3 до 7 % в зависимости от вида), они успешно хранятся длительное время при низких температурах (–18 °C) или в условиях криоконсервации (Roberts, 1973; Engelmann, 2011). Однако существуют другие виды растений, в том числе редкие и исчезающие, для которых хранение семян проблематично. Некоторые из них не продуцируют семян или имеют стерильные семена, поэтому размножаются вегетативно. Другие формируют неортодоксальные или рекальцитратные семена, для которых обезвоживание до уровня, необходимого для хранения при низких температурах, невозможно (Roberts, 1973). Их хранят во влажных, теплых условиях ограниченное время. Существует большая группа растений, формирующих

семена "промежуточного" типа (Ellis et al., 1991), традиционным методом сохранения которых является создание полевых коллекций. Поскольку семена дикорастущих видов мало исследованы, их рекомендуют хранить при 4 °С и содержании влаги 7–8 %. Согласно стандартам, разработанным IPGRI, последовательность процедур при создании банка семян следующая: сбор, подготовка семян, сушка, упаковка, хранение, периодические испытания всхожести, регенерация семян, повторное хранение и документация на каждом этапе деятельности (FAO/IPGRI, 1994).

Несмотря на большие преимущества банков семян по сравнению с другими методами сохранения *ex situ*, следует отметить, что их содержание затратно из-за высоких расходов на электроэнергию для холодильных установок и на обслуживание (регулярное тестирование на всхожесть, регенерация семян и др.). К тому же существует риск полной или частичной потери коллекций при воздействии экстремальных факторов среды. Недавний пример: гибель почти половины банка семян в Японии из-за цунами в 2011 г. Как альтернатива в РФ рассматривается создание Федерального криобанка семян культурных, редких и исчезающих видов растений объемом более 100 тыс. сортообразцов, расположенного в толще многолетнемерзлых пород Якутии со стабильными температурами не выше –4 °С. По мнению ученых, затраты на хранение семян в таком криохранилище могут быть существенно снижены за счет оптимизации температурно-влажностных и газовых условий, отсутствия расходов на электроэнергию и др. (Кершенгольц и др., 2008).

Полевые генные банки или "живые" коллекции являются основной стратегией для охраны долгоживущих многолетников, рекальцинтратных и вегетативно размножающихся видов, особенно древесных. В некоторых случаях они служат единственным доступным вариантом для сохранения зародышевой плазмы (Ramsay et al., 2000). Поскольку "живые" коллекции создаются и поддерживаются главным образом в ботанических садах, где исследователи стараются сохранять множество декоративных, лекарственных, пищевых видов растений, они характеризуются высоким межвидовым генетическим разнообразием и низким внутривидовым (Engelmann, Engels, 2002). Полевые банки служат основой для проведения морфологических, биохимических, онтогенетических исследований дикорастущих и культурных растений, широко используются в просветительских и образовательных целях. Однако они чрезвычайно уязвимы из-за процессов случайного дрейфа генов, искусственного отбора и накопления мутаций, заражения патогенами и поражения насекомыми (Hamilton, 1994).

Некоторые редкие виды из-за их особых требований к условиям произрастания невозможно вырастить в условиях интродукции (Семенова, 2007). Кроме того, возможности обмена генофондом ограничены из-за риска передачи болезней. Создание и хранение гермоплазмы в полевых генных банках высоко затратны, требуют больших площадей, тщательного и своевременного ухода с использованием ручного труда (Withers, Engels, 1990).

Дополнительные коллекции *ex situ* – банки пыльцы и банки ДНК – вносят определенный вклад в сохранение биоразнообразия растений (см. рис. 1). Сохранение пыльцы может быть полезным для базовых коллекций видов, которые не продуцируют ортодоксальных семян. Сбор и хранение пыльцы чрезвычайно важны в селекционном процессе для проведения скрещиваний в определенное время, а также для контроля опыления. Однако при этом способе хранения могут быть потеряны некоторые цитоплазматические гены. Поскольку информация о параметрах хранения пыльцы дикорастущих видов фрагментарна, этот метод используют главным образом для некоторых дикорастущих сородичей сельскохозяйственных сортов, для лекарственных и древесных видов (Eberhart et al., 1991).

Создание сети банков ДНК (ДНК-банка-Net) в дополнение к другим коллекциям *ex situ* является сравнительно новым способом хранения генетических ресурсов в стабильном состоянии. Сохраняемые образцы ДНК идеальны для использования в двух целях (Frankel et al., 1998). Это прежде всего удобный экспериментальный материал, готовый для проведения исследований, например, в молекулярной филогенетике и систематике таксонов, для оценки биоразнообразия растений и введения новых генов в другие виды растений в селекционных целях и др. (Adams, 1997). В то же время это – своеобразная "капсула времени" для длительного и надежного хранения гермоплазмы, без затрат на регенерацию материала (Frankel et al., 1998). Однако использование дополнительной опции для сохранения редких и исчезающих видов невозможно, так как при хранении ДНК удается восстановить отдельные гены, а не геномы или целые растения, поэтому этот подход не может заменить другие технологии сохранения *ex situ* (банки семян, живые коллекции или коллекции *in vitro*) (Там же).

Возможность создания банка культур *in vitro* для длительного хранения генофонда растений является важнейшим достижением биотехнологии (Новикова и др., 2008; Новикова, Дорогина, 2010; Fay, 1992; Benson et al., 2000; Sarasan et al., 2006). В качестве объектов используются: редкие или исчезающие виды растений; рекальцитратные виды, имеющие проблемы с семенным или вегетативным размножением; элитные генотипы растений или растения, полученные с помощью генетической инженерии (Engelmann, 2011). Технологии *in vitro* позволяют одновременно достичь высокого уровня мультипликации растительного материала и освобождения от вирусных, бактериальных

и грибных заболеваний (Бутенко, 1999). Миниатюризация эксплантов значительно экономит рабочие пространства, затраты на труд для поддержания коллекций. Протоколы микроразмножения, разработанные для нескольких тысяч растений, включая редкие и исчезающие, служат основой для успешного введения в культуру, размножения и сохранения в банке культур *in vitro* новых образцов (Fay, 1992; George et al., 2008). Так, в коллекции Королевского ботанического сада (Кью, Великобритания) в банке *in vitro* поддерживается свыше 3 тыс. таксонов, большинство из которых редкие и исчезающие виды (Sarasan et al., 2006).

Согласно Е.Е. Бенсон, биотехнологические методы сохранения гермоплазмы должны быть интегрированы как дополнительная опция в существующие программы по сохранению биоразнообразия (Benson, 2002). На первом этапе оценивается необходимость сохранения того или иного таксона, срочность принимаемых мер. Далее выбирается подходящая технология для сохранения с учетом стоимости затрат. Например, если уже используется сохранение в банке семян, то замена на технологии сохранения *in vitro* нецелесообразна. Биотехнологические подходы не должны вытеснять успешно работающие традиционные технологии. Если выбранный таксон относится к объектам биотехнологии (см. выше), то оценивается пригодность того или иного подхода для его сохранения, стоимость затрат, наличие опыта, необходимость долговременного хранения. Разработка эффективных протоколов размножения и сохранения таксонов позволяет включать эти технологии в программы сохранения *ex situ* на регулярной основе. Далее рассматривается возможность расширения сферы применения разработанных методов к другим видам, сортам, гибридам и пр. Регулярно проводится оценка эффективности биотехнологического подхода по сравнению с другими методами сохранения *ex situ* и *in situ* (Benson, 2002).

Хотя главным в понятии сохранения гермоплазмы с помощью методов культуры ткани является “хранение”, но это целый процесс, включающий ряд технологий: сбор материала с использованием методов *in vitro*, разработку методов микроразмножения, оценку генетической “чистоты” полученных регенерантов, поддержание клонов в условиях замедленного роста или криоконсервации (Withers, 1995).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕХНОЛОГИЙ *IN VITRO* ДЛЯ СБОРА ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ РЕДКИХ ВИДОВ И ВВЕДЕНИЯ В КУЛЬТУРУ

Сбор растительного материала является первым шагом в получении растительной зародышевой плазмы растений (рис. 2). Технологии *in vitro* могут существенно увеличить эффективность сбора за счет специальных приемов инициации культуры ткани в полевых условиях (Pence, 2005). Поскольку в некоторых случаях в природных местообитаниях сохранилось лишь несколько особей редких видов, то сбор материала *in vitro* может быть менее инвазивным, чем изъятие целых растений из природных местообитаний. Кроме того, этот прием является эффективным для сбора большого количества образцов, когда семена или не созрели на момент экспедиции, или имеют нарушения в развитии (Reed et al., 2011). В теории, благодаря тотипотентности растительных клеток, почти все клетки растений способны дать начало целому ор-



Рис. 2. Включение технологий *in vitro* в сохранение биоразнообразия *ex situ* (по L.A. Withers, 1995, с модификациями).

ганизму под влиянием благоприятных факторов. Поэтому в качестве исходного материала для введения в культуру ткани могут быть использованы зиготические эмбриоиды или вегетативные части растений, такие как почки, побеги, луковицы, листья и др. (Engelmann, 2011).

Сложности сбора материала *in vitro* связаны с тем, что работы проводятся в полевых условиях и растительные объекты неизбежно подвергаются заражению воздушной инфекцией. Освобождение от бактериальной и грибной инфекций является критическим фактором, влияющим на успешность этой технологии (Pence, Sandoval, 2002). Известно, что бактерии и грибы быстро развиваются как сапрофиты в культуральной среде, и поскольку их пищевые потребности в основном те же, что и у растений, то они конкурируют с растениями за питание, продуцируя фитотоксины, губительно действующие на растительные ткани и их рост. Разные факторы влияют на уровень контаминации – возраст ткани (более зрелые ткани обычно наиболее заражены, чем молодые), локализация тканей (над или под землей) и загрязненность окружающей среды. Поверхностная стерилизация является первым шагом для получения асептических культур, который должен быть сделан на месте сбора или в лаборатории после того, как образец ткани помещен в среду для транспортировки. Для предотвращения бактериального или грибного заражения в среду должны быть введены антибиотики и фунгициды. Список используемых препаратов приведен в обзоре В.С. Пенса и Д.А. Сандовал (Pence, Sandoval, 2002). Однако следует учесть, что более предпочтительны короткие обработки антибиотиками (10 дней), чем длительное их применение при постоянном внесении в среды выращивания (Reed et al., 1995). Загрязнение грибной инфекцией преодолевается с помощью фунгицидов или при использовании сред с высоким осмотическим давлением (Obeidy, Smith, 1990).

