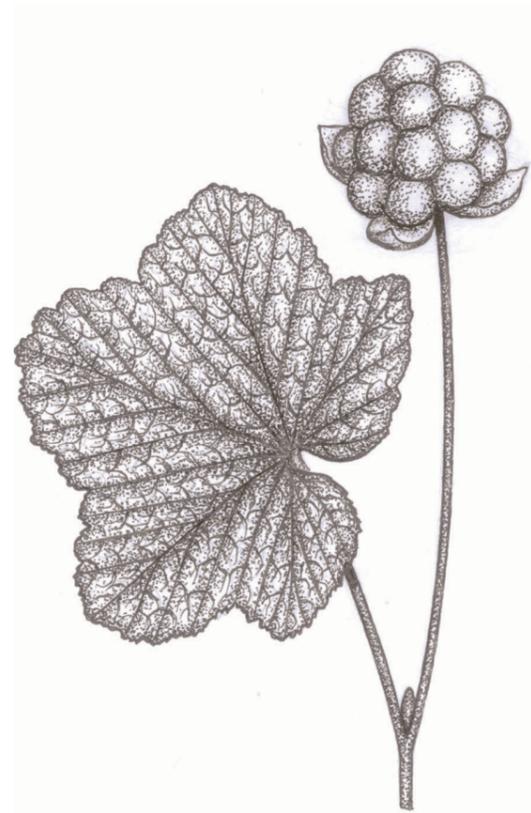




РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

XII съезд



**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

ЧАСТЬ 3

Петрозаводск
2008

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



XII СЪЕЗД
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)

Часть 3

**МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА И БИОСИСТЕМАТИКА
ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ
ПАЛЕОБОТАНИКА
КУЛЬТУРНЫЕ И СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ
БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ И ФАРМАКОГНОЗИЯ
ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА**

ПЕТРОЗАВОДСК
2008

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 3: Молекулярная систематика и биосистематика. Флора и систематика высших растений и флористика. Палеоботаника. Культурные и сорные растения. Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия. Охрана растительного мира. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 419 с.

ISBN 978-5-9274-0329-5

В 6 книгах представлены материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках XII съезда Русского ботанического общества. Их содержание отражает состояние современной ботанической науки в России. Распределение материалов по 17 секциям проведено программным комитетом с учетом мнения авторов. Материалы каждой секции являются фактически самостоятельными сборниками статей, и все они в свою очередь сгруппированы в 6 частей. Часть 1 – «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология». Часть 2 – «Альгология», «Микология», «Лихенология», «Бриология». Часть 3 – «Молекулярная систематика и биосистематика», «Флора и систематика высших растений», «Палеоботаника», «Культурные и сорные растения», «Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия», «Охрана растительного мира». Часть 4 – «Сравнительная флористика», «Урбановфлора». Часть 5 – «Геоботаника». Часть 6 – «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений».

Редакционная коллегия:

Багмет Л.В., Буданцев Л.Ю., Гельтман Д.В., Головнева Л.Б., Дорофеев В.И., Камелин Р.В., Пунина Е.О., Родионов А.В., Смекалова Т.Н., Сысоева М.И., Тимофеева В.В., Шипилина Л.Ю.

Съезд и Конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Карельского научного центра РАН

ISBN 978-5-9274-0329-5

С Е К Ц И Я
ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ



ПОДСЕКЦИЯ

СИСТЕМАТИКА

ПРОБЛЕМЫ ТИПИФИКАЦИИ ОРЛЯКА

Гуреева И.И.¹, Page C.N.²

¹Томск, Томский государственный университет

²Penryn, UK, University of Exeter in Cornwall

В настоящее время нет единого мнения об объеме рода *Pteridium* (L.) Kuhn. R.M. Tryon (1941), который одним из первых провел ревизию *Pteridium* в мировом масштабе, признавал, что род представлен одним видом – *P. aquilinum* с 2 подвидами и 8 разновидностями, хотя примерно в это же время высказывалось мнение и о многовидовой структуре рода (Ching, 1940; Copeland, 1947). В настоящее время многовидовая структура рода признается для мировой флоры. В частности, для Южного Полушария приводятся *P. caudatum* (L.) Maxon, *P. arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Центральная и Южная Америка), *P. esculentum* (Forster f.) Cockayne (Австралия, Новая Зеландия, Фиджи, Новая Каледония), *P. semihastatum* (N. Wallich ex J.G. Agardh) S.B. Andrews (тропическая Азия и Австралия), *P. revolutum* (Blume) Nakai (Австралия, Южный Китай, Южная Индия, юг Юго-Восточной Азии, Индонезия) (Brownsey, 1989; Thomson, Alonso-Amelot, 2002). Для Северного полушария преобладающей является точка зрения о распространении здесь одного вида – *P. aquilinum* (L.) Kuhn, в пределах которого выделяется ряд подвидов (Thomson, 2004), хотя в разное время для этой территории, наряду с *P. aquilinum*, приводились и приводятся в качестве самостоятельных видов *P. tauricum* (C. Presl) V. Kreczetovicz (Кавказ, Закавказье) (Гроссгейм, 1939), *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex Fries (Северная и Восточная Европа, внетропическая Азия, Северная Америка) (Цвелёв, 2005), *P. pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill. (Шотландия и Сев. Евразия) (Page, Mill, 1995a, b; Гуреева, Пейдж, 2005, 2007).

Проблемы таксономии орляка не в последнюю очередь связаны с проблемами его типификации. R.M. Tryon (1941) из всех цитат, приведенных К. Линнеем в «Species plantarum» (Linnaei, 1753: 1075), избрал в качестве типа для базинима *Pteris aquilina* рисунок из книги L. Fuchs'a (Fuchsio, 1542): «*Filix femina*» in Fuchs, Hist. Stirp., 596, 1542», ссылаясь на то, что в 1753 г. К. Линней не имел образца *Pteris aquilina* в своем гербарии. Вместе с тем, первой ссылкой, поставленной К. Линнеем после полиноминала, к которому относится эпитет «*aquilina*», является ссылка на «Hortus Cliffortianus» – «Hort. Cliff. 473». Известно, что в 1735–1737 гг. К. Линней работал в саду Hartecamp у бургомистра Амстердама G. Clifford'a, где ему было поручено описать и классифицировать коллекцию как по живым растениям, так и по гербарным образцам, итогом чего стал труд «Hortus Cliffortianus» (Linnaeo, 1737). На с. 473 этого труда приведен род *Pteris*, а полиноминал «*Pteris fronde supra-decomposita, foliolis pinnatis, pinnis lanceolatis: infimis pinnatifidis; superioribus minoribus*», соответствующий *Pteris aquilina* в «Species Plantarum» (Linnaei, 1753) приведен в пункте 6. Этот же полиноминал приведен позже во «Flora Suecica» (Linnaeus, 1745, пункт 843), где Линней впервые ссылается на «Hortus cliffortianus, 473». В свою очередь, ссылка на «Flora Suecica» появляется в «Species plantarum» (Linnaei, 1753) после ссылки на «Hortus cliffortianus, 473». Поэтому в дальнейшем, работы по типификации орляка основывались на гербарии «Hortus Cliffortianus». В настоящее время эта историческая коллекция хранится в Гербарии Музея Естественной истории (BM, Лондон). В этой коллекции номером 473, на который ссылается К. Линней (Linnaei, 1753), помечено 2 экземпляра «473 Pteris 6?» и «473 Pteris 6» (сейчас они пронумерованы как BM000647565 и BM000647566 соответственно).

В 1964 г. M.-L. Tardeu-Blott называет в качестве лектотипа *Pteridium aquilinum* образец «473 Pteris 6», не уточняя однако, какой из двух экземпляров имеется в виду – «473 Pteris 6?» или «473 Pteris 6». В 1980 г. образец «473 Pteris 6?» (BM000647565) был избран В. Parris как лектотип *Pteris aquilina*, о чем свидетельствует этикетка, но как замечают E. Sheffield с соавторами (1989), этот выбор не был надлежащим образом опубликован, поэтому это делают они в цитированной работе. Эти же авторы считают, что наличие гербарного материала, который наверняка использовал К. Линней, делает незаконным избрание рисунка Fuchs'a в качестве лектотипа. Другой экземпляр, «473 Pteris 6» (BM000647566), собранный в Северной Америке и помеченный Gronovius'ом «Ex Nova Anglia [...] D. Du Bois 5136», по мнению E. Sheffield с соавт. (1989), представляет «типичный материал с этой территории», т. е., как замечают C.N. Page и R.R. Mill (1995b), принадлежит скорее всего к *P. latiusculum*, который там обычен.

J.A. Thomson (2004), подробно обсуждая проблемы типификации орляка, пишет, что, поскольку выбор экземпляров из Hortus Cliffortianus «473 Pteris 6» неоднозначен, из 2 имеющихся экземпляров этого гербария BM000647565 и BM000647566 следует выбрать первый как более соответствующий линнеевскому указанию в «Species plantarum» (1753): «*Habitat in Europae sylvis, praesertim caeduis*». В результате, из 2 имеющихся образцов J.A.

Thomson избирает образец «Hortus Cliffortianus 473 *Pteris* 6? (BM000647565)» в качестве эпитипа для поддержки рисунка L. Fuchs'a («*Filix femina*, Fuchs, *Historiae Stirpium*: 596, misprinted 569, 1542») как лектотипа. Этот образец соответствует таксону, обитающему в средних широтах континентальной Европы, в Центральной и Южной Британии.

В 2007 г. нам удалось просмотреть и сравнить имеющиеся материалы по типификации орляка. Упомянутый рисунок Fuchs'a (Fuchsio, 1542), помещенный на с. 596 (страница помечена как 569, что является опечаткой), представляет собой иллюстрацию к описанию «*Filix-foemina*» на с. 597 этого труда. Рисунок выполнен без детализации признаков и по нему довольно трудно составить представление о том, какой таксон имеется в виду, хотя на нем, несомненно, изображен орляк.

Что касается образцов из «Hortus Cliffortianus», гербарный образец BM000647566 относится, скорее всего, к *P. latiusculum*, поскольку собран в Северной Америке, где этот вид обычен. На гербарном листе смонтирована верхняя часть не вполне развернувшейся вайи. Гербарный образец BM000647565 смонтирован из трех частей, одна из которых представляет собой верхнюю часть вайи, две других – перья не из одной пары, возможно из средней части вайи, скорее всего, молодого (по возрасту) растения. Но, в любом случае, по этим частям вайи можно судить о том, что гербарный образец представляет таксон, распространенный в средних широтах Европы, а именно, *P. aquilinum* subsp. *aquilinum* (sensu C.N. Page, R.R. Mill, 1995b).

Существовало мнение о том, что К. Линней не имел образца орляка в своем гербарии (Tryon, 1941). На самом деле в линнеевской коллекции имеется ряд гербарных образцов орляка, которые сейчас хранятся в Линнеевском обществе (LINN, Лондон). Среди них есть образец, представляющий, на наш взгляд, среднеевропейский таксон – № 1251.71, и образец, представляющий североевропейский таксон – № 1246.13, причем именно на последнем имеется четко написанное название *Pteris aquilina*. Очевидно, что Линней не различал эти таксоны, объединяя их под названием *Pteris aquilina*, но очевидно и то, что он хорошо знал орляк, вероятно, из его родной Швеции, поскольку во всех цитированных работах он дает довольно точную информацию о его экологии: «*Crescit in sterilibus desertis sylvis, ubi terra exusta, frequens per Europam extra circulum arcticum, intra vero nulla*» [Произрастает в стерильных бесплодных лесах, на земле после пожара, обычен в Европе вне Полярного Круга, внутри которого вообще отсутствует] (Hortus Cliffortianus, с. 473, *Pteris* 6: Linnaeo, 1737); «*Habitat in sylvis praeustis exaridis frequens*» [Обитает часто в горелых сухих лесах] (*Flora Suecica*, 843: Linnaeus, 1745); «*Habitat in Europe sylvis, praesertim caeduis*» [Растет в лесах Европы, особенно, подходящих для рубки] (*Species plantarum*, с. 1075: Linnaei, 1753). В этих формулировках указана такая важная особенность орляка, а именно североевропейского и североазиатского, расти в светлых редких лесах, на вырубках и гарях. Первое название (полиноминал) было дано в ранней работе К. Линнея (Linnaeo, 1737), впоследствии он лишь присоединил к этому полиноминалу «тривиальное название» (биноминал), не меняя характеристики (Linnai, 1753). C.N. Page и R.R. Mill (1995b) предположили, что К. Линней, хорошо знавший орляк, растущий в Скандинавии, явно упустил из виду значимость отличий, которые существуют между орляком, обычным в Скандинавии, и орляком, обычным в Средней и Южной Европе, который он видел лишь в молодости, еще неопытным ботаником. Поэтому, хотя, по-существу правильнее было бы избрать в качестве лектотипа *Pteris aquilina* L. (= *Pteridium aquilinum*) образец из линнеевского гербария 1246.13 (LINN), формально правильным является избрание в качестве лектотипа образца из Hortus cliffortianus (BM BM000647565), на основе которого было дано «первоописание». То есть, согласно принятой на настоящий момент типификации, линнеевский эпитет *aquilinum* остается за орляком, распространенным в средних широтах Европы, но отсутствующим (или редким) в северных районах Европы и в Северной Азии, хотя высказывались мысли о том, что логичнее было бы оставить эпитет, данный К. Линнеем, за видом, широко распространенным на его родине, в Швеции [то есть за *P. pinetorum* sensu C.N. Page (Page, Mill, 1995a, b), или *P. latiusculum* sensu H.H. Цвелёв – И.Г.] (Page, Mill, 1995b; Цвелёв, 2005). Но, как справедливо замечают C.N. Page и R.R. Mill (1995b, с. 241), лектотипификация, основанная на образце из Hortus cliffortianus, важна для номенклатурной стабильности, так как сохраняет использование эпитета *aquilinum* для орляка, который хорошо знаком большинству европейских ботаников, исключая таковых в Скандинавии и Восточной Европе. Вслед за ними, H.H. Цвелёв (2005, с. 893), считающий, что необходимо выбрать в качестве неотипа один из шведских экземпляров, признает, что «на такую замену вряд ли согласятся западноевропейские авторы».

Североевропейский орляк, как и орляк, растущий на обширных пространствах Восточной Европы и Сибири, долгое время относили к *Pteridium aquilinum*. Орляк того же морфотипа (морфотип «*latiusculum*») по: Thomson, 2004) был описан C.N. Page и R.R. Mill (1995a) из Шотландии в качестве самостоятельного вида («full species») *P. pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill (тип: Scotland, E Inverness-shire, Rothiemurchus Forest near Loch an Eilein, G.R. NH 896092, 4 June 1983, C.N. Page 17049; голотип E, изотипы ABD, GL, PTH). Мы считаем, что ареал этого вида охватывает значительные территории в пределах Северной Евразии – Шотландию, Скандинавию, на юг – до Германии и Польши, большую часть России, включая Сибирь. В пределах этого ареала выделяется ряд таксонов подвидового уровня: subsp. *pinetorum*, обитающий в Шотландии, в континентальной Европе – в Скандинавии, на юг – до Польши и Германии, и описанный нами (Гуреева, Пейдж, 2005) subsp. *sibiricum* Gureeva et C.N. Page (тип: окрестности г. Новосибирска, сосновый лес с орляковым покровом).

19.08.2004. И.И. Гуреева; голотип, паратип ТК), ареал которого охватывает Сибирь, преимущественно южнее 60° с.ш., и север Европейской России. К этому же виду был отнесен и subsp. *osmundaceum* (Christ) C.N. Page (Page, Mill, 1995a), описанный первоначально как разновидность *P. aquilinum* var. *osmundaceum* Christ.

Литература

- Гроссгейм А.А. Сем. 1. *Polypodiaceae* R.Br. – Папоротниковые // Флора Кавказа. Баку, 1939. Т. 1. С. 5–43.
- Гуреева И.И., Пейдэж К.Н. К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Сист. зам. по мат. Гербария им. П.Н. Крылова при Том. гос. ун-те. Томск, 2005. № 95. С. 18–26.
- Гуреева И.И., Пейдэж К.Н. К систематике *Pteridium* в евросибирском регионе // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2007. С. 97–98.
- Цвелёв Н.Н. Род орляк (*Pteridium*, *Hypolepidaceae*) в Восточной Европе и Северной Азии // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 6. С. 891–896.
- Brownsey P.J. The taxonomy of bracken (*Pteridium: Dennstaedtiaceae*) in Australia // Aust. Sist. Bot. 1989. Vol. 2. С. 113–128
- Ching R.C. On the natural classification of the family «*Polypodiaceae*» // Sunnyatsenia. 1940. Vol. 5. P. 201–268.
- Copeland E.B. Genera filicum, the genera of ferns. New-York, 1947. 247 p.
- Fuchsio L. De Historia Stirpium Commentarii Insignes. Basileae: Officina Isingriniana, Anno Christi. 1542. 896 p.
- Linnaeo C. Hortus cliffortianus. Amstelaedaemi: Verlag von J. Cramer, 1737. 502 p.
- Linnaeus C. Flora Suecica. Stockholmiae: Laurentii Salvii, 1745. 420 p.
- Linnaei C. Cryptogamia Filices // Species plantarum. Ed. 1. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. Т. II. P. 1061–1099.
- Page C.N., Mill R.R. Scottish bracken (*Pteridium*): new taxa and a new combination // Bot. J. Scotland. 1995a. Vol. 47. P. 139–140.
- Page C.N., Mill R.R. The taxa of Scottish bracken in a European perspective // Bot. J. Scotland. 1995b. Vol. 47. P. 229–247.
- Tardeu-Blot M.-L. *Pteridium* // Flore du Cameroun. 3. Pteridophytes. Paris: Museum National d’Histoire Naturelle. 1964. P. 96–97.
- Thomson J.A. Towards a taxonomic revision of *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Telopea. 2004. Vol. 10, № 4. P. 793–803.
- Thomson J.A., Alonso-Amelot E. Clarification of the taxonomic status and relationship of *Pteridium caudatum* (*Dennstaedtiaceae*) in Central and South America // Bot. J. of the Linn. Soc. 2002. Vol. 140. P. 237–248.
- Tryon R.M. A revision of the genus *Pteridium* // Rhodora. 1941. Vol. 43. № 505. P. 1–70.
- Sheffield E., Wolf P.G., Haufler C.H., Ranker T., Jermy A.C. A re-evaluation of plants referred to as *Pteridium herediae* // Bot. J. Linn. Soc. 1989. Vol. 99. P. 377–386.

ЕСТЕСТВЕННАЯ И ИСКУССТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В КОМПЛЕКСЕ *SAXIFRAGA CERNUA* L. – *S. SIBIRICA* L. (СЕМ. *SAXIFRAGACEAE*) НА УРАЛЕ

Дымшакова О.С.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Значение гибридизации как фактора увеличения биологического разнообразия в природе достаточно велико. Это довольно широко распространенное и значимое явление в жизни растений. По разным оценкам от 22% до 50% цветковых растений образовалось путем гибридизации. В то же время это достаточно редкое событие для животного мира (Грант, 1980; Albert et al., 1997; Marhold et al., 2002).

Род *Saxifraga* (сем. *Saxifragaceae*) насчитывает по разным оценкам около 350–370 видов. Отмечено, что эколого-морфологическое и таксономическое разнообразие данного рода в значительной степени обусловлено гибридизацией. Из литературных источников известно, что в природе часто встречаются гибриды между различными видами камнеломки. По данным D. Webb и R. Gornall (1989), гибридизация в роде обычно отмечается между видами, относящимися к одной секции или подсекции. Примеров межсекционных и тем более межподродовых естественных гибридов известно мало (Жмылев, Разживин, 2000).

Так, на Урале были описаны гибридные популяции *Saxifraga cernua* L. × *S. sibirica* L. (Капралов, 2004). Камнеломка понижающая (*Saxifraga cernua* L.) и камнеломка сибирская (*S. sibirica* L.) – многолетние травянистые арктоальпийские растения сем. *Saxifragaceae*. *Saxifraga cernua* – типичный арктоальпийский вид с непрерывным циркумполярным ареалом в тундровой зоне и изолированными популяциями в высокогорьях Северного полушария (Скиткина, 1978; Ребристая, Юрцев, 1984). Камнеломка понижающая – кистекорневой травянистый поликарпик. Генеративные побеги одиночные, 10–35 см высотой, прямые, в верхней части слабо ветвящиеся или простые, равномерно олиственные, несущие в пазухах листьев от одной до 20–35 вегетативных диаспор (пропагул), состоящих из почки и двух мясистых черешков недоразвитых листьев. Как правило, генеративный побег несет один цветок, но встречаются побеги

без цветков или несущие несколько цветков. Семена мелкие, с маленьким зародышем. Хромосомные числа, обнаруженные на Урале для *K.* поникающей, $2n=24, 36, 48$, соответственно тетра-, гекса- и октоплоид (Капралов, 2004)

Несмотря на то, что *S. cernua*, как правило, цветет обильно, в большинстве популяций семена вызревают крайне редко или не образуются вовсе, хотя экспериментальные данные свидетельствуют о достаточном высоких потенциальных возможностях семенного размножения (Wehrmeister, Bonde, 1977; Brochmann, Harnes, 2001). Воспроизводство и широкое расселение данного вида обеспечивается вивипарией, т. е. образованием выводковых почек в пазухах стеблевых листьев. Выводковые почки могут прорасти на материнском растении или опадать, и распространяются подобно семенам. Семенное размножение в большинстве популяций *S. cernua* возможно в отдельные годы с благоприятными климатическими условиями (Скиткина, 1978).

В горах встречается на мелкокаменистых россыпях и осыпях, по берегам горных рек и ручьев, на влажном мелкоземле, на замшелых камнях. В тундровой зоне растет по берегам рек и ручьев, на влажных скалах, но иногда и в относительно сухих местообитаниях, где находится в угнетенном состоянии и образует мало выводковых почек.

Saxifraga sibirica (камнеломка сибирская) – родственный *K.* поникающей вид, с обширным ареалом, простирающимся от островов Эгейского моря, через горы Болгарии, Турции, Кавказ, северный Иран к горным системам Центральной Азии, Алтая, южной Сибири, Монголии и северного Китая, западным Гималаям. На Урале есть небольшой изолированный участок ареала данного вида, видимо, реликтового происхождения. Здесь вид распространен главным образом в предгорьях и долинах рек западного склона Южного Урала в интервале 53–55°с.ш. (Горчаковский, 1969).

Камнеломка сибирская – кистекорневой травянистый поликарпик с полурозеточными побегами. Генеративные побеги длиной 10–20 см, обычно сильно ветвятся и несут от одного до 10 цветков. Семена мелкие с маленьким зародышем. Как правило, цветет обильно, размножается только семенами. Хромосомное число $2n=16$, диплоид (Капралов, 2004).

На Среднем Урале ареалы *Saxifraga cernua* и *S. sibirica* перекрываются, и формируется гибридная зона. В данном регионе произрастают растения с промежуточной морфологией: имеют слабо разветвленный побег с цветками и проагулами. Растения обильно цветут и дают жизнеспособные семена. Генетический анализ (AFLP) подтвердил гибридное происхождение (*S. cernua* × *S. sibirica*) этих среднеуральских растений (Капралов, 2004).

В качестве модели для изучения гибридизации нами были выбраны популяции комплекса *Saxifraga cernua* L. – *S. sibirica* L.

Целью данной работы является проведение искусственного скрещивания между двумя видами камнеломки и сравнение репродуктивных и кариологических параметров у гибридов естественного и искусственного происхождения для изучения гибридизации между двумя видами с разной плоидностью.

В качестве растения-донора использовали растения с полностью раскрывшимися цветками и растрескавшимися пыльниками. Цветки опыляемого растения предварительно кастрировались на стадии бутона и далее на цветки надевали изолятор для исключения случайного перекрестного опыления. Опыление проводили однократно после раскрытия рыльца пестика.

Было проведено 84 скрещивания двух видов камнеломки, успешными оказались 39 (46,43%). В результате были получены гибридные растения, имеющие как промежуточный морфологический облик, сходный со среднеуральскими растениями естественного гибридного происхождения, так и похожие на одного их родителей. Ранее был проведен морфологический анализ листьев для родительских групп и растений гибридного происхождения. По комплексу определенных признаков группы растений значительно отличались друг от друга, тогда как по отдельным признакам значимых различий не наблюдалось (Дымшакова, 2007).

Для измерения уровня плоидности использовали проточную цитометрию, зная уровень плоидности и число хромосом родительских растений. Для гибридных растений особенно часто определялся уровень плоидности $3x$, и реже $4x$, как у *S. cernua*. (табл.).

В качестве репродуктивных признаков использовали количество цветков и проагуд на генеративный побег как потенциальную оценку семенного и вегетативного размножения соответственно. По данным признакам гибридные растения занимают чаще всего промежуточное положение, но встречаются и похожие на одного их родителей (например, группы 2, 3, 5, 8). Растения естественного гибридного происхождения имеют промежуточные значения (Капралов, 2004).

Фертильность пыльцы у искусственных гибридов достаточно низкая, по сравнению с родительской. Хотя в группе 5, где гибриды имеют уровень плоидности $4x$, фертильность пыльцы достаточно высокая ($95,30 \pm 3,71$). Исключением является группа 6, где фертильность родителей достаточно низкая (64,5 и 54,2% соответственно), а у гибрида высокая $93,8 \pm 0$. Для среднеуральских растений отмечена высокая фертильность пыльцы от 89 до 95% (Капралов, 2004).

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Родительские и гибридные растения	N	уровень плоидности	Отн. содержание ДНК	Кол-во цветков на побег (шт.)	Кол-во пропагул на побег (шт.)	Ферт. пыльцы (%)
<i>S. sibirica</i> 1	1	2x	206	10	0	91,8
<i>S. cernua</i> 1	1	4x	401	1	140	77,5
<i>S. cern.</i> 1 × <i>S. sib.</i> 1	7	3x, 4x	281–400	2,29±1,38	79,29±43,06	11,96±6,48
<i>S. sibirica</i> 2	1	–	–	9	0	96
<i>S. cernua</i> 2	1	4x	400	1	122	83,9
<i>S. cern.</i> 2 × <i>S. sib.</i> 2	7	3x, 4x	291–400	7,50±6,19	130,6±109,51	17,02±3,71
<i>S. sibirica</i> 3	1	–	–	4	0	94,8
<i>S. cernua</i> 3	1	4x	389	1	102	70,6
<i>S. sib.</i> 3 × <i>S. cern.</i> 3	5	3x	274–311	3,73±4,03	86,75±63,75	17,88±5,59
<i>S. sibirica</i> 4	1	–	–	8	1	–
<i>S. cernua</i> 4	1	4x	396	1	141	72,2
<i>S. sib.</i> 4 × <i>S. cern.</i> 4	10	3x	252–311	2,50±3,12	55,63±38,49	36,69±23,54
<i>S. sibirica</i> 5	1	2x	199	10	0	93,5
<i>S. cernua</i> 5	1	4x	401	1	138	89,2
<i>S. sib.</i> 5 × <i>S. cern.</i> 5	3	4x	396–402	12,33±5,86	50±14,14	95,30±3,71
<i>S. sibirica</i> 6	1	6x	534	11	0	64,5
<i>S. cernua</i> 6	1	4x	400	1	80	54,2
<i>S. cern.</i> 6 × <i>S. sib.</i> 6	1	3x	321	4±0	3±0	93,80±0
<i>S. sibirica</i> 7	1	2x	200	8	0	92,9
<i>S. cernua</i> 7	1	4x	419	1	158	–
<i>S. cern.</i> 7 × <i>S. sib.</i> 7	8	3x, 4x	316 - 400	3,64±4,11	88,86±41,31	33,61±29
<i>S. sibirica</i> 8	1	2x	209	3	0	89,4
<i>S. cernua</i> 8	1	4x	400	1	183	41,7
<i>S. sib.</i> 8 × <i>S. cern.</i> 8	3	3x, 4x	333–436	9±4,36	125,33±102,75	42,23±46,5

По результатам работы можно сказать, что такой процесс гибридизации вполне мог происходить в природе, поскольку в лабораторных условиях растения достаточно успешно скрещиваются. Даже если гибрид является триплоидом, он способен образовывать жизнеспособную пыльцу. В лаборатории были проведены успешные скрещивания гибридных растений на одного их родителей. В данный момент растения этого поколения находятся в фазе цветения. Однако при низкой фертильной пыльцы вегетативное размножение может компенсировать недостаток семенного размножения. Гибридные растения камнеломки могут размножаться с помощью пропагул. Подобные результаты были получены, например, для видов рода *Cardamine* (*Brassicaceae*). При недостаточном семенном размножении (триплоиды), гибриды размножались с помощью столонов (Marhold, 2002). Для данного вопроса требуются дальнейшие исследования, потому как «Природа имеет больше времени и больше материала для экспериментов, чем человек» (Davis? Neuywood, 1963 цит. по: Капан, 2006).

Работа поддержана грантом INTAS Ref. Nr. 06-1000014-6411

Литература

- Грант В.* Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 408 с.
- Горчаковский П.Л.* Основные этапы формирования флоры и растительности Урала в кайнозое (по палеоботаническому данным), Четвертичный период (антропоген) // Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Труды Института экологии растений и животных УФАИ СССР. Вып. 66. Свердловск, 1969. С. 20–37.
- Дымышакова О.С.* Морфологическая изменчивость в комплексе *Saxifraga cernua* L. – *S. sibirica* L. (*Saxifragaceae*) на Урале // Экология: от Арктики до Антарктики. Сб. материалов молодежной конференции. Екатеринбург, 2007. С. 77–81.
- Жмылев П.Ю., Разживин В.Ю.* Новый вид рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) из арктической Сибири // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 119–121.
- Капранов М.В.* Популяционная структура комплекса *Saxifraga cernua* L. – *S. sibirica* L. на Урале и факторы ее определяющие: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2004(а). 24 с.
- Ребристая О. В., Юрцев Б.А.* Род *Saxifraga* L. // Арктическая флора СССР. Вып. 9. Ч. 1. М.; Л.: Наука, 1984. С. 25–88.
- Скиткина А.А.* Морфолого-биологические особенности и экология камнеломок Кольского полуострова. Л.: Наука, 1978. 120 с.
- Albert M.E., D'Antonio C. M., Scierenbeck K. A.* Hybridization and introgression in *Carpobrotus* spp. (*Aizoaceae*) in California. I. Morphological evidence // Am. J. Bot. 1997. Vol. 84(8). P. 896–904.
- Brochmann C., Håpnes A.* Reproductive strategies in some arctic *Saxifraga* (*Saxifragaceae*), with emphans on the narrow endemic *S. svalbardensis* and its parental species // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 137. P. 31–49.
- Kaplan Z., Fehrar J.* Comparison of natural and articial hybridization in *Potamogeton* // Preslia. 2006. Vol. 78. P. 303–316.
- Marhold K., Lihova J., Perny M., Grupe R., Neuffer.* Natural hybridization in *Cardamine* (*Brassicaceae*) in the Pyrenees: evidence from morphological and molecular data // Bot. J. Linn. Soc. 2002. Vol. 139. P. 275–294.
- Webb.D., Gornall. R.* A manual of Saxifrages and their cultivation. Portland, 1989. 307p.
- Wehrmeister R.R., Bonde E.K.* Comparative aspects of growth and reproductive biology in arctic and alpine populations of *Saxifraga cernua* L. // Arc. Alp. Res. 1977. Vol. 9. P. 401–106.

ОПЫТ ДРОБЛЕНИЯ РОДА *DESCHAMPSIA* BEAUV. СИБИРИ НА ГРУППЫ ВИДОВ
ПО ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКОМУ ПРИЗНАКУ

Енущенко И.В.

Иркутск, Иркутский государственный университет

Deschampsia (щучник, луговик) на сегодняшний день является одним из наиболее сложных в систематическом отношении родов семейства злаков. Внутривидовая систематика *Deschampsia* осложняется обилием между отдельными видами б.м. промежуточных по морфологическим признакам популяций или экземпляров. Н.Н. Цвелёв считает это следствием близкого родства видов, которые «легко гибридизируют друг с другом, давая, по-видимому, плодовые гибриды» (Цвелёв, 1964: 77). В ряде других работ, объясняя причину незначительности различий между видами рода *Deschampsia*, он и другие исследователи ограничивались только этим аргументом.

Нестойкость признаков, большое количество эколого-географических рас и переходных по признакам, форм между ними, мы объясняем широким диапазоном изменчивости представителей рода. Данное предположение мы выводим из теории происхождения злаков, разработанной Н.Н. Цвелёвым (1969).

В противоположность авторам, признающим тропическое происхождение злаков, Н.Н. Цвелёв считает, что предки злаков и первые злаки были высокогорными растениями. При этом под высокогорьями он понимает области, лежащие выше лесного пояса, независимо от их абсолютной высоты (Цвелёв, 1969). В своей работе «Происхождение покрытосеменных растений» А.Л. Тахтаджян отмечал, что характерное для гор большое разнообразие условий, небольшие размеры популяций горных растений способствовали сохранению и развитию там неспециализированных и слабоспециализированных форм (Тахтаджян, 1961).

Мы считаем, что подобным образом виды рода *Deschampsia* изначально были высокогорными растениями. А уже потом спускались по руслам рек на равнины. Будучи слабо специализированными растениями, они имели высокую степень приспособленности и образовывали большое количество форм и рас. Это делало их более конкурентоспособными по сравнению с коренными растениями равнин и способствовало активному расселению.

На сегодняшний день виды рода распространены в холодных и умеренных странах обоих полушарий, а также в высокогорьях тропиков (Цвелёв, 1964, 1976). Имея ксероморфные черты строения, луговики встречаются в мезофильных условиях. Некоторые виды обитают на песках и галечниках речных долин, заходят на морские побережья, «хотя строго литоральных видов среди них нет» (Цвелёв, 1964)

Формирующую роль среды, по мнению Т.И. Серебряковой (1971), как нельзя лучше демонстрирует факт повсеместности злаков. В этом случае нельзя исключать возможность политопного происхождения видов «...в результате приспособления к сходным по экологическим условиям местообитаниям общего предка *D. cespitosa* (L.) Beauv.» (Цвелёв, 1961). Виды (или группы видов) этого рода, на наш взгляд, в большей степени обособлены друг от друга экологически. Учитывая это обстоятельство, мы считаем целесообразным выделение следующих экологических групп рода, которым, на наш взгляд, может быть присвоен таксономический ранг внутривидового подразделения, такого как ряд (series).

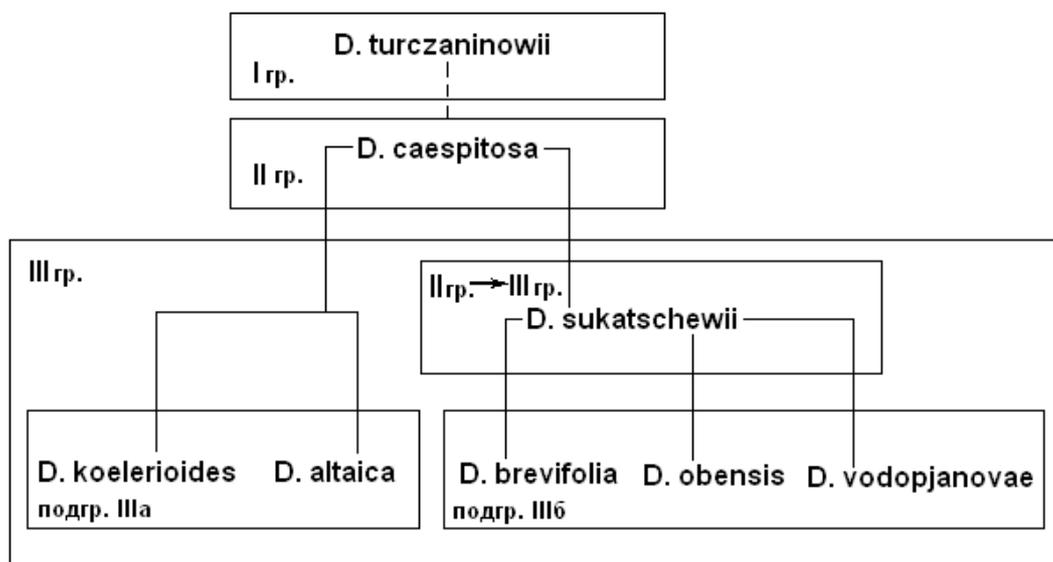
1 гр. – Литоральная: *D. turzchaninowii* Litw. Представлена средневысокими (до 60 см выс.) растениями с рыхлыми дерновинами. Метелки раскидистые с шероховатыми (волосистыми) веточками. Колосками крупные (5–7) мм дл., с превышающими (более 1 мм) или едва превышающими колосковые чешуи, остями. Растения океанического и морских побережий.

2 гр. – Гипаркто-монтанная: *D. brevifolia* R. Br. (= *D. borealis* (Trautv.) Roshev.), *D. altaica* (Schischk.) Nikiforova, *D. vodopjanovii* Nikif., *D. koeleroides* Regel, *D. obensis* Roshev. Представлена средневысокими и низкими растениями с густыми дерновинами, часто распадающимися на части. Основания побегов одеты чехлами из влагалищ отмерших листьев. Удлиненные подземные побеги отмечаются, как правило, у *D. obensis*. Метелки короткие по сравнению со всей длиной стебля (за исключением *D. obensis*), с голыми или слабошероховатыми веточками. Колоски (3)3,5–4,3(4,5) до 5 мм дл., с не превышающими или едва превышающими колосковые чешуи, остями. Иногда они вообще редуцированы.

3 гр. – Континентальная: группа представлена видами, относящимися к двум разным линиям адаптации. С одной стороны – это *D. cespitosa* (L.) Beauv., растение с плотной дерновиной, острошероховатыми листовыми пластинками и веточками метелки. И с другой – *D. sukatschewii* (Popl.) Roshev., более мезофильное растение с рыхловатой (реже б.м. плотной) дерновиной, голыми или почти голыми веточками метелки и листовыми пластинками.

Из всех луговики Сибири по морфологическим признакам наиболее близким родством с *D. cespitosa* связан *D. sukatschewii*. В то же время на границе с Арктикой или в высокогорьях этот вид образует формы, сближающие его с видами второй группы. Таким образом, *D. brevifolia*, *D. obensis*, *D. vodopjanovii* в родственном отношении должны быть более тесно связаны с *D. sukatschewii*, чем с *D. cespitosa*. Это неоднократно подчеркивалось в работах разных авторов (Поплавская, 1927; Цвелёв, 1974, 1976; Пробатова, 1984; Никифорова, 1990). Та-

ким образом, *D. sukatschewii* является как бы материнским видом для большего количества видов луговиков по сравнению с *D. caespitosa* и занимает, таким образом, пограничное положение между видами второй и третьей экологической группы. Однако такие виды как *D. altaica* и *D. koelerioides* имеют гораздо меньшее морфологическое сходство с *D. sukatschewii* по сравнению с другими видами гипаркто-монтанной экологической группы и скорее являются высокогорными расами *D. caespitosa*, чем производными от *D. sukatschewii*.



Эколого-морфологические группы луговиков Сибири (объяснение в тексте)

Таким образом, гипаркто-монтанная экологическая группа представлена видами, принадлежащими двум разным линиям адаптации. Поэтому данная группа может быть разделена на две подгруппы. Первая будет представлена видами, связанными близким родством с *D. caespitosa*; вторая – *D. sukatschewii* (см. рис.).

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00610).

Литература

- Никифорова О.Д. Род *Deschampsia* Beauv. – Щучка // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 86–92.
 Поплавская Г.И. *Aira sukatschewii* sp. n. // Очерки по фитоценологии и фитогеографии. М., 1929. С. 379–382.
 Пробатова Н.С. Мятликовые, или Злаки – *Poaceae* Varnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89–384.
 Тахтаджян А.Л. Происхождение покрытосеменных растений. М.: Наука, 1961. изд. 2. 253 с.
 Цвелёв Н.Н. Заметки о злаках флоры СССР, II // Ботанические материалы Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова Академии наук СССР. 1961. Т. 21. С. 32–50.
 Цвелёв Н.Н. *Deschampsia* Beauv. – Луговик, щучка // Арктическая флора СССР / Под ред. А.И. Толмачева. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 77–92.
 Цвелёв Н.Н. Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 361–373.
 Цвелёв Н.Н. *Graminea* Juss. (*Poaceae* Varnh.) – Злаки // Флора северо-востока Европейской части СССР / Под. ред. А.И. Толмачева. Л., 1974. Т. 1. С. 95–220.
 Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГРАНИЦ РОДА *PLATANThERA* (*ORCHIDACEAE* – *ORCHIDINAE*) И БЛИЗКИХ РОДОВ

Ефимов П.Г.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Вопрос об объеме таксонов – один из самых противоречивых в систематике растений. Дилемма «sensu lato или sensu stricto» остается даже тогда, когда достигается единодушие по вопросам филогении группы.

Триба *Orchidinae* насчитывает около 60 родов, среди которых много родов североумеренной зоны, таких как *Dactylorhiza* Nevski, *Gymnadenia* R.Br., *Orchis* L. и др. Комплекс рода *Platanthera* и близких родов

насчитывает около 120 видов в мировой флоре, и является группой с крайне неустойчивыми родовыми границами. Ее ареал располагается во внетропических районах Евразии и Северной Америки.

Помимо рода *Platanthera*, который был описан раньше других и поэтому признается теперь всеми авторами, известно еще 10 близких *Platanthera* родов: *Blephariglottis* Raf., *Fimbriella* Butzin, *Gymnadeniopsis* Rydb., *Limnorchis* Rydb., *Lysiella* Rydb., *Mecosa* Blume (этот род фактически не признавался после первоописания), *Neolindleya* Nevski, *Piperia* Rydb., *Pseudodiphryllum* Nevski и *Tulotis* Raf. (в старых работах приводится под не-приоритетным названием *Perularia* Lindl.).

Рассмотрим основные взгляды на систематику этой группы, опуская то время, когда центральный род, *Platanthera*, еще не был широко признан (объединялся с родом *Habenaria*), и отдельные его виды иногда относили к родам в действительности совершенно отдаленного родства.

Заграничные авторы обычно принимают род *Platanthera* в широком смысле. Помимо рода *Platanthera*, нередко признаются также роды *Piperia* или *Tulotis* (Lang, 1999; Inoue, 1983; Sheviak, 2003); Дресслер (Dressler, 1993) признает роды *Piperia* и *Pseudodiphryllum*. В последнее время, под влиянием новых данных молекулярной филогенетики, все роды объединяются с родом *Platanthera* (Harpean, Inoue, 1997; Pridgeon et al., 2001), иногда за исключением рода *Neolindleya* (Bateman et al., 2003); как мы покажем далее, это не единственный вариант трактовки молекулярных данных. Однако за границей имеются и сторонники дробления родов (Butzin, 1981; Szlachetko, Rutkowski, 2000).

Русские авторы, как правило, признают мелкие роды, хотя в их работах затрагиваются только те из них, которые представлены в России. Так, во «Флоре СССР» (Невский, 1935) признаны все роды, имеющие отечественных представителей (*Limnorchis*, *Lysiella*, *Neolindleya*, *Pseudodiphryllum*, *Tulotis*). Этой же точки зрения по традиции придерживались последующие авторы (Попов, 1957; Пешкова, 1979 и др.). В более позднее время роды *Limnorchis*, *Neolindleya* и *Pseudodiphryllum* стали объединять с родом *Platanthera*, но *Lysiella* и *Tulotis* оставались самостоятельными родами (Иванова, 1987; Вышин, 1996; Якубов, Чернягина, 2004 и др.).

Вырабатывая свою точку зрения по этому вопросу, мы считали, что удачное разделение группы на роды должно: 1) не противоречить данным по филогении; 2) межродовые морфологические отличия должны быть соизмеримы с таковыми других родов трибы *Orchidinae*, и не превышать внутривидовых различий. С учетом этих условий, мы предлагаем оригинальное деление группы на 8 родов (*Blephariglottis*, *Fimbriella*, *Gymnadeniopsis*, *Limnorchis*, *Neolindleya*, *Piperia*, *Platanthera*, *Tulotis*). Морфологические различия между родами показаны в определительном ключе. Часть результатов была освещена нами в предыдущих публикациях (Ефимов, 2007а, б).

Рассматривая вопросы филогении группы, мы учли данные, полученные молекулярными методами (по литературным данным: Harpean, Inoue, 1997; Bateman et al., 2003), морфолого-географическими методами, и данные о гибридизации видов.

Молекулярно-филогенетические методы показывают, во-первых, целостность всего комплекса рода *Platanthera* и близких родов, а также свидетельствуют о возможности разделения этой группы на несколько хорошо поддержанных, по-видимому, монофилетических клад (рис. 1). Морфолого-географический анализ показывает, что эти клады хорошо соответствуют многим родам, которые были выделены прежде классическими морфологическими методами. Особенно показательно в этом отношении строение колонки (органа, образующегося при слиянии андроеца и гинецея в цветке Орхидных), традиционно используемого для построения классификаций семейства. Основные варианты строения колонки в изучаемой группе показаны на рис. 2, на котором видно, что ее строение весьма вариабельно между родами. В трибе *Orchidinae*, отличия такого плана считаются родовыми и свидетельствуют в пользу принятия более мелких родов. При этом строение колонки в изучаемой группе, как правило, довольно стабильно в пределах рода, за исключением родов *Platanthera* и *Limnorchis*. В роде *Platanthera* этот полиморфизм является основанием для выделения, по меньшей мере, надвидовых групп (Lang, 1998), а в роде *Limnorchis* долгое время служил основанием для выделения моно-типного рода *Pseudodiphryllum* (Невский, 1935). Мы считаем, что определенный внутривидовой полиморфизм колонки допустим, так как основным движущим фактором эволюции колонки является взаимосвязь с опылителем, которая может порождать быструю эволюцию (Ефимов, 2007б). Судя по всему, большой филогенетический вес в данной группе имеют также признаки строения губы и корневой системы.

Географическое распространение всех выделенных нами родов также не создает препятствий к признанию их самостоятельности. Из всех родов, лишь род *Tulotis* имеет дизъюнктивный (восточноазиатско-восточносевероамериканский) ареал.

Гибридизация (рис. 3) также свидетельствует в пользу принятого нами родового деления. Нам приходится признавать только один межродовой гибрид (*Gymnadeniopsis* × *Blephariglottis*): он очень редок и был зарегистрирован лишь один раз (Case, 1983). Его наличие не свидетельствует против принятого деления, если учесть, что среди Орхидных встречаются естественные гибриды даже между отдаленными родами. В то же время в наличии такого гибрида может быть и более глубокий смысл, поскольку именно эти роды из всех исследовавшихся не удалось отделить друг от друга в молекулярно-филогенетическом анализе (Harpean, Inoue, 1997).

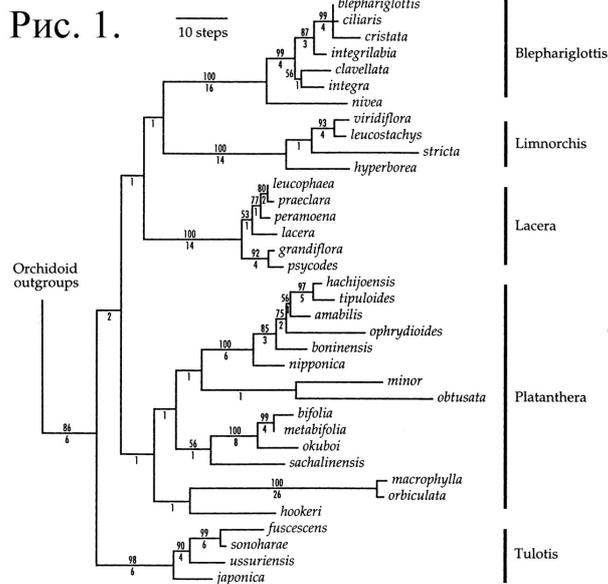


Рис. 3.

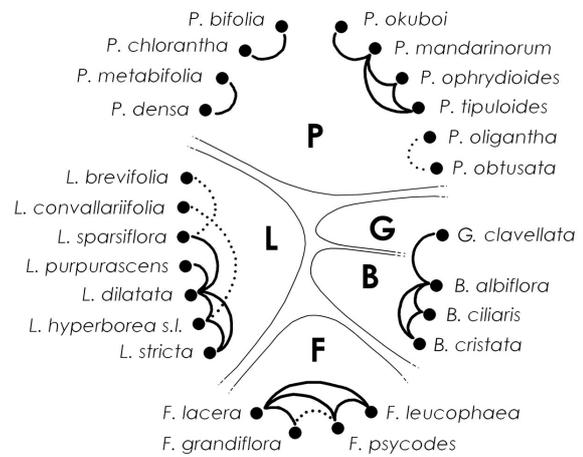


Рис. 2.

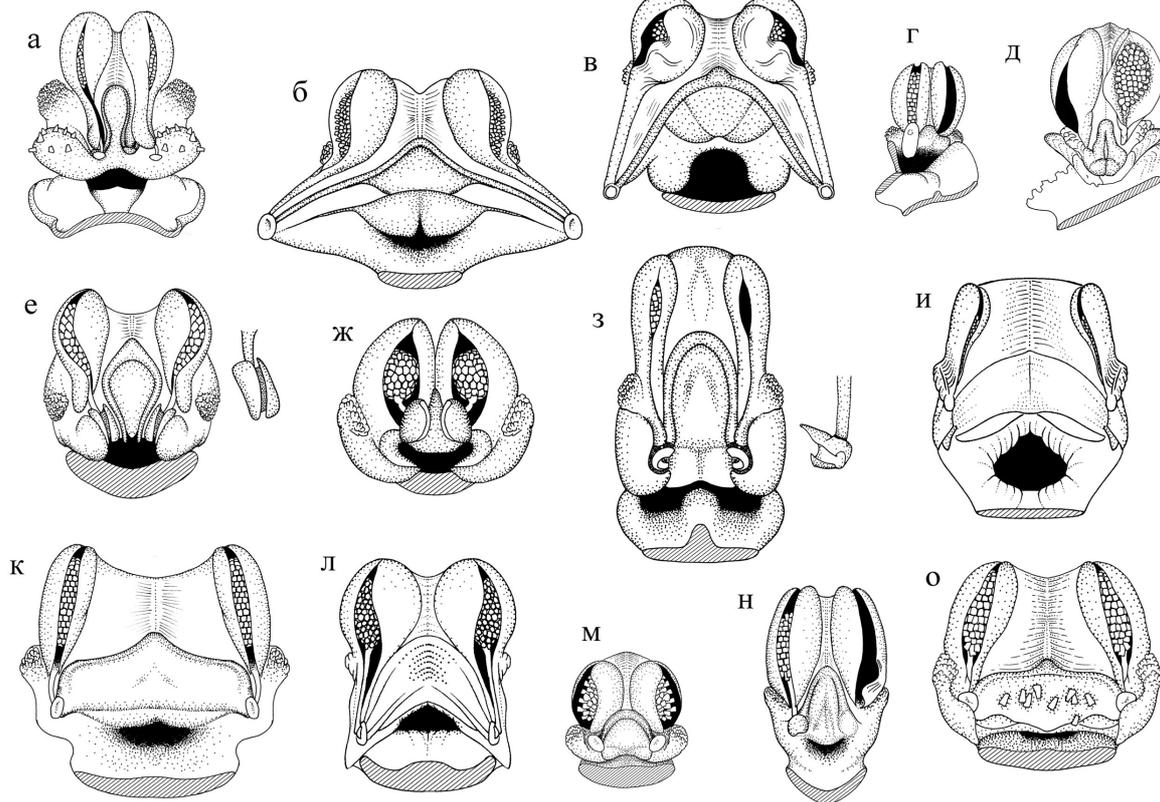


Рис. 1. Филограмма рода *Platanthera* s.l. по данным молекулярной филогенетики (Нареман, Inoue, 1997)

Примечание: Группа видов «Ласера» соответствует роду *Fimbriella*.

Рис. 2. Строение колонки

а – *Gymnadeniopsis integra*, б – *Fimbriella* sp., в – *Blephariglottis albiflora*, г – *Piperia elongata*, д – *Neolindleya decipiens*, е – *Tulotis fuscescens* (с прилипальцем), ж – *Platanthera* sect. *Stigmatosae*, з – *P. sachalinensis* (с прилипальцем), и – *P. mandarinorum*, к – *P. angustata* (*Mecosa angustata*), л – *P. oligantha* (*Lysiella oligantha*), м – *Limnorchis chorisiana* (*Pseudodiphryllum chorisianuv*), н – *L. convallariifolia*, о – *L. sparsiflora*.

Рис. 3. Гибридизация. P – *Platanthera* s.str., L – *Limnorchis*, F – *Fimbriella*, B – *Blephariglottis*, G – *Gymnadeniopsis*

Род *Neolindleya*, по молекулярным данным (Bateman et al., 2003), располагается между комплексом рода *Platanthera* и близких родов, и кладой 'Amerorchis + Galearis + Dactylorhiza + Gymnadenia'. Наши исследования показали, что по строению колонки род *Neolindleya* гораздо ближе к последней группе (имеются бурсикулы).

К сожалению, в большинстве случаев нет данных, которые позволили бы определить родство рассмотренных родов внутри группы или хотя бы как-либо сгруппировать их. Возможно, причина этого в том, что первичная эволюция группы носила внезапный характер, и становление родов происходило примерно в одно время.

- 1 Прилипальца находятся в бурсикулах. Листья по краям гофрированные ----- *Neolindleya*
+ Прилипальца лежат открыто, бурсикул нет. Листья по краям ровные -----2
- 2 Рыльце глубокотрехраздельное, все три доли выпуклые; боковые доли не слиты с вынесенными вперед боковыми поверхностями колонки ----- *Gymnadeniopsis*
+ Рыльце цельное, три доли, как правило, плотно соприкасаются друг с другом, редко с небольшим вырезом между ними; только в секции *Stigmatosae* рода *Platanthera* рыльце глубоко рассечено на доли, но боковые доли слиты с вынесенными вперед боковыми поверхностями колонки - 3
- 3 Губа с длинной бахромой по краям. Прилипальца находится на значительном расстоянии от фертильных долей рыльца за счет параллельного удлинения нижней части тек пыльника и клювика ---- 4
+ Губа без длинной бахромы по краям. Прилипальца находится у края фертильной части рыльца, нижние части тек пыльника и клювик не удлинены параллельно друг другу ----- 5
- 4 Губа глубоко рассечена на три доли. Рыльце с вырезами между долями ----- *Fimbriella*
+ Губа цельная. Рыльце цельное ----- *Blephariglottis*
- 5 Тубероиды округлые, без корневого окончания. Ножка поллиния неразличима. Листья вынут уже во время цветения. Растения ксеромезофитные ----- *Piperia*
+ Тубероиды различной формы, но всегда с хорошо выраженным корневым окончанием. Ножка поллиния хорошо видна, очень редко короткая и трудноразличима. Листья не вынут ко времени цветения. Растения гигромезофитные или мезофитные ----- 6
- 6 Рыльце явственно выпуклое, округлое. Прилипальца глубоковогнутые. Губа с латеральными зубцами у основания, редко цельная. Тубероид столонообразный, почка возобновления находится на расстоянии более 1,5 см от ортотропного побега прошлого года ----- *Tulotis*
+ Рыльце вогнутое. Прилипальца плоские, очень редко вогнутые. Края губы цельные, без зубцов. Тубероид не столонообразный, в очень редких случаях столонообразный ----- *Platanthera, Limnorchis*

Литература

- Вышин И.Б. Род Любка – *Platanthera* Rich. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 313–318.
- Ефимов П.Г. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 2. Виды из родства *P. mandarinorum*, *P. oligantha* и *P. sachalinensis* // Бот. журн. 2007а. Т. 92. № 3. С. 402–419.
- Ефимов П.Г. Роды *Tulotis* и *Limnorchis* (*Orchidaceae*) во флоре России // Бот. журн. 2007б. Т. 92. № 9. С. 1443–1461.
- Иванова Е.В. Семейство *Orchidaceae* – Ятрышниковые, или Орхидные // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. . С. 125–145.
- Невский С.А. Сем. Ятрышниковые – *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 589–730, 750–754.
- Пешикова Г.А. Семейство *Orchidaceae* – Орхидные // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 234–245.
- Попов М.Г. Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. 554 с.
- Якубов В.В., Чернягина О.А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский, 2004. 164 с.
- Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Preston J. et al. Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (*Orchidaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 142. N 1. P. 1–40.
- Butzin F. *Fimbriella*, eine neue Orchideengattung // Willdenowia. 1981. Bd 11. H 2. P. 321–325.
- Case F.W. *Platanthera* × *vossii*, a new natural hybrid orchid from northern lower Michigan // Michigan Botanist. 1983. Vol. 22. P. 142–144.
- Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, 1993. 314 p.
- Hapeman J.R., Inoue K. Plant-pollinator interactions and floral radiation in *Platanthera* (*Orchidaceae*) // Givnish T.J., Sytsma K.J. (eds.). Molecular evolution and adaptive radiation. Cambridge, 1997. P. 433–454.
- Inoue K. Systematics of the genus *Platanthera* (*Orchidaceae*) in Japan and adjacent regions with special reference to pollination // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1983. Sect. 3. Vol. 13. N 3. P. 285–374.
- Lang K. *Platanthera* L. C. Rich. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing, 1999. T. 17. P. 285–327.
- Lang K. Y. A new subgenus of *Platanthera* (*Orchidaceae*) // Acta Phytotax. Sin. 1998. Vol. 36. N 5. P. 449–458.
- Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N. Genera *Orchidacearum*. Oxford, 2001. Vol. 2. Pt. 1. 464 p.
- Sheviak C.J. *Platanthera* Richard // Flora of North America editorial Committee (eds.). Flora of North America north of Mexico. New York and Oxford, 2003. Vol. 26. P. 551–571.
- Szlachetko D.L., Rutkowski P. *Gynostemium* *Orchidalia*, I // Acta Bot. Fenn. 2000. N 169. P. 1–380.

ИЗМЕНЕНИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ФИЛОГЕНЕЗА

Ефимова В.А.

Владикавказ, Северо-Осетинский государственный университет

Филогенез определяется как историческое развитие мира организмов в целом и как преемственный ряд онтогенезов последовательных поколений (БЭС, 1999). При таком определении филогенеза просматриваются два аспекта этого понятия – традиционность восприятия линейной направленности развития и указание на пути осуществления перехода от предков к потомкам. Подтверждение того и другого – в результатах палеонтологических исследований и данных, получаемых применением теоретических и экспериментальных исследований морфофизиологических преобразований, как отдельных организмов, так и систем организмов. Филогенезу сопутствуют качественно разные процессы эволюционных преобразований – арогенез и аллогенез, которые исследовались на протяжении XX века и определяются разными авторами как:

- 1) направления эволюции (Северцов, 1925),
- 2) типы эволюционного процесса (Тахтаджян, 1966),
- 3) смена фаз эволюционного процесса (Шмальгаузен, 1969),
- 4) этапы филогенеза (Виноградов, 1978).

Термины «смена фаз», «этапы филогенеза» указывают на вовлечение в характеристику филогенеза фактора времени. И.С. Виноградов применил понятие «таксоногенез» для описания этапа таксономической дифференциации в гипотезе двухэтапности филогенеза покрытосеменных.

Таксоны – систематические единицы разных рангов. Таксоногенез – естественный процесс, его течение отражается в таксонообразовании на микро-, макро- и мегаэволюционном уровнях. В природной среде каждый таксон существует в форме систем соподчиненных единиц (система популяций своего вида, система видов своего рода, система родов своего семейства и т. д.).

Как биологические системы, таксоны в процессе эволюции проходят этапы зарождения, становления и последующего бытия. Представление о таксоногенезе как об аспекте филогенеза позволяет характеризовать его как трехэтапный процесс (Ефимова, 1996). Первый этап – протогенез. Этот этап – подготовительный, второй этап – арогенез – ключевой, третий этап – аллогенез – этап существования таксона в освоенной нише своего ценоза.

Выделение протогенеза как особого этапа, предшествующего арогенезу, необходимо, так как на этом этапе осуществляется подготовка к переходу от предков к потомкам: у анцестральных форм появляются протогенетические признаки, указывающие на начало развития нового жизненного цикла.

Таксонообразование любых рангов нельзя рассматривать в отрыве от энергетических потенциалов своих систем. Эту проблему возможно решить применением филогенетического метода системного анализа и синтеза (Ефимова, 2005). Особенность метода в том, что исследуются межсистемные связи единиц разных иерархий: с одной стороны – иерархия таксонов, связанных друг с другом генетически, с другой – иерархия систем от биогеоценозов и биомов до биосферы, имеющих разные энергетические потенциалы.

Биогеоценозы, биомы, биосфера, как вмещающие системы, и зависят от растений, и направляют их эволюцию путем регулирования, которое В.В. Жерихин назвал биоценоотической регуляцией (2003). Известно, что под влиянием экологических (биогеоценологических) факторов протекает микроэволюция, завершаясь образованием видов.

Та же закономерность определяет течение макроэволюции, для которой ареной служат биомы, состоящие из многочисленных биогеоценозов. Как видно, существует и биомная регуляция, влияющая на образование надвидовых таксонов. На это указывает эндемичность многих родов и даже семейств в границах флористических областей Земли (Тахтаджян, 1978).

Под влиянием факторов биосферной среды осуществляются не только микро- и макроэволюция в форме видообразования и образования надвидовых таксонов, но и процессы мегаэволюционного уровня. Биосфера как суперсистема обладает такой энергией биорегуляции, что вызывает мегаэволюционные преобразования путем изменения у растений типов жизненных циклов. Отсюда и смены во времени господствующих отделов и классов, сопровождающиеся вымиранием крупных групп растений разных таксономических рангов. Представляет интерес высказывание М.М. Камшилова (1979) о том, что «крупные таксономические единицы произошли не в итоге развития мелких, а наоборот, мелкие представляют собой продукт дифференциации крупных».

Проблемы мегаэволюции в отечественной литературе обсуждаются. О мегаэволюции писали А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов (1981), они предположили, что мегаэволюцией, возможно, будет называться учение об эволюции биогеоценозов. Биологический энциклопедический словарь (1999) приводит определение ее как частный случай макроэволюции. Дж. Симпсон (1948) указывал на мегаэволюцию как на эволюцию высших

таксонов, однако считается, что он не смог показать наличие каких-либо процессов или механизмов, отличающих мегаэволюцию от макроэволюции.

Мегаэволюция растений освещается слабо, хотя на примере растений, как организмов с выраженными особенностями гаплофазно-диплофазных отношений внутри их жизненных циклов, более заметны мегаэволюционные преобразования, способные осуществляться только под влиянием биосферных факторов планетарных масштабов. На мегаэволюционном уровне таксоногенез длится миллионы лет. Например, В.А. Красилов (1989) указывает, что на образование покрытосеменных ушло около 20 млн лет с момента появления у анцестральных форм ангиоспермидных признаков. Этот период, несомненно, был подготовительным этапом – этапом протогенеза. На этом этапе возникли, а затем вымерли беннеттитовые, диropаластахиевые, чекановские, кейтониювые, как переходные группы. С их вымиранием образовался хиатус в эволюции семенных растений, а этап арогенеза ознаменовался появлением первенцев покрытосеменных с иным типом жизненного цикла, чем у голосеменных. У современных покрытосеменных до настоящего времени продолжается этап аллогенеза, т. е. на базе общего для всех цветковых типа жизненного цикла осуществляются процессы таксонообразования разных рангов.

Типы жизненных циклов А.С. Северцов (1987) называет типами онтогенезов. В 1937 г. О. Шиндевольф эволюцию типов жизненных циклов называл «типогенезом». В настоящее время в БЭС удерживается организменный подход к определению филогенеза, как «преемственного ряда онтогенезов». При современном системном подходе к филогенезу, как таксоногенезу с широким спектром возможностей морфофизиологических преобразований на микро-, макро- и мегаэволюционном уровнях, филогенез требуется определить, с одной стороны, как таксоногенез с трехэтапным процессом преобразования жизненного цикла каждой систематической единицы, с другой стороны – рассматривать филогенез как преемственный ряд типов онтогенезов.

Литература

- Биологический энциклопедический словарь (БЭС). М.: Советская энциклопедия. 1999.
 Виноградов И.С., Виноградова-Жукова Н.А. Двухэтапность филогенеза покрытосеменных // Цветковые растения. Орджоникидзе, 1978. С. 3–30.
 Ефимова В.А. Трехэтапность филогенеза // IX Московское совещание по филогении растений. М., 1996. С. 50–52.
 Ефимова В.А. Проблемы таксонообразования у растений. Ростов н/Д., 2005. 160 с.
 Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике М.:ТНИ КМК. 2003. 542 с.
 Камшилов М.М. Эволюция биосферы. 2-е изд. М.: Наука, 1979. 256 с.
 Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.
 Северцов А.С. Основы теории эволюции. Изд-во МГУ. 1987. 320 с.
 Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: ИЛ. 1948 (1944). 358 с.
 Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с.
 Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
 Шиндевольф О. (Schindeewolf O.H.) Grundlagen der Palaontologie. Stuttgart. (1937) 1950.
 Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 492 с.
 Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. 2-е изд. М.: Высшая школа, 1981. 343 с.

СЕКЦИЯ *CORTUSOIDES* BALF.F. РОДА *PRIMULA* L. ВО ФЛОРЕ РОССИИ

Ковтонюк Н.К.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Секция *Cortusoides* Balf.f. в мировой флоре представлена более чем 20 видами *Primula*, распространенными в Центральной и Восточной Азии, от Урала, Тянь-Шаня, Памира и восточного Афганистана до восточных окраин Сибири, Приморского края, Китая и Японии. Большинство видов этой секции произрастает в горных лесных массивах, в расщелинах скал и на высоте от 1000 до 4 000 м над ур.м. (Richards, 2003), и лишь несколько видов можно встретить в луговых сообществах, в поймах рек и в осветленных лиственных лесах.

Для видов этой секции характерны многолетние короткокорневищные, травянистые растения, без мучнистого налета, опушенные, с розеточными побегами, листовыми пластинками округло-почковидными или яйцевидными с сердцевидным основанием, по краю лопастными или лопастно-зубчатыми, на более или менее длинных черешках, с безлистными цветочными стрелками, с цветками, собранными в зонтиковидные соцветия, венчиками, темно-лиловыми, пурпурными, розовыми, реже белыми или желтоватыми, с чашечками узкими, трубчатými или цилиндрическими с прямыми или отклоненными зубцами; с пыльцой округлой, 3-синкольпатной. Основное число хромосом $x = 11, 12$.

Во «Флоре СССР» (Федоров, 1952) секция *Cortusoides* насчитывала 7 видов *Primula*, а именно: *P. eugeniae* Fed., *P. lactiflora* Turkev. (= *P. turkeviczii* Byalt), *P. drosocalyx* Poljakov, *P. kaufmanniana* Regel, *P. minkwitziae* W.W. Sm., *P. cortusoides* L. и *P. patens* Turcz. Типовой для секции вид *P. cortusoides* был описан К. Линнеем (Linnaeus, 1753) из Сибири, из окрестностей Красноярска, по сборам И.Г. Гмелина.

Цель данной работы: провести комплексное таксономическое исследование первоцветов секции *Cortusoides* во флоре России, используя современные методы анализа. Была изучена скульптура поверхности семян первоцветов этой секции с территории России и близлежащих государств с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Для изучения филогенетических отношений в роде *Primula* сравнивались нуклеотидные последовательности ITS-региона ядерной рДНК у видов рода *Primula* и *Cortusoides*.

Во «Флоре Сибири» отмечено 2 вида этой секции: *P. cortusoides* L. и *P. sieboldii* E. Morr. (Ковтонюк, 1997а, б, 1999, 2005; Kovtonyuk, 2006). Приоритетным названием для образцов *P. sieboldii* E. Morr., указанным для территории Сибири и Приморского края, следует считать *P. patens* (Turcz.) Busch. Этот вид получил статус «nomen nudum» (Turczaninow, 1838), позднее Е.А. Буш (1926) в таксономической обработке рода *Primula* для «Флоры Сибири и Дальнего Востока» привела латинский диагноз *P. patens*, тем самым валидизировала это название. Тогда как *P. sieboldii* описан по садовой форме и в протологе приводится рисунок этого декоративного растения (Moggen, 1873).

Во время экспедиционных исследований на Дальнем Востоке мною был собран редкий для флоры России вид *P. saxatilis* Kom. – первоцвет скальный (Приморский край, Хасанский р-н, окр. с. Билибино, в расщелинах скал на горе Лысая. 5.06.2003). *P. saxatilis* был описан В.Л. Комаровым в 1901 г. по сборам с Корейского п-ова, но к моменту написания «Флоры СССР» (Федоров, 1952) данный вид на указанной территории не был обнаружен. Позднее *P. saxatilis* приводился Н.С. Пробатовой (1987) по гербарным сборам других авторов в заповеднике «Кедровая падь» Приморского края. Самостоятельность этого вида оспаривалась в современной зарубежной литературе, ряд авторов считает его синонимом *P. patens* или *P. sieboldii* (Richards, 2003), хотя *P. patens* (*P. sieboldii*) и *P. saxatilis* хорошо отличаются морфологически и занимают различные экологические ниши. У *P. patens* чашечка колокольчатая, 8–10 мм дл., листовые пластинки в основании усеченные, слабосердцевидные, растения встречаются на сырых лугах, в поймах рек, среди кустарников. Тогда как у *P. saxatilis* чашечка узкотрубчатая, 5–7 мм дл., листовые пластинки в основании глубокосердцевидные, растения встречаются в расщелинах сухих скал. Из природных популяций *P. saxatilis* и *P. patens* в 2003 г. были собраны экземпляры для гербарной коллекции, взяты пробы для анализа ДНК и выяснения близкородственных связей видов, а также привезен живой материал для интродукции на коллекционном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС).

Еще один редкий вид из этой секции – *P. jesoana* Miq. Долгое время считалось, что *P. jesoana* Miq. является эндемиком северной Японии (Takahashi, Tsukui, 1994), и его видовой эпитет произошел от старого японского названия острова Хоккайдо «Ezo» или «Yezo». Впервые на территории России первоцвет йезский был обнаружен в Тернейском р-не Приморского края в 60-е гг. XX в. в долине реки Вилки близ пос. Терней, в 3 км от побережья Японского моря под пологом широколиственного леса. Позднее этот вид был найден в долине ключа Большой Поднебесный (Флягина, 1978). Первое местонахождение *P. jesoana* исчезло при строительстве поселка Терней, на этом месте сейчас находятся жилые постройки.

В настоящее время известно единственное местонахождение первоцвета йезского в долине ключа Большой Поднебесный, где растения встречаются единично, небольшими группами и плотными скоплениями по правому берегу ключа узкой полосой 50 м и протяженностью около 2 км. В августе 2006 г. была проведена комплексная экспедиция ботаников в Сихотэ-Алинском заповеднике в составе А. Гончарова, С. Гончаровой, Н. Ковтонюк, А. Бончук и Е. Пименовой, с целью проведения наблюдений за естественным местообитанием *P. jesoana*, сбора живых растений для интродукции и микрклонального размножения в ЦСБС, также были взяты пробы *P. jesoana* для анализа ДНК. Этот вид был предложен нами для внесения в «Красную книгу России» (Ковтонюк и др., 2006).

В ЦСБС создана коллекция дикорастущих первоцветов России, где секция *Cortusoides* представлена всеми 4 видами: *P. cortusoides*, *P. patens*, *P. saxatilis*, *P. jesoana*.

В 2007 г. определены нуклеотидные последовательности ITS-региона ядерной рДНК для 34 видов рода *Primula* L. и для *Cortusa altaica* Losinsk. Проведен анализ их филогенетических отношений. Впервые включены в анализ виды из секции *Cortusoides*, встречающиеся во флоре России, а также на сопредельных территориях, в том числе *P. cortusoides*, *P. patens*, *P. saxatilis*, *P. jesoana*, *P. kaufmanniana* Regel (Ковтонюк, Гончаров, 2008, в печ.). Полученные результаты позволяют уточнить систему рода *Primula* и подтверждают его секционное деление, но не всегда согласуются с делением рода на подроды по системе J. Richards (2003).

Виды рода *Cortusa* (три европейских образца *C. matthioli* L. и наш образец *C. altaica*) при построении филогенетического дерева входят в одну из 4 клад, на которые разделяется род *Primula* и достоверно близки видам секции *Cortusoides*, что подтверждается высоким значением бутстрепа (93–97%). Подобные результаты по сравнению нуклеотидных последовательностей у видов рода *Primula* и *Cortusa* были

получены и другими авторами (Mast et al., 2001; Trift et al., 2002). Род *Cortusa* ($x = 12$) рядом авторов принимаемый как монотипный с одним видом *C. matthiolii* L., имеет широкий евроазиатский ареал и распадается в восточной части ареала на ряд мелких видов, фенотипически очень близких первоцветам секции *Cortusoides* (*P. kaufmanniana* Regel, *P. jesoana* Miq., *P. geranifolia* Hook.). От них кортузы отличаются только строением цветка: у всех *Cortusa* короткие тычиночные нити при основании соединены перепонкой в кольцо, тогда как у первоцветов тычиночные нити несросшиеся. Этот признак сближает род *Cortusa* с олиготипным родом *Kaufmannia* Regel, два среднеазиатских вида которого имеют тычиночные нити, сросшиеся в утолщенное кольцо. До сих пор нередко случаи ошибочного определения гербарного материала по кортузам и первоцветам секции *Cortusoides*. Полученные данные отвергают самостоятельность рода *Cortusa*, помещая его в качестве одной из вершинных групп секции *Cortusoides* Balf. f. рода *Primula*.

Исследования проводились при поддержке грантов РФФИ (07-04-00877а), интеграционного проекта СО РАН № 34, экспедиционных грантов СО РАН, 2001–2007 г.г. и гранта ДВО РАН (06-III-A-06-143).

Литература

- Буш Е.А. Сем. 65. *Primulaceae* // Флора Сибири и Дальнего Востока. Л., 1926. С. 7–81.
- Ковтонюк Н.К., Аверкова Г.П., Пименова Е.А., Eveleigh P. Обоснование для внесения в Красную книгу России первоцвета йезского (семейство Первоцветные) // Проблемы красных книг регионов России: Материалы межрегиональной научно-практической конференции (30 ноября – 1 декабря 2006 г. Пермь). Пермь, 2006. С. 158–161.
- Ковтонюк Н.К. Семейство *Primulaceae* – Примуловые // Флора Сибири. Т. 11. *Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae)*. Новосибирск, 1997а. С. 30–47.
- Ковтонюк Н.К. История изучения систематики рода *Primula* L. в Сибири // Состояние и перспективы развития гербариев Сибири / Тез. докл. конф. посвящ. 100-летию со дня рождения Л.П. Сергиевской (8–9 апр. 1997. Томск). Томск, 1997б. С. 52–54.
- 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. Семейство *Primulaceae* – Примуловые или Первоцветные // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск: Наука, 2005. С. 76–80.
- 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. № 1. 16 с.
- Федоров А.А. Первоцвет – *Primula* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 111–202.
- Флягина И.А. Местообитание первоцвета йезского в Сихотэ-Алинском заповеднике // Бюл. ГБС. 1978. Вып. 10. С. 37–38.
- Kovtonyuk N.K. Family *Primulaceae* // Flora of Siberia. Vol. 11. *Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae)*. NH, USA. Science Publishers. Enfield, 2006. P. 37–56.
- Mast A.R., Kelso S., Richards J., Lang D.J., Feller D.M., Conti E. Phylogenetic relationships in *Primula* L., and related genera (*Primulaceae*) based on noncoding chloroplast DNA // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 6. P. 1381–1400.
- Linnaeus C. Species Plantarum. Ed. 1. Holmiae, 1753. Vol. 1. P. 144.
- Morren E. 1873. Belg. Hortic. Vol. 23. P. 97.
- Richards J. *Primula*. Illustrations by B. Edwards. New edition. Portland, Oregon: Timber Press, 2003. 348 p.
- Takahashi H., Tsukui T. *Primula jesoana* Miq. // Miyabea. Illustrated Flora of Hokkaido. N 2. *Primula*. 1994. P. 4–5.
- Trift I., Kallersjo M., Anderberg A. The Monophyly of *Primula* (*Primulaceae*) Evaluated by Analysis of Sequences from the Chloroplast Gene *rbcL* // Systematic Botany. 2002. Vol. 27. N 2. P. 396–407.
- Turczaninow N.S. Catalogus plantarum in regionibus baicalensibus et in Dahuria sponte crescentium // Bull. Soc. Nat. Moscow. 1838. Vol. 11. N 1. P. 99.

О ФИТОГЕОГРАФИИ РОДА *STACHYS* L. (*LABIATAE*)

Крестовская Т.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Приводятся сведения о распространении рода *Stachys*, центрах его видового разнообразия и о возможных путях миграции его видов. В начале сообщения указывается на некоторые данные по распространению родов подсемейства *Lamioideae*, а также наиболее крупных родов семейства *Labiatae* в целом.

Согласно последней сводке по классификации губоцветных – *Labiatae* (Harley et al., 2004) род *Stachys* относится к подсемейству *Lamioideae* Harley. В этом подсемействе, насчитывающем более 60 родов (~1/4 всех родов сем. *Labiatae*), род *Stachys* по числу видов (более 300) занимает ведущее положение. Другие круп-

ные роды подсемейства – род *Sideritis* (140 видов), *Phlomis* (100 в.), *Leucas* (100 в.), *Pogostemon* (80 в.) и некоторые др. значительно уступают ему по объему (большая же часть родов содержит от 3 до 20 (40 видов), треть родов являются монотипными). Представители этого подсемейства в подавляющем большинстве распространены в Старом Свете (в основном в Евразии, слабее в Северной и Южной Африке) большей частью в его теплоумеренных и субтропических областях. Только некоторые из них, например, *Leucas*, *Leonotis*, *Achirospertum* и *Anisomeles*, приурочены к тропикам Старого Света, произрастая там преимущественно в горных лесах. В Австралии распространены всего несколько видов рода *Pogostemon* и *Anisomeles*. Только несколько родов *Lamioideae* (помимо *Stachys*): *Synandra* (1 в.), *Brasoria* (2 в.), *Macbridea* (2 в.), *Warnockia* (1 в.), *Physostegia* (12 в.) распространены в Новом Свете и только в Сев. Америке. 1 вид рода *Leucas* встречается в тропиках Южн. Америки как заносный. Несколько родов – *Phyllostegia* (34 в.), *Stenogyne* (20 в.), *Haplostachys* (5 в.) встречаются на Гавайях и единично на других островах Океании. Таким образом, представители этого подсемейства преобладают в Северном полушарии Старого Света.

Наряду с тем, что род *Stachys* самый крупный род в подсемействе, он имеет и самый обширный ареал, который охватывает всю Евразию, за исключением ее арктических (кроме Европы), пустынных или высокогорных областей, от Атлантического до Тихого океана; всю Африку, кроме пустынных районов, в том числе Сахары, и влажных тропических лесов; Мадагаскар, а также Сев., Центр. и Южн. Америку (отсутствуя в области Гвианского нагорья, в лесах Амазонии и территории юга Южн. Америки). Это единственный род подсемейства, который произрастает в Старом и в Новом Свете. На островах Океании *S. arvensis* (однолетник из секц. *Campanistrum*) распространен как (?) натурализовавшийся вид. В Австралии и в Новой Зеландии *Stachys* в составе естественной флоры отсутствует, *S. arvensis* приводится в ней в качестве заносного вида. Всего же в Европе сосредоточено 53 вида, более 100 видов в Азии, около 80 в Африке, 13 видов на Мадагаскаре, около 60 в. в Сев. Америке, порядка 10 видов в Центр. Америке и около 30 видов в Южн. Америке. Общих видов между Европой и Сев. Африкой около 10. Между Африкой и Азией – 4 (? 5). Между Евразией и Сев. Америкой два – *Stachys palustris* и *S. aspera*, эти виды входят в состав их естественной флоры. Общий вид между Европой, Сев. и Южн. Америкой – *S. arvensis*, но в Новом Свете этот вид распространен лишь вдоль восточных и западных побережий океанов (как натурализовавшийся).

Почти космополитное распространение, как у рода *Stachys*, – достаточно редкое явление и в масштабах всего семейства *Labiatae*. В этом смысле, сравниться с ним или превзойти могут только почти космополитный род *Salvia* (900 в.) из подсемейства *Nepetoideae* (Harley et al., 2004), приуроченный как к теплоумеренным, так и к тропическим областям Старого и Нового Света, род *Scutellaria* (360 в.) из подсем. *Scutellarioideae*, более тяготеющий к их теплоумеренным областям, а также субкосмополитный род *Teucrium* (250 в.) из подсем. *Ajugoideae*, с центром видового многообразия в Средиземноморье. Другие крупные роды сем. *Labiatae* не имеют столь широкого распространения, так род *Clerodendrum* (500 в.) из подсем. *Ajugoideae* является палеотропическим и в меньшей степени неотропическим родом и слабо представлен в умеренной зоне, род *Plectranthus* (300 в.) приурочен к тропикам Старого Света, род *Vitex* (250 в.) из подсем. *Viticoideae* сконцентрирован в тропиках и Старого и Нового Света и т. д.

Более подробно о географии *Stachys*, в том числе и с учетом распределения по флористическим областям и провинциям, принятым у А.Л. Тахтаджяна (1978).

В Старом Свете максимальное разнообразие видов *Stachys* приурочено к территории Средиземноморья и Юго-Западной Азии (Средиземноморской области и Переднеазиатской подобласти Ирано-Туранской обл. Средиземноморского подцарства Голарктика). Здесь сосредоточено более 120 видов из 22-х секций. Многие из секций (14) и подсекций (4) являются эндемичными для этих областей (секц. *Mucronatae*, секц. *Infrarosularis*, секц. *Roseostachys*, подсекц. *Circinatae* секции *Stachys*, секц. *Candida*, секц. *Swainsoniana*, секц. *Fragilicaulis*; подсекц. *Distantes*, подсекц. *Rosulatae*, подсекц. *Spinosaе* секции *Olisia*; секц. *Corsica*, секц. *Pseudosideritopsis*, секц. *Neurocalyx*, секц. *Satureoides*, секц. *Thamnostachys*, секц. *Aucheriana*, секц. *Zietenia*). Ареалы этих секций не являются обширными или протяженными, а значительное число их видов представлено однолетниками.

Второй по многообразию видов *Stachys* в Старом Свете является территория Южной Африки (42 в.), где распространение видов приурочено к Капской области Капского царства, области Карру-Намиба и югу Замбезийской подобласти Судано-Замбезийской области Африканского подцарства Палеотрописа. 17 видов Южно-Африканского центра относятся к секции *Ambleja*. С территории Южной Африки нами описан новый монотипный род *Labiatae* – *Lamiostachys* (Крестовская, 2006).

Несколько меньше (около 10 в.) приурочено к территории Восточной Африки (Сомало-Эфиопская пров. Эритрео-Аравийской подобласти) и Мадагаскара (Мадагаскарского подцарства) – 13 видов. Большинство мадагаскарских видов – эндемики и не имеют четких родственных связей с видами из других секций.

Небольшой по числу видов (около 10), но также значимый центр видового разнообразия сосредоточен в Западногималайской провинции. Оттуда нами описан новый монотипный род *Menitskia* (Крестовская, 2006а), его единственный вид *M. tibetica* ранее рассматривался в составе рода *Stachys*. В этом регионе также сосредоточены центры видового разнообразия других крупных родов *Labiatae*, например, *Scutellaria*.

В Новом Свете максимальное видовое разнообразие сосредоточено в Мексике (в ее Нагорно-Мексиканской провинции Мадреанской области одноименного подцарства Голарктиса) – около 35 видов. Несколько меньшее разнообразие имеет место в Сев. и Центр. Андах в Южной Америке (Андийской области Неотрописа) – около 25 видов.

Важное место в осмыслении возможных путей развития рода принадлежит анализу распространения видов секции *Ambleja* (40 в.). Это единственная секция рода, представленная в том числе и кустарниковой жизненной формой (виды подсемейств, находящиеся в основании системы *Labiatae* (Harley et al., 2004), обладают древесной или полудревесной, а не травянистой, жизненной формой). 11 ее видов произрастают в Юго-Западной Азии (восток Восточносредиземноморской пров. Средиземноморской области и большая часть провинций Переднеазиатской подобласти Ирано-Туранской обл.). На внетропической части Аравийского полуострова 3 вида и в Сев. Африке – 2 вида (Египетско-Аравийская провинция Сахаро-Аравийской области). Ареал также распространяется в Южной Аравии – 1 (?2) вид (Южноаравийская пров. Эритрео-Аравийской подобласти) и в Восточной Африке – 10 видов (Сомало-Эфиопская пров. той же подобласти). В Южной Африке распространено 13 видов (юг Замбезийской подобласти Судано-Замбезийской области, область Карру-Намиба и Капская область). Общим видом для территории Азии и Африки в этой секции является ? *S. schimperi*.

Возможно, именно эту секцию следует считать одной из древних в роде (наличие кустарниковой жизненной формы, более примитивные соцветия и др.), а распространение ее видов укладывается в классическую схему миграции видов ксерофильной «Флоры *Welwitschia*», которая по мнению М.Г. Попова (1927, 1963) сложилась и развилась на юге Африки, откуда распространилась впоследствии по всем пустынным и ксерофильным областям Старого Света. «...Многие первично-пустынные типы, имея основную область развития в ксерофильных формациях Южной, реже Тропической Африки... после большого перерыва появляются в... пустынях Передней и Средней Азии в виде изолированных географически реликтовых видов. Иначе говоря, в пустынях Азии мы находим древние реликты пустынной флоры Южной Африки...» (Попов, 1927, с. 278).

Самый обширный и протяженный ареал имеет типовая секция *Stachys* (около 35 видов). Он охватывает Евразию (19 в.) от Атлантического до Тихого океана в наибольшей степени в пределах Бореального подцарства Голарктиса (в Циркумбореальной и Восточно-Азиатской обл.), за исключением его арктических (кроме Европы) территорий (Арктической провинции Циркумбореальной обл.), в меньшей степени в пределах Средиземноморского подцарства, за исключением пустынных (Сахаро-Аравийская обл., ряд провинций Ирано-Туранской обл.) или высокогорных районов. Всего 4 вида секции представлено в Индийской, Индокитайской и Малазийской (1 в.) областях Палеотрописа. В Сев. Америке ее ареал простирается от Тихого до Атлантического океана, в пределах Бореального подцарства Голарктиса (исключая Арктическую провинцию). В Мадреанской области количество видов существенно уменьшается (почти полностью отсутствуя в пустынных районах от Калифорнии до Техаса – Сонорской провинции Мадреанской области). Также ареал секции (3 в.) простирается в Северной Африке (Юго-западносредиземноморская и Южносредиземноморская пров.). Среди остальных видов секции самый обширный ареал в ней принадлежит *Stachys palustris* – практически вся перечисленная выше территория Евразии, за исключением некоторых ее районов, указанных ранее, а также исключая Сев. Африку. *S. palustris* – единственный вид рода, проникающий в Европейскую Арктику. В Северной Америке его ареал приурочен к востоку Циркумбореальной и Атлантическо-Североамериканской областей.

Анализ распространения видов секции *Stachys* представляет интерес поскольку, по-видимому, с представителями именно этой секции следует связывать пути проникновения рода *Stachys* из «Евразии» в Северную Америку. Это проникновение могло происходить двумя путями: один из них, более ранний, мог осуществляться между Европой и Сев. Америкой в Эоцене, другой, более поздний путь, шел через Берингию в составе теплоумеренной лесной флоры, которая в дальнейшем продвигалась к югу, и на определенном этапе виды *Stachys* могли проникнуть в Южную Америку. Вероятно, дальнейшие изменения климата способствовали формированию новых американских секций, виды которых мы можем видеть на территории современной Мексики, а также в Андийской области.

Также заслуживает внимания секц. *Calostachys* (характеризующаяся длинной трубкой венчика), у которой все виды (7), кроме одного распространены в Северной (Калифорнийская, Нагорно-Мексиканская пров.), а также в Южной Америке (Североандийская пров.). Единственный вид, *S. thunbergii*, распространен в Южной Африке. *Calostachys* – единственная общая секция для континентов Сев. и Южн. Америки и Африки. Такая дизъюнкция, возможно, является свидетельством существования каких-то, неизвестных нам, древних связей, имевшихся в роде. Американские виды этой секции опыляются колибри, а африканский вид – длиннохоботковыми мухами.

Достаточно обширный ареал занимает секц. *Prostratae* Krestovsk. (19 в.), ранее рассматривавшаяся в составе типовой секции *Stachys*. Ее представители (стелющиеся травы) распространены преимущественно в горных районах Центральной, Восточной и Южной Африки (Гвинео-Конголезская область, Сомало-Эфиопская пров., юг Замбезийской подобласти Судано-Замбезийской области и Капская область).

Представляет интерес ареал секции *Eriostomum*, имеющий достаточную протяженность. Он охватывает большую часть Европы (Центральноевропейскую, Балканскую, Эвксинскую, Кавказскую, юг Восточноевропейской пров., почти всю Средиземноморскую область), Сев. Африку (Южносредиземноморская пров.), Юго-Западную Азию (большую часть Переднеазиатской подобл.), доходя до отрогов Западных Гималаев (Западногималайская пров.). Виды этой секции (28) хорошо отличаются от видов других секций своими многоцветковыми «мутовками» с многочисленными выраженными прицветниками. Возможно, эта секция находится в фазе активного развития, в ней происходят процессы современного формообразования (многие виды довольно слабо дифференцированы друг от друга и представляют из себя сложные полиморфные комплексы, как например, группа видов *S. germanica*).

Таксон *Betonica* мы склонны рассматривать в ранге самостоятельного рода.

Анализ распространения видов рода *Stachys* и его основных внутривидовых подразделений может значительно прояснить и облегчить разработку его системы, а также помочь выработке представлений о том, как и в каких направлениях происходило его становление и развитие.

Литература

- Крестовская Т.В. Новый род семейства *Labiatae* из Южной Африки // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1255–1259.
 Крестовская Т.В. *Meniskia* – новый род семейства *Labiatae* // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 12. С. 1892–1894.
 Попов М.Г. Основные черты развития Флоры Средней Азии // Бюл. Среднеаз. Гос. Ун-та. 1927. Вып. 15. С. 239–292.
 Попов М.Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 136 с.
 Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.
 Harley R.M., Atkins S.A., Budantsev A.L. et al. *Labiatae* / Ed. by K. Kubitzki // The Families and Genera of Vascular Plants / Ed. vol. by J.W. Kadereit. Flowering Plants, *Dicotyledons: Lamiales*. Berlin–Heidelberg, 2004. Vol. 7. P. 167–275.

К ИЗУЧЕНИЮ ФИЛОГАЕНИИ СЕКЦИЙ *MULTIFIDAE* (RYDB.) JUZ. И *NIVEAE* (RYDB.) JUZ. РОДА *POTENTILLA* L.

Курбатский В.И.

Томск, Томский государственный университет

В секции *Multifidae* (Rydb.) Juz. рода *Potentilla* L. обращает на себя внимание весьма своеобразный вид *P. verticillaris* Stephan ex Willd., стоящий как бы особняком от остальных видов секции. И. Сожак (Sojak, 1986) полагает, что *P. verticillaris* является представителем одной из ранних групп видов, возникших в результате гибридизации видов секций *Niveae* (Rydb.) Juz. и *Multifidae*. К представителям со стороны секции *Niveae* он относит *P. leucophylla* Pall. или его предшественника, со стороны секции *Multifidae* – примитивные виды групп *P. multifida* s.l. или *P. sericea* L. s.l. Отмечая уникальность строения листа вида среди остальных представителей секции *Multifidae*, он допускает также возможность происхождения *P. verticillaris* от *P. sischanensis* Bunge ex Lehmann в результате уменьшения числа зубцов или сегментов листочков при одновременном увеличении степени рассеченности листочков. Нами (Курбатский, 1984а, 1986, 1991) листья *P. verticillaris* по структуре сближаются с листьями типа *Dasiphora parvifolia* (Fisher ex Lehm.) Juz. или *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht., листья этих трех видов относятся нами к пучковато-перисто-сложным листьям, которые мы рассматриваем в качестве исходных для листьев рода *Potentilla* s.str. Соответственно в этом случае лист *P. verticillaris* можно принять в качестве исходного и для листьев видов секции *Multifidae*. Другой характерной чертой *P. verticillaris* является наличие густого опушения из белых волосков на остатках прилистников при основании растений, довольно частое наличие плечатых выростов и шипов на зрелых орешках вида. Указанные отличительные особенности в строении листа и поверхности орешка *P. verticillaris* свидетельствуют, по-видимому, о глубокой или, по крайней мере, весьма значительной обособленности вида в секции *Multifidae* и дают основание, полагаем мы, для выделения в пределах секции самостоятельного таксона – подсекции *Verticillaris*, к которой и должен быть отнесен вышеупомянутый вид.

Sect. *Multifidae* (Rydb.) Juz. subsect. *Verticillaris* Kurbatsky subsect. nov.

Residua stipularum vetustum basi plantae dense albo-hirsuta. Foliola folia radicalia (3)4–6 juga, in 2(3) segmentis linearis, fililinearis, ad basin vel fere ad basin dissecta, subtus alba-tomentosa. Segmenta quousque paris foliorum verticillasti efformant. Nuculae maturaе plerumque rugosae, saepe cum excrescentiis scariosis vel aculeiformes.

Typus: *P. verticillaris* Willd. ex Schlecht.

Остатки старых прилистников при основании растения густо- беловолосистые. Листочки прикорневых листьев в числе (3)4–6 пар, до или почти до основания рассечены на 2 (3) линейных и нитевидно-линейных сегментов, снизу беловойлочные. Сегменты каждой пары листочков образуют ложную мутовку. Зрелые орешки обычно морщинистые, часто с плечатыми или шиповидными выростами.

Тип: *P. verticillaris* Willd. ex Schlecht.

Монотипная подсекция.

Весьма самобытным видом в секции *Niveae* является *P. leucophylla* Pallas, характеризующийся наличием кожистых листьев, специфической формой листочков (продолговато-ланцетные, крупно городчато-зубчатые, с широкими, обычно тупыми зубцами), густо-беловолосистыми остатками прилистников при основании растений, наличием пленчатых и шиповидных выростов на зрелых орешках. Т. Вольф (Wolf, 1908), И. Соjak (Sojak, 1986) сближают этот вид с *P. discolor*. И. Соjak при этом с одной стороны допускает, что *P. leucophylla* или его возможный предок в результате гибридизационных процессов с примитивными видами из секции *Multifidae* мог дать начало линии *P. discolor* – *P. peterae* Hand.-Mazz. – *P. sischanensis* – *P. verticillaris*, с другой – не исключает возникновение *P. leucophylla* от комплекса *P. discolor* – *P. peterae* в результате редукции числа листочков. Нетрудно заметить близость *P. leucophylla* по вышеперечисленным признакам, за исключением формы листочков, к *P. verticillaris*. Согласно данным проведенных нами анатомических исследований (Курбатский, 2005, 2006) эти виды близки между собой также по анатомическому строению перикарпия и черешка листьев, при этом по анатомическому строению черешка они резко отличаются от всех остальных изученных нами видов *Potentilla* и близких родов *Dasyphora* и *Comarum*. Оба вида (*P. leucophylla* и *P. verticillaris*) характеризуются также сходным распространением и древним возрастом (Курбатский 1984, 1986; Sojak, 1986). Вероятно, в пользу наличия общих черт между этими видами можно трактовать и существование гибридогенного вида *P. sergievskajae* Reschova, родительскими формами которого являются *P. leucophylla* и *P. verticillaris*. С остальными видами рода *Potentilla*, насколько нам известно, два указанных вида практически не гибридизируют. Согласно И. Соjaku (Sojak, 1986), *P. leucophylla* гибридизирует в редких случаях только с *P. coriaceae* (секция *Niveae*). Принимая во внимание отличительные особенности *P. leucophylla*, его обособленность, древний возраст и близость вида по ряду признаков к *P. verticillaris*, мы считаем рассматриваем *P. leucophylla* в качестве исходного или одного из исходных представителей для видов секции *Niveae*. При этом мы считаем возможным выделение *P. leucophylla* и родственного ему *P. sergievskajae* в самостоятельную подсекцию (*Leucophyllae*) секции *Niveae*.

Sect. *Niveae* (Rydb.) Juz. subsect. *Leucophyllae* Kurbatsky subsect. nov.

Residua stipularum vetustum basi plantae dense albo-hirsuta. Folia radicalia coreacea, ternata vel 2–3-juga, subtus alba-tomentosa. Nuculae maturae cum excrescentiis scariosis vel aculeiformes.

Typus: *P. leucophylla* Pallas.

Остатки старых прилистников при основании растения густо беловолосистые. Прикорневые листья кожистые, тройчатые или с 2–3 парами листочков, снизу беловойлочные. Зрелые орешки с пленчатыми и шиповидными выростами.

Typus: *P. leucophylla* Pallas.

Литература

- Курбатский В.И. Род *Potentilla* L. в горах Южной Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1984а. 18 с.
 Курбатский В.И. Лапчатки гор Южной Сибири и их генетические связи // Новое о флоре Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. С. 209–222.
 Курбатский В.И. К вопросу о происхождении листа двудольных растений (на примере семейств *Fabaceae* и *Rosaceae*). Сообщение II // Сибир. биол. журн. 1991. Вып. 5. С. 67–71.
 Курбатский В.И. Анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры сибирских представителей *Potentilla* L., *Dasiphora* Raf. и *Comarum* L. и его значение для систематики и филогении // Систематич. зам. по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томск. гос. ун-те. Томск, 2005. Вып. 95. С. 9–17.
 Курбатский В.И. Анатомическое строение черешка листа сибирских представителей *Potentilla* L. и близких родов *Dasiphora* Raf. и *Comarum* L. и возможность его использования для целей систематики // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул-Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2006. Вып. 12. С. 73–77.
 Sojak J. Notes on *Potentilla*. I. Hybridogenous species derived from intersectional hybrids of sect. *Niveae* X sect. *Multifidae* // Botanische Jahrbucher. 1986. Bd. 106. S. 146–210.
 Wolf Th. Monographie der Gattung *Potentilla*. Bibliot. Bot. (Stuttgart), 1908. H. 71. 714 s.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ В РОДЕ *CORYDALIS* DC. (СЕМ. *FUMARIACEAE*)

Михайлова М.А.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

В ископаемом состоянии хохлатки пока неизвестны. Судить о наиболее вероятных направлениях эволюции в пределах этого рода приходится на основе разностороннего изучения современных видов и, прежде всего, их морфологических особенностей. В роде *Corydalis* насчитывают около 450 видов травянистых расте-

ний, объединенных в 40–42 секции, свойственных Северному полушарию. Видовым разнообразием выделяется Юго-Восточный Китай, Гималаи, ряд горных систем Средней Азии, Тибет, где хохлатки представлены 92 видами и входят в десятку наиболее многочисленных родов. В роде 240 эндемиков. Эволюция рода шла в нескольких основных направлениях.

1. Увеличение разнообразия жизненных форм (Безделева, 1976). Они отличаются: по продолжительности жизни (многолетники, двулетники, однолетники); по ритму сезонного развития (летнезимнезеленые, летнезеленые, весеннезеленые); по способу нарастания (моноподиальное и симподиальное); по структуре годичного побега (розеточные, полурозеточные, удлинненные); по расположению почек возобновления (хамефиты, гемикриптофиты, геофиты, терофиты).

2. Увеличение специализации структур подземных органов: стержнекорневые многолетники, двулетники и однолетники с моноподиальным и симподиальным возобновлением; стержнекорневые многолетники с каудексом, корневищно-стержнекорневые виды; корневищные виды; столонообразующая форма, в формировании которой принимают участие утолщенные базальные междоузлия годичного побега, а также утолщенные основания отходящих от этого побега столонов; клубни различной природы и генезиса: многолетние моноподиально нарастающие клубни стеблевого происхождения; моноподиально нарастающие, но ежегодно замещающиеся клубни стеблевого происхождения, когда новый клубень формируется под клубнем предыдущего года; многолетние клубневые формы с симподиальным способом возобновления и ежегодно замещающимся клубнем, где новый клубень образуется внутри старого; многолетние клубневые формы с симподиальным способом возобновления и клубнем смешанного стебле-корневого происхождения; многолетние формы с клубнями корневого происхождения – корневыми шишками. Органы подземной сферы являются важным секционным признаком в систематике хохлаток.

3. Увеличение разнообразия форм и размеров отдельных структур цветка: рыльца, нектарника, семени. Рыльце верхушечное, маленькое, уплощенное в боковой плоскости или объемное, крайне разнообразное по форме. Рыльцевая поверхность в виде сосочков. Этот признак широко используется для выделения секций (Fedde, 1936; Ryberg, 1960; Михайлова, 1983, 1999, 2000; Liden, 1986, 1995; Oh, Kim, 1988; Wu Cheng-Yih, 1999).

Нектарник, формирующийся из основания одной тычиночной нити, расположен в шпорце верхнего наружного лепестка. Он состоит из ножки и головки, форма, соотношение и размеры которых являются секционным признаком (Liden, 1986; Безделева, 1988). Эволюция нектарника в роде *Corydalis* возможно шла по пути уменьшения длины ножки и увеличения объема головки. Наиболее примитивные нектарники у видов секции *Archaeocapnos*. Они напоминают по форме палочку 1–1,5 см дл. с тонкой ножкой 8,5–14 мм дл., которая переходит в короткую, прямую или слабо изогнутую головку. Диаметр головки и ножки почти одинаковы. Эволюционно продвинутые нектарники у видов секции *Sophorocapnos*, 1,5–2,5 мм дл., головка бобовидной формы, ножка очень короткая, менее 1 мм дл. Монотипная секция *Ceratotuber* имеет нектарники без ножки, 1,5–2 мм дл. слабо изогнутые на верхушке.

Семена хохлаток неправильно округлой или почковидной формы, черные блестящие или матовые с придатком карункулой или без него. Форма и размеры карункулы, особенности ее прикрепления, а также рисунок семенной кожуры – признаки ранга секций (Ohwi, 1943; Михайлова, 1983; Безделева 1988). Ряд исследователей (Fukuhara, 1995, 1999; Liden, 1995, 1997) придают особое значение области рубчика семени, строению эндотесты и экзотесты, строению перикарпия. По их мнению, эти признаки коррелируют с генетическими данными, что позволило им выделить из рода *Corydalis* два самостоятельных рода *Capnoides* и *Pseudofumararia*. Род *Corydalis* был разделен на три подрода *Chremnocapnos*, *Sophorocapnos*, *Corydalis*. Нами также было предпринято изучение строения перикарпия 34 видов хохлаток, принадлежащих к 17 секциям, с целью выявления новых диагностических признаков для систематики и филогении. Виды различаются по степени утолщения клеточных стенок экзокарпия и эндокарпия, наличием папилл в эндокарпии, конфигурацией сутуральной зоны на поперечном срезе, формой склеренхимного тяжа в этой зоне. Совокупность признаков строения перикарпия может быть использована в систематике на видовом уровне. Для разграничения таксонов надвидового ранга эти признаки недостаточно надежны, но остаются полезными при характеристике однородности секций (Михайлова и др., 2003, 2005, 2008).

Попытка воссоздать в общих чертах возможный морфологический облик гипотетического предка предполагает существование летнезеленого стержневого травянистого поликарпика, длительно моноподиально нарастающего, с розеткообразующими полициклическими побегами, с большим числом вильчато разделенных листьев в розетке; цветки с крупным нектарником с длинной ножкой и маленькой головкой; крупные плоды с баллистическим способом распространения семян с маленькой карункулой. Предок мог обитать в дольственно влажных горных лесах, где и сейчас можно встретить наиболее архаичные виды рода. Секции *Capnogorium*, *Archaeocapnos*, *Bilobatae* имеют ряд архаичных черт и большинством авторов помешаются в основании системы рода.

Дальнейшее развитие жизненных форм и подземных органов связано с экологической эволюцией, которая шла двумя основными путями. Первый путь – ксерофитизация, связан с выходом на более сухие откры-

тые местообитания, в том числе скальные. По мнению М.Г. Попова (1953, 1957), от арктотретичной группы лесных хохлаток типа *Corydalis nobilis* развились ксерофитные секции *Strictae* и *Flabellatae*, *Flaccidae*. Процесс адаптации шел здесь по пути выработки приспособлений к перенесению сухости: жесткие побеги с развитыми механическими тканями, плотные, опушенные листья, волокнистая корневая система, проникающая глубоко в почву. Благодаря ксероморфным защитным приспособлениям виды этой группы сохранили вегетацию в течение всего лета. Некоторые авторы сюда же относят возникновение монокарпиков, в том числе и однолетних (Безделева, 1976). В структуре их вегетативных органов присутствуют такие предковые черты, как полурозеточная структура побега и стержневая корневая система. Эволюционная продвинутость однолетних выразилась в резком ускорении жизненного цикла, в интенсификации смены поколений. Однако в этом направлении не возникла способность к вегетативному размножению.

Вторая линия экологической эволюции – мезоморфная. Она привела к интенсификации смены поколений за счет сокращения малого жизненного цикла и возникновения вегетативного размножения (Безделева, 1976). Формирование секций *Corydalis*, *Bulbocapnos*, *Ceratotuber* вероятно связано с расселением хохлаток под полог листопадных лесов. Предпосылкой для такого расселения, возможно, послужил комплекс благоприятных условий почвенного питания, увлажнения и освещения, характерный для листопадных лесов в весенний период. Избыток влаги и богатое минеральное питание в поверхностных слоях почвы могли способствовать утрате глубокой стержневой корневой системы, а продуктивный фотосинтез весной – формированию запасовых органов в виде разнообразных клубней.

Редукцию главного корня можно проследить на следующих примерах: у *Corydalis nobilis* он сохраняется в течение всей жизни; у видов секции *Dactylotuber* часть главного корня входит в состав клубня и сохраняется в течение всей жизни особи; у клубневых хохлаток других секций главный корень отмирает уже после первого года жизни и заменяется системой придаточных корней.

В лесу растения должны были приспособиться к резкой смене экологических условий по сезонам. Это вело к сокращению периода активной вегетации и выработке эфемероизации. Ритмика видов, переселившихся под полог листопадных лесов, изменилась от летнезеленого типа к весеннезеленому через стадию весенне-летнезеленого, что в свою очередь сопровождается олигомеризацией метамеров и уменьшением абсолютных размеров растения (Безделева, 1976).

Способность к вегетативному размножению у клубневых и не клубневых видов различна. Так у *Corydalis gigantea* на последних этапах онтогенеза образуются корневища. У всех видов секции *Corydalis* формируются два клубня замещения в средневозрастном и старом генеративном периоде. У *C. remota* и *C. bracteata* формируются клубни размножения (Безделева, 1976). У хохлатки Буша (вегетативного однолетника) особенно ярко выражено вегетативное размножение, которое включает ежегодный распад всех материнских особей, размножение клубнями размножения, размножение участками столонов с почками возобновления при механическом повреждении особи. Возникновение в этой линии эволюции способности к вегетативному размножению и общим ускорением интенсификации жизненных процессов значительно расширили возможности этой группы.

Мезоморфная линия эволюции, вероятно, определила направление развития всех клубневых групп, представленных исключительно растениями ранневесеннего цикла развития. Формирование клубневых видов складывалось, по-видимому, по нескольким параллельным направлениям от разных исходных предковых форм. В пользу такого предположения свидетельствует сходство у ряда таксонов деталей морфологии генеративных органов у клубневых и не клубневых секций. Так клубневые секции *Bulbocapnos* и значительная часть видов *Corydalis* обнаруживают явное сходство с не клубневой секцией *Capnogorium* (*Corydalis nobilis*) в строении рыльца пестика, семян и наличии у них свободного выроста, к которому прикрепляется карункула. Такое же сходство наблюдается у клубневых видов секции *Leonticoides* и не клубневой *Chrysocapnos* (Михайлова, 1983).

Наличие параллелизма в происхождении клубневых хохлаток от не клубневых в значительной мере определяет наш подход к систематике рода, где мы выделяем только секции. Таким образом, секция в роде *Corydalis* учитывает жизненную форму, особенности строения органов подземной сферы, детали морфологии цветка, в частности, строение рыльца, нектарника и семени. Секции, выделенные с учетом перечисленных признаков, оказываются наиболее однородными. Таковы секции *Archaeocapnos*, *Chrysocapnos*, *Sophorocapnos*, *Flabellatae*, *Strictae*, *Leonticoides* *Dactilotuber* и другие.

Литература

- Безделева Т.А. Морфогенез и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов рода *Corydalis* Vent. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1976. 16 с.
 Безделева Т.А., Кочура Н.Н. Род *Corydalis* Vent. на Дальнем Востоке // Комаровские чтения. 1988. Вып. 35. С. 123–146.
 Михайлова М.А. Род *Corydalis* Vent. во флоре СССР: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1983. 20 с.
 Михайлова М.А. К систематике кавказских желтоцветковых хохлаток из секции *Dactilotuber* рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 109–113.

- Михайлова М.А. К систематике секции *Oreocarpnos* рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 180–182.
- Михайлова М.А., Борисовская Г.М., Ходорова Н.Б. Строение перикарпия у видов рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 12. С. 59–67.
- Михайлова М.А., Борисовская Г.М., Ходорова Н.Б. Строение коробочек представителей секции *Sophorocarpnos* и *Ramoso-sibiricae* рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Вест. СПбГУ. 2005. Сер. 3. Вып. 1. С. 25–34.
- Михайлова М.А., Ходорова Н.Б. К карпологии хохлаток рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 41–58.
- Понов М.Г. Заметка о роде *Corydalis* DC. // Ботан. материалы. 1953. Т. 15. С. 47–53.
- Понов М.Г. О взаимоотношениях и истории родов *Papaver* и *Roemeria* // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1389–1397.
- Fedde F. *Papaveraceae* // Engler A. und Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Leipzig, 1936. Bd. 17 b. S. 121–136.
- Fukuhara T., Liden M. Pericarp anatomy in *Fumariaceae* – *Fumarioideae* // Bot. Jahrb. Syst. 1995. Vol. 117. N 4. P. 499–530.
- Fukuhara T. Seed and funicle morphology of *Fumariaceae* – *Fumarioideae*: systematic implications and evolutionary patterns // Int. Plant Sci 1999. Vol. 160. N 1. P. 151–180.
- Liden M. Synopsis of *Fumarioideae* (*Papaveraceae*) with a monograph of the tribe *Fumarieae* // Opera Bot. 1986. N. 88. P. 1–133.
- Liden M. Seed coat anatomy and phylogeny in *Fumariaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1995. N. 119. P. 323–365.
- Liden M., Fukuhara T. Phylogeny and classification of *Fumariaceae*, with emphasis on *Dicentra* s. l., based on the plastid gene rps16 intron // Pl. Syst. Evol. 1997. Vol. 206. P. 411–420.
- Ohwi J. *Corydalis pallida* and its allies of Japan // Acta phytotaxonomica et geobotanica Phytogeographica. 1943. N. 13. P. 174–178.
- Oh B.U., Kim Y.S. The taxonomic characters of Korean *Corydalis* (*Fumariaceae*) and its significance in phylogenetic consideration // Korean J. Plant. Tax. 1988. Vol. 18. P. 33–51.
- Ryberg M.A. Morphological study of *Fumariaceae* and taxonomic significance of the characters examined // Acta Horti Bergiani. 1960. Vol. 19. N. 4. P. 1–248.
- Wu Cheng-Yih. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. 1999. Vol. 32. P. 96–599.

О СИМПАТРИЧЕСКОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ НА ПРИМЕРЕ РОДОВ *PAPAVER* И *ROEMERIA* (*PAPAVERACEAE*)

Михеев А.Д.

Пятигорск, Эколого-ботаническая станция (филиал БИИ РАН)

В процессе систематической обработки некоторых таксонов флоры Кавказа мы столкнулись с тем, насколько важно выявить тот или иной подход в решении таксономических и номенклатурных вопросов. Значительную трудность представили, в частности, роды *Papaver* и *Roemeria*, работа над которыми потребовала существенно иной оценки их систематической структуры и путей эволюции в сравнении с оценками, принимавшимися более ранними авторами. При этом нами выявлены некоторые особенности, позволившие, на наш взгляд, более правильно представить систематическую структуру изученных таксонов.

Род *Papaver*

Более всего внимания в роде *Papaver* мы уделили систематике секции *Rhoeadium* Spach, как наименее изученной, а также секции *Argemonidium* Spach.

Еще ранее наблюдения в природе за видами секции *Rhoeadium* Кавказа привели нас к следующему выводу: виды секции *Rhoeadium* четко делятся по биологическим и сопряженным с ними морфологическим признакам на две группы с различными эволюционными потенциями: автогамные и аллогамные (Михеев, 1986).

Sect. *Rhoeadium* Spach

Subsect. 1. *Rhoeadium* (2n = 14)

1. *P. rhoeas* L.

2. *P. arenarium* Bieb.

3. *P. commutatum* Fisch. et C. A. Mey.

4. *P. bipinnatum* C. A. Mey.

5. *P. schelkownikowii* N. Busch

6. *P. chelidoniifolium* Boiss. et Buhse

Subsect. 2. *Dubia* Mikheev (Sect. *Dubia* Mikheev)

7. *P. laevigatum* Vieb., aggr. (полиплоидный ряд)

7a. *P. litwinowii* Fedde (2n = 14)

7b. *P. maeoticum* Klok. (2n = 28)

7c. *P. lacerum* Popov (2n = 28)

7d. *P. laevigatum* Vieb. (2n = 28)

7е. *P. odessanum* Mikheev (2n = 42) (Зап. Европа, Крым)

8. *P. dubium* L. aggr. (полиплоидный ряд)

8а. *P. tichomirovii* Mikheev (2n = 28)

8б. *P. dubium* L. (2n = 42) (Зап. Европа)

9. *P. stevenianum* Mikheev aggr. (полиплоидный ряд)

9а. *P. alberti* Mikheev (2n = 28)

9б. *P. stevenianum* Mikheev (2n = 42)

10. *P. albiflorum* Pacz., aggr.

10а. *P. albiflorum* Pacz. (2n = 28) (Украина)

10б. *P. paczoskii* Mikheev (2n = 28)

10с. *P. austromoravicum* Kubat (2n = 28) из Чехословакии

11. *P. maschukense* Mikheev (2n = 28) (стоит особняком, родственные связи неясны).

Секция *Argemonidium* Spach. Как и в секции *Rhoeadium* виды секции *Argemonidium* делятся на: автогамные, эфемерно- и мелкоцветковые (*P. hybridum* (2n = 14), *P. desertorum* (2n = 28), *P. argemone* (2n = 14), и аллогамные, крупноцветковые с долго живущим цветком: *P. pavoninum*, *P. ocellatum* (2n = 14).

Поэтому резонно подразделить секцию *Argemonidium* аналогично секции *Rhoeadium* на 2 подсекции: subsect. *Argemonidium* и subsect. *Pavonina* Mikheev.

Система известных нам видов секции *Argemonidium* выглядит следующим образом.

Sect. *Argemonidium* Spach

Subsect. *Pavonina* Mikheev

1. *P. pavoninum* Schrenk (2n = 14)

2. *P. ocellatum* Woronow (2n = 14) (возможно, подвид первого, или его синоним)

Subsect. *Argemonidium*

3. *P. argemone* L. aggr.

3а. *P. argemone* L. (2n = 14)

3б. *P. desertorum* Grossh. (2n = 28)

4. *P. hybridum* L. (2n = 14).

Род *Roemeria* Medik.

Явление изменчивости, параллельной видам секций *Rhoeadium* и *Argemonidium* рода *Papaver*, свойственно также роду *Roemeria*. Как и у рассмотренных выше секций, виды *Roemeria* делятся на мелкоцветковые автогамные и крупноцветковые аллогамные. В соответствии с этим мы считаем необходимым подразделить этот род на 2 таксона.

В результате система рода *Roemeria* принимает следующий вид:

Род *Roemeria* Medik.

Sect. *Roemeria*

Subsect. 1. *Refractae* Mikheev

1. *R. refracta* DC.

Subsect. 2. *Roemeria*

2. *R. hybrida* L. aggr.

2а. *R. hybrida* L.

2б. *R. dodecandra* (Forssk.) Stapf.

С точки зрения полученной стройной картины параллельной изменчивости рассмотренных таксонов *Papaveraceae* кажутся неубедительными попытки некоторых систематиков переносить автогамные виды *Papaver* секции *Argemonidium* в род *Roemeria*, а аллогамную *Roemeria* – в род *Papaver*.

Явление параллельной изменчивости в семействе *Papaveraceae* выражается не только в выше приведенных фактах. Оно распространено также и в пределах отдельных видов (прямые или изогнутые плодоножки, отстоящие или прижатые щетинки на цветоносах и др.).

Явление параллельной изменчивости в семействе *Papaveraceae*, безусловно, связано с явлением сетчатой эволюции. Мы вовсе не убеждены, что приведенные полиплоидные ряды является автополиплоидами, а скорее уверены в их аллополиплоидии, на что указывает факт вхождения в такие ряды не по одному виду с равной плоидностью, и что указывает на явление рекомбинационной изменчивости; особенно это касается тетраплоидов. В этом смысле эволюция в семействе *Papaveraceae* напоминает таковую в трибе пшеницевых, описанную Деви (Devey, 1982, 1984 и др.) и (Love, 1982, 1984, 1986) (цит. по: Н.Н. Цвелёв, 1991).

Литература

- Цвелёв Н.Н. О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 669–675.
 Михеев А.Д. Виды секции *Rhoeadium* рода *Papaver* (*Papaveraceae*) на Северном Кавказе // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 807–812.

ВИДЫ РЯДА *SIBIRICAE* РОДА *MERTENSIA* (*BORAGINACEAE*)

Никифорова О.Д.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Ряд *Sibiricae* М. Поп. (=Greges *Sibiricae*) типовой секции рода *Mertensia* Roth включает 4 внетропических азиатских вида: *M. sibirica* (L.) G. Don fil., *M. jensejensis* М. Поп., *M. pallasii* (Ledeb.) G. Don fil., *M. popovii* N. Rubtz. (Попов, 1953а, б). Диагностическими признаками ряда являются: отсутствие опушения у растений; чашечка снаружи голая, у основания со склереидами или короткими прижатыми щетинками, эрем с б. м. выраженными боками, переходящими в широкую ножку.

Для выявления степени родственных отношений видов ряда *Sibiricae* изучены макро- и микроморфологические признаки, в том числе морфология пыльцевых зерен (п. з.) и ультраскульптура (УС) перикарпия эремов с помощью сканирующего электронного микроскопа. Исследованы типовые образцы, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE), а также гербарий Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, NSK, NS) и Южносибирского ботанического сада (АГУ, Барнаул, SSBG).

Ранее мною (Никифорова, 2006, 2007) была изучена фенотипическая структура рода *Mertensia*, которая позволила выявить закономерности изменчивости и корреляции морфологических признаков у нескольких пар близкородственных видов из разных рядов секции *Mertensia*. Показано, что близкие виды имеют сходную морфологию эремов, а морфологическая изменчивость признаков, т. е. проявление у признака качественных, наследственно выраженных, дискретных альтернативных состояний (фенов), затрагивает признаки цветка, чашечки и листьев. С данных позиций были проанализированы морфологические признаки видов ряда *Sibiricae*.

M. sibirica и *M. jensejensis* – два близкородственных вида. Первый вид был описан К. Линнеем (1753) в составе рода *Pulmonaria* L. по образцам И. Гмелина из Якутии (р. Лена), а *M. jensejensis* М.Г. Поповым (1953в) с р. Ангары Иркутской области. Свой вид Попов считал очень близкой к *M. sibirica* западной расой, растущей вдоль Енисея.

Анализ морфологических признаков показал, что данные виды обладают сходной морфологической структурой цветка (соотношение длины трубки и отгиба, размер пыльников, длина тычиночной нити, форма сводиков), чашечки (степень рассеченности на доли, их форма, особенности опушения, наличие склереидов у ее основания), эремов (форма, размеры). Ультраскульптура перикарпия эремов образцов с низовий р. Енисей (*M. jensejensis*), а также из Якутии и Бурятии (*M. sibirica*) показывает сходство: она ячеисто-шиповатая. Исследование морфологии п. з. также не выявило существенных отличий. У образцов из Якутии п. з. более сужены в области экватора, а поверхность экзины гладкая, лишь у полюсов бугорчатая (рис. 2), а с низовий р. Енисей поверхность экзины редко и мелкобугорчатая.

Таким образом, проведенное исследование не обнаружило новых состояний признаков (фенов), а также их комбинативных вариаций, что позволяет заключить, что *M. jensejensis* не является самостоятельным видом, а только экологической разновидностью *M. sibirica*.

M. sibirica распространен в пределах Восточной Сибири (рис. 1). Литературные данные (Крылов, 1937) о наличии его на Алтае не достоверны, так как за *M. sibirica* были приняты растения, относящиеся к *M. pallasii*, морфологические отличия которого будут рассмотрены ниже. Северо-западным пределом распространения вида являются низовья р. Енисей, где он известен в местообитаниях с особым микроклиматом парящих теплых туманов. Юго-восточной границей вида служат лесные сообщества Чикойского хребта, расположенного на границе Читинской области и Бурятии. Несмотря на широкий ареал, *M. sibirica* распространен спорадически, образуя несколько анклавов вдоль побережий рек Енисея, Курейки, Подкаменной Тунгуски, Ангары, а на востоке – Лены, Олекмы и Алдана, в том числе вдоль побережий оз. Байкал и в Восточном Саяне (Тунка). Является реликтовым видом плейстоценового возраста, что показывают разрывы ареала и экология *M. sibirica* и видов близкого ему родства. Они растут в реликтовых таежных лесах вдоль ручьев. Только *M. popovii* поднимается в гольцовый пояс.

M. pallasii и *M. popovii* сходны по субтильному мезофитному облику, жизненной форме (длиннокорневидные травянистые поликарпики), тонким кожистым голым листьям и их форме, а также по форме венчика и чашечки цветка. В региональных «Флорах» многословные описания затушевывают их диагностические признаки, что способствует неправильному их пониманию и определению. Изучение макроморфологических признаков выявило фены, по которым данные виды хорошо различаются (табл.).

<i>M. pallasii</i>	<i>M. popovii</i>
Трубка венчика узкая и длинная, в 1,05-2 раза превышает широкий отгиб, сводики крупные полулунные, тычиночные нити широкие, пыльники расположены чуть выше сводиков	Трубка венчика б.м. широкая, ее длина равна или едва превышает колокольчатый отгиб, сводики едва заметные, в виде складки, тычиночные нити тонкие, пыльники расположены значительно выше сводиков
Доли чашечки голые, иногда у основания с мелкими склереидными бугорками	Доли чашечки голые, по краям и у основания опушенные короткими щетинистыми волосками
Цветножки голые	Цветножки покрыты короткими щетинистыми волосками

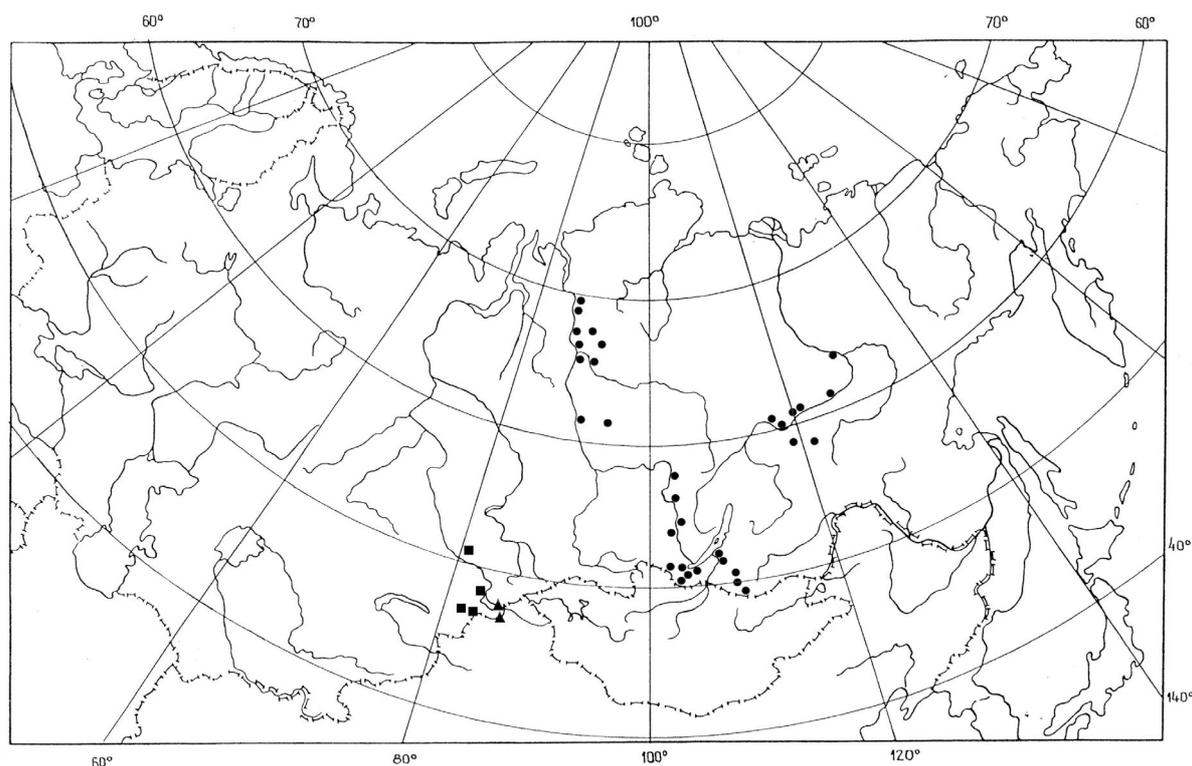


Рис. 1. Ареалы ● *M. sibirica*; ■ *M. pallasii*; ▲ *M. popovii*

У обоих видов эремы 2,5–3,5 мм дл., с коротко оттянутой верхушкой, прямой овальной спинкой без окрыления и низкими боками, переходящими в короткую ножку. Поверхность складчатая, со складками разной длины и ширины. УС шиповатая. При этом на поверхности эрема *M. pallasii* складки более глубокие, а шипики более длинные. Сходство проявляется по морфологии п. з. (рис. 2).

Ареал *M. pallasii* несколько шире. Он найден на горе Синюха Ульбинского хр. (Алтайский край), в Нарымском и Тарбагатайском хребтах (Казахстан), откуда имеются многочисленные сборы. *M. popovii* распространен только на хребте Саур. Авторы обработки семейства *Boraginaceae* для «Flora China» (Zhu Ge-Ling et al., 1995) отождествили *M. meyeriana* Macbr. и *M. popovii*. *M. meyeriana* описал J.F. Macbride (1916) по сборам Ф. Мейера из Монгольского Алтая, на этикетке типового образца указано непонятное местонахождение «Zairansk». По предположению Попова, ошибочное «Zairansk» является «Зайсаном», вблизи которого действительно на хр. Саур произрастает *M. popovii*. К сожалению, отсутствуют сведения по исследованию типового образца вида, хранящегося в гербарии А. Грэя в США, поэтому мы не можем отождествить данные виды и используем название *M. popovii*.

Несомненно, виды ряда *Sibiricae* имеют единое происхождение, но *M. sibirica* занимает более обособленное положение по признакам эремов (крупные, 4–5 мм дл., с высокими боками), чашечки (доли широкотреугольные, а не ланцетные), а главное по УС перикарпия. У *M. sibirica* она ячеисто-шиповатая с редким расположением коротких шипиков, а у *M. pallasii* и *M. popovii* шиповатая с плотно расположенными шипиками.

Попов сделал верное заключение, что виды ряда *Sibiricae* наиболее близки североамериканскому приатлантическому виду *M. virginica* (L.) G. Don fil. Наши исследования подтверждают данное мнение, при этом наибольшим морфологическим сходством обладает *M. pallasii*. У данного вида венчик имеет такую же узкую и длинную трубку и широкий воронковидный отгиб, длинные и узкие тычиночные нити, сводики слабо выражены в виде едва заметных складок. Цветок у *M. virginica* 25–30 мм дл. и является самым крупным в роде *Mertensia*, а у *M. pallasii* 18–20 мм дл. Морфологическое сходство подтверждается и микропризнаками УС перикарпия эремов и морфологии п. з. (рис. 2). Таким образом, мы можем заключить, что структура признаков, характерная для видов ряда *Sibiricae*, была единой для евразийского и североамериканского континентов и существовала в тот период, когда Америка и Евразия была единым континентом не только со стороны Тихого океана, но и Атлантического, и ареалы видов подтверждают данное предположение. В настоящее время *M. virginica* произрастает в реликтовых лесах приатлантической части Северной Америки. В Европе виды рода *Mertensia* не сохранились, за ис-

ключением циркумполярного вида *M. maritima* (L.) S.F. Gray, так как ее территория была подвержена более глубоким и сильным катаклизмам посттретичного периода, а на территории Азии они сохранились в рефугиумах, к числу которых относятся горы Алтая и Саур-Тарбагатай.

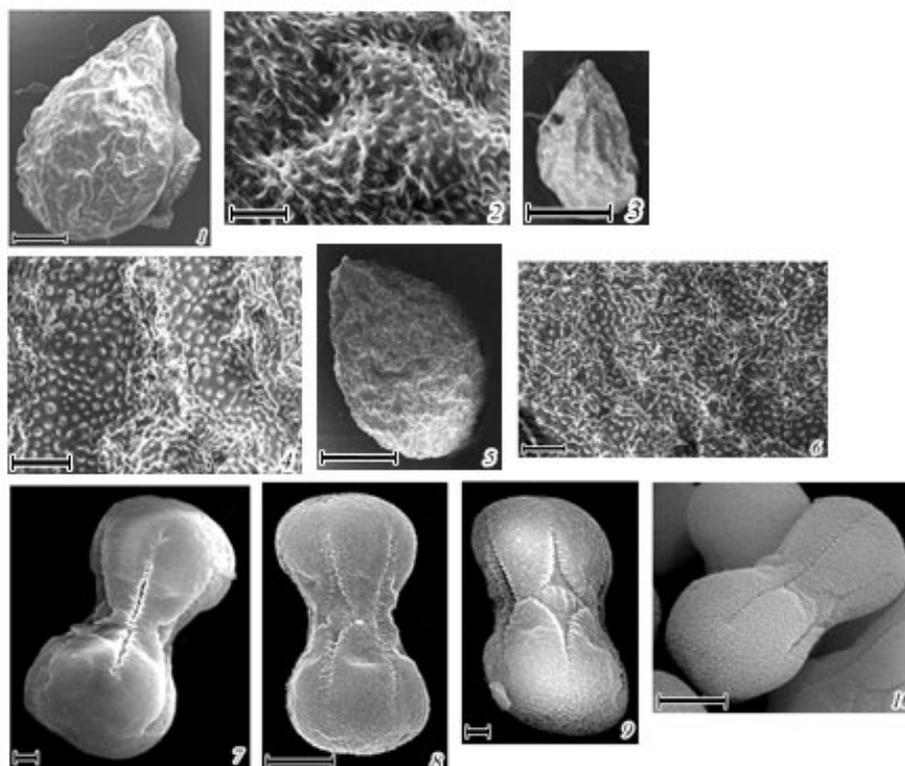


Рис. 2. Форма эремов (1, 3, 5), ультраскульптура перикарпия (2, 4, 6) и форма пыльцевых зерен (7–10).
1, 2, 7 – *M. sibirica*; 3, 4, 9 – *M. popovii*; 8 – *M. pallasii*; 5, 6, 10 – *M. virginica*. Масштабная линейка 1, 3, 5 – 1 мм; 2, 4, 6 – 100 мкм; 7, 9 – 1 мкм; 8, 10 – 3 мкм

Виды ряда *Sibiricae* сформировались под влиянием атлантического, а не пацифического влияния. Доказательством тому служит его восточная граница, которая определяется ареалом *M. sibirica*: проходит в Средней Якутии по долинам рек Олекма и Алдан. Именно эта часть Азиатского материка является границей многих евразийских видов.

Литература

- Крылов П.Н. Семейство *Boraginaceae* // Флора Западной Сибири. Томск, 1937. Т. 9. С. 2228–2288.
- Никифорова О.Д. Фенотипическая структура рода *Mertensia* (*Boraginaceae*) // Роль бот. садов в сохр. биоразнообразия раст. мира в Азиатской России // Мат. Всероссийской конф., посвященной 60-летию Центр. сиб. бот. сада. Новосибирск, 2006. С. 207–210.
- Никифорова О.Д. Особенности изменчивости морфологической структуры у близкородственных видов рода *Mertensia* Roth (*Boraginaceae* Juss.) // Пробл. ботаники Южной Сибири и Монголии: Мат. V Междунар. научно-практич. конф. Барнаул, 2006. С. 169–172.
- Понов М.Г. О системе и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth (*Boraginaceae*) на основании сравнения американских и азиатских видов // Ботан. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л., 1953а. Т. 15. С. 248–266.
- Понов М.Г. Род *Mertensia* Roth // Флора СССР. М.; Л., 1953б. Т. 19. С. 238–258.
- Понов М.Г. *M. jennissejensis* M. Pop. // Список Гербария растений Флоры СССР. № 3566. М.; Л., 1953в. Т. 12. С. 40–41.
- Zhu Ge-Ling, Riedl H., Kamelin R. *Boraginaceae* // Flora of China: *Gentianaceae* through *Boraginaceae*. Beijing. 1995. Vol. 16. P. 329–427.
- Macbride J.F. Notes on certain *Boraginaceae* // Contr. Gray Herb. 1916. Vol. 48. P. 1–48.

ФЛОРА ЯНО-ИНДИГИРСКОГО РАЙОНА (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЯКУТИЯ)

Николин Е.Г.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Согласно геоботаническому районированию (Андреев и др., 1987), рассматриваемая территория, ограниченная горными поднятиями южного и западного макросклонов Верхоянского хребта в правобережье рек Лена и Алдан – с одной стороны, границей Хабаровского края и Магаданской области – на юго-востоке, бассейном рек Колыма и Алазея на северо-востоке, границей лесной растительности – с севера, входит в подзоны Притундровых и Северотаежных лесов Северо-Восточных подпровинций. По флористическому районированию данная область, начиная от М.Н. Караваева (1958) вошла в ботаническую литературу, как Яно-Индигирский флористический район. Согласно «Флоре Сибири» (1987–1997), данный район назван Янским и относится к Сибирской северо-восточной горно-гипарктической провинции Арктическо-Берингской области (Конспект..., 2005), в которую входят также Оленекский и Колымский флористические районы.

Большой вклад в изучении флоры региона внесли В.Л. Комаров (1926), В.А. Шелудякова (1938, 1948 а,б), М.И. Яровой (1939), В.Б. Куваев (1956, 1960), Н.Н. Прахов (1957), С.А. Пивник (1958), Л.К. Поздняков (1961), Б.А. Юрцев (1961, 1968), С.З. Скрябин (1968), Т.Ф. Галактионова (Галактионова, Перфильева, 1971), В.Н. Андреев и др. (Тебеновочные пастбища..., 1974), В.И. Перфильева (1977) и Л.А. Добрецова (Перфильева, Добрецова, 1975) и др. В последние годы эти работы были дополнены нашими исследованиями (Николин, 1987, 1991, 1992, 2005; Николин, Петровский, 1988 и др.). Списки В.Л. Комарова (1926) и М.Н. Караваева (1958) послужили основой для издания «Определителя высших растений Якутии» (1974), в котором была проведена очередная ревизия флоры, в том числе и Яно-Индигирского района. Изданные в последствии обобщающие региональные труды – «Арктическая флора СССР» (1960–1987), «Флора Сибири» (1987–2003) и «Сосудистые растения...» (Секретарева, 2004), существенно изменили объемы и распространение отдельных таксонов. На основании этих работ была издана региональная монография (Разнообразие..., 2005) с пересмотренным списком растений Якутии.

По современным представлениям, с учетом некоторых наших уточнений, флора Яно-Индигирского района насчитывает 987 таксонов видового и подвидового ранга, которые распределены по 305 родам и 79 семействам. Наиболее крупные семейства – *Asteraceae* (101 вид), *Poaceae* (100 в.), *Cyperaceae* (95 в.), *Caryophyllaceae* (59 в.), *Brassicaceae* (60 в.), *Rosaceae* (52 в.), *Ranunculaceae* (49 в.), *Salicaceae* (46 в.), *Fabaceae* (43 в.), *Scrophulariaceae* (32 в.), *Polygonaceae* (30 в.) и *Saxifragaceae* (29 в.). Эти семейства насчитывают в своем составе 698 видов (70% флоры). Кроме того, по 10 и более видов насчитывается в 8 семействах. Одновидовых семейств 16. Наиболее крупные роды – *Carex* (76 в.), *Salix* (43 в.), *Potentilla* (26 в.), *Saxifraga* (26 в.), *Artemisia* (22 в.), *Poa* (19 в.), *Oxytropis* (18 в.), *Pedicularis* (17 в.), *Draba* (16 в.), *Stellaria* (16 в.), *Rumex* (15 в.), *Taraxacum* (15 в.), *Astragalus* (14 в.) и *Juncus* (13 в.). В состав этих родов входит 338 таксонов (34 % флоры). Одновидовых родов 149.

Хорологический анализ флоры, проведенный в соответствии с Н.А. Секретаревой (2004), выявил следующие особенности. По долготному составу элементов флоры преобладают виды с азиатским и преимущественно азиатским ареалом – 390 в. (39,5%). Это ядро флоры обуславливает ее значительную самобытность. Причем в данной группе существенную роль играют узко распространенные виды с восточносибирским ареалом – 107 в. (10,8%). Растений, связанных преимущественно с западными районами Сибири и Азии в 2 раза больше 188 видов – 19%, чем с Дальним Востоком (95 в., 9,6%). Большую роль (245 в., 25,8%) играют виды с циркумареалами, что обусловлено северным положением рассматриваемой территории. Также большое значение имеет группа видов евразийских – 184 в. (18,7%). Всего же растений, создающих ботаническую специфику континента Евразии, включая выше упомянутую группу азиатских видов – 574 таксона (58,2%). Кроме циркумполярных, с соседствующим Американским континентом связаны 168 в. (17,0%). В том числе видов, которых можно отнести к числу Берингской флоры – 75 (7,6%).

Широтные группы ареалов представлены четырьмя фракциями. Из них наиболее многочисленная – бореальная – 530 в. (53,7%), что обусловлено положением территории в пределах таежной зоны. Однако близкое влияние высоких широт проявляется в значительном участии видов арктической – 210 (21,3%) и гипоарктической – 186 (18,8%) фракций. Гористость территории, обусловившая развитие здесь тундровых сообществ, способствовала и проникновению видов, свойственных высоким широтам. Наряду с этим четко просматривается территориальная связь с другими высокогорьями. Таких видов, связанных ареалом с горными системами (включая метаарктические, арктоальпийские, гипоаркто-монтанные, арктобореально-монтанные, бореально-монтанные и бореально-степные монтанные), насчитывается 369 (37,4%). Относительно небольшое доленое участие (61 в., 6,2%) имеют виды плурizonальные.

В соответствии с выделением гидроморф, проведенным П.А. Гоголевой (2003) и А.Ю. Королук, Е.И. Троевой, М.М. Черосовым и др. (2005) – для флоры Центральной Якутии, а так же Н.А. Секретаревой (2004) – для Российской Арктики, с учетом некоторых наших уточнений, флора Яно-Индибирского района по отношению к фактору увлажнения, представлена в следующем соотношении: Ключевую роль играют мезофиты – 573 вида (58,1%), что в принципе соответствует и степени распространения ландшафтов средней влажности. Вторую по численности группу составляют гигро- и гидрофиты (суммарно 228 в. или 23,1%) – это растения озер и многочисленных форм заболачивания, вызванных термокарстовыми процессами. Группа ксерофитов – 150 в. (15,2%), своим присутствием в основном связана с распространенными в долинах рек реликтовыми степными сообществами. Относительно небольшая группа эвритопов – 36 в. (3,7%) представляет собой наиболее активный элемент флоры, способный к освоению пространств любого уровня увлажнения.

Анализ структуры жизненных форм, представленных согласно Т.Г. Полозовой (1978, 1981, 1986) и Н.А. Секретаревой (2004), показал явное преобладание травянистых растений над одревесневающими (844 в., 85,5%, против 144 в., 14,6%). Хотя древесные растения играют очень важную средообразующую роль, их ботаническое разнообразие здесь весьма скудно. Насчитывается лишь 10 видов деревьев, 16 в. древовидных кустарников, 48 в. типичных кустарников, 40 в. кустарничков и 30 в. полукустарничков.

Прямостоячие кустарники и кустарнички обычно сохраняются за счет более высоких растений играющих роль эдификаторов. Другие элементы арборифлоры выживают под защитой снежного покрова, смягчающего суровые зимние температуры.

Среди травянистых растений однолетники и двулетники имеют менее 10 % долевого участия (82 в.). Обычно это либо адвентивная флора, либо растения степных сообществ. Наиболее многочисленными являются корневищные травы (331 в., 33,6%), что обусловлено приспособлением к выживанию в холодных условиях путем сохранения ростовых почек в почве и растительной дернине. Аналогично проявляют себя и стержнекорневые травы (202 в., 20,5%). Подушковидные формы приспособлены к наиболее возвышенным выпуклым элементам рельефа с малым снегонакоплением. В сравнении с Арктической областью их доля относительно небольшая (14 в., 1,4%). Заметное участие имеют дерновинные растения (123 в., 12,5%). В большей степени это растения лугов и степей, широко распространенные на крутых южных склонах речных долин. Наиболее часто эту группу представляют виды *Festuca*, *Poa*, *Helictotrichon*, *Carex*, *Kobresia* и др. Отдельную категорию дерновинных трав составляют кочкообразующие растения. Последние при небольшом таксономическом разнообразии (6 видов), реально занимают обширные пространства заболоченной местности. Эта очень успешная и экологически устойчивая группа представлена двумя родами – *Carex* и *Eriophorum*. Кистекарповые растения (30 в., 3,0%) не играют большой роли в сложении сообществ. Морфологически обособленная водная флора по количеству таксонов довольно скудна (20 в., 2%).

Возросшее в прошлом веке транспортное движение и высокая миграция населения привели к общему увеличению числа синантропных видов, распространению их близ населенных пунктов, повышению их долевого участия в составе флоры. Хотя в целом в этом отношении флору рассматриваемого района можно считать достаточно консервативной. Синантропы осваивают лишь нарушенные территории, внедрение их в естественные сообщества обычно не сопровождается успехом. В составе флоры естественные (природные) элементы абсолютно доминируют – 889 в. (90,1%), в том числе облигатных естественных видов (не выдерживающих влияния человека) – 491 (49,8%), факультативных естественных (выдерживающих небольшую антропогенную нагрузку) – 398 (40,3%). Антропогенные элементы насчитывают лишь около 10% от общего разнообразия. В том числе облигатных синантропов насчитывается 42 в. (4,2%), факультативных синантропов – 56 в. (5,7%).

На территории Яно-Индибирского флористического района распространено 82 вида высших растений, занесенных в Красную Книгу Якутии (2000), что составляет 8,3% всей флоры. Кроме того, встречаются 8 видов, которые были включены в первое издание Красной книги ЯАССР (1987). С учетом этого дополнения, к категории Уязвимых здесь относятся 10 видов, Редких эндемичных растений Якутии – 5 в., Редких эндемиков северо-востока России – 23 в., Редких во всей области их распространения – 32 в., Редких только на территории Якутии – 18 в., к числу Неопределенных, нуждающихся в проверке относится 2 вида.

В целом флора Яно-Индибирского района в сравнении с другими, сопоставимыми по площади территориями Сибири выглядит существенно обедненной. Для сравнения, во флоре Алтая насчитывается 2025 видов, 657 родов, 136 семейств (Определитель растений Алтайского края, 2003), во флоре Тывы – 2066 видов, 539 родов, 123 семейства (Определитель растений республики Тывы, 2007). Такое снижение ботанического разнообразия закономерно связано с особенностями физико-географического положения, суровостью климатических условий, влиянием Арктики.

Литература

- Арктическая флора СССР / Под ред. А.И. Толмачева. Вып. 1–10. М.; Л., 1960–1987.
- Галактионова Т.Ф., Перфильева В.И. Луга долины р. Сартанг, их использование и улучшение // Охрана природы Якутии. Иркутск, 1971. С. 52–57.
- Гоголева П.А. Конспект флоры высших сосудистых растений Центральной Якутии. Якутск, 2003. 64 с.
- Караваев М.Н. Конспект флоры Якутии. М.; Л., 1958. 192 с.
- Комаров В.Л. Введение в изучение растительности Якутии // Труды комиссии по изучению Якутской АССР. Т. 9. Л., 1926. С. 295–513.
- Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения / Под ред. К.С. Байкова. Новосибирск, 2005. 361 с.
- Красная книга Якутской АССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск, 1987. 248 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Якутск, 2000. 255с.
- Кунаев В.Б. Растительность Восточного Верхоянья // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. Вып. 2. М., 1956. С. 133–186.
- Куваев В.Б. Закономерности распределения растительного покрова Западного Верхоянья. // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. С. 72–84.
- Николин Е.Г. Флора Сюрээн–Кюельского горного узла (Центральное Верхоянье) // Изучение, охрана и рациональное использование растительных ресурсов. Уфа, 1987. С. 37.
- Николин Е.Г. Флора и растительный покров Центрального Верхоянья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1991. 14 с.
- Николин Е.Г. Общие черты структурной организации растительности Центрального Верхоянья // X Всесоюзное совещание по изучению флоры и растительности высокогорий. Новосибирск, 1992. С. 106.
- Николин Е.Г. Конспект флоры ресурсного резервата Орулган-Сис // Флора и растительность криолитозоны. 4.2. Растительность криолитозоны. Якутск, 2005. С. 78–94.
- Николин Е.Г., Петровский В.В. *Saxifraga lyallii* /*Saxifragaceae*/ – новый вид для флоры СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 1026–1027.
- Определитель высших растений Якутии / Под ред. А.И. Толмачева. Новосибирск, 1974. 544 с.
- Определитель растений Алтайского края / Под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск, 2003. 634 с.
- Определитель растений Республики Тывы / Под ред. Д.Н. Шауло. Новосибирск, 2007. 705 с.
- Перфильева В.И. Основные черты растительности горной части бассейна реки Яны // Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск, 1977. С. 85–94.
- Перфильева В.И., Добрецова Л.А. Краткий очерк растительности восточного склона Орулганского хребта // Ботанические материалы по Якутии. Якутск, 1975. С. 21–37.
- Пивник С.А. Растительность приленских отрогов Верхоянского хребта в районе устья Вилюя // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 3. М.; Л., 1958. С. 128–153.
- Поздняков Л.К. Леса верхнего течения р. Яны // Труды Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. Вып. 7. М., 1961. С. 162–242.
- Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 114–143.
- Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах Таймырской тундры // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 265–281.
- Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 122–134.
- Прахов Н.Н. Основные элементы растительности Верхоянского хребта // Труды Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. Вып. 3. М., 1957. С. 39–67.
- Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск, 2005. 326 с.
- Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 129 с.
- Скрябин С.З. Степная растительность в среднем течении р. Индигирки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 1968. 23с.
- Тебеневочные пастбища Северо-Востока Якутии / Под ред. В.Н. Андреева. Якутск, 1974. 246 с.
- Флора Сибири. Т. 1–14. Новосибирск, 1987–2003.
- Шелудякова В.А. Растительность бассейна р. Индигирки // Сов. ботаника 1938. № 4, 5. С. 43–79.
- Шелудякова В.А. Растительность Верхоянского района ЯАССР. Якутск, 1948 а. 68 с.
- Шелудякова В.А. Растительность северо-востока Якутии // Докл. на первой научной сессии Якутской базы АН СССР. Якутск, 1948 б. С. 164–176.
- Юрцев Б.А. К характеристике подзоны северо-таежных лиственничников в западной части бассейна р. Яны // Материалы по растительности Якутии. Л., 1961. С. 222–252.
- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 236 с.
- Яровой М.И. Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта // Сов. ботаника. 1939. № 1. С. 21–40.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВ ТРИБЫ *ERITRICHIEAE* (*BORAGINACEAE*)
ЕВРАЗИИ

Овчинникова С.В.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Изученные гербарные материалы и сведения, содержащиеся в литературных источниках (Abrams, 1967; Cronquist, 1984; Zhu et al., 1995 и др.), позволяют говорить о том, что триба *Eritrichieae* занимает как в целом (табл.), так и на территории Евразии довольно широкий внетропический ареал (Овчинникова, 2007). Большая часть евразийских видов (172) распространена в Азии, только один вид *Eritrichium nanum* – европейский, 14 видов заходят в Европу краем ареала. Тип ареала выделяли по расположению в пределах флористических регионов по районированию А.Л. Тахтаджяна (1978). Ареалы видов трибы на территории Евразии разделены на 18 типов, объединенных в 4 хорологические группы:

Голарктическая – 1. Голарктический – *Lappula squarrosa*; 2. Евразийский – ряд *Eritrichium* рода *Eritrichium*; *Lappula heteracantha*, *L. consanguinea*, *Hackelia deflexa*; 3. Североазиатско-североамериканский – *Lappula redowskii*; 4. Чукотско-североамериканский – ряды *Aretioidea*, *Columnaria* рода *Eritrichium*; 5. Камчатско-североамериканский – *Allocarya orientalis*; 18 видов.

Североазиатская – 6. Североазиатский – ряд *Sericea* рода *Eritrichium*; *Hackelia thymifolia*; ряд *Anisacantha* рода *Lappula*; род *Anoplocaryum*; 7. Алтае-Саянский – ряд *Rupestris* рода *Eritrichium*; *E. pectinatum*; ряды *Lappula*, *Strictae* рода *Lappula*; 8. Сибирско-Охотско-Камчатский – ряд *Altimontana* рода *Eritrichium*, *E. jacuticum*; 37 видов.

Восточноазиатская – 9. Маньчжурский – ряд *Pectinata* рода *Eritrichium*; 10. Сахалино-Хоккайдский – ряд *Coerulea* рода *Eritrichium*; 11. Сикано-Юньнаньский – *Eritrichium kandingense*, *E. deqinense*; секция *Macrophylla* рода *Hackelia*; род *Microula*; 40 видов.

Ирано-Туранская – 12. Ирано-Туранский – *Eritrichium canum*; в роде *Lappula*: *L. patula*, *L. sessiliflora*, секции *Sclerocaryum*, *Sinicae*; ряды *Semiglabrae*, *Microcarpae*; секция *Lophopterae* рода *Lepechiniella*; 13. Переднеазиатский – *Eritrichium pamiricum*, секция *Lepechiniella* рода *Lepechiniella*; 14. Памиро-Алайский – ряд *Pamiralaica* рода *Eritrichium*; *Hackelia popovii*; ряд *Popovianae* рода *Lappula*; 15. Туранский – секция *Lipschitzia* рода *Lappula*; 16. Центральноазиатский – род *Amblynotus*; в роде *Lappula*: секция *Omphalolappula*; ряды *Strictae*, *Macranthae*, *Lipskyanae*; 17. Джунгаро-Тяньшанский – ряд *Albiflora* рода *Eritrichium*; роды *Tianschaniella*, *Stephanocaryum*; секция *Rupestres* и ряд *Tianschanicae* рода *Lappula*; секция *Kazachstanicae* рода *Lepechiniella*; 18. Тибетский – ряд *Himalaica*; секции *Tibetana* и *Discoloria* рода *Eritrichium*; роды *Microcaryum*, *Chionocharis*, *Metaeritrichium*; *Microula tibetica*; *Lappula himalayensis*; 115 видов.

По экологической приуроченности все виды трибы можно разделить на 10 групп. Для каждой указаны преобладающие эколого-морфологические жизненные формы и жизненные формы по классификации Раункиера, а также экологические группы по отношению к влажности и температуре субстрата.

1. Виды влажных или умеренно увлажненных моховых и щебнистых тундр, альпийских лужаек, разнотравных, осоковых, заболоченных лугов в высокогорьях (ряд *Eritrichium* рода *Eritrichium*). – Рыхлодерновинные травянистые поликарпики. Гемикриптофиты. Криомезофиты. 6 видов.

2. Виды сухих щебнистых тундр и скал альпийского пояса гор (часто с примесью карбонатов) (ряды *Aretioidea* и *Columnaria* секции *Eritrichium*; ряды *Altimontana* и *Coerulea* секции *Coloboma* рода *Eritrichium*; секция *Lepechiniella* рода *Lepechiniella*). – Подушковидные травянистые поликарпики. Хамефиты. Криоксерофиты. 13 видов.

3. Виды скалистых обнажений, степных каменистых и известняковых склонов, опустыненных горных степей на высотах до 2500 м (ряды *Rupestris*, *Pectinata* и *Sericea* секции *Coloboma* рода *Eritrichium*; секция *Rupestres*, ряд *Tianschanicae* рода *Lappula*; секция *Kazachstanicae* рода *Lepechiniella*, *Hackelia thymifolia*). – Рыхлоподушковидные каудексообразующие полукустарнички, травянистые поликарпики и олигокарпики, эфемеры. Хамефиты, гемикриптофиты, терофиты. Ксерофиты. 35 видов.

4. Виды сухих скалистых и щебнистых склонов и расщелин в полосе высокогорных пустынь и нагорно-ксерофитных степей (ряд *Pamiralaica* секции *Himalaica*, секция *Discoloria* рода *Eritrichium*; секция *Lophopterae* рода *Lepechiniella*). – Плотнодерновинные травянистые поликарпики. Гемикриптофиты. Криоксерофиты. 25 видов.

5. Виды альпийских лугов, расщелин скал, зарослей кустарников, глубоких ущелий и ледниковых долин в полосе высокогорных пустынь (ряд *Albiflora* секции *Pseudohackelia*, ряд *Himalaica*, секция *Tibetana* рода *Eritrichium*; роды *Tianschaniella*, *Stephanocaryum*, *Microcaryum*, *Chionocharis*, *Metaeritrichium*, *Microula*, *Hackelia popovii*). – Многоглавые стержнекорневые многолетники, имеющие каудекс, подушковидные поликарпики, двулетние монокарпики, редко эфемеры. Хамефиты, гемикриптофиты, терофиты. Криомезофиты. 56 видов.

6. Виды луговых степей, остепненных лугов, сухих щебнистых и каменистых склонов, осыпей и галечников рек в низкогорьях, поясах горной степи и полупустыни (род *Amblynotus*; ряды *Lappula*, *Readowskianae* секции *Lappula*, *L. patula*, *L. sessiliflora*, секция *Sinicae*, ряд *Microcarpaе* рода *Lappula*). – Розеткообразующие травянистые поликарпики и двулетние монокарпики, эфемеры. Гемикриптофиты, терофиты. Ксерофиты. 21 вид.

Система трибы *Eritrichieae* и области распространения родов

Подтрибы и роды (число видов)	Области распространения
1. Subtr. <i>Eritrichiinae</i> ¹ Riedl <i>Eritrichium</i> Schrad. (70) <i>Amblynotus</i> I.M. Johnst. (1) <i>Tianschaniella</i> B. Fedtsch. (1) <i>Hackelia</i> Opiz (8) <i>Microcaryum</i> I.M. Johnst. <i>Chionocharis</i> I.M. Johnst. (1) <i>Metaeritrichium</i> W.T. Wang (1) <i>Stephanocaryum</i> M. Pop. (2) <i>Microula</i> Benth. (1+28)	Бореальное подцар-во, Древнее Средиземье Евразия, Северная Америка Северная Азия Центральная Азия Евразия, Северная и Южная Америка Юго-Восточная Азия Юго-Восточная Азия Юго-Восточная Азия Центральная Азия Монголия, Юго-Восточная Азия
2. Subtr. <i>Echinospertiinae</i> Ovczinnikova <i>Lappula</i> Moench (65) <i>Lepechiniella</i> M. Pop. (16)	Бореальное подцар-во, Древнее Средиземье, Сонорское подцар-во Евразия, Северная Америка, Африка, Австралия Западная и Центральная Азия
3. Subtr. <i>Cryptanthinae</i> Brand <i>Cryptantha</i> Lehm. <i>Oreocarya</i> Greene <i>Eremocarya</i> Greene <i>Greeneocharis</i> Guerke et Harms	Сонорское подцар-во, Андийская область Неотрописа Северная и Южная Америка Северная Америка Северная Америка, Мексика Северная Америка
4. Subtr. <i>Allocaryinae</i> Grigorjev ex Ovczinnikova <i>Allocarya</i> Greene (1) <i>Plagiobotrys</i> Fisch. et C.A. Mey. <i>Echidiocarya</i> A. Gray <i>Maccoya</i> F. Muell.	Бореальное и Сонорское подцар-ва, Андийская область Неотрописа, Австралийское царство Северная Америка, Камчатка Северная Америка, Чили Северная Америка, Мексика, Чили Австралия
5. Subtr. <i>Anoplocaryinae</i> Ovczinnikova <i>Anoplocaryum</i> Ledeb. (4)	Бореальное подцар-во Северная Азия
6. Subtr. <i>Amsinckiinae</i> Brand <i>Amsinckia</i> Lehm. (6)	Бореальное и Сонорское подцар-ва, Андийская область Неотрописа Америка, занесен в Евразию, Африку и Австралию

7. Виды, встречающиеся на гипсоносных выходах, останцах в пустыне, пестроцветных глинах и гамадах (секции *Omphalolappula*, *Sclerocaryum*, ряд *Popovianaе* секции *Microcarpaе* рода *Lappula*). – Розеткообразующие травянистые поликарпики и двулетние монокарпики, эфемеры. Гемикриптофиты, терофиты. Ксерофиты. 11 видов.

8. Виды такыров и каменистых пустынь с саксаулом (секция *Lipschitzia* рода *Lappula*). – Эфемеры. Терофиты. Ксерофиты. 2 вида.

9. Виды сыпучих и закрепленных песков и супесей в зоне степей и пустынь (ряды *Anisacanthae*, *Strictae* секции *Lappula*, секция *Macranthae* рода *Lappula*). – Эфемеры. Терофиты. Ксерофиты. 21 вид.

10. Виды каменистых склонов, скалистых обнажений и их трещин, зарослей кустарников, негустых хвойных и лиственных лесов, лугов и песчаных берегов рек (роды *Hackelia* и *Anoplocaryum*, *Allocarya orientalis*). – Двулетние монокарпики, длиннокорневищные дерновые многолетники, столонообразующие и ползучие травянистые многолетники и малолетники. Гемикриптофиты. Мезофиты, реже ксеромезофиты. 11 видов.

Анализ показывает, что преобладают травянистые поликарпики – 100 видов, и двулетние монокарпики и эфемеры – 62 вида. По классификации Раункиера 126 видов отнесены к гемикриптофитам, 46 к терофитам и 29 к хамефитам. На территории Евразии в трибе преобладает ксерофитная и криоксерофитная линия эволюции – 108 видов, при значительном участии мезофитной и криомезофитной – 73 вида. В Северной Америке большая часть видов трибы распространена на территории Мадреанской флористической области и относится к эфемерам и ксерофитам.

Решение вопроса о времени и месте происхождения предковых форм трибы вполне возможно связывать с подъемом гор в период альпийского орогенеза в неогене, сыгравшего решающую роль в формировании молодых складчатых гор Центральной и Юго-Восточной Азии и Тихоокеанского побережья (Синицын, 1965). Это предположение хорошо согласуется с распространением относительно примитивных видов в горах Тянь-Шаня

¹ Жирным шрифтом в таблице выделены евразийские таксоны.

и Памиро-Алая (роды *Stephanocaryum*, *Tianschaniella*, секция *Pseudohackelia* рода *Eritrichium*), Тибета и Гималаев (роды *Microcaryum*, *Chionocharis*, *Metaeritrichium*, *Microula*, секция *Himalaica* рода *Eritrichium*), Северо-Восточной Азии и Скалистых горах Северной Америки (род *Hackelia*, секция *Eritrichium* рода *Eritrichium*), а также с обилием современных видов в этих горных системах. Современный ареал 4 секций подрода *Pseudohackelia* рода *Eritrichium*, приуроченный к высокогорному поясу (2500–5900 м) почти субтропической зоны, позволяет предположить, что в неогене, когда на севере Азии климат, как считают исследователи (Криштофович, 1958; Попов, 1970; Ахметьев, 1987; Пешкова, 2001) был почти субтропическим, архаичные формы незабудочников были там широко представлены в высокогорьях. По мере ухудшения климата часть теплолюбивых видов смещалась к югу или вымирала, а часть сохранилась в малоизмененном виде до настоящего времени в высокогорьях Гималаев и Средней Азии. По мере похолодания на рубеже плиоцена-плейстоцена в суровых условиях высокогорий, а также в тундровой зоне начинают формироваться более холодостойкие формы в секциях *Eritrichium* и *Coloboma* рода *Eritrichium*. С наступлением ледниковых эпох плейстоцена они становятся преобладающими в горных местообитаниях и на равнинах в составе растительности перигляциальных комплексов (ряд *Sericea* секции *Coloboma*). Другая группа первичных незабудочников пошла по пути ксероморфогенеза и стала осваивать скалистые и другие каменистые местообитания, которые даже во влажном климате обычно отличаются значительной сухостью субстрата. Со временем эта линия развития дала начало современным лесостепным и горно-степным видам секции *Coloboma*.

Роды *Anoplocaryum* и *Hackelia*, как более мезофитные роды, в периоды наступления ксерофитной растительности сохранялись 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 формирование жизненной формы длиннокорневищного многолетника, могли способствовать сохранению родов в условиях Древнего Средиземья. Анализ ареалов, морфологических и экологических особенностей представителей трибы (Овчинникова, 1997, 2002, 2003, 2005) подтверждает предположение М.Г. Попова (1983) о том, что активные гибридизационные процессы происходили на значительном пространстве в Азии, а одним из наиболее вероятных предков был мезофитный род *Trigonotis*.

Происхождение большинства секций родов *Lappula* и *Lepetchiniella*, по-видимому, также нужно связывать с территорией Древней Ангариды. Виды этой группы широко распространены по ее южной оконечности и занимают большую часть территории Древнего Средиземья, Бореального и Сонорского подцарств. Представители секций *Sclerocaryum*, *Sinaicae* и *Lipschitzia* рода *Lappula*, а также виды рода *Rochelia*, имеющие типичное древнесредиземноморское распространение, возникли в результате гибридизации между потомками палеогеновой ксерофитной флоры южного полушария и мезофитной аркто-третичной флоры Древней Ангариды на территории, которая образовалась после осушения древнего моря Тетис в результате альпийского орогенеза (Ильин, 1958; Курков, 1967; Грубов, 1972).

Литература

- Ахметьев М.А. Кайнозойские флоры // Мейен С. В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. М., 1987. С. 354–379.
- Грубов В.И. Взаимоотношение флор Центральной и Восточной Азии // Комаровские чтения XXIV. Сто лет со дня рождения В.Л. Комарова 1869–1969. Л., 1972. С. 86–93.
- Ильин М.М. Флора пустынь Средней Азии, ее происхождение и этапы развития // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 128–229.
- Криштофович А.Н. Происхождение флоры Ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 7–41.
- Курков А.А. Вопросы становления зоны пустынь умеренного пояса Северного полушария в кайнозое // Известия Всесоюз. географ. об-ва. 1967. Т. 99. Вып. 2. С. 139–141.
- Овчинникова С.В. Определитель родов, роды *Lappula* Moench – *Cynoglossum* L. // Флора Сибири: *Pyrolaceae* – *Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 99–102, 131–156, 225–226, 256–263.
- Овчинникова С.В. Анализ ареалов и пути эволюции видов рода *Eritrichium* Schrad. (*Boraginaceae*) // Материалы 1 международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2002. С. 119–125.
- Овчинникова С.В. Род *Eritrichium* (*Boraginaceae* Juss.) в Якутии // Флора и растительность криолитозоны. Якутск, 2003. Ч. 1. С. 111–124.
- Овчинникова С.В. Заметки о некоторых видах из секции *Lappula* рода *Lappula* (*Boraginaceae*) // *Turczaninowia*. 2005. Т. 8. Вып. 2. С. 5–19.
- Овчинникова С.В. Система трибы *Eritrichieae* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 5. С. 751–759.
- Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Попов М.Г. Осоки Сахалина и Курильских островов. М., 1970. 138 с.
- 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.

- Синицын В.М. Древние климаты Евразии. Ч. 1.: Палеоген и неоген. Л., 1965. 167 с.
 Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.
 Abrams L. *Boraginaceae* // Illustrated flora of the Pacific states (Washington, Oregon and California). Stanford, California, 1967. Vol. 3. P. 532–609.
 Cronquist A. *Boraginaceae* // Intermountain flora: vascular plants of the Intermountain West, U.S.A. New York, 1984. Vol. 4. P. 207–293.
 Zhu Ge-ling, Riedl H., Kamelin R. *Boraginaceae* // Flora of China. Beijing, 1995. Vol. 16. P. 329–427.

К СИСТЕМАТИКЕ И НОМЕНКЛАТУРЕ РОССИЙСКИХ ВИДОВ СОСНОВЫХ (*PINACEAE* LINDL.)

Орлова Л.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Несмотря на многочисленные работы различных авторов, посвященных систематике российских видов сосновых до сих пор остается немало нерешенных вопросов. К сожалению, это касается не только систематического положения так называемых спорных видов, но и валидных названий различных таксонов. В ходе выполнения проекта РФФИ «Морфолого-анатомическое исследование дикорастущих и интродуцированных представителей сосновых (*Pinaceae*) России» (2004–2006 гг.) нами проведена ревизия гербарных материалов *Pinaceae* во многих крупнейших Гербариях России (LE, LECB, KFTA, MW, MHA, NW, NSK, TK), Кировска, ближайшего Зарубежья – Украины (KW, YALT, SIMF); Абхазии (Гербарий Института ботаники АН Абхазии), и некоторых зарубежных (С, Н, ВР, PR, PRC, W, Z), во время поездок собраны многочисленные гербарные и фиксированные материалы. Наша работа базировалась на первоочередном изучении типовых материалов и, в дальнейшем, возможно большего числа других гербарных и живых материалов сосновых из фондов различных гербариев, из природы и Ботанических садов. Важной составной частью был поиск достаточно устойчивых диагностических признаков вегетативных органов и репродуктивных органов, и успешное использование их в ключах для определения, а также для решения различных спорных вопросов систематики.

Установлено, что в LE хранятся типовые образцы 132 таксонов сосновых (Орлова, Новоселова, 2004; Christensen, Orlova, 2006; Орлова, Бялт, 2008, in print). Важными диагностическими признаками представителей сосновых могут служить морфологические особенности строения хвоинок (форма их поперечного сечения, размеры, форма верхушки, количество хвоинок на брахибласте, строение чешуевидных листьев брахибластов (для представителей рода *Pinus*), наличие зубчиков по краям хвоинок), строение верхушечных почек (размеры, форма, окраска и др.) и их чешуй, морфологические признаки молодых побегов (толщина, степень опушенности, окраска и др.), некоторые признаки репродуктивных органов – микростробилов и микроспорофиллов (их размеры, форма, особенности структуры микроспорангиев и надсвязника), а также зрелых шишек (их размеры, особенности морфологии чешуй, положение пупка на апофизе (у видов *Pinus*), размеры семян, наличие или отсутствие у них крыла и др.). Согласно особенностям строения их микроспорофиллов все рода семейства сосновых (*Pinaceae*) подразделяются на 3 отличные группы: 1) С продольным раскрытием микроспорангиев и уплощенным пластинчатым надсвязником (*Pinus*, *Cedrus*, *Pseudotsuga*, *Picea*); 2) С поперечным раскрытием микроспорангиев и сильно утолщенным клювовидным надсвязником (*Abies*, *Keteleeria*, *Tsuga*, *Pseudolarix*); 3) С продольным раскрытием микроспорангиев и сильно утолщенным клювовидным надсвязником (*Larix*) (Orlova, 2005).

Особое внимание в нашем исследовании было уделено некоторым критическим таксонам сосновых российской флоры.

При сравнительном исследовании эндемика Камчатки пихты грациозной (*Abies gracilis* Kom.) и близких ему видов (*A. sibirica*, *A. semenovii*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *A. mayriana*, *A. veitchii*) установлено (Орлова, 2003), что по морфологическому строению вегетативных органов, а также некоторым особенностям морфологии зрелых репродуктивных органов *A. gracilis* вполне можно рассматривать в ранге вида, близкого к *A. nephrolepis*, вместе с которым он входит в ряд *Nephrolepides*. *A. sachalinensis* и *A. mayriana* более близки к *A. veitchii* и другим представителям ряда *Veitchianae*, и поэтому, на наш взгляд, должны относиться к этому последнему ряду.

Еще один критический таксон сосновых – лиственница архангельская, распространенная на северо-востоке европейской части России, Урале и юго-западе Западной Сибири, отличается канделябровидно-приподнятыми ветвями, более крупными шишками (28–36 мм дл.), с большим количеством (25–50 шт.) семенных чешуй в каждой шишке, долго сохраняющихся на растении, иной окраской (фиолетово-коричневой) старых шишек, а также более широкими (12–20 мм шир.) и отчетливо ложковидными семенными чешуями. С систематической точки зрения, на наш взгляд, вполне заслуживает статуса подвида – *Larix sibirica* subsp. *archangelica* (Laws.) Tzvel.

Вопрос о валидных названиях для лиственницы архангельской, л. даурской, так же как и для некоторых других видов лиственниц является на сегодняшний день первоочередным вопросом номенклатуры рода *Larix*. В некоторых важнейших отечественных и зарубежных современных сводках по систематике хвойных (Недолужко, 1995; Farjon, 1998, 2001 и др.) до сих пор употребляются неприоритетные названия для некоторых таксонов российских лиственниц. Между тем, Н.Н. Цвелёвым (1994) в специальной работе, посвященной правильному употреблению в систематической литературе названий для некоторых таксонов рода *Larix*, опубликованной в Ботаническом журнале, убедительно была доказана валидность названий и приоритетность авторства Лавсона (Lawson) для *Larix archangelica* Laws., близкой *L. sibirica* Ledeb. лиственницы с северо-востока России, и сибирской *Larix dahurica* Laws.

Шишки лиственницы даурской (*L. dahurica*) цилиндрические или почти шаровидные, при этом длина шишки всегда превышает ее толщину. Семенные чешуи голые, не сильно отклоненные от оси шишки, вытянуто-лопатовидные, с прямым срезанным цельным или отчетливо выемчатым верхним краем.

Лиственница Чекановского (*Larix × czekanowskii* Szafer) представляет собой комплекс гибридных форм, сложившийся в результате гибридизации лиственниц сибирской и даурской. В настоящее время это сложившийся гибридогенный вид, занимающий обширную территорию Средней Сибири, простирающуюся широкой полосой, местами до 500–700 км, от оз. Пясино и Хатанги на юге Таймыра до района Читы в Восточном Забайкалье, проявляет смешанные признаки обоих исходных видов, но чаще всего встречается в двух вариантах: 1) Преобладание признаков лиственницы сибирской – молодые шишки вытянуто-эллиптические, красновато-коричневые. Их чешуи со срезанным верхним краем или округлые, вытянуто-яйцевидные, голые или слегка опушенные короткими волосками, обычно в 4–5 рядах. Более старые шишки 20–26 (30) мм дл., 15–20 мм толщ., яйцевидные, серые, чешуи округлые, с небольшой выемкой или зубчатые. 2) Преобладание признаков лиственницы даурской – молодые и старые шишки довольно мелкие (до 10 мм дл.), вытянутые или почти шаровидные. Чешуи вытянутые или почти округлые, со срезанным верхним краем, голые, в 3–4 рядах.

Восточносибирская лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr), на наш взгляд, также заслуживает статуса самостоятельного вида. Она отличается от близкой *L. dahurica* формой и строением зрелых шишек и чешуй. Шишки шаровидные, как бы приплюснутые сверху, их длина всегда меньше толщины. Семенные чешуи сильно отклоненные от оси, почти округлые со срезанным, слегка выемчатым краем или немного вытянуто-продолговатые со срезанным краем, очень часто загнутым внутрь (отчетливо ложковидные).

Нами установлено, что эндемик Сахалина (кроме северной его части) и Курильских островов, *Larix kamtschatica* (Rupr.) Carg., вполне заслуживает статуса самостоятельного вида, близкого японской *Larix kaempferi* (Lamb.) Carg. и восточносибирской *Larix cajanderi* Mayr. Этот таксон отличается от *L. cajanderi* менее крупными зрелыми шишками; желтоватыми, со слегка отвороченным почти цельным (почти без выемки) верхним краем семенными чешуями, менее сильно (на 45–70°) отклоненными от оси, а также иной окраской (красно-коричневой), легкой опушенностью молодых побегов и более крупными (8–10 мм дл.), почти цилиндрическими укороченными побегами. Близка японской *L. kaempferi* (Lamb.) Carg., от которой отличается менее крупными шишками, гораздо меньшей отвороченностью семенных чешуй и более крупными кроющими чешуями, равными почти 2/3 семенной, а также более крупными укороченными побегами. Лиственница курильская (*L. kurilensis* Mayr) была описана Г. Майром (Mayr, 1890) позднее *L. kamtschatica*, в настоящее время признана большинством ботаников идентичной *L. kamtschatica*, и является поэтому синонимом последней.

Еще один дальневосточный критический таксон р. *Larix* – лиственница ольгинская (*L. olgensis* A. Henry) отличается густо опушенными красноватыми молодыми удлиненными побегами, довольно крупными (1,8–2,5 см дл., 1,2–1,5 (–2) см толщ.), туповато-яйцевидными шишками, состоящими из 25–30 семенных чешуй, расположенных в 5–6 рядах. Семенные чешуи округлые, ложковидно изогнутые, по спинке рассеянно-волосистые; чешуи молодых шишек довольно густо покрыты рыжими длинными волосками.

Вопрос о таксономическом статусе некоторых др. спорных таксонов лиственниц, описанных с территории ДВ (*Larix lubarskii* Sukacz., *L. maritima* Sukacz., *L. komarovii* В. Kolesn., *L. amurensis* В. Kolesn., *L. ochotensis* В. Kolesn.), заслуживает дальнейшего исследования в Гербариях Владивостока и с сопредельной территории Китая.

Ель финская (*Picea × fennica* Kom.), распространенная в северной части Восточной Европы и в Скандинавии, отличается широко закругленными и внезапно короткозаостренными или слегка зубчатыми по верхнему краю семенными чешуями, узкой кроной с вниз отогнутыми ветвями и голыми побегами. Зрелые шишки у этого вида менее 8 см дл.

Приоритетным для дальневосточной ели аянской, или хоккайдской в настоящее время признается латинское название *Picea jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carg. (Farjon, 2001).

Еще один дальневосточный критический таксон рода *Picea*, ель корейская (*Picea koraiensis* Nakai), произрастающий на юге Приморского края, а также на п-ове Корея и в Северо-Восточном Китае, на наш взгляд, вполне заслуживает статуса самостоятельного вида, близкого ели сибирской (*Picea obovata*). Отличается от последнего более крупными (6–10 см дл.) шишками, более длинными, сизоватыми хвоинками, верхушки ко-

торых длиннозаостренные (с острием 0,5–0,7 мм дл.), а также иной окраской (красновато-коричневой) и формой (удлиненно-конической) верхушечных почек.

Сосна крымская (*Pinus pallasiana* D. Don) хорошо отличается от близкого вида с. черной (*Pinus nigra* J.F. Arnold) более крупными широкояйцевидными шишками, формой апофизов семенных чешуй и некоторыми особенностями строения вегетативных органов (более длинными хвоинками, иной окраской чешуевидных листьев брахибластов и др.). В этой группе видов также довольно хорошо выделяется с. Хельдрейха (*P. heldreichii* H. Christ), с. Зальцмана (*P. nigra* subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco) и с. далматская (*P. nigra* subsp. *dalmatica*). Остальные родственные таксоны можно рассматривать только как синонимы этих выше упомянутых таксонов.

Критический таксон сосна меловая (*Pinus cretacea* (Kalenicz.) Kondr.), встречается в России на юге Средне-Русской возвышенности, в Россошинском и Острогжском районах Воронежской области, а также в Белгородской области, по берегам рек Дона и его притоков. На Украине – в Славянском районе Донецкой области по берегу Северского Донца. Везде она произрастает на меловых обнажениях или карбонатных почвах по берегам рек. Сравнительное параллельное изучение гербарных материалов и собственных сборов по этому таксону и др. таксонам, близким к *Pinus sylvestris* (*P. sosnowskyi* Nakai, *P. friesiana* Wichura и др.), убедило нас в необходимости несколько понизить статус этого таксона, ранее он рассматривался как самостоятельный вид (Орлова, 2002). Считаем, что этот таксон заслуживает ранга разновидности – *P. sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. (Orlova, Firsov, in print).

Статус остальных родственников для *P. sylvestris* и некоторых др. критических таксонов в ходе выполнения проекта подтвержден нами. Кавказско-крымская сосна Сосновского (*Pinus sosnowskyi* Nakai) хорошо отличается от *P. sylvestris* L. формой шишек, удлиненно-яйцевидных, более крупных, раскрывающихся при созревании только до половины, а также более длинными и широкими хвоинками и морфологией почек (цилиндрических или удлиненно-яйцевидных с темно-коричневыми чешуями). Сосна Фриза (*P. friesiana* Wichura), растущая на территории России в Мурманской области и Сев. Карелии, а вне России в сев. Финляндии, Норвегии и частично Швеции, также достаточно хорошо отличается от *P. sylvestris* более мелкими шаровидными шишками, со вздутыми апофизами, гораздо более короткой и более широкой хвоей (2–4 см дл., около 2 мм шир.) и короткими влагалищами брахибластов (5–6 мм дл.), расширенными на верхушке. Уточнены границы ареала этого таксона.

Таким образом, в результате выполнения проекта на территории России установлено произрастание 30 дикорастущих видов из 4 родов сем. Pinaceae: *Abies gracilis* Kom., *A. nordmanniana* (Stev.) Spach, *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *A. sachalinensis* F. Schmidt, *A. sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb. с двумя подвидами (*L. sibirica* subsp. *archangelica* (Laws.) Tzvel. и *L. sibirica* subsp. *sibirica*), *L. dahurica* Laws., *L. x czekanowskii* Szafer, *L. cajanderi* Mayr, *L. kamtschatica* (Rupr.) Carr., *L. olgensis* A. Henry, *Picea abies* (L.) H. Karst., *P. x fennica* Kom., *P. glehnii* (F. Schmidt) Mast., *P. jezoensis* (Siebold et Zucc.), *P. koraiensis* Nakai, *P. obovata* Ledeb., *P. orientalis* (L.) Peterm., *Pinus pityusa* Stev., *P. stankewiczii* (Sukacz.) Fomin, *P. x istratovae* L. Orlova, *P. densiflora* Siebold et Zucc., *P. friesiana* Wichura, *P. funebris* Kom., *P. koraiensis* Siebold et Zucc., *P. x litvinovii* L.Orlova, *P. pallasiana* D.Don, *P. parviflora* Siebold et Zucc., *P. pumila* (Pall.) Regel, *P. sosnowskyi* Nakai, *P. sylvestris* L. с 5 подвидами (*P. sylvestris* subsp. *sylvestris*, *P. sylvestris* subsp. *kulundensis* Sukacz., *P. sylvestris* subsp. *ursina* L.Orlova, *P. sylvestris* subsp. *krylovii* (Serg. et Kondr.) Busik, *P. sylvestris* subsp. *amurensis* L.Orlova).

Литература

- Недолужко В.А. Конспект дендрофлоры Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1995. 208 с.
- Орлова Л.В. Таксономический обзор семейства *Pinaceae* // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 7. С. 99–108.
- Орлова Л.В. О систематическом положении *Abies gracilis* Kom. (*Pinaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2003. Т. 35. С. 21–26.
- Орлова Л.В., Новоселова М.С. Отд. *Pinophyta* (*Gymnospermae*) // Каталог типовых образцов сосудистых растений Восточной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). Москва-Санкт-Петербург, 2004. Ч. 1 (Япония и Корея). С. 15–20.
- Орлова Л.В., Бялт В.В. Типовые образцы некоторых таксонов рода *Pinus* (*Pinaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE) // Новости систематики высших растений. Т. 40, in print.
- Цвелёв Н.Н. О названиях некоторых лиственниц (*Larix*, *Pinaceae*) России // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 90–91.
- Christensen K.I. & Orlova L.V. Typification of specific and infraspecific names in *Abies*, *Larix*, *Picea* and *Pinus* (*Pinaceae*) // Feddes Repertorium. 2006. Vol. 117. N 7–8. P. 519–525.
- Farjon A. World Checklist and Bibliography of Conifers. ed. 2. Kew, The Royal Bot. Garden, 2001. 309 p.
- Mayr H. Die Waldungen von Nordamerika. Munchen, 1890. 437 s.
- Orlova L.V. On the systematic importance of the morphology and anatomy of the vegetative and reproductive organs in the *Pinaceae* // Materials of XVII International Botanical Congress – Abstracts, Vienna, Austria, Europe, (17–23 July 2005b). P. 386.

СИСТЕМАТИКА ЗОНТИЧНЫХ (*UMBELLIFERAE/APIACEAE*) НА ПЕРЕПУТЬЕ

Пименов М.Г.

Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Зонтичные издавна считаются одним из «крепких орешков» систематики цветковых растений. Это мнение, несомненно, справедливо, но нужно разобраться в причинах трудностей более детально. Само узнавание «зонтичного растения» (отнесение к семейству) во внетропических флорах Северного полушария может быть уверенно сделано начинающим студентом, юным натуралистом или даже любителем, за исключением немногих специфических случаев. Недаром зонтичные были одной из самых рано выявленных групп растений (Constance, 1975) и стали предметом исторически самой первой монографии среди всех таксонов растений (Morison, 1672). На уровне видов разграничение зонтичных ничем существенным не отличается от проблем с видами других семейств. Более того, такие «отягощающие обстоятельства», как апомиксис или межвидовая гибридизация, или редки, или совсем неизвестны у *Umbelliferae*. Единственное оправдывающее отличие может заключаться в том, что нередко виды разных родов имеют внешнее сходство, и надо разбираться в мелких морфологических различиях для выяснения родовой принадлежности. Основные трудности начинаются с обособлением надвидовых таксонов. Любые таксономические изменения на уровне рода, в этом семействе довольно обычные в процессе критических ревизий, болезненно воспринимаются другими ботаниками, так как вынуждают адаптироваться к новым названиям. Перенос видов из секции в другую секцию, из подрода в другой подрод, а также перемещение рода в другую трибу или даже подсемейство, не так заметны, хотя могут быть индикаторами существенного прогресса в познании зонтичных. В основе нестабильности систематики и номенклатуры зонтичных лежат объективные особенности структуры биоразнообразия в этом семействе, имеющего нередко континуальный характер без резких хиатусов, которым можно было бы поставить в соответствие уровень рода. Зонтичные признаются молодым семейством с веерным характером дивергенции. Поэтому классификации, в основу которых изначально были положены разные признаки, могут кардинально отличаться, и такая нестабильность прослеживается на всем протяжении развития систематики зонтичных. Даже разные группировки родов, построенные на анализе признаков из группы важнейших для *Umbelliferae* карпологических (такие как системы Коха – Декандолля – Друде, с одной стороны, и Калестани – Козо-Полянского, с другой) неодинаковы и в некоторых частях контрастны. Даже сейчас нет системы семейства, которую с полным правом можно было бы назвать естественной. Эволюция систем зонтичных во второй половине XX в. заключалась в частной модификации наиболее популярной и, надо признать, наиболее обоснованной классификации Друде (Drude, 1897–98). Одна такая модификация была предложена нами (Pimenov & Leonov, 1993).

Новый этап развития систематики наступил с появлением молекулярных методов, основанных на различиях структуры нуклеиновых кислот. Хотя представление о последовательностях ДНК как морфологии особого типа (Stuessy, 2003) представляется нам рациональным и очень своевременным в современных жарких дискуссиях на тему «морфология против молекул», надо отметить, что экспериментальные данные, получаемые с помощью молекулярных методов, вполне независимы от морфологических характеристик и основанных на них предшествующих таксономий. В этом их особая ценность, которую не может отрицать даже самый традиционно мыслящий систематик.

Поскольку одним из центров зарождения молекулярной систематики и филогенетики («геносистематики») в мире был Московский университет, оказалось естественным, что и первая молекулярная работа в области систематики зонтичных, основанная на методе ДНК-ДНК гибридизации, была выполнена в его стенах (Вальехо-Роман и др., 1979, 1982; Antonov et al., 1988). В это время ценность геносистематики в конкретных таксономических исследованиях нуждалась в подтверждении, и действительно на примере зонтичных было подтверждено, что в общих чертах дивергенция ДНК соответствует уровню таксономических различий, установленному по морфологическим признакам. Однако с точки зрения классической систематики результаты были шокирующими, так как корреляция со всеми разнообразными морфологическими системами подсемейства *Apiioideae* была минимальной. Только подсемейство *Saniculoideae* достоверно отличалось от *Apiioideae*, два вида *Anthriscus* оказались ближайшими, а *Lecokia* и *Smyrniopsis* близкими, что давало некоторую надежду на дальнейшие перспективы.

В те же годы (но в основном до информационного «взрыва» в этой области знаний, связанного с широким секвенированием mtITS и других участков генома) ценные результаты дало сравнительное иммунохимическое изучение запасных белков семян зонтичных (Шнеер и др., 1991, 2001; Shneyer et al., 1992, 1995, 2003). Полученные результаты также по большей части расходились с существовавшими системами. Особенно надо отметить четкие экспериментальные результаты, показавшие полифилию *Smyrnieae* и значительную дивергенцию *Angelica* и *Ostericum* (эти и целый ряд других результатов были впоследствии подтверждены данными

по секвенированию ДНК). Хотя оба метода, и иммунохимический и гибридизации ДНК, подвергались критике в отношении недостатков методики, они, на мой взгляд, ценны тем, что дают интегральную оценку сходства объектов исследования, в первом случае белка (определенной фракции), во втором случае – ядерной ДНК разных таксонов, чего нет в работах по секвенированию отдельных участков генома.

Сейчас зонтичные представляются одним из семейств цветковых, наиболее полно изученных методами молекулярной систематики. Для некоторых таксонов молекулярная информация по нуклеотидным последовательностям отдельных генов и спейсеров более полна, чем морфологические данные по тем же таксонам, особенно в том, что касается строения плодов.

Появление и быстрое развитие молекулярной систематики породило множество вопросов, затрагивающих коренные проблемы систематики, филогенетики и даже номенклатуры растений. Сопоставление результатов молекулярной и традиционной, точнее морфологической, систематики становится одной из центральных задач таксономической ботаники. Разброс мнений очень широк. Моя задача – анализ ситуации на примере конкретного семейства, одного из крупнейших среди семенных растений.

Многие молекулярные ботаники, увлеченные открывшимися и еще более открывающимися перспективами, эксплицитно или чаще имплицитно отказывают морфологической систематике в дальнейших перспективах, особенно в понимании филогении растений. Роль традиционной систематики они полагают законченной; в настоящее время она видится им лишь как каталог растений и как точка отсчета для «новой филогении и систематики», на основании которой можно создавать более или менее правдоподобные сценарии эволюции морфологических признаков. Истинная же систематика и особенно филогения познаваемы, главным образом, или исключительно на молекулярном уровне.

Такой редуccionистский подход нашел своих адептов и в исследованиях *Umbelliferae*. Их усилиями не только добываются ценные данные о структуре (т. е. «морфологии») последовательностей, но и проводится решительная ревизия системы семейства исключительно по молекулярным данным.

Однако работы работам рознь. В систематике зонтичных и порядка *Apiales*, к которому они относятся, есть проблемы разного таксономического уровня и разной степени разрешения в предшествующий период. Одна из самых сложных, оставшихся нерешенными – общая структура семейства на уровне подсемейств, а конкретно – включение или невключение *Hydrocotyloideae* и целостность этого подсемейства. В рамках масштабного молекулярно-филогенетического анализа всего порядка положение, объем и состав *Hydrocotyloideae* были кардинально пересмотрены (Plunkett et al., 2004; Chandler & Plunkett, 2004); даже самого таксона в понимании его Друде и последующими систематиками в новой классификации не осталось, была показана его несомненная полифилия. Об этом можно было догадываться и по немоллекулярным данным, например, по вариабельности хромосомных чисел (Pimenov et al., 2003); однако таксономические выводы сделано не было. В таких ситуациях молекулярные данные обладают несомненными преимуществами, так как в области морфологии остается сложная проблема гомологизации состояний признаков. Я не думаю, что ревизия традиционных *Hydrocotyloideae* закончена, но существенный шаг вперед сделан.

Большинство работ касается *Apiodeae*, по таксонам которых морфологической сопоставимой информации много. Корреляция морфологических и молекулярных признаков в разных группах разная, но в целом довольно низкая, особенно на уровне триб. Об искусственности триб в системах и Друде и Козо-Полянского много писалось; теперь их полифилия подтверждена на молекулярном уровне. Только *Scandiceae*, *Echinophoreae* и *Tordylieae* оказались моно- или парафилетическими, а такие явно неестественные трибы как *Smyrnieae*, *Apiaceae* и *Peucedaneae* распались на отдельные, не связанные близким родством группы. Большинство крупных родов – *Peucedanum*, *Ligusticum*, *Angelica*, *Seseli*, *Pimpinella* и др. (но не *Vupleurum*) оказались в той или иной степени полифилетическими. Другими словами, молекулярные данные указывают на необходимость дальнейшего дробления многих таксонов. Но есть и явные издержки такого чисто молекулярного подхода. Это и описание молекулярных клад в качестве новых триб (*Pleurospermeae*, *Heteromorphae*, *Aciphyllaeae*, *Steganothaenaeae*), не имеющих внятной морфологической характеристики и диагностики (Downie et al., 2000; Calvino & Downie, 2007), и расширение таким же способом ранее описанных классическими ботаниками триб – *Oenantheae* (Hardway et al., 2004), *Selineae* (Spalik et al., 2004), *Pyramidoptereae* (Downie et al., 2001), которые в результате свое морфологическое своеобразие теряют. Именно соединение в молекулярные клады морфологически сильно различающихся таксонов представляет главную проблему таксономической интерпретации молекулярных деревьев. Для молекулярных клад нужна особая номенклатура, отличная и не смешиваемая с номенклатурой таксонов. Я не ратую за PHYLOCODE, но порядок в наименовании клад должен существовать, причем иерархический (например, суперклада – клада – субклада). Термин «суперклада» уже используется Downie и другими. Интересно, что эта самая крупная и трудно разрешимая клада в молекулярном дереве *Apiodeae*, если не по составу, то по положению в определенной степени соответствует трибе *Ammineae* (правильно *Apiaceae*) системы Друде, также самой крупной и плохо очерченной.

На уровне родов есть много примеров корректной и некорректной интерпретации молекулярных данных. В некоторых случаях они замечательно проливают свет в сложных таксономических ситуациях; в дру-

гих случаях вызывают недоумение и могут рассматриваться как конвергенция на молекулