

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

НОВОСТИ
СИСТЕМАТИКИ
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Том 30

Санкт-Петербург
«Мир и семья—95»
1996

РОД DRABA L. (BRASSICACEAE)
НА ПОЛУОСТРОВЕ ТАЙМЫРGENUS DRABA L. (BRASSICACEAE)
IN PAENINSULA TAIMYR

Полуостров Таймыр чрезвычайно богат представителями рода *Draba* (крупка). Не играя сколько-нибудь значительной роли в сложении растительности, крупки встречаются здесь в самых разных условиях обитания. С Таймыра был описан целый ряд видов *Draba*, распространенных в азиатской Арктике. Единственным эндемиком Таймыра среди крупок является *D. taimyrensis*. Распространение многих видов *Draba* связано с осушением арктического шельфа и включением островов северных морей в сушу в эпохи оледенений.

За последние 15 лет на Таймыре обнаружены 3 вида *Draba*, ранее известные только значительно восточнее: *D. groenlandica*, *D. juvenilis* и *D. borealis*. Изменилось и представление о статусе некоторых таксонов.

Значительную роль в познании таймырских *Draba* сыграли работы М. Ф. Адамса, Е. Р. Траутфеттера, Р. Р. Поле и Н. А. Буша. В 30-е годы нашего столетия А. И. Толмачев начал изучение таймырских *Draba* в полевых условиях и на больших гербарных сериях. В течение многих лет он оставался признанным лидером в изучении этого рода. В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) имеются весьма представительные сборы *Draba* с Таймыра, тестируемые разными исследователями. По ним хорошо видно, сколь трудный процесс представляло ее изучение, а также то, что многие проблемы ее систематики остаются актуальными до наших дней.

При составлении ключей для определения видов *Draba* авторы были вынуждены делать частые оговорки о непостоянстве ключевых признаков, в особенности когда использовался такой признак, как опушение. Сведения такого рода, как «орган опушенный или голый», малопригодны для ключей, хотя подобные указания полезны при характеристике растений.

Опушение цветочных стрелок, и особенно стручочков, является важным признаком у одних видов и не имеет существенного значения у других. Для *D. pauciflora*, *D. glacialis*, *D. pilosa* и других видов характерны как опушенные стручочки (впрочем, всегда очень незначительно), так и абсолютно голые. Причем и те, и другие могут быть на одном растении, хотя чаще они наблюдаются на разных растениях одной локальной популяции.



Рис. 1. Типы волосков, образующих опушение разных органов в роде *Draba* L.



Рис. 2. Форма лепестков в роде *Draba* L.

Особенностью опушения таймырских крупок (рис. 1) является то, что настоящие звездчатые волоски (т. е. сидячие, с симметричными «веточками») встречаются у них редко. Даже у тех видов, для которых характерно именно звездчатое опушение (*D. cinerea*, *D. groenlandica* и др.), более развиты ветвистые волоски, а звездчатые только вкраплены кое-где и зачастую не сидячие, а на ножках. Можно также отметить, что на Таймыре нет крупок с очень плотным опушением, каковы известны, например, в Якутии или на Чукотке.

Характер лепестков (рис. 2) также может быть непостоянным, особенно в разных локальных популяциях. Расцениваемые как «широкие», лепестки могут быть «средними» в амплитуде всей их родовой изменчивости. Однако лепестки «узкие», как правило, варьируют незначительно. Выемка на лепестках почти никогда не является постоянными признаком.

Деление крупок на желто- и белоцветковые является нечетким, поскольку для некоторых видов характерна желтовато-белая окраска лепестков, а у других встречаются экземпляры как с чисто белыми цветками, так и с желтовато-белыми (*D. juvenilis*, *D. oblongata*, *D. subcapitata*).

Трудность определения представителей рода *Draba* отмечали все авторы, изучавшие этот род. Основное затруднение при отнесении тех или иных образцов к какому-либо виду состоит в том, что

для большинства видов практически невозможно указать стабильные признаки. Многие виды оказываются связанными друг с другом неусловными переходами. В связи с этим нередко отмечалось явление гибридизации среди крупок, что несомненно имеет место. Однако представление о гибридизации явно не исчерпывает возможные причины существования между разными видами *Draba* переходных форм.

Изучение локальных популяций или больших серий образцов, собранных в одном месте, приводит к выводу о том, что изменчивость крупок чаще связана с широкой фенотипической амплитудой многих видов. Их идентификация возможна лишь при учете комплекса признаков, которые часто не связаны между собой, т. е. варьируют независимо. В такой ситуации совершенно естественно, что отдельные выборки из локальных популяций, представляющие гербарные серии, на равных основаниях могут быть отнесены к одному из двух родственных видов. Такое заключение вступает в противоречие с установившимся представлением, что любое растение может быть отнесено к конкретному виду. Нужно, однако, отдавать себе отчет в том, что виды, выделяемые систематиками, не всегда соответствуют природным видам, и стремление к согласованию представлений о видах и реально существующими видами и составляет суть систематики.

Отношение к тому или другому виду *Draba* складывается в зависимости от того, какому признаку придается определяющее значение. Если, например, считать, что для *D. oblongata* наиболее характерным признаком являются узкие лепестки, то листья у растений с такими лепестками могут не отличаться от листьев типичной *D. alpina*, т. е. их пластинки могут быть практически голыми, а не густо опушенными, чем *D. oblongata* легко отличается от *D. alpina* в состоянии плодоношения. Наоборот, у растений с листьями, как у *D. oblongata*, лепестки могут быть весьма широкими, что видно и на гербарии, тестированном А. И. Толмачевым.

Многие вопросы систематики рода *Draba* могут быть разрешены лишь при изучении природных связей отдельных популяций, прежде всего внутривидовой изменчивости. Наиболее целесообразно популяционные исследования арктических крупок проводить во время их цветения, так как в стадии плодоношения нередко наблюдается уподобление некоторых видов друг другу. Например, *D. oblongata* в плодущем состоянии не всегда отличается от *D. alpina*, *D. subcapitata* от *D. fladnizensis*, *D. pilosa* от *D. glacialis* и т. д.

Наблюдения в природе свидетельствуют об огромной роли условий обитания для проявления дигностических признаков у некоторых видов *Draba*. Например, в сырых местах *D. lactea* часто имеет на листьях лишь единичные звездчатые волоски, да и то не на всех.

Обильны они только на развивающихся листьях. На хорошо прогреваемых сухих местах у *D. hirta* на листьях такой же густой покров из звездчатых волосков как и у *D. cinerea*, и единичные реснички по краям листьев встречаются крайне редко. Подробнее о *D. hirta* сказано ниже. В проточных болотах *D. pilosa* нередко утрачивает присущую этому виду килеватость листьев, вследствие чего на ее корневищах не образуется плотных чехлов из отмерших остатков листьев.

Могут быть приведены и другие примеры экологической зависимости диагностических признаков крупок, о чем говорит одинаковый характер выраженности признака у всех растений в определенных условиях обитания. Во многих случаях локальные популяции одного вида (т. е. со свободным перекрестным опылением, если оно происходит) обладают какой-либо особенностью, не имеющей таксономического значения, но отличающей их от других локальных популяций. Это могут быть общие размеры или размеры отдельных органов растений, характер соцветия или развитость опушения и т. д. Существенно то, что эту особенность имеют все растения данной локальной популяции, которые вообще очень сходны по всем признакам.

Наоборот, другие локальные популяции характеризует внутренняя изменчивость. Причем она может проявляться и в связанных со средой обитания фенотипических признаках, таких как степень развитости растений, и чисто генетических признаках, таких как опушенность цветочных стрелок у тех видов, у которых она не является обязательной или, напротив, исключенной.

Следует отметить, что однородность локальных популяций — явление более частое, чем их внутренняя изменчивость, особенно если не принимать во внимание отдельные виды (*D. hirta*, *D. cinerea*, *D. groenlandica*). Разумеется, это не может быть случайностью. Скорее всего, такие отношения можно объяснить самоопылением, которое через небольшое число поколений выравнивает локальную популяцию по морфологии. Какая-то одна или немногие генетические линии, максимально пригодные для произрастания именно в данном месте, сохраняются, тогда как другие исчезают в ходе жесткого отбора.

О широком распространении самоопыления говорит тот факт, что практически не встречается растений *Draba* с незавязавшимися плодами, в каких бы метеорологических условиях ни происходило цветение. А условия эти способны надолго исключать всякую активность опылителей.

Вместе с тем наличие очень гетероморфных локальных популяций свидетельствует о перекрестном опылении, обеспечивающем проявление генотипической комбинативной изменчивости.

Теперь совершенно ясно, что только тщательное изучение крупок в природе способно дать более четкое понимание взаимоотношений разных видов. Одним из феноменов, связанных с таймырскими крупками, является наличие неопределенности при идентификации отдельных сборов. Другими словами, встречаются растения, занимающие весьма строго промежуточное положение между описанными видами. Такие растения могут составлять целые локальные популяции или только часть их, притом что другая часть может быть отнесена с большей или меньшей уверенностью к определенному виду, а то и распределена между двумя близкородственными видами. Приведу несколько примеров.

Неопределенность нередко возникает между *D. pseudopilosa* и *D. fladnizensis*. Встречаются растения, практически неотличимые от *D. fladnizensis*, но среди множества листьев, опушенных простыми волосками, обнаруживаются листья с редкими ветвистыми волосками на нижней стороне. Если бы эти ветвистые волоски были бы на ней обильны у большинства листьев, то растения с такими листьями вполне отвечали бы представлению о *D. pseudopilosa*. Но когда они единичны, то растения более соответствуют *D. fladnizensis*. Понятно, что в такой ситуации вопрос о морфологической границе между этими видами является риторическим, так как отнесение образцов к одному из названных видов зависит от того, больше или меньше 50% листьев имеют снизу ветвистые волоски.

В суровых условиях обитания, например на привершинных плато со щелнистой поверхностью и крайне разреженной растительностью, *D. pseudopilosa* отличается от *D. fladnizensis* только наличием звездчатых волосков на отдельных развивающихся листьях, тогда как на сформировавшихся листьях имеются лишь простые волоски. Вопрос о сущности *D. pseudopilosa* обсуждается ниже в комментарии к *D. lactea*.

Неопределенность обнаруживается также в паре *D. alpina* — *D. macrocarpa*. В одной локальной популяции имеются растения с длинной стручочка больше и меньше 7 мм, но при этом их форма, опушение и длина столбика одинаковы. Сочетание длины стручочков больше 7 мм и только простых волосков на верхней стороне листьев характеризует *D. macrocarpa*, которая может быть отнесена к одному из наиболее четко различаемых видов таймырских крупок. Однако нередки случаи, когда длина стручочков меньше 7 мм, но верхняя поверхность листьев несет только простые волоски. Такие растения А. И. Толмачев определял как *D. macrocarpa*, хотя в ключе для определения крупок указал, что длина стручочков у этого вида 7—12 мм. Р. Р. Поле, наоборот, растения со стручочками длиннее 7 мм определял как *D. alpina*, т. е. он тоже больше опирался на характер опушения верхней стороны листьев, чем на длину стручочков.

Действительно, у *D. alpina* все листья нередко опушены сверху только простыми волосками. Еще чаще наряду с таким опушением присутствуют и ветвистые волоски, которые у обоих видов обильны на нижней стороне листьев. Следует заметить, что многие систематики не признавали *D. macrocarpa*, относя соответствующие растения к разновидности *D. alpina*. Близость этих видов подчеркивал и Толмачев, хотя, повторим, в типическом выражении *D. macrocarpa* является «хорошим» видом. Другое дело, что комбинативная изменчивость признаков в некоторых случаях ставит локальные популяции целиком или только отдельную часть растений в них в положение неопределенности в глазах систематика. Растения, у которых стручочки более 7 мм, но с редкими ветвистыми волосками на верхней стороне листьев, формально не могут быть отнесены ни к *D. alpina*, ни к *D. macrocarpa*. Если в локальной популяции кроме таких растений присутствуют и отвечающие диагнозу одного из видов, то резонно всю популяцию относить к нему, что практически всегда и делалось. Однако имеет смысл обозначать особо наличие во флоре строго промежуточных между определенными видами экземпляров, поскольку они являются указателями области дифференциации соответствующих пар видов.

Еще один пример неопределенности дают растения, промежуточные между *D. pilosa* и *D. barbata*. Эти виды различают по степени опушения. У второго из них на листьях и стрелках более интенсивно развито опушение из ветвистых волосков. Хорошо заметна связь различий в опушении с условиями обитания. *D. pilosa* — растение умеренно влажных, достаточно прогреваемых мест, тогда как *D. barbata* встречается на сухих щебнистых поверхностях, как правило, сильно обдуваемых жестокими ветрами. Оба типа местообитаний очень характерны для любых арктических территорий, где они создают полярность условий обитания, выражающуюся экотопологически, но не географически. В связи с этим следует отметить, что ареалы *D. pilosa* и *D. barbata* одинаковы. Однако, как отмечено А. И. Толмачевым (1975), *D. barbata* является сравнительно редким видом. К этому можно добавить, что этот вид редок не только в пределах своего ареала, но и в тех районах, где он встречается. При этом характерно, что он обнаруживается там, где особенно широко распространена *D. pilosa*, населяющая весьма различные типы местообитаний. На сырых местах листья *D. pilosa* часто имеют лишь простые волоски с очень небольшим добавлением ветвистых, а чаще вильчатых. На местах с умеренным увлажнением роль ветвистых волосков на листьях увеличивается. Одновременно появляются слегка опушенные стрелки и на отдельных стручочках кореткис простые волоски. Такие стрелки и стручочки могут сочетаться на одном растении с голыми стрелками и стручоч-

ками или целиком характеризовать растения, сосуществующие в локальной популяции с растениями с полностью или частично голыми стрелками и стручочками.

Таким образом, в локальных популяциях *D. pilosa* присутствуют растения, которые морфологически занимают строго срединное положение между типичной *D. pilosa* и *D. barbata*. Такие растения могут составлять и целые локальные популяции, которые на равных основаниях могут быть отнесены к любому из двух рассмотренных видов. Они-то и демонстрируют неопределенность между ними.

Кроме того, сам видовой статус *D. barbata*, отличающейся от *D. pilosa* лишь по степени опушения, является неправильным. Поэтому здесь предлагается комбинация: *D. pilosa* subsp. *barbata* (Pohle) Ju. Kozhev. comb. nov. — *D. barbata* Pohle, 1914, Изв. Петерб. бот. сада, 14 : 467. Отождествление *D. barbata* с *D. macrocarpa* (Беркутенко, 1985), на мой взгляд, не может быть принято.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТАЙМЫРСКИХ ВИДОВ РОДА *DRABA*

1. Листья килеватые (средняя жилка сильно развита, продолжая жесткий черешок). Остатки старых листьев образуют на корневищах густой покров . . . 2.
- + Листья плоские (средняя жилка выделяется мало, не нарушая плоскостность листа). Остатки старых листьев, если и сохраняются, не образуют на корневищах густого покрова 7.
2. В живом состоянии цветки ярко-желтые 1. *D. pilosa* DC. 3.
- + В живом состоянии цветки чисто-белые (засушенные могут приобретать желтоватый цвет) 4.
3. Верхняя сторона листьев голая или с редкими простыми волосками 1a. *D. pilosa* subsp. *pilosa*.
- + Верхняя сторона листьев густо опушенная ветвистыми волосками. 1b. *D. pilosa* subsp. *barbata* (Pohle) Ju. Kozhev.
4. Листья опушенные только простыми щетинистыми волосками. 2. *D. fladnizensis* Wulf.
- + В опушении листьев кроме простых волосков участвуют звездчатые 5.
5. Стручочки линейные (практически стручки), 8—10 мм дл., с редкими простыми и ветвистыми волосками. Листья лопатчатые 3. *D. taimyrensis* Tolm. (рис. 3, 1).
- + Стручочки эллиптические, яйцевидные или ланцетные, 4—8 мм дл., голые. Листья продолговато-эллиптические или ланцетные. . . . 4. *D. lactea* Adams . . . 6.
6. Лепестки широкие 4a. *D. lactea* subsp. *lactea* (рис. 3, 5).
- + Лепестки узкие 4b. *D. lactea* subsp. *pseudopilosa* (Pohle) Ju. Kozhev.
7. Все листья прикорневые, но на отдельных побегах могут быть 1, реже 2 мелких стеблевых листочка. Растения не более 10 см выс. 8.
- + Стеблевых листьев, как правило, не менее 2. Растения обычно выше 10 см . . . 16.
8. Лепестки чисто-белые, кремово-белые или желтовато-белые 9.
- + Лепестки желтые или беловато-желтые 11.

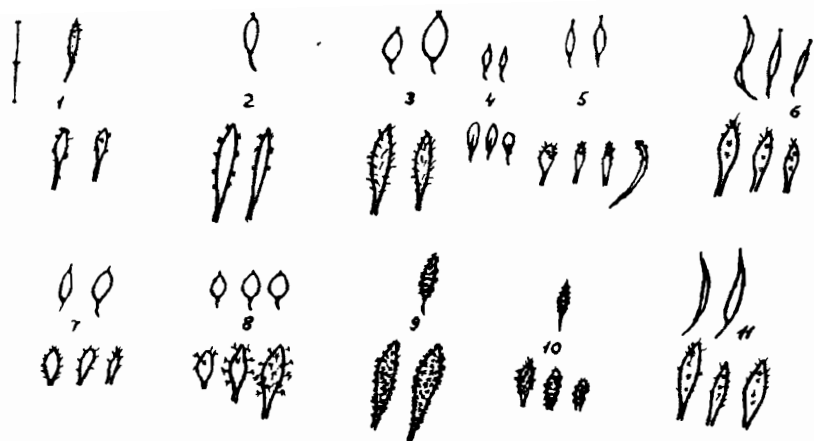


Рис. 3. Форма стручочков (верхний ряд) и листьев (нижний ряд) у таймырских видов рода *Draba* L.: 1 — *D. taimyrensis* Tolm., 2 — *D. sambukii* Tolm., 3 — *D. macrocarpa* Adams, 4 — *D. subcapitata* Simm., 5 — *D. lactea* Adams, 6 — *D. hirta* L., 7 — *D. ochroleuca* Bunge, 8 — *D. pauciflora* R. Br., 9 — *D. cinerea* Adams, 10 — *D. groenlandica* Ekman, 11 — *D. juvenilis* Kom.

9. Опушение преимущественно из звездчатых волосков, в т. ч. на стручочках. Лепестки чисто-белые 5. *D. groenlandica* Ekman (= *D. parvisiliquosa* Tolm.) (рис. 3, 10).
- + Опушение из ветвистых и простых волосков. Лепестки кремово-белые или желтовато-белые 10.
10. На листьях преобладают простые волоски. Лепестки узкие. Стручочки голые 6. *D. subcapitata* Simm. (рис. 3, 4).
- + На листьях преобладают ветвистые волоски. Лепестки широкие. Стручочки с редкими простыми волосками 7. *D. oblongata* R. Br.
11. Лепестки ярко-желтые 12.
 Лепестки светло-желтые или беловато-желтые 14.
12. Листья опушенные сверху простыми волосками. Стручочки 6—12 мм дл. 8. *D. macrocarpa* Adams (рис. 3, 3).
- + Листья опушенные сверху ветвистыми волосками. Стручочки 5—6 мм дл. . . 13.
13. Лепестки около 3 мм дл., узкие. Волоски на листьях ветвистые, вильчатые и простые 9. *D. pauciflora* (рис. 3, 8).
- + Лепестки 5—7 мм дл., широкие. Волоски на листьях ветвистые, простые и звездчатые 10. *D. glacialis* Adams
- 14(11). Листья голые, по краям реснитчатые; стрелки и стручочки голые 11. *D. ochroleuca* Bunge (рис. 3, 7).
- + Листья опушенные; стрелки густо опушенные; стручочки с редкими ресничками 15.
15. В опушении листьев преобладают простые волоски. Листья с закругленной верхушкой 12. *D. alpina* L.

- + В опушении листьев преобладают ветвистые волоски. Листья заостренные 13. *D. pohlei* Tolm.
- 16(7). Густое опушение всех частей растения, в т. ч. стручочков, составляют только звездчатые волоски; на листьях они скрывают зеленую поверхность 14. *D. cinerea* Adams (рис. 3, 9).
- + В опушении кроме звездчатых волосков участвуют и другие волоски или звездчатые волоски отсутствуют; густота опушения от слабой до умеренной (зеленая поверхность не скрыта). Стручочки голые, нередко закручивающиеся 17.
- 17. На листьях имеются ветвистые и простые волоски. Лепестки белые или желтоватые 15. *D. juvenilis* Kom. (рис. 3, 11).
- + На листьях имеются звездчатые и другие волоски. Лепестки белые 18.
- 18. Звездчатые волоски в основном расположены на нижней поверхности листьев, в т. ч. стеблевых; верхняя их сторона голая. Стручочки продолговато-эллиптические, тупые 16. *D. sambukii* Tolm. (рис. 3, 2).
- + Звездчатые волоски (а также ветвистые и простые) на обеих сторонах листьев. Стручочки ланцетные или яйцевидные, заостренные 19.
- 19. Стеблевые листья не шире прикорневых. Стручочки ланцетные, голые или с редкими ресничками 17. *D. hirta* L. (рис. 3, 6).
- + Стеблевые листья обычно шире прикорневых. Стручочки яйцевидные, с б. м. развитым опушением из простых и ветвистых волосков 18. *D. borealis* DC.

Ниже приводятся некоторые данные об изменчивости таймырских видов рода *Draba*.

1. *D. pilosa*. В некоторых популяциях этого вида обычны особи с некилеватыми, плоскими листьями. Как правило, это особенно хорошо развитые, рослые растения. Они представляются нам переходными к *D. glacialis*. Растения с плоскими и почти голыми (только с ресничками по краям) листьями (обычно на сырых местах) по всем признакам нижней части растения уподобляются *D. ochroleuca*, но при цветении они сразу отличаются от нее ярко-желтыми лепестками.

Во многих локальных популяциях *D. pilosa* растения имеют и голые, и слегка опушенные ветвистыми волосками стрелки и простыми волосками стручочки. Эти признаки не связаны с экологией произрастания. Степень опушения листьев, с одной стороны, зависит от условий произрастания (что видно по характеру самих листьев), с другой стороны, не связана с ними (что следует из совместного произрастания растений с разной степенью опушения листьев и других частей, в т. ч. таких, которые относятся к *D. pilosa* subsp. *barbata*). Простые волоски на листьях бывают жесткими, щетинистыми и мягкими, шелковистыми.

В стадии плодоношения растения со слегка опушенными стручочками и плоскими листьями легко принять за *D. alpina*, с которой *D. pilosa* достаточно близка. Стручочки у *D. pilosa*, как правило, эллиптические, но могут быть широкоэллиптическими.

2. *D. fladnizensis*. В одной локальной популяции вида можно обнаружить растения с голыми и опушенными стрелками. На листьях иногда заметны одиночные ветвистые волоски. Стручочки нередко имеют фиолетовый оттенок. Стрелки часто волнисто изогнутые.

3. *D. taimyrensis*. До сих пор известен лишь с побережья Таймырского озера. Этот вид имеет явное родство с *D. lonchocarpa* Rydb., от которой, по всей видимости, и происходит.

4. *D. lactea*. У этого вида опушение из звездчатых волосков нередко отмечается на единичных листьях, тогда как большая их часть имеет только реснички по краям или, кроме того, по плоскостям. Описывая этот вид, М. И. Адамс, очевидно, не придавал особого значения характеру волосков (это видно из того, что среди экземпляров, тестируемых им как *D. lactea*, имеется характерная *D. fladnizensis*, описанная за 40 лет до *D. lactea*). Поэтому он и не указал в первоописании на наличие у *D. lactea* звездчатого опушения. Порсилд (Porsild, 1957) отмечает у *D. lactea* только простые длинные волоски, а рисунок вида в его работе походит как на *D. lactea*, так и на *D. fladnizensis*, поскольку эти виды очень сходны по внешнему облику. У обоих растения образуют плотные мелкие куртинки, связанные корневищем в систему отстоящих друг от друга растений. На них часто много черешков старых отмерших листьев, а живые листья завернуты концами внутрь, как и у *D. subcapitata*. В некоторых локальных популяциях из суровых условий обитания (редкотравные щебнистые тундры в верхних частях рельефа) звездчатые волоски имеются лишь на единичных листьях, поэтому в стадии плодоношения *D. lactea* едва ли можно отличить от *D. fladnizensis*. Однако на нижней стороне отдельных листочков *D. lactea* можно обнаружить даже густой покров из звездчатых волосков. ♣

А. И. Толмачев помечал как *D. lactea* растения, у которых одни листья имеют сверху звездчатые волоски, у других — верхняя сторона голая, лишь иногда со звездчатыми волосками по краям.

Наличие звездчатых волосков на типовом экземпляре *D. lactea* позволяет принимать этот признак в качестве определяющего, хотя сам автор и не опирался на него. Неопределенность между *D. lactea* и *D. fladnizensis* существует лишь в стадии плодоношения, и она не препятствует в целом их разграничению.

Совсем иначе обстоит дело при разграничении *D. lactea* и *D. pseudopilosa*. На образцах, определенных А. И. Толмачевым, а также Р. Р. Поле (автором описания второго вида) как *D. pseudopilosa*, звездчатые волоски иногда имеются на верхней стороне листа, хотя у большинства других листьев они есть только снизу. Поэтому по характеру распределения звездчатых волосков (либо только снизу у

D. pseudopilosa, либо с обеих сторон у *D. lactea*) виды различаются нечетко. Кроме того, у растений, которые следует определять как *D. pseudopilosa*, звездчатые волоски так же, как у *D. lactea*, могут присутствовать на единичных листьях, в то время как их большая часть снабжена только простыми волосками, которые могут быть и редкими, и весьма густыми на обеих сторонах листа. Такие растения имеют мелкие (немного длиннее чашечки) узкие лепестки. У типичной *D. lactea* лепестки крупнее, а главное, в 2 раза шире. Характер лепестков является единственным надежным признаком при разграничении *D. lactea* и *D. pseudopilosa*, и естественно, что различить их можно только во время цветения. У типовых экземпляров *D. pseudopilosa* ширина лепестков промежуточная между шириной лепестков *D. lactea* и наиболее узкими лепестками *D. pseudopilosa*. Здесь мы имеем случай, когда типовые экземпляры отражают лишь малую и к тому же не медианную часть изменчивости вида, обнаруживаемой в природе. А. Н. Беркутенко (1983) правильно отметила, что различить рассматриваемые виды по характеру опушения, как было принято А. И. Толмачевым (1975), невозможно, в связи с чем она низвела *D. pseudopilosa* в синонимы *D. lactea*. Не оспаривая эту точку зрения, отметим, что в некоторых редких случаях растения могут быть идентифицированы как *D. pseudopilosa*, что в соответствии с современными тенденциями систематики достаточно для признания этого вида. Однако его обособленность представляет собой только крайнюю форму изменчивости одного признака в рядах непрерывной и комбинативной изменчивости по другим признакам. В такой ситуации растения *D. pseudopilosa* предпочтительнее считать подвидом, а не видом: *D. lactea* subsp. *pseudopilosa* (Pohle) Ju. Kozhev. comb. nov. — *D. pseudopilosa* Pohle, 1914, Изв. Петерб. бот. сада, 14, 4—6 : 469.

5. *D. groenlandica*. А. И. Толмачев (1975) отличал *D. groenlandica* от *D. parvisiliquosa* только по длине лепестков (3—4.5, а не 2.5—3 мм) и стручочков (6—9, а не 3—5 мм). Однако даже на тестированных им образцах хорошо видно, что указанные различия нередко совмещаются на одном растении, хотя, конечно, есть экземпляры, в точности соответствующие *D. parvisiliquosa*. Исследование многих локальных популяций убеждает однако, что в них очень обычны растения со стручочками 6—7 мм и лепестками около 4 мм наряду с пунктуально отвечающими представлению о *D. parvisiliquosa*. Такие популяции можно относить к *D. groenlandica*, хотя длина лепестков у соответствующих растений часто такая же, как у *D. parvisiliquosa*.

Различие по одному признаку, и к тому же континуальному, вызывает сомнение в том, что два последних вида следует признавать за самостоятельные, тем более что как в Канадском Арктиче-

ском архипелаге и в Гренландии (откуда описана *D. groenlandica*), так и на Таймыре (откуда описана *D. parvisiliquosa*) распространена *D. cinerea*, связь с которой обоих названных таксонов совершенно очевидна. Под влиянием сходных условий от *D. cinerea* обособились на Таймыре и в Северной Америке одинаковые популяции, т. е. в данной ситуации нет даже необходимости предполагать прошлые миграции с одного материка на другой.

На Таймыре растения, отвечающие представлениям о *D. groenlandica* и *D. parvisiliquosa*, иногда составляют смешанные популяции с *D. cinerea* в относительно прогреваемых местах, чаще всего на скалах южной экспозиции. Длина стручочков хорошо коррелирует с общей развитостью растений в пределах одной локальной популяции. При плодоношении соцветия *D. groenlandica* часто вытягиваются, как у *D. cinerea*, и если бы не наличие ресничек на листьях, такие растения можно было бы рассматривать как мелкую *D. cinerea* (впрочем, до 17 см выс.) с 1 стеблевым листом.

6. *D. subcapitata*. У этого вида на нижней стороне листьев часто очень мало ветвистых волосков, и если растение в плодах, его сложно отличить от *D. fladnizensis*, так как у последней стручочки бывают столь же мелкими (около 5 мм) и с такой же длиной столбика (0.2—0.3 мм). Кроме того, у обоих видов стрелки могут быть с ветвистыми волосками или голыми.

У характерной по признаку опушенности *D. subcapitata* лепестки могут быть чисто-белыми (без желтоватого оттенка), что отмечено и в Канадском Арктическом архипелаге (Porsild, 1957).

7. *D. oblongata*. В понимании данного растения я придерживаюсь точки зрения А. И. Толмачева (1975), однако, по устному сообщению А. Н. Беркутенко, Маллиган (Mulligan), видевший тип данного вида, принимает *D. oblongata* в смысле Толмачева за *D. adamsii* Ledeb. Эти определения Маллигана есть и в LE. По нашему же мнению, название *D. adamsii* относится к близкородственному *D. oblongata* виду *D. pauciflora* с ярко-желтыми лепестками.

У *D. oblongata* стручочки часто не яйцевидные, вопреки представлениям Толмачева, а вытянутые, со столбиком 0.6—0.7(0.8) мм дл. Они варьируют от эллиптических до продолговато-яйцевидных и могут быть голыми. Опушение на листьях может быть очень редким, иногда его нет. Такие экземпляры в стадии плодоношения почти не отличаются от *D. alpina*. На сухом торфянистом субстрате растения нередко сильно разрастаются, теряя характерный облик вида (подобное разрастание типично и для *D. hirta* на нарушенных субстратах). У них формируется большое число стрелок (более 60). Все растение выглядит огромным. Листья достигают более 2 см дл. и до 1 см шир.; увеличиваются размеры стручочков (до 8 мм дл.).

8. *D. macrocarpa*. Варьирует по размерам стручочков. В рамках одной локальной популяции хорошо видно, что размеры стручочков *D. macrocarpa* не связаны со степенью развитости растений. Нередко популяцию составляет большая часть растений со стручочками около 6 мм дл., т. е. на нижнем пределе значений, но общая развитость растений этой популяции такая же, как и у растений со стручочками 8—9 мм дл. Наиболее характерная форма стручочков — яйцевидная, но она может быть и эллиптической, и продолговатой.

9. *D. pauciflora*. На одном растении этого вида могут быть листья как с голой верхней поверхностью, так и с опушенной ветвистыми и простыми волосками (как у *D. oblongata*). Вообще можно сказать, что нижняя часть растений у названных видов чрезвычайно сходна. Но эти виды обнаруживают существенные отличия по форме стручочков, а особенно по лепесткам, на что указывал А. И. Толмачев (1975). Вместе с тем опушение стручочков и длина столбика у них часто одинаковые, поэтому в ряду изменчивости встречаются экземпляры, которые в стадии плодоношения могут быть с равным основанием причислены к одному или другому из двух названных видов.

10. *D. glacialis*. Один из наиболее изменчивых видов. В широких пределах варьируют размеры плоских листьев. Поверхность листьев может быть голой (по краям с крупными жесткими волосками) или опушенной только простыми волосками или их смесью с ветвистыми. Стрелки голые или в верхней части опушенные простыми и ветвистыми волосками (особенно у молодых растений). Чашелистики также голые или с пучком ресничек, прямых или изогнутых. Молодые стручочки (до опадения лепестков) округлые и эллиптические, позднее они вытягиваются. Стручочки либо голые, либо с редкими ресничками.

D. glacialis встречается вместе с *D. pilosa*, с которой, возможно, гибридизирует. В таких популяциях обычны растения, промежуточные между названными видами. В частности, отмечались экземпляры *D. glacialis* с килеватыми листьями. Кроме того, в популяциях *D. pilosa* обнаруживаются растения с почти плоскими, сверху голыми листьями с опушением из ветвистых волосков на нижней стороне, а по краям с ресничками и вильчатыми волосками. Такие листья свойственны *D. eschscholtzii* Pohle — виду, который вряд ли следует отличать от *D. glacialis*. Смешанные популяции приурочены обычно к участкам мелко мозаичного чередования различных сред, например в поймах ручьев, где сухие и влажные, задернованные и обнаженные, грубого и мелкого механического состава пятна быстро сменяют друг друга. Отмечаемые отличительные признаки названных видов (Толмачев, 1975) не выдержаны. Так, вмятки на лепестках видны лишь у *D. glacialis*, т. е. у рас-

тений с их ярко-желтой окраской (желтовато-белыми они становятся в конце цветения). Поэтому всевозможные вариации опушения листьев и длины столбиков параллельны у растений с бледно-желтыми и ярко-желтыми цветками.

Довольно часто форма листьев *D. glacialis* повторяет таковую *D. ochroleuca*, т. е. имеет закругленную верхушку, но на отдельных из них снизу обнаруживается густой покров из ветвистых волосков.

11. *D. ochroleuca*. Для этого вида характерна особенно сильная изменчивость, как внутри-, так и межпопуляционная. Это тем более примечательно, что *D. ochroleuca* является преимущественно южносибирским видом. По размерам растения с Таймыра (горы Бырранга) разительно отличаются от южносибирских. Вместе с тем это отличие носит клинальный характер, и на Путоране распространены популяции, являющиеся промежуточными по размерам растений между популяциями, обитающими на Саянах, и наиболее мелкими — в горах Бырранга; в последнем районе обычны и растения типа путоранских. Самые мелкие представители *D. ochroleuca* (высотой около 3 см) обнаруживаются на привершинных плато гор Бырранга. В этих весьма суровых условиях *D. ochroleuca* обитает на редкотравных щебнистых местах совместно с *D. subcapitata* и *D. lactea*, а также *Saxifraga oppositifolia*, *Cardamine bellidifolia* и другими видами. Более часто *D. ochroleuca* встречается во влажных местообитаниях в нижнем поясе: на сырых голых пятнах шлейфов гор, по расширенным долинам ручьев, на нивальных луговинах близ снежников. В этих условиях растения *D. ochroleuca* соответствуют по размерам путоранским, но далеко не достигают по данному признаку южносибирских.

Несмотря на значительную вариабельность отдельных органов, особенно листьев, *D. ochroleuca* с гор Бырранга весьма выдержана в основных признаках. Наиболее четкой ее отличительной чертой являются плоские прикорневые листья с закругленной или тупой верхушкой, не образующие покровов из своих отмерших частей, чем этот вид хорошо отличается от *D. fladnizensis*, за которую он может быть принят на стадии плодоношения. Длина столбика у *D. ochroleuca* составляет около 0.5 мм, т. е. она такая же, как у *D. fladnizensis*. Что же касается формы стручочка, то она варьирует у *D. ochroleuca* и в отдельных случаях не отличается от таковой *D. fladnizensis*.

У некоторых, даже очень мелких, растений *D. ochroleuca* на стрелке имеется листочек с наибольшей шириной в верхней половине (как и у прикорневых листьев). Чашелистики могут быть темно- или светло-коричневыми, с 1—3(4) жилками, с пучком ресничек или без него. Лепестки в 1.5 раза превышают чашелистики и обычно имеют выемку. Их желтизна довольно слабая, но всегда достаточная, чтобы не относить этот вид к белоцветковым крупкам.

12. *D. alpina*. Молодые стручочки этого вида (еще при сохраняющихся и даже не увядших лепестках) на одном растении могут быть густо и редко опушенными. Встречаются локальные популяции, представляющие неопределенность между *D. alpina* и *D. oblongata*.

13. *D. pohlei* в природе нам не встречалась.

14. *D. cinerea*. В горах Бырранга — это один из весьма редких видов, приуроченных чаще всего к скалам южной экспозиции, т. е. наиболее хорошо прогреваемым местам. Растения *D. cinerea* здесь значительно мельче, чем в более южных районах ее ареала. Во время цветения цветочные стрелки у этого вида часто изогнутые, а звездчатое опушение на всех частях растения разреженное. Прикорневые листья опушены преимущественно звездчатыми волосками на ножках, а в еще большей степени — просто ветвистыми волосками: нередко также и простые волоски. На стеблевых листьях обычны реснички по краям, причем иногда на этих листьях совсем нет звездчатых волосков. Наблюдается, таким образом, переход к *D. groenlandica*, вместе с которой в особо благоприятных условиях иногда встречается несомненная *D. cinerea* с такими реликтами, как *Carex macrogyna* и *Artemisia sericea*.

15. *D. juvenilis*. В локальных популяциях этого вида имеются растения, опушение листьев у которых едва отличается от такового у *D. hirta*, но лепестки имеют желтоватый оттенок. Кроме того, в этих популяциях присутствуют особи с белыми цветками, но с опушением листьев как у типичной *D. juvenilis* (ветвистые волоски или звездчатые на ножке). Стеблевые листья обычно отсутствуют, что связано с более мелкими, чем на северо-востоке Азии, размерами всего растения.

16. *D. sambukii*. Предположение о гибридогенной природе данного вида (*D. hirta* × *D. fladnizensis*) кажется нам ошибочным. Скорее всего этот вид обособился от *D. hirta* в связи с уменьшением размеров всех органов и значительной деградацией звездчатого опушения на листьях. В локальной популяции обнаруживаются растения как со стеблевым листом, так и без него. Листья, в т. ч. стеблевые, имеют редкие короткие зубцы.

17. *D. hirta*. Изменчивость *D. hirta* общеизвестна. Этот вид широко варьирует прежде всего по общему облику, что связано со значительной экологической амплитудой и определенным тяготением к местам с нарушенным субстратом, включая и антропогенные. *D. hirta* относится к категории арктических рудералов, и именно на образцах из нарушенных местообитаний хорошо видно, что и некоторые части растений варьируют в широких пределах, причем отдельные признаки не обнаруживают сцепленности. При широких прикорневых листьях стеблевые могут быть сравнительно узкими и

наоборот. Опушение поверхностей листьев на одном растении варьирует от почти сплошного до практически отсутствующего (волоски имеются лишь по краям листьев). Иногда густота звездчатого опушения не уступает таковой на листьях *D. cinerea*, но по их краям при этом присутствуют хотя бы единичные простые волоски. И широкие, и узкие листья могут быть почти голыми или густо опушенными. Стручочки либо глянцевиные, голые, либо тусклые, с редкими щетинками. Их форма — от линейной до продолговато-эллиптической. Некоторые из стручочков закручиваются при еще не опавших лепестках; на одном растении имеются стручочки прямые и закрученные.

Форма с особенно широкими листьями и густым опушением стеблей была выделена А. И. Толмачевым как *D. prozorovskii*; он отграничивал ее в ключе от *D. hirta* по наличию тонких ветвистых волосков, иногда с примесью простых. Надо заметить, что если и различать тонкие и толстые ветвистые волоски, то и те и другие характерны для типичной *D. hirta*, у которой они имеются на разных листьях одного и того же растения, а простые волоски у этого вида есть всегда, что подтверждают и определения самого Толмачева.

Характерно, что кроме типового экземпляра *D. prozorovskii* имеется еще один гербарный лист, собранный С. Прозоровским с той же неточной датой (VI 1908), что и у первого образца, и определенный Толмачевым как *D. hirta*. Нельзя быть уверенным в том, что растения, определяемые по-разному, найдены не в одном месте, но то, что они собраны в с. Хатанга, указано на этикетке. Внешний облик обоих растений очень сходен, но растение, определенное как *D. hirta*, имеет лишь единичные ветвистые и простые волоски, производя впечатление голого. Эти растения Прозоровский мог собрать на высоком крутом склоне к р. Хатанге в черте поселка, где *D. hirta* очень обычна и где она характеризуется особенно сильным полиморфизмом в связи с непрерывной обновляемостью участков склона в результате его размыва и осыпания. Некоторое своеобразие растений с густо опушенным стеблем позволяет рассматривать их в качестве разновидности *D. hirta* var. *prozorovskii* (Tolm.) Ju. Kozhev. stat. nov. (*D. prozorovskii* Tolm. 1930, Тр. Бот. муз. АН СССР: 173).

В горах Бырранга, на пойменных луговинах р. Б. Боотанкага встречены популяции *D. hirta*, в которых значительная часть особей имеет на листьях только реснички и лишь единичные вильчатые волоски. Растения эти отличаются и общим обликом. Они субтильны, их листья узкие и вытянутые, цветки мелкие. Отобранные из популяции, они производят впечатление представителей существенно обособленного таксона, особенно если учесть, что крупок, практически лишенных опушения, а имеющих только реснички, на Тай-

мыре и во всей Арктике всего 2 вида. Тем не менее совершенно ясно, что подобные растения принадлежат к *D. hirta*. Этот вывод подтверждается произрастанием тут же не вызывающих сомнения экземпляров данного вида. Незнание ситуации произрастания этих абберантов легко могло привести к заключению, что они относятся к новому виду. Их своеобразие дает нам основание описать новую разновидность: *D. hirta* L. var. *ciliata* Ju. Kozhevnik. var. nov. — *A. varietata typica pilis stellatis nullis differt.*

Т и п у с: Таймыр, Бырранга, fl. Bolshaya Bootankaga (systema fl. Verchnaja Taimyra), 12 km ab ostio, 11 VII 1991, Ju. Kozhevnikov (LE).

От типовой разновидности отличается отсутствием звездчатых волосков.

Т и п: Таймыр, Бырранга, р. Б. Боотанкага (система р. Верхняя Таймыра) в 12 км от устья, 11 VII 1991, Ю. Кожевников (LE).

18. *D. borealis*. Следуя установившейся традиции, растениям этого вида можно придавать видовую самостоятельность, тем не менее их связь с *D. hirta* настолько существенна, что во многих случаях они могут быть отнесены к любому из этих видов. Попытка их разграничения по характеру опушения листьев и стручков (Беркутенко, 1988) не может считаться успешной, так как уже в локальных популяциях того и другого видов приходится сталкиваться с разнообразием опушения, причем это не связано с размерами органов. Воздерживаясь от решительного суждения, все же заметим, что если будущие исследователи не подтвердят массовость чистых популяций *D. borealis*, то ранг этого таксона следует понизить до подвидового.

В заключение отметим, что популяционное изучение представителей одного рода на определенной в физико-географическом отношении территории, богатой представителями данного рода, нужно расценивать как особый подход, существенно дополняющий монографическое исследование. Его целью является установление между встречающимися на территории видами отношений, связанных с экологией, биологией, морфологией и пр. В случае так называемых трудных родов такой подход неизбежен, так как изучение популяций показывает характер изменчивости составляющих их видов и внутривидовых категорий.

Литература

- Беркутенко А. И. Крестоцветные Колымского нагорья. Владивосток, 1983. 164 с.
Беркутенко А. И. Капустовые, или крестоцветные — *Brassicaceae* Вурбет.
(1988) // Семейство крестоцветные (Brassicaceae) Дальнего Востока. Дв.



В. Н. Гладкова

V. Gladkova

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *CRATAEGUS* L. (ROSACEAE)
С КАВКАЗА

GENERIS *CRATAEGUS* L. (ROSACEAE) SPECIES NOVAE
E CAUCASO

Для рода *Crataegus* L. (боярышник) во флоре Кавказа характерны интенсивные процессы гибридизации. Некоторые формы гибридных циклов стабилизировались (возможно, с помощью характерного для боярышников апомиксиса) и заняли значительный ареал. Приводим описание двух из них в качестве самостоятельных гибридогенных видов.

Crataegus ulotricha Pojark. in herb. sp. nov. — Frutex vel arbuscula ramis (brachyblastis) parce spinosis. Folia bicolores, supra pallide viridia, opaca, subtus canescentia indumento crispomollitandem hic inde detersili; folia brachyblastorum ambitu late ovata vel subromboidea, non profunde 3-lobata vel trifida lobis inferioribus ad medium vel apice inaequaliter serratis vel interdum subincisis; ramorum sterilium folia 5—7-lobata basi truncata vel late cuneata, lobis inferioribus oblique distantibus, apice grosse serratis. Inflorescentia parviflora. Fructus atropurpurei vel subnigri, globosi vel ellipsoidei (2)3—4-pyreni, carne rubra, sepalis persistentibus, triangularibus, elevato-reflexis.

T y p u s: Armenia, Zangezur. Supra oppidum Goris in ascensu ad pagum Schinuair. Sylva collocata in clivo meridionali ad ripam fluminis Schakarodzbur, 1400—1500 m s. m., 30 IX 1961, N 200, A. Pojarkova (L.E.).

A f f i n i t a s. Ab specie affini *C. meyeri* Pojark. sepalis late triangularibus in fructu erecto-reflexis (nec oblongis revolutis) fructibus subnigris (nec sanguineis) 3—4-pyrenis (nec dipyrenis) differt. Structura fructus cum *C. pentagyna* Waldst. et Kit. similitudinem exhibet. Habitat in Armenia (jugum Zangezur), in silvis lucidis ad declivia montium in regione inferiore.