Успех введения в культуру *in vitro* во многом зависит от выбора подходящего экспланта и его размеров, от эффективности стерилизации и последующего удаления стерилизующих веществ, от подбора питательных сред. Не менее важны физические факторы – свет, температура и влажность (Withers, 2002). Для успешного старта необходим поиск в литературе протоколов введения в культуру родственных видов, так как количество исходного материала редких растений, как правило, ограниченно. Следует учитывать, что редкие и исчезающие виды могут иметь особые потребности в компонентах сред, поэтому необходима их модификация (Sarasan et al., 2006).

Нередко барьером для успешной инициации культур является побурение тканей первичных эксплантов и сред за счет экссудации фенольных соединений из поверхности срезов. Для решения этой проблемы в состав сред вводят активированный уголь, поливинилпирролидон (ПВП), проводят предобработки эксплантов растворами антиоксидантов (аскорбиной кислотой, цистеином, нитратом серебра) или увеличивают частоту субкультивирования (Benson et al., 2000; Panaia et al., 2000).

Одним из ключевых моментов является использование растительного материала, идентифицированного специалистами-ботаниками. В паспортные данные необходимо внести информацию о месте сбора, включающую координаты GPS, фотографии зоны распространения и максимальные сведения о естественной среде (Reed et al., 2005). При возможности образцы должны быть взяты из разных природных популяций в количестве, достаточном для дальнейшей разработки протоколов сохранения *in vitro* (Ветчинкина и др., 2012). Паспортные данные образцов необходимы для формирования единого банка данных коллекций культур *in vitro*, что позволит не только использовать полученные клоны для пополнения "живых" коллекций, но и включать их в программы международного обмена (см. рис. 2).

СПЕЦИФИКА БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ ИНСТРУМЕНТОВ РАЗМНОЖЕНИЯ

Следующий этап после успешной инициации культур *in vitro* – это индукция побегообразования и собственно размножение. Для некоторых редких видов, особенно это касается древесных, трудно сразу добиться максимального роста и размножения в культуре ткани. Для оптимизации стадии размножения используют различные питательные среды, подбирают концентрации и комбинации регуляторов роста, вводят в состав сред добавки. Культуры могут поддерживаться на агаризованных или в жидких питательных средах, в варьирующих условиях, зависящих от потребностей конкретных генотипов растений (Sarasan et al., 2006).

Поскольку целью использования биотехнологий для редких или элитных генотипов является сохранение гермоплазмы и поддержание ее в стабильном состоянии, то после успешной инициации культур *in vitro* выбираются определенные методы микроразмножения, минимизирующие риск сомаклональных вариаций (Engelmann, 2011). К числу таких технологий относится прежде всего метод активации уже существующих в растении меристем (апекса стебля, пазушных почек), который в отличие от других типов микроразмножения считается надежным в плане генетической стабильности полученных регенерантов (Rani, Raina, 2000). Однако иногда микроклоны, полученые путем регенерации из апикальных или пазушных меристем, не идентичны материнским растениям. Это может быть связано с использованием регуляторов роста, особенно синтетических, других компо-

нентов питательных сред или длительным субкультивированием (Martin et al., 2006). К тому же для многих редких видов используются технологии регенерации через стадию каллусообразования (Sarasan et al., 2006). Морфогистологические исследования позволяют выявить пути морфогенеза в культуре *in vitro* (George et al., 2008). Обязательный этап работ по сохранению видов включает проверку генетической "чистоты" полученных регенерантов с помощью анализа фенотипов, проточной цитометрии, изоферментных систем или молекулярных маркеров (RAPD, ISSR и др.) (Devarumath et al., 2002; Sarasan et al., 2006; Bhatia et al., 2011).

Метод микроразмножения через апикальные меристемы многие годы используется для элиминации вирусов, которые могут присутствовать в тканях без каких-либо симптомов и передаваться при массовом тиражировании (Faccioli, Marani, 1998). Технологии базируются на неравномерном распределении вирусов в молодых тканях апексов побегов, причем их концентрация значительно снижается в апикальной меристеме верхушки стебля, где клетки находятся в состоянии постоянного деления (Wang, Valkonen, 2009). Поскольку, по мнению Б.В.В. Граут (Grout, 1990), только конус нарастания побега и первый листовой примордий обычно свободны от вирусов, размеры изолируемой меристемы имеют решающее значение. Культивирование меристем в комбинации с термотерапией дает положительные результаты, необходимые для массового размножения безвирусного материала, что существенно упрощает международный обмен гермоплазмой редких, исчезающих и ресурсных видов растений (Engelmann, 2011).

ТЕХНОЛОГИИ ХРАНЕНИЯ КУЛЬТУР *IN VITRO*

Методические приемы, существующие на сегодня, делятся на две группы. Одна из этих групп основывается на хранении культур без нарушения процесса роста, тогда как вторая – на хранении либо при замедлении роста, либо при полной его остановке (криоконсервации) (см. рис. 2). Первый подход является достаточно затратным, так как связан с частым субкультивированием растительного материала.

Хранение в условиях замедленного роста позволяет поддерживать биологический материал от нескольких месяцев до 2–3 лет без субкультивирования в зависимости от используемой технологии и вида растения (Cruz-Cruz et al., 2013). Замедление роста обычно достигается за счет модификации сред или условий культивирования. Модификации сред включают разбавление минеральной основы, снижение содержания сахарозы, изменение концентраций или комбинаций регуляторов роста, добавление осмотически активных веществ (Engelmann, 2011). Из физических факторов культивирования снижают температуру в комбинации с уменьшением интенсивности освещения, а иногда культуры хранят в полной темноте. Температуру при среднесрочном хранении обычно поддерживают от 4 °C до комнатной температуры (Tassy et al., 2006). Однако для тропических видов, чувствительных к низким температурам, используют диапазон от 15 до 20 °C и даже выше, поэтому для их поддержания без частых субкультивирований требуются модификации химического состава сред (Paunescu, 2009). Также на эффективность хранения в условиях замедленного роста влияют тип эксплантов, их физиологическое состояние, объем культуральных сосудов и др. По окончании периода хранения культуры переносят на свежие среды, стимулируют их рост, а затем переводят в условия следующего цикла хранения (Engelmann, 2012).

Технологии хранения культур *in vitro* в условиях замедленного роста рутинно используются во многих лабораториях для увеличения интервалов между субкультивированиями, к тому же метод не требует дополнительного оборудования. Однако этот подход не решает главную проблему – высокую затратность технологий, к тому же возможен риск сомаклональных вариаций для некоторых видов (Blakesley et al., 1996).

Метод криоконсервации, позволяющий поддерживать живые клетки, ткани, культуры при ультранизких температурах (–196 °C), обеспечивает хранение биологических материалов в течение длительного времени, так как при температуре жидкого азота прекращаются метаболическая активность и деление клеток, поэтому в них не происходит генетических изменений. Кроме того, криоконсервация не требует больших помещений, образцы не подвергаются риску контаминации или ошибок оператора, что возможно при частых манипуляциях с растительным материалом (Engelmann, 2004).

На сегодня криоконсервация считается единственной приемлемой технологией для долговременного, надежного, низко затратного хранения различных категорий растительного материала, включая неортодоксальные семена, зиготические и соматические эмбриоиды, суспензионные клетки, каллусы, протопласты, гаметы и меристемы (Engelmann, 2011). Специфика растительных клеток (большие размеры, значительная вакуолизация, высокое содержание воды, пластичность метаболизма), генетическая вариабельность таксонов требуют различных технологических подходов, и протоколы для криоконсервации растительного материала не могут быть универсальными, как в случае животных тканей и клеток.

Во всех процессах криоконсервации удаление воды играет главную роль в предотвращении повреждения материала кристаллами льда и поддержании

жизнеспособности растительного материала при последующем оттаивании. Существуют два подхода к криоконсервации, которые различаются по физическим механизмам: классические процедуры криоконсервации, основанные на вызванном замораживанием обезвоживании, и флэш-замораживание (витрификация), которая включает обезвоживание материала до его охлаждения (Gonzalez-Arnao et al., 2008).

Классические подходы включают криоконсервацию с использованием различных криопротекторов в сочетании с предкультивированием на средах, содержащих маннит, сорбит или аминокислоты (пролин, аланин, серин, аспаргин). Метод включает медленное охлаждение (0.5–2.0 °C/мин) до определенной температуры перед заморозкой (обычно около –40 °C) и быстрое погружение образцов в жидкий азот, хранение, быстрое оттаивание и восстановление (Cruz-Cruz et al., 2013). Эти технологии используют для хранения недифференцированных каллусных или суспензионных клеток, апексов холодоустойчивых видов.

Второй подход, основанный на витрификации, включает дегидратацию образцов перед охлаждением путем воздействия высококонцентрированным криопротекторным раствором и/или путем воздушной сушки, что препятствует формированию в дальнейшем внутриклеточного льда. Витрификация – физический процесс, определяемый как переход жидкой фазы в аморфное стеклоподобное состояние (Fahy et al., 1984). При этом подходе процедура дегидратации за счет охлаждения, характерная для классического подхода, исключена, и процесс постепенного понижения температуры заменен на ультрабыстрое охлаждение подготовленных образцов. Протоколы, основанные на витрификации, постоянно улучшаются. Так, разработана технология инкапсуляции–дегидратации для продуцирования искусственных семян: экспланты инкапсулируют в альгинатные шарики, подрастив их в жидкой среде, обогащенной сахарозой в течение 1–7 дней, частично подсушивают в потоке воздуха в ламинаре или с помощью силикагеля и затем быстро погружают в жидкий азот. Этот подход дает стабильный положительный результат для долговременного хранения меристем многих видов (Gonzalez-Arnao et al., 2008), соматических зародышей хвойных (Engelmann 2011), ряда цитрусовых видов и сортов и др.

Оттаивание витрифицированной зародышевой плазмы после криоконсервации обычно выполняется в два этапа: первый медленный этап, как правило, при комнатной температуре, затем, для избежания появления льда, проводят быстрое согревание материала при температуре 45 °C (Benson et al., 2008). Для восстановления метаболической активности клеток и нормализации их водного баланса удаляют токсичные криопротекторы с помощью специальных растворов (Sakai et al., 1990). Поскольку процессы оттаивания и регидратации могут сопровождаться всплеском активных форм кислорода, вызывающих повреждение белков, липидов и нуклеиновых кислот, то используют специальные обработки катодной водой, растворами аскорбиновой кислоты, токоферола, обладающих высокой антиоксидантной активностью (Kaczmarczyk et al., 2012).

В настоящее время имеется большое количество публикаций в научных журналах, например, в Cryo-Letters, по криоконсервации меристематических и эмбриогенных тканей, спящих почек, протопластов и др., доказывающих перспективность подхода для сохранения генофонда многих редких и ресурсных видов растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование биотехнологических подходов для сохранения биоразнообразия генетических ресурсов растений не только развивается высокими темпами, но и имеет значительный потенциал на будущее. Успешность этих подходов обеспечивается эффективным применением технологий *in vitro* в процессах сбора материала, его освобождения от инфекций, введения в культуру и микроразмножения, проведения оценки генетической чистоты полученных регенерантов с помощью ДНК-маркеров и их хранения. Несомненный прогресс в настоящее время отмечается в области криоконсервации как способе долговременного хранения различных типов растительного материала (семян, меристем, эмбриоидов и др.).

В каждом случае при выборе стратегии сохранения *in vitro* конкретного таксона необходимо анализировать его биологические особенности, оценивать возможности используемых подходов и их затратность. Привлечение широкого спектра методов сохранения *ex situ* в ботанических садах, когда редкие и исчезающие таксоны сохраняются в дублирующих коллекциях (банке семян, живых коллекциях, банке культур *in vitro*), будет способствовать надежному сохранению генетических ресурсов.

Обмен информацией и материалом *in vitro* между биотехнологическими лабораториями ботанических садов и других исследовательских центров является важнейшим этапом успешной реализации программ по сохранению биоразнообразия растений.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Программы Президиума РАН № 30.3 "Сохранение редких и исчезающих видов растений Сибири ex situ".

ЛИТЕРАТУРА

Андреев Л.Н., Горбунов Ю.Н. Роль ботанических садов России в сохранении биологического разнообразия растений // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Материалы 3-й Междунар. науч. конф. СПб., 2003. С. 5–7.

Бутенко Р.Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнология на их основе. М., 1999. 160 с.

Ветчинкина Е.М., Ширнина И.В., Ширнин С.Ю., Молканова О.И. Сохранение редких видов растений в генетических коллекциях *in vitro* // Вестн. Балтийского фед. ун-та им. И. Канта. 2012. Вып. 7. С. 109–118.

Глобальная стратегия сохранения растений на 2011–2020 гг. URL: http://www.bgci.org/plants2020_ru/gspc-cbd/

Джарвис Д.И., Майер Л.Ю., Клемик Х. и др. Учебное пособие по *in situ* сохранению в условиях хозяйства IPGRI. Рим, 2002. 172 с.

Кершенгольц Б.М., Иванов Б.И., Десяткин Р.В. и др. Использование естественного холода многолетнемерзлых пород для длительного хранения генетических ресурсов // Вестн. ВОГиС. 2008. Т. 12, № 4. С. 524–533.

Международная программа ботанических садов по охране растений. М., 2000. 57 с.

Новикова Т.И., Набиева А.Ю., Полубоярова Т.В. Сохранение редких и полезных растений в коллекции Центрального сибирского ботанического сада // Вестн. ВОГиС. 2008. Т. 12, № 4. С. 564–572.

Новикова Т.И., Дорогина О.В. Сохранение редких и исчезающих видов флоры Сибири методами *ex situ* // Тр. Том. гос. ун-та. Сер. Биол. 2010. Т. 274. С. 276–278.

Ревин П. Речь на XVI Международном ботаническом конгрессе // Информ. бюл. Совета ботанических садов России и Отд-ния Междунар. совета по охране растений. 2000. Вып. 11. С. 38–47.

Семенова Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири. Новосибирск, 2007. 408 с.

Adams R.P. Conservation of DNA: DNA banking // Biotechnol. and Plant Genetic Resources Conservation and Use. Wallingford, 1997. P. 163–174.

Benson E.E. Plant Conservation Biotechnology. Taylor and Francis. 2002. 309 p.

Benson E.E. Cryopreservation of phytodiversity: a critical appraisal of theory and practice // Critical Rev. Plant Sci. 2008. V. 27. P. 141–219.

Benson E.E., Danaher J.E., Pimbley I.M. et al. *In vitro* micropropagation of *Primula scotica*: a rare Scotish plant // Biodiversity and Conservation. 2000. V. 9. P. 711–726.

Bhatia R., Singh K.P., Sharma T.R., Jhang T. Evaluation of the genetic fidelity of *in vitro*-propagated gerbera (*Gerbera jamesonii* Bolus) using DNA-based markers // Plant Cell Tissue and Organ Culture. 2011. V. 104. P. 131–135.

Blakesley D., Pask N., Henshaw G.G., Fay M.F. Biotechnology and the conservation of forest genetic resources: *In vitro* strategies and cryopreservation // Plant Growth Regul. 1996. V. 20. P. 11–16.

Burney D.A., Burney L.P. Paleoecology and "inter-situ" restoration on Kaua'i, Hawai'i // Front. Ecol. Environ. 2007. V. 5. P. 483–490.

Cochrane J.A., Crawford A.D., Monks L.T. The significance of *ex situ* seed conservation to reintroduction of threatened plants // Aust. J. Bot. 2007. V. 55. P. 356–361.

Convention on Biological Diversity/UNCED. Geneva, 1992. 34 p.

Cruz-Cruz C.A., González-Arnao M.T., Engelmann F. Biotechnology and Conservation of Plant Biodiversity // Resources. 2013. V. 2. P. 73–95.

Devarumath R., Nandy S., Rani V., Marimuthu S., Muraleedharan N., Raina S. RAPD, ISSR and RFLP fingerprints as useful markers to evaluate genetic integrity of micropropagated plants of three diploid and triploid elite tea clones representing *Camellia sinensis* (China type) and *C. assamica* ssp. *assamica* (Assam-India type) // Plant Cell Rep. 2002. V. 21. P. 166–173.

Dulloo M.E., Hunter D., Borelli T. Ex *situ* and *in situ* conservation of agricultural biodiversity: Major advances and research needs // Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj. 2010. V. 38. P. 123–135.

Eberhart S.A., Roos E.E., Towill L.E. Strategies for long-term management of germplasm collections // Genetics and conservation of rare plants. Oxford, 1991. P. 133–145.

Ellis R.H., Hong T.D., Roberts E.H. An intermediate category of seed storage behaviour? II. Effects of provenance, immaturity, and imbibition on desiccation-tolerance in coffee // J. Exp. Bot. 1991. V. 42. P. 653–657.

Engelmann F. Plant cryopreservation: Progress and prospects // In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 2004. V. 40. P. 427–433.

Engelmann F. Use of biotechnologies for the conservation of plant biodiversity // In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 2011. V. 47. P. 5–16.

Engelmann F. Germplasm Collection, Storage and Conservation // Plant Biotechnol. Agr. Oxford, 2012. P. 255–268.

Engelmann F., Engels J.M.M. Technologies and strategies for *ex situ* conservation // Managing Plant Genetic Diversity. Rome, 2002. P. 89–104.

Engels J.M.M., Wood D. Conservation of agrobiodiversity // Agrobiodiversity: Characterisation, Utilisation and Management. CAB. 1999. P. 355–386.

Faccioli V.C., Marani F. Virus Elimination by Meristem Tip Culture and Tip Micrografting // Plant Virus Disease Control. St. Paul, 1998. P. 346–380.

Fahy G.M., MacFarlane D.R., Angell C.A., Meryman H.T. Vitrification as an approach to Cryopreservation // Cryobiology. 1984. V. 21. P. 407–426.

FAO/IPGRI. Genebank standards. Food and Agriculture Organization of the United Nations/International Plant Genetic Resources Institute. Rome, 1994. 43 p.

FAO. State of the World's Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. 1996. 82 p.

Fay M.F. Conservation of rare and endangered plants using *in vitro* methods // In Vitro Cell Dev. Biol. 1992. V. 28. P. 1–4.

Frankel O.H., Brown A.H.D., Burdon J.J. The Conservation of Plant Biodiversity. Cambridge, 1998. 301 p.

Gavrilescu M. Environmental biotechnology: achivments, opportunities and challenges // Dynamic Biochem. Process Biotech. Mol. Biol. 2010. V. 4. P. 1–36.

George E.F., Hall M.A., De Klerk G.J. Plant Propogation by Tissue Culture. Heidelberg, 2008. V. 1. 358 p.

Gonzalez-Arnao M.T., Panta A., Roca W.M., Escobar R.H., Engelmann F. Development and large scale application of cryopreservation techniques for shoot and somatic embryo cultures of tropical crops // Plant Cell Tissue Organ. Culture. 2008. V. 92. P. 1–13.

Grout B.W.W. Meristem-Tip Culture for Propagation and Virus Elimination // Plant Cell Culture Protocols. Totowa, 1990. P. 115–125.

Hamilton M.B. *Ex situ* conservation of wild plant species: time to reassess the genetic assumptions and implications of seed banks // Conserv. Biol. 1994. V. 8. P. 39–49.

Heywood V.H., Iriondo J.M. Plant conservation: old problems, new perspectives // Biol. Conserv. 2003. V. 113. P. 321–335.

Husband B.C., Campbell L.G. Population responses to novel environments: implications for *ex situ* plant conservation // *Ex situ* plant conservation: supporting species survival in the wild. Washington, 2004. P. 231–266.

Kaczmarczyk A., Funnekotter B., Menon A., Ye Phang P., Al-Hanbali A., Bunn E., Mancera R.L. Current Issues in Plant Cryopreservation // Current Frontiers in Cryobiology. 2012. P. 417–438.

Kramer F.T., Havens K. Plant conservation genetics in changing world // Trends in Plant Science. 2009. V. 14. P. 599–607.

Martin K.P., Pachathundkandi S.K., Zhang C.L., Slater A. RAPD analysis of a variant of Banana (*Musa* sp.) cv. Grande Naine and its propagation via shoot culture // In Vitro Cell Dev. Biol. 2006. V. 42. P. 188–192.

Maxted N., Ford-Lloyd B.V., Hawkes J.G. Complementary conservation strategies // Plant genetic conservation: the *in situ* approach. London, 1997. P. 15–41.

Maxted N., Kell S., Ford-Lloyd B., Dulloo M.E., Toledo A. Toward the systematic conservation of global crop wild relative diversity // Crop Science. 2012. V. 52. P. 774–785.

Obeidy A.A., Smith M.A.L. Establishing axenic cultures from mature pecan embryo explants on media with low water availability // Plant Cell Rep. 1990. V. 9. P. 463–465.

Panaia M., Senaratna T., Bunn E., Dixon K.W., Sivasithamparam K. Micropropagation of the critically endangered Western Australian species, *Symonanthus bancroftii* (F. Muell.) L. Haegi (*Solanaceae*) // Plant Cell Tissue Organ. Cult. 2000.V. 63. P. 23–29.

Paunescu A. Biotechnology for endangered plant conservation: A critical overview // Rom. Biotech. Lett. 2009. V. 14. P. 4095–4103.

Pence V.C. *In vitro* collecting (IVC). I. The effect of collecting method and antimicrobial agents on contamination in temperate and tropical collections // In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 2005. V. 41. P. 324–332.

Pence V.C., Sandoval J.A. Controlling contamination during *in vitro* collecting // *In vitro* collecting techniques for germplasm conservation. Rome, 2002. P. 30–40.

Ramsay M.M., Jacskon A.D., Porley R.D. A Pilot Study for *ex situ* Conservation of UK Bryophytes // Proc. of Euro Gard 2000-II European Botanic Garden Congress. Richmond, 2000. P. 52–57.

Rani V., Raina S.N. Genetic fidelity of organized meristem derived micropropagated plants: A critical reappraisal // In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 2000. V. 36. P. 319–330.

Reed B.M., Buckley P.M., DeWilde T.N. Detection and eradication of endophytic bacteria from micropropagated mint plants // In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 1995. V. 31. P. 53–57.

Reed B.M., Engelmann F., Dulloo E., Engels J.M.M. Technical Guidelines for the Management of Field and *In Vitro* Germplasm Collections. Rome, 2005. 95 p.

Reed B.M., Sarasan V., Kane M., Bunn E., Pence V.C. Biodiversity conservation and conservation biotechnology tools // In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 2011. V. 47. P. 1–4.

Roberts E.H. Predicting the storage life of seeds // Seed Sci. and Technol. 1973. V. 1. P. 499–514.

Sakai A., Kobayashi S., Oiyama I. Cryopreservation of nucellar cells of navel orange (*Citrus sinensis* Osb. var. *Brasiliensis* Tanaka) by vitrification // Plant Cell Rep. 1990. V. 9. P. 30–33.

Sahijram L., Rajasekharan P.E. Tissue Culture Strategies Applicable to *in vitro* Conservation of Tropical Fruit Crops // Tropical Fruits in Asia: Conservation and Use. Rome, 1996. P. 113–119.

Sarasan V., Cripps R., Ramsay M.M., Atherton C., McMichen M., Prendergast G., Rowntree J.K. Conservation *in vitro* of threatened plants-Progress in the past decade // In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 2006. V. 42. P. 206–214.

Tassy C., Feuillet C., Barret P. A method for the medium-term storage of plant tissue samples at room temperature and successive cycles of DNA extraction // Plant Mol. Biol. Rep. 2006. V. 24. P. 247–248.

ten Kate K., Laird S.A. The commercial use of biodiversity: Access to Genetic Resources and Benefit-Sharing. London: Earthscan, 1999. 398 p.

Volis S., Blecher M. Quasi *in situ*: A bridge between *ex situ* and *in situ* conservation of plants // Biodiv. Conser. 2010. V. 19. P. 2441–2454.

Wang Q.C., Valkonen J.P.T. Cryotherapy of shoot tips: Novel pathogen eradication method // Trends Plant Sci. 2009. V. 14. P. 199–122.

Withers L.A. Collecting *in vitro* for Genetic Resources Conservation // Coll. Plant Gen. Diversity. Wallingford, 1995. P. 511–515.

Withers L.A. *In vitro* Collecting-Concept and Background // *In vitro* Collecting Techniques for Germplasm Conservation. Rome, 2002. P. 16–25.

Withers L.A., Engels J.M.M. The test tube genebank – a safe alternative to field conservation // IBPGR Newsl. For Asia and the Pacific. 1990. V. 3. P. 1–2.

Wood A., Stedman-Edwards P., Mang J. The Root Causes of Biodiversity Loss. London, 2000. 304 p.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 129–136 **http://www.izdatgeo.ru**

ИСТОРИЯ БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 57(091) + 575

ИСТОРИЯ КАРИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ СО РАН (1946–2012 гг.)

А.А. Красников

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

THE HISTORY OF THE KARYOLOGICAL STUDIES IN CENTRAL SIBERIAN BOTANICAL GARDEN, SB RAS (1946–2012)

A.A. Krasnikov

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

Историю кариологических исследований в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (далее ЦСБС) можно условно разделить на три периода. Первый – с 1946 г. (даты основания Ботанического сада) и до начала 70-х годов прошлого века. Работ в это время вышло крайне мало. Этому есть объяснения: первое – отсутствие необходимых специалистов; второе – именно на данный период пришлись гонения на генетику и цитологию.

Кариологические (цитологические) исследования в ЦСБС стали развиваться в начале 60-х годов. Начало этому положила серия статей Е.Я. Мирошниченко по изучению цитологических особенностей перспективных для введения в культуру видов рода Мятлик – *Poa* L. [17, 83–95]. Специфика Ботанического сада в значительной степени повлияла на выбор объектов для изучения, в основном это были хозяйственно ценные и перспективные для введения в культуру виды, такие как щавель тяньшанский – *Rumex tianschanicus* Losinsk. [109], медуница мягчайшая – *Pulmonaria mollissima* A. Kern. [132], ветреница голубая – *Anemone caerulea* DC. [133], декоративные растения из природной флоры [59].

В середине 60-х годов выходит первая работа В.Т. Бакулина по изучению тополей – *Populus* L. [4], серия статей которого [5–8, 10] позже оформится в ряд монографий [9, 11–13].

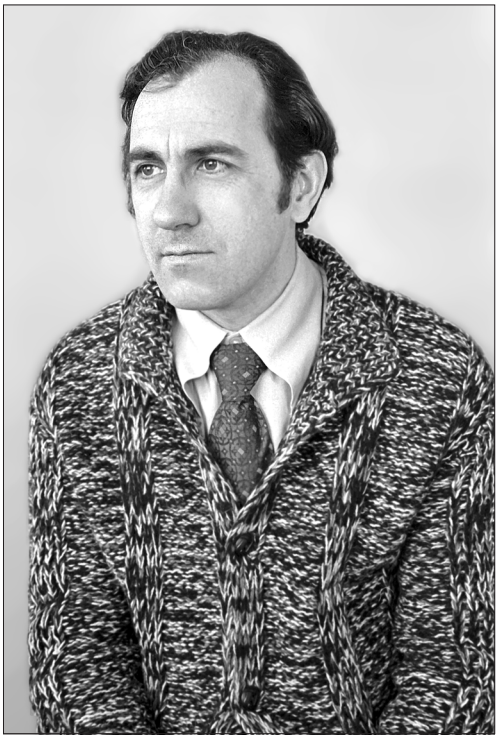
Совместно с сотрудниками Сибирского ботанического сада при Томском государственном университете (г. Томск) изучаются дикорастущие астрагалы и остролодочники [24].

Второй период – с начала 1970-х по 1984 г. – связан с переходом в ЦСБС из Института цитологии и генетики СО АН СССР к.с.-х.н. Т.С. Ростовцевой (январь 1969 г.) по приглашению первого директора К.А. Соболевской. История непростого периода жизни и перехода описана Татьяной Степановной в ее исповеди-монографии “Путь в науку или называя фамилии. Воспоминания” (Коломна, 2002. 77 с.).



Т.С. Ростовцева (1980 г.)
Фото О.Г. Крюгера

© А.А. Красников, 2013



Р.Е. Крогулевич (1981 г.)
Фото О.Г. Крюгера

В 1970 г. в "Докладах Академии наук СССР" выходит первая статья Т.С. Ростовцевой по изучению чисел хромосом представителей семейства *Apiaceae* – видов рода *Peucedanum* L. [110], которая была представлена в журнал академиком Н.П. Дубининым.

С этого времени началось планомерное кариологическое изучение дикорастущей флоры, в основном южных районов Сибири – Алтайского края (в границах до 1992 г.), Тувы, Хакасии, Якутии [55, 60, 61, 117, 121, 123, 128–130, 134], и представителей отдельных семейств: *Apiaceae* [111–113, 116, 118, 122, 124, 130], *Asteraceae* [62, 114, 119, 125, 126, 130], *Fabaceae* [105, 106], *Ranunculaceae* [3, 115, 120, 127, 130, 131].

Кариологические данные использовались и при описании новых видов и уточнении границ таксонов [56, 62, 156, 157], несколько работ посвящено роли полиплоидии в генезисе флоры [57, 58].

Большую помощь в работе Т.С. Ростовцевой оказывали лаборанты Л.М. Тарасевич, Т.Б. Ануфриенко, С.А. Красникова (Лигус), О.А. Долгова (Яурова).

Перед выходом на заслуженный отдых Т.С. Ростовцева совместно с Р.Е. Крогулевичем составили и издали справочник "Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока" [63]. В нем приведены числа хромосом 2240 видов, а также указаны географические пункты сбора исследованных образцов. Ранее в такого рода изданиях такие данные отсутствовали и здесь они приведены *впервые*, что особенно важно при проведении цитогеографического анализа видов, родов и семейств.

Р.Е. Крогулевич, работая в Сибирском институте физиологии и биохимии растений СО АН СССР (г. Иркутск), опубликовал несколько крупных работ по числам хромосом растений и роли полиплоидии во флоре Восточной Сибири*, но перейдя в ЦСБС (1979 г.), сменил направление научной деятельности.

После того, как Т.С. Ростовцева и Р.Е. Крогулевич отошли от научной деятельности, кариологические исследования в ЦСБС продолжили их ученики и последователи. Третий период – середина 80-х годов XX в. и по настоящее время.

В сентябре 1989 г. на базе ЦСБС проведено II совещание по кариологии растений, которое привлекло широкий круг ботаников и специалистов родственных наук. Обсуждались вопросы кариологического анализа флоры, цитогеографии, эволюции, кариотаксономического изучения отдельных таксонов. Большое внимание уделено изучению культурных растений. Издан сборник тезисов [1], включающий 64 статьи, из которых 7 работ представлены сотрудниками ЦСБС [25, 28, 34, 139, 140, 149, 150].

На совещании было принято решение о выпуске информационных материалов "Проблемы кариологии растений в СССР", составители первого выпуска – А.А. Красников и Н.В. Фризен [107]. Два последующих выпуска вышли под другим названием – "Проблемы кариологии, кариосистематики и молекулярной систематики растений", их подготовил А.А. Красников [39,108].

Затем по уже сложившейся традиции работы были продолжены по следующим направлениям: кариологическое исследование дикорастущей флоры Сибири [34, 35, 45, 50–52] и представителей отдельных семейств, родов и видов – *Alliaceae* [26, 30, 143–149, 151], *Apiaceae* [49], *Asteraceae* [29, 31, 32, 36–38, 40, 43, 44, 46–48, 53, 104, 135, 168], *Brassicaceae* [163], *Chenopodiaceae* [46, 65–81, 165, 170–173], *Fabaceae* [97–103, 158, 159, 163, 167], *Iridaceae* [22, 23, 42], *Juncaceae* [27, 28], *Liliaceae* [96], *Poaceae* [2, 103, 141, 169], *Polemoniaceae* [41], *Ranunculaceae* [49, 54, 150, 152, 162, 164], *Rosaceae* [14–16, 142], *Vacciniaceae* [82, 166], *Violaceae* [169].

---

* 1. Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971. С. 115–214.

2. Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 217–235.

3. Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских альп (Восточный Саян) // Изв. СО РАН СССР. Сер. биол. наук. 1976. № 15, вып. 3. С. 46–52.

4. Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна // Флора Прибайкалья. Новосибирск, 1978. С. 19–48.

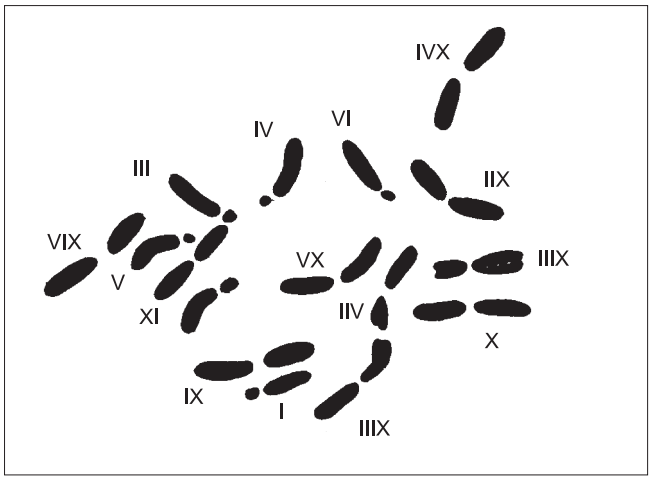
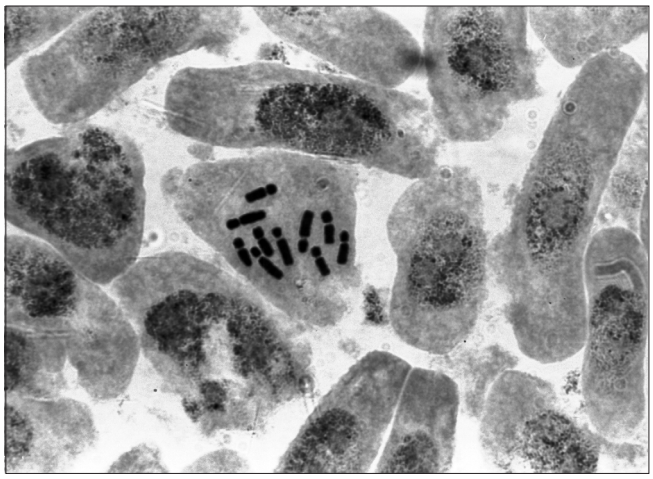


Рисунок метафазной пластинки *Pulsatilla turczaninovii* (2*n* = 16), выполненный при помощи рисовального аппарата РА-1 и микроскопа МБИ-3. Рисунок С.А. Красниковой (Лигус) (1976 г.)



Фотография метафазной пластинки *Trommsdorffia maculata* (2*n* = 10). Давленый препарат, окраска ацетогематоксилином. Микроскоп Axioscop-40, видеокамера AxioCam MRc-5. Фото А.А. Красникова (2012 г.)

В серии работ, посвященных биологическим особенностям редких и исчезающих растений Сибири, использованы оригинальные данные по числам хромосом и кариотипам некоторых видов [18, 20, 21, 64, 153–155]. В это время вышли несколько методических [19, 39, 136] и обзорных [33, 38, 52, 137, 138] публикаций.

Неопубликованные данные по числам хромосом вошли в изданный Ботаническим институтом РАН справочник в двух томах "Числа хромосом цветковых растений флоры СССР" [160, 161]. Следует отметить, что при определении чисел хромосом в последние годы используется материал не только из России, но и из стран ближнего и дальнего зарубежья [46, 73–75, 77, 78]. В последние годы по этой тематике появились публикации сотрудников ЦСБС и в зарубежных изданиях [163–173].

В настоящее время невозможно проводить качественные научные исследования без применения современного научного оборудования.

До конца 90-х годов использовались отечественные микроскопы МБР-1, МБИ-3, МБИ-11, а также было несколько импортных микроскопов государственной компании Carl Zeiss Jena (ГДР) – "Ergaval", "Jenaval" и польские микроскопы "Biolar". Зарисовку объектов, рассматриваемых под микроскопом, осуществляли при помощи рисовальных аппаратов РА-1, РА-4 и др. (см. рисунок). Наиболее удачные препараты фотографировали на пленочных микрофотонасадках МФН-11, МФН-12.

В начале 2000-х годов парк оптических микроскопов существенно обновился. Устаревшую технику сменили современные микроскопы производства немецкой фирмы "Carl Zeiss" – "Axiolab", "Axioscop", "PrimoStar" с цветными цифровыми камерами высокого разрешения AxioCam MRc-5 и с программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений. Эти комплексы позволяют получить высококачественное изображение (см. фото), которое, благодаря возможности подключения цифровых фото или видеокамер, можно легко перевести в цифровой вид для дальнейшего архивирования и анализа с помощью специализированных компьютерных программ.

Из приведенного ниже списка видно, что за весь рассматриваемый период сотрудниками ЦСБС опубликовано 173 работы, из них около трети вышли в свет за последние 10 лет. Это показывает значимость и востребованность кариологических исследований в настоящее время.

ЛИТЕРАТУРА

1. **II совещание** по кариологии растений (Новосибирск, 6–8 сент. 1989 г.): Тез. докл. Новосибирск, 1989. 130 с.
2. **Агафонов А.В.** Дифференциальная С-окраска хромосом пырейника (волоснеца) сибирского (*Elymus sibiricus* L.) // Цитология и генетика. 1991. Т. 25, № 2. С. 24–28.
3. **Ануфриенко Т.Б., Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* Juss. // Докл. АН СССР. 1972. Т. 206, № 5. С. 1219–1222.
4. **Бакулин В.Т.** Триплоидный клон осины в лесах Новосибирской области // Генетика. 1966. № 11. С. 58–68.
5. **Бакулин В.Т.** Получение полиплоидных форм у некоторых видов тополя с помощью колхицина // Изв.

СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1977. № 10, вып. 2. С. 68–75.
6. **Бакулин В.Т.** Особенности анатомического строения древесины индуцированных полиплоидов тополя лавролистного (*Populus laurifolia* Ledeb.) // Актуальные вопросы генетики и селекции растений: Тез. докл. Сиб. регион. конф. (Барнаул, 23–27 июня 1980 г.). Новосибирск, 1980. С. 69.
7. **Бакулин В.Т.** Жизнеспособность пыльцы тетраплоидных форм тополя // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1984. № 13, вып. 2. С. 25–31.
8. **Бакулин В.Т.** Использование индуцированных полиплоидов тополя для гибридизации // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1986. № 6, вып. 1. С. 3–11.
9. **Бакулин В.Т.** Интродукция и селекция тополя в Сибири. Новосибирск, 1990. 174 с.
10. **Бакулин В.Т.** Использование метода экспериментальной полиплоидии в селекции тополя: Материалы I съезда Вавиловского о-ва генетиков и селекционеров (ВОГИС) (Саратов, 20–25 дек. 1994 г.) // Генетика. 1994. Т. 30. Приложение. С. 12.
11. **Бакулин В.Т.** Тополь лавролистный. Новосибирск, 2004. 123 с.
12. **Бакулин В.Т.** Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск, 2007. 121 с.
13. **Бакулин В.Т.** Тополь душистый в Сибири. Новосибирск, 2010. 110 с.
14. **Васильева О.Ю., Копаненко Е.И., Красников А.А., Куклина Е.А.** Особенности кариологического анализа видов, форм и гибридов роз при интродукции // Проблемы дендрологии, цветоводства, плодоводства, виноградорства и виноделия. Ялта, 1996. Т. 1. С. 82–84.
15. **Васильева О.Ю.** Интродукция и селекция шиповников из секции *Caninae* Crep, *Cinnamomeae* DC., *Indicae* Thory в ЦСБС // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции. Томск, 1996. С. 96–98.
16. **Васильева О.Ю.** К вопросу о частной генетике шиповников // Генетические растительные ресурсы России и сопредельных государств: Материалы к 110-летию со дня рождения академика Н.И. Вавилова. Оренбург, 1999. С. 15–16.
17. **Гинзбург Э.Х., Мирошниченко Е.Я.** Полиморфизм числа хромосом *Poa pratensis* L. и его связь с биоморфологическими признаками // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1977. № 15, вып. 3. С. 56–62.
18. **Говорина Т.П., Доронькин В.М., Иванова В.П., Михалева В.М.** Ирис (касатик) сглаженный – *Iris laevigata* Fisch. et Mey. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1988. С. 41–57.
19. **Горбунов А.Б., Василюк Л.Н., Богуславская Л.С.** Методика приготовления препаратов клюквы, пригодных для подсчета числа хромосом // Цитология. 1993. Т. 35, № 1. С. 105–108.
20. **Гранкина В.П., Фризен Н.В., Ханминчун В.М., Данилов М.П., Черемушкина В.А.** Лук алтайский, каменный, дикий батун // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 121–140.
21. **Доронькин В.М.** Касатик тигровый, ирис – *Iris tigridia* Bunge // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1985. С. 46–51.
22. **Доронькин В.М., Красников А.А.** Цитотаксономическое исследование сибирских видов рода *Iris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 683–685.
23. **Доронькин В.М., Шауло Д.Н.** *Iris psammocola* (*Iridaceae*) – новый вид для флоры России // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 3. С. 435–439.
24. **Карташова Н.Н., Малахова Л.А., Пленник Р.Я.** К интродукции диплоидных и полиплоидных видов астрагала и остролодочника Юго-Восточного Алтая // Совещание по вопросам изучения и освоения растительных ресурсов СССР. Новосибирск, 1968. С. 230–231.
25. **Кисельникова Л.Ю.** Удвоение числа хромосом у лука репчатого // II совещание по кариологии растений (Новосибирск, 6–8 сент. 1989 г.): Тез. докл. Новосибирск, 1989. С. 116.
26. **Кисельникова Л.Ю.** Исследование возможности межвидовой гибридизации лука: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 1992. 14 с.
27. **Ковтонюк Н.К.** Систематика и хорология семейства Ситниковые (*Juncaceae* Juss.) в Сибири: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 1987. 17 с.
28. **Ковтонюк Н.К.** Кариологические исследования в систематике рода *Juncus* L. (*Juncaceae*) // II совещание по кариологии растений (Новосибирск, 6–8 сент. 1989 г.): Тез. докл. Новосибирск, 1989. С. 117–118.
29. **Красников А.А.** Числа хромосом некоторых представителей семейства *Asteraceae* из Сибири // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 12. С. 1072–1073.
30. **Красников А.А.** Числа хромосом представителей семейства *Alliaceae* с Алтая и из Тувинской АССР // Там же. 1985. Т. 70, № 6. С. 858–859.
31. **Красников А.А.** Числа хромосом *Taraxacum officinale* (*Asteraceae*) из Курганской, Омской и Тюменской областей // Там же. 1986. Т. 71, № 1. С. 115–116.
32. **Красников А.А.** Кариологическое изучение *Achyrophorus maculatus* из некоторых популяций Южной Сибири // Тез. докл. V съезда ВОГИС (Москва, 24–28 нояб. 1987 г.). М., 1987. Т. 1. С. 140–141.
33. **Красников А.А.** Библиография отечественной литературы по дифференциальной окраске хромосом растений (1963–1986). Новосибирск, 1989. 28 с.
34. **Красников А.А.** Кариологическое изучение флоры Новосибирской области // II совещание по кариологии растений (Новосибирск, 6–8 сент. 1989 г.): Тез. докл. Новосибирск, 1989. С. 13–14.
35. **Красников А.А.** Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Новосибирской области // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 3. С. 476–479.
36. **Красников А.А.** Числа хромосом *Achyrophorus maculatus* (*Asteraceae*) из Сибири и Казахстана // Там же. 1991. Т. 76, № 4. С. 625.

37. **Красников А.А.** Кариологическое изучение рода *Taraxacum* Wigg. Сибири // Цитология. 1999. Т. 41, № 12. С. 1067.
38. **Красников А.А.** Кариологическое изучение семейства *Asteraceae* Сибири: некоторые итоги // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Тез. докл. 1 Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 26–28 нояб. 2002 г). Барнаул, 2002. С. 39–40.
39. **Красников А.А.** Методика приготовления временных давленых препаратов для подсчета хромосом растений // Проблемы кариологии, кариосистематики и молекулярной систематики растений. Вып. III. Новосибирск, 2004. 10 с.
40. **Красников А.А.** Числа хромосом *Taraxacum officinale* (*Asteraceae*) из Кемеровской области // Раст. мир Азиатской России. 2010. № 1 (5). С. 94.
41. **Красников А.А., Гонтарь Э.М., Селиверстова Н.Ю.** Числа хромосом *Polemonium caeruleum* (*Polemoniaceae)* из Сибири // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 6. С. 903.
42. **Красников А.А., Доронькин В.М.** Числа хромосом представителей рода *Iris* (*Iridaceae*) Азиатской России // Там же. 2009. Т. 94, № 3. С. 444–445.
43. **Красников А.А., Жирова О.С., Ломоносова М.Н., Смирнов С.В.** Числа хромосом представителей семейства *Asteraceae* из Южной Сибири и Казахстана // Там же. 2003. Т. 88, № 9. С. 151–153.
44. **Красников А.А., Королюк Е.А.** Числа хромосом представителей семейства *Asteraceae* флоры Сибири // Там же. 1995. Т. 80, № 4. С. 107.
45. **Красников А.А., Ломоносова М.Н.** Числа хромосом представителей некоторых семейств сосудистых растений флоры НСО. I // Там же. 1990. Т. 75, № 1. С. 116–118.
46. **Красников А.А., Ломоносова М.Н., Шауло Д.Н., Анькова Т.В.** Числа хромосом представителей семейств *Chenopodiaceae* и *Asteraceae* из Сибири и Восточного Казахстана // Там же. 2007. Т. 92, № 9. С. 1468–1471.
47. **Красников А.А., Поспелова Е.Б.** Числа хромосом некоторых видов рода *Taraxacum* с полуострова Таймыр // Там же. 2002. Т. 87, № 9. С. 135.
48. **Красников А.А., Тупицина Н.Н.** Числа хромосом некоторых видов рода *Hieracium* и *Pilosella* (*Asteraceae*) из Сибири // Там же. 2004. Т. 89, № 1. С. 132–133.
49. **Красников А.А., Шауло Д.Н.** Числа хромосом некоторых представителей семейств *Apiaceae* и *Ranunculaceae* юга Сибири // Там же. 1986. Т. 71, № 1. С. 116–117.
50. **Красников А.А., Шауло Д.Н.** Числа хромосом представителей некоторых семейств сосудистых растений флоры НСО. II // Там же. 1990. Т. 75, № 1. С. 118–120.
51. **Красников А.А., Шауло Д.Н.** Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры Алтая // Флора и растительность Алтая. Барнаул, 1995. С. 178–182.
52. **Красников А.А., Шауло Д.Н.** Кариологическое изучение флоры Республики Тува: некоторые итоги // Turczaninowia. 2004. Т. 7, № 2. С. 82–95.
53. **Красников А.А., Ширина Е.П.** Числа хромосом некоторых видов рода *Artemisia* (*Asteraceae*) из Сибири // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 3. С. 481–482.
54. **Красников А.А., Эрст А.С.** Числа хромосом представителей видов рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) из Сибири // Там же. 2008. Т. 93, № 9. С. 1475–1476.
55. **Красникова С.А., Красников А.А., Ростовцева Т.С., Ханминчун В.М.** Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири // Там же. 1983. Т. 68, № 6. С. 827–835.
56. **Красноборов И.М.** Новый вид рода *Alyssum* из Тувинской АССР // Там же. 1975. Т. 60, № 5. С. 663–664.
57. **Красноборов И.М.** Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 378 с.
58. **Красноборов И.М.** Полиплоидия и генезис флоры высокогорий Западного Саяна // Растительные богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1976. С. 58–68.
59. **Красноборов И.М., Крюкова Н.С., Рубцова В.В.** Некоторые декоративные растения Западного Саяна и их хромосомальный состав // Интродукция декоративных растений для цветников и газонов Сибири. Новосибирск, 1968. С. 30–34.
60. **Красноборов И.М., Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов растений на юге Сибири // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 6. С. 853–860.
61. **Красноборов И.М., Ростовцева Т.С., Лигус С.А.** Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири и Дальнего Востока // Там же. 1980. Т. 65, № 5. С. 659–668.
62. **Красноборов И.М., Ханминчун В.М., Красников А.А., Волхонская Т.А.** О *Saussurea dorogostaiskii* и *S. involucrata* (*Asteraceae*) в Сибири // Там же. 1983. Т. 68, № 12. С. 1668–1671.
63. **Крогулевич Р.Е., Ростовцева Т.С.** Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 285 с.
64. **Ламанова Т.Г.** Брахантемум Баранова – *Brachanthemum baranovii* (Krasch. et Poljak.) Krasch. // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 1990. С. 5–14.
65. **Ломоносова М.Н.** Цитогеография рода *Suaeda* Forssk. ex Gmelin (*Chenopodiaceae*) Евразии // Кариология, кариосистематика и молекулярная филогения растений: Тез. докл. и стендовых сообщ. V Междунар. совещ. (Санкт-Петербург, 12–15 окт. 2005 г.). СПб., 2005. С. 55–56.
66. **Ломоносова М.Н.** Хромосомные числа, таксономия и распространение подрода *Brezia* (*Suaeda*, *Chenopodiaceae*) // Turczaninowia. 2011. Т. 14, № 3. С. 45–52.
67. **Ломоносова М.Н., Красников А.А.** Числа хромосом некоторых видов рода *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) флоры Сибири // Бот. журн. 1992. Т. 77, № 6. С. 99–100.
68. **Ломоносова М.Н., Красников А.А.** Числа хромосом некоторых представителей семейства *Chenopodiaceae* // Там же. 1993. Т. 78, № 3. С. 158–159.

69. **Ломоносова М.Н., Красников А.А.** Числа хромосом некоторых видов рода *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*) флоры Сибири // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 3. С. 124–125.
70. **Ломоносова М.Н., Красников А.А.** Числа хромосом видов рода *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*) в Сибири // Там же. 2003. Т. 88, № 1. С. 130–131.
71. **Ломоносова М.Н., Красников А.А.** Числа хромосом представителей семейства *Chenopodiaceae* из Сибири // Там же. 2006. Т. 91, № 11. С. 1757–1759.
72. **Ломоносова М.Н., Красников А.А., Красникова С.А.** Числа хромосом видов семейства *Chenopodiaceae* из Сибири // Там же. 2001. Т. 86, № 9. С. 145–146.
73. **Ломоносова М.Н., Красников А.А., Красникова С.А.** Числа хромосом представителей семейства *Chenopodiaceae* флоры Казахстана // Там же. 2003. Т. 88, № 2. С. 134–135.
74. **Ломоносова М.Н., Красникова С.А., Красников А.А., Сухоруков А.П., Бананова В.А., Павлова Н.С.** Числа хромосом представителей семейства *Chenopodiaceae* из России и Казахстана // Там же. 2005. Т. 90, № 7. С. 1132–1134.
75. **Ломоносова М.Н., Красникова С.А., Красников А.А., Эбель А.Л., Рудая Н.А.** Числа хромосом представителей семейства *Chenopodiaceae* из Монголии и Казахстана // Там же. 2003. Т. 88, № 8. С. 113–115.
76. **Ломоносова М.Н., Лысенко Д.С.** Хромосомные числа представителей семейства *Chenopodiaceae* из Волгоградской и Магаданской областей // Там же. 2010. Т. 95, № 11. С. 1655–1657.
77. **Ломоносова М.Н., Синельникова Н.В., Сухоруков А.П.** Кариология некоторых видов семейства *Chenopodiaceae* из Израиля и Иордании // Там же. 2010. Т. 95, № 2. С. 270–272.
78. **Ломоносова М.Н., Сухоруков А.П., Синельникова Н.В.** Хромосомные числа представителей *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae* из Испании, Египта, Сирии и Непала // Там же. 2012. Т. 97, № 9. С. 1235–1238.
79. **Ломоносова М.Н., Фрайтаг Г.** Род *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) в Азиатской России // Раст. мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 12–19.
80. **Ломоносова М.Н., Шауло Д.Н.** Кариология представителей семейства *Chenopodiaceae* из Сибири // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 422–426.
81. **Ломоносова М.Н., Юсупова Д.М., Акопян Ж.А.** Числа хромосом представителей рода *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) // Там же. 2007. Т. 92, № 7. С. 1077–1078.
82. **Лузянина О.В.** Репродуктивная биология брусничных (*Vacciniaceae*), перспективных для интродукции и селекции в Сибири: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 2002. 17 с.
83. **Мирошниченко Е.Я.** К вопросу об использовании апомиксиса для селекции мятлика // Апомиксис и некоторые новые методы селекции растений. Новосибирск, 1963. С. 35–41.
84. **Мирошниченко Е.Я.** Мятлики (виды *Poa* L.) Сибири, перспективные для введения в культуру. Новосибирск, 1968. 70 с.
85. **Мирошниченко Е.Я.** Апомиктические формы мятликов Сибири и перспективы их интродукции // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 75–80.
86. **Мирошниченко Е.Я.** Отдаленная гибридизация при псевдогамии у факультативных апомиктов из рода *Poa* // Отдаленная гибридизация растений. М., 1970. С. 403–407.
87. **Мирошниченко Е.Я.** Причины внутривидового полиморфизма *Poa pratensis* L. // Перспективные полезные растения флоры Сибири. Новосибирск, 1973. С. 27–31.
88. **Мирошниченко Е.Я.** Использование апомиксиса в селекции мятликов. 2. Числа хромосом и признаки апомиктических биотипов *Poa pratensis* L. // Апомиктическое размножение и гетерозис. Новосибирск, 1974. С. 169–184.
89. **Мирошниченко Е.Я.** Развитие семязачатков и плоидность видов при факультативном апомиксисе // Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. Новосибирск, 1974. С. 73–74.
90. **Мирошниченко Е.Я.** Апомиктичный *Poa alpina* в условиях Новосибирска // Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Новосибирск, 1977. С. 258–259.
91. **Мирошниченко Е.Я.** Факультативно-псевдогамный апомиксис и кариологический полиморфизм в роде *Poa* L. // Апомиксис у растений и животных. Новосибирск, 1978. С. 224–236.
92. **Мирошниченко Е.Я.** Изучение апомиктичных форм *Poa alpina* в лесостепной зоне Западной Сибири // Экология и биология высокогорных растений. Вып. 2. Новосибирск, 1979. С. 148–152.
93. **Мирошниченко Е.Я., Аврасина И.В.** Кариологический полиморфизм сибирских биотипов мятлика лугового (*Poa pratensis* L.) // Генетика. 1975. Т. XI, № 3. С. 45–49.
94. **Мирошниченко Е.Я., Новоселова А.Н., Севрова О.К., Пеккер Е.Т.** Характеристика биотипов *Poa pratensis* L. // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. Новосибирск, 1977. С. 149–157.
95. **Мирошниченко Е.Я., Фоменко К.А.** Внутривидовое разнообразие рода *Poa* L. // Интродукция декоративных растений для цветников и газонов Сибири. Новосибирск, 1968. С. 66–73.
96. **Набиева А.Ю., Дорогина О.В., Красников А.А.** Размножение *Lilium distichum* и *L. cernuum* (*Liliaceae*) в культуре *in vitro* // Раст. ресурсы. 2008. Т. 44, № 2. С. 23–29.
97. **Никифорова О.Д.** Анализ кариотипов родственных видов *Vicia lilacina* Ledeb. и *Vicia cracca* L. // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1983. № 15, вып. 3. С. 100–104.
98. **Никифорова О.Д.** К познанию *Vicia lilacina* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 4. С. 468–473.
99. **Никифорова О.Д.** Кариологический анализ сибирских видов рода *Vicia* // Цитология. 1984. Т. 26, № 10. С. 1124–1130.
100. **Никифорова О.Д.** О видовой самостоятельности *Vicia baicalensis* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 6. С. 866–869.

101. **Никифорова О.Д.** Обзор сибирских видов рода *Vicia* L.: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 1985. 16 с.
102. **Никифорова О.Д.** Дикорастущие вики Сибири. Новосибирск, 1988. 137 с.
103. **Никифорова О.Д.** Числа хромосом некоторых сибирских видов родов *Vicia* (*Fabaceae*) и *Beckmannia* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 1. С. 121.
104. **Павлова Т.А.** Сибирские хризантемы. Новосибирск, 2011. 93 с.
105. **Пленник Р.Я.** Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая. Новосибирск, 1976. 216 с.
106. **Пленник Р.Я., Ростовцева Т.С.** К изучению чисел хромосом у бобовых Южной Сибири // Растительные ресурсы Южной Сибири и пути их освоения. Новосибирск, 1977. С. 80–84.
107. **Проблемы** кариологии растений в СССР. Вып. I / Сост. А.А. Красников, Н.В. Фризен. Новосибирск, 1990. 22 с.
108. **Проблемы** кариологии, кариосистематики и молекулярной систематики растений. Вып. II / Ред.-сост. А.А. Красников. Новосибирск, 1999. 18 с.
109. **Пушкарев Г.Н., Жиров Е.Г.** Цитологическое изучение щавеля тяньшанского (*Rumex tianschanicus* Losinsk.) // Перспективные полезные растения флоры Сибири. Новосибирск, 1973. С. 124–128.
110. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов рода *Peucedanum* L. // Докл. АН СССР. 1970. Т. 195, № 1. С. 201–202.
111. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae* Lindl. // Там же. 1974. Т. 214, № 2. С. 449–450.
112. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом и строение пахитенных хромосом некоторых видов рода *Bupleurum* L. // Цитология и генетика. 1975. Т. 9, № 4. С. 310–311.
113. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов рода *Bupleurum* L. // Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, 1976. С. 83–86.
114. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов сем. *Asteraceae* Dumort. // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1976. Вып. 99. С. 34–36.
115. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* Juss. // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 8. С. 1133–1137.
116. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом ряда видов семейства *Apiaceae* на юге Сибири // Там же. 1976. Т. 61, № 1. С. 93–99.
117. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов растений Сибири // Там же. 1977. Т. 62, № 7. С. 1034–1042.
118. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae* Lindl. // Там же. 1979. Т. 64, № 2. С. 227–232.
119. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* Dumort. // Там же. 1979. Т. 64, № 4. С. 582–589.
120. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* // Там же. 1981. Т. 66, № 12. С. 1751–1755.
121. **Ростовцева Т.С.** Кариологическое изучение высокогорных и невысокогорных видов растений // Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1982. С. 40.
122. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae* // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 2. С. 206–209.
123. **Ростовцева Т.С.** Добавочные хромосомы у некоторых видов растений // Цитология и генетика. 1983. Т. 17, № 3. С. 8–12.
124. **Ростовцева Т.С.** Кариологическое изучение некоторых видов рода *Bupleurum* (*Apiaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 11. С. 1538–1542.
125. **Ростовцева Т.С.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* // Там же. 1983. Т. 68, № 5. С. 660–664.
126. **Ростовцева Т.С., Ануфриенко Т.Б.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* Dumort. // Докл. АН СССР. 1972. Т. 206, № 3. С. 723–725.
127. **Ростовцева Т.С., Дюрягина Г.П.** Кариологическое изучение алтайских видов рода *Aconitum* L. // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1977. Вып. 106. С. 104–107.
128. **Ростовцева Т.С., Красноборов И.М., Красникова С.А.** Числа хромосом некоторых видов флоры Сибири // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1981. С. 215–220.
129. **Ростовцева Т.С., Лигус С.А.** Кариологическое изучение некоторых видов флоры Сибири // Систематика и география растений Сибири. Новосибирск, 1978. С. 24–27.
130. **Ростовцева Т.С., Нечаев А.А.** Хромосомные числа некоторых видов зонтичных, лютиковых и сложноцветных // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1981. С. 220–224.
131. **Ростовцева Т.С., Рубцова В.В.** Кариологическое изучение некоторых сибирских видов рода *Anemone* L. // Цитология и генетика. 1972. Т. 6, № 2. С. 118–121.
132. **Рубцова В.В., Крюкова Н.С.** Соматический набор хромосом у *Pulmonaria mollissima* A. Kern. // Полезные растения природной флоры Сибири. Новосибирск, 1967. С. 260–262.
133. **Рубцова В.В., Ростовцева Т.С.** К изучению ветреницы голубой // Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. Новосибирск, 1972. С. 139–144.
134. **Рубцова В.В., Ростовцева Т.С.** Биологические особенности и число хромосом некоторых видов якутской флоры в условиях Новосибирска // Ботанические исследования в Якутии. Якутск, 1975. С. 122–128.
135. **Самойлова Г.В.** Полыни Омской области (география, экология, хемосистематика, хромосомные числа): Автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. 16 с.
136. **Тарасенко Н.Д.** Экспериментальная наследственная изменчивость у растений. Новосибирск, 1980. 200 с.
137. **Тарасенко Н.Д.** Генетические аспекты охраны генофонда и интродукции и акклиматизации растений: Препр. Новосибирск, 1985. 24 с.

138. **Тарасенко Н.Д.** Генетические аспекты охраны генофонда и интродукции и акклиматизации растений: Препр. Новосибирск, 1995. 20 с.
139. **Тарасенко Н.Д.** Эффективность физических и химических мутагенов на хромосомные перестройки у растений // II совещание по кариологии растений (Новосибирск, 6–8 сент. 1989 г.): Тез. докл. Новосибирск, 1989. С. 93–94.
140. **Тарасенко Н.Д.** Методы синхронизации клеточных циклов и приемы удвоения набора хромосом у растений // Там же. Новосибирск, 1989. С. 94–95.
141. **Тарасенко Н.Д., Агафонова О.В., Агафонов А.В.** Генетические аспекты селекции кормовых растений. Новосибирск, 1985. 120 с.
142. **Триль В.М., Волхонская Т.А., Красников А.А.** Изменчивость кариологических и биохимических признаков у некоторых лапчаткоцветных в связи с эволюцией // Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений: Тез. докл. М., 1990. С. 93–95.
143. **Фризен Н.В.** Цитотаксономическое исследование некоторых видов рода *Allium* L. // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол. наук. 1983. № 5, вып. 1. С. 48–52.
144. **Фризен Н.В.** Новый вид *Allium vodopjanovae* (*Alliaceae*) из Южной Сибири и Монголии // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 9. С. 1247–1254.
145. **Фризен Н.В.** Семейство *Alliaceae* J. Agardh в Сибири: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 1985. 16 с.
146. **Фризен Н.В.** Числа хромосом представителей семейства *Alliaceae* из Сибири // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 7. С. 1001–1002.
147. **Фризен Н.В.** Числа хромосом представителей семейства *Alliaceae* из Сибири // Там же. 1986. Т. 71, № 1. С. 113–115.
148. **Фризен Н.В.** Луковые Сибири (систематика, кариология, хорология). Новосибирск, 1988. 185 с.
149. **Фризен Н.В.** Кариосистематика сибирских представителей подрода *Rhiziridium* (*Alliaceae*) // II совещание по кариологии растений (Новосибирск, 6–8 сент. 1989 г.): Тез. докл. Новосибирск, 1989. С. 51–53.
150. **Фризен Н.В.** Полиплоидный комплекс *Caltha* (*Ranunculaceae*) в Сибири // Там же. Новосибирск, 1989. С. 57–58.
151. **Фризен Н.В.** Числа хромосом представителей семейства *Alliaceae* из Сибири // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 1. С. 141–142.
152. **Фризен Н.В.** Числа хромосом представителей семейства *Ranunculaceae* из Сибири // Там же. 1991. Т. 76, № 6. С. 905–907.
153. **Фризен Н.В., Гранкина В.П., Ершова Э.А.** Лук эдуарда – *Allium eduardii* Stearn. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1988. С. 89–99.
154. **Фризен Н.В., Зуев В.В., Алянская Н.С.** Красиволук нереидоцветный – *Calloscordum neriniflorum* Herbert. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 83–92.
155. **Фризен Н.В., Намзалов Б.Б.** Лук низкий – *Allium pumilum* Vved. // Там же. Новосибирск, 1986. С. 141–148.
156. **Ханминчун В.М.** Новый вид рода *Cancrinia* (*Asteraceae*) из Тувинской АССР // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 3. С. 402–405.
157. **Ханминчун В.М., Красноборов И.М.** Новый вид рода *Saussurea* DC. (*Asteraceae*) из Алтае-Саянской провинции // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1984. Вып. 2. С. 14–17.
158. **Черкасова Е.С.** Структура ценопопуляций и внутривидовая дифференциация редкого вида *Hedysarum zundukii* Peschkova: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 16 с.
159. **Черкасова Е.С.** Числа хромосом редких видов *Hedysarum* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 1. С. 135–138.
160. **Числа** хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства *Aceraceae–Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.
161. **Числа** хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства *Moraceae–Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 430 с.
162. **Эрст А.С., Брошков А.Д.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* Juss. из Сибири // Turczaninowia. 2010. Т. 13, № 3. С. 152–153.
163. **Ankova T.V., Schaulo D.N.** *Brassicaceae*, *Fabaceae* / K. Marhold (Ed.) IAPT/IOPB chromosome data 14 // Taxon. 2012. V. 61, No. 6. P. 1336.
164. **Erst A.S., Broshkov A.D.** *Ranunculaceae* // Ibid. P. 1337.
165. **Freitag H., Lomonosova M.** Typification and identity of *Suaeda crassifolia*, *S. prostrata* and *S. salsa*, three often confused species of *Suaeda* sect. *Brezia* (*Chenopodiaceae, Suaedoidea*) // Willdenowia. 2006. T. 36. P. 21–36.
166. **Gorbunov A.B., Luzyanina O.V.** Chromosome numbers of *Vacciniaceae* species in CSBG collection // Problems of rational utilization and reproduction of berry plants in boreal forests the eve of the XXI century. Glubokoye; Gomel, Belarus, 2000. P. 146–150.
167. **Konichenko E.S., Selyutina I.Yu., Dorogina O.V.** *Fabaceae* / K. Marhold (ed.). IAPT/IOPB chromosome data 14 // Taxon. 2012. V. 61, No. 6. P. 1338–1339.
168. **Krasnikov A.A., Korolyuk E.A.** *Asteraceae* / K. Marhold (ed.). IAPT/IOPB chromosome data 11 // Taxon. 2011. V. 60, No. 4. P. 1221–1222.
169. **Krivenko D.A., Elisafenko T.V., Krasnikov A.A., Dorogina O.V.** *Poaceae*, *Violaceae* / K. Marhold (ed.). IAPT/IOPB chromosome data 13 // Taxon. 2012. V. 61, No. 4. P. 897–898.
170. **Lomonosova M.N.** *Chenopodiaceae* / K. Marhold (Ed.) IAPT/IOPB chromosome data 13 // Taxon. 2012. V. 61, No. 4. P. 898.
171. **Lomonosova M., Brandt R., Freitag H.** *Suaeda corniculata* (*Chenopodiaceae*) and related new taxa from Eurasia // Willdenowia. 2008. T. 38. P. 81–109.
172. **Lomonosova M., Freitag H.** A new species of *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) from the Altai, Central Asia // Willdenowia. 2003. T. 33. P. 139–147.
173. **Lomonosova M., Freitag H.** *Chenopodiaceae* / K. Marhold (Ed.) IAPT/IOPB chromosome data 8 // Taxon. 2009. V. 58, No. 4. P. 1284.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2013, № 2(12), с. 137–138 **http://www.izdatgeo.ru**

ХРОНИКА

УДК 58(082)+58(07)+372.016:58

БОТАНИЧЕСКОЕ ОБРАЗОВАНИЕ В РОССИИ: ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ, БУДУЩЕЕ
I Всероссийская научно-практическая конференция (Новосибирск, 13–15 мая 2013 г.)

Ж.Ф. Пивоварова, С.А. Гижицкая, Л.В. Факторович

Новосибирский государственный педагогический университет, 630126, Новосибирск, Вилюйская, 28, e-mail: botanika7@yandex.ru

THE BOTANICAL EDUCATION IN RUSSIA: PAST, PRESENT AND FUTURE
I ALL-RUSSIA CONFERENCE (May 13–15, 2013, Novosibirsk)

J.F. Pivovarova, S.A. Gizhitskaya, L.V. Faktorovich

Novosibirsk State Pedagogical University, 630126, Novosibirsk, Viluiskaya, 28, e-mail: botanika7@yandex.ru

Впервые с 13 по 15 мая 2013 г. совместно с Новосибирским государственным педагогическим университетом и Центральным сибирским ботаническим садом СО РАН была проведена I Всероссийская научно-практическая конференция "Ботаническое образование в России: прошлое, настоящее, будущее", посвященная вопросам общего и профессионального ботанического образования. В работе конференции приняли участие 176 человек, из них 1 – член-корреспондент РАН, 25 докторов наук, 90 кандидатов наук. Было представлено 129 работ из 39 городов России, Казахстана, Белоруссии. В конференции приняли участие сотрудники 32 высших учебных заведений, 21 учреждения общего и дополнительного образования, 10 научно-исследовательских институтов и лабораторий, 2 заповедников.

Пять пленарных докладов были посвящены достижениям в области ботанической науки, а также особенностям современного общего и профессионального ботанического образования. На конференции работали три секции. На секции "Достижения ботанических наук как образовательный ресурс" было представлено 36 докладов, на секции "Профессиональное ботаническое образование (образование в высших и средних учебных заведениях)" – 38 и на секции "Ботаническое образование в школе" – 25 докладов. Кроме того, было обсуждено 20 стендовых докладов. На секциях рассмотрены актуальные вопросы состояния системы ботанического образования в России, достижения и проблемы как в школьном, так и в профессиональном обучении, сформулированы предложения по приоритетным направлениям повышения эффективности ботанического образования.

Проведенные мастер-классы ведущими специалистами ЦСБС СО РАН и НГПУ позволили показать участникам возможности практического применения фундаментальной и прикладной ботанической науки. Кроме этого проведены экскурсии в оранжереи ЦСБС и по памятникам природы Новосибирской области. По итогам конференции лучшие 16 работ рекомендованы и сданы в печать в рецензируемые журналы.

Материалы и итоги конференции опубликованы на сайте http://botgard.nspu.ru/

Участники конференции единодушно признали, что в эпоху информационного общества учебный процесс должен обладать новыми системными характеристиками: открытостью и доступностью образовательных ресурсов всего мира (образование без границ), сотрудничеством между обучающимися и преподавателями, господством интерактивных и мультимедийных методов обучения. Особое внимание обращено на необходимость учитывать востребованность получаемых знаний и компетенций в реальной жизни и личные интересы обучающихся.

Представленные на конференции доклады убедительно показали эффективность опыта работы в области школьного и профессионального ботанического образования. Отмечено, что в условиях явной недостаточности учебно-методической базы, модернизация школьной ботаники является практически "личным делом" учителя биологии. В этом смысле многое зависит от уровня профессионализма школь-

© Ж.Ф. Пивоварова, С.А. Гижицкая, Л.В. Факторович, 2013

ных педагогов, что и было показано в докладах. Участники конференции обратили внимание на то, что школе необходим постоянный контакт с высшими учебными заведениями и с учреждениями академической науки как для ознакомления учителей и учащихся с фондами и опытом этих организаций, так и для внедрения достижений ботанической науки в школьное образование.

В процессе обсуждения вопросов профессионального ботанического образования выделены такие нововведения, как нарастающее использование в учебном процессе открытых сетевых проектов, разработка и внедрение мультимедийных ресурсов, активное привлечение студентов к проектной деятельности, повышение социальной значимости учебно-исследовательских работ по ботанике, в целом появление и применение новых, интерактивных методов обучения. Отмечено, что преподавание ботанических дисциплин в учреждениях профессионального образования основывается на классической морфологии. Ботанические кафедры недостаточно уделяют внимания молекулярно-генетическим, биохимическим, экологическим подходам к изучению растений и растительных сообществ, использованию информационно-коммуникационных технологий в преподавательской и исследовательской деятельности. Необходимо внедрять комплексный подход, переходить к преподаванию не отдельных дисциплин, таких как "Анатомия и морфология растений", "Систематика растений", "Физиология растений", а к интегральному комплексу дисциплин "Биология растений", с выстроенными межпредметными связями, с целостным видением основного объекта – растения. Разработка системы требует согласованных усилий всего профессионального сообщества ботаников. Для этого необходимо восстанавливать систему повышения квалификации и интенсифицировать обмен опытом в области профессионального ботанического образования и не только в режиме очных конференций, но и в формате сетевых проектов. Необходима интеграция образовательных и научно-исследовательских организаций, "промышленного ботанического" сектора.

В результате активного и заинтересованного обсуждения в области ботанического образования в России участники конференции постановили:

1. Развитие образования в контексте модернизации требует постоянного обсуждения накопленного опыта и выявленных проблемных зон. В связи с этим просить НГПУ и ЦСБС проводить мероприятия данной тематики регулярно (не реже 1 раза в 2 года).

2. Эффективное и мотивированное ботаническое образование возможно в условиях совместной работы, интеграции образовательных учреждений, научно-исследовательских институтов, экономических субъектов, хозяйствующих в сфере прикладной ботаники. В связи с этим рекомендовать Новосибирскому государственному педагогическому университету создать научно-образовательный центр "Биология растений" на базе кафедры ботаники и экологии с целью создания современных электронных образовательных ресурсов, доступных в сети, подключения к процессу обучения сторонних экспертов, повышения доступности для студентов успешных профессиональных практик.

3. Рекомендовать организаторам конференции более активно привлекать учителей школ как опытных педагогов, так и молодых, начинающих специалистов.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

Стр.

Anoplocaryum Ledeb. sect. ***Tenella*** **Ovczinnikova, sect. nov.** 86

A. helenae Volot., emend **Ovczinnikova** 84

Microula brandisii (Brand) **Ovczinnikova, comb. nov.** 80

Primula L. sect. *Primula* subsect. ***Julianae*** (Fed. et A. Los.) **Kovt. comb. et stat. nov.** 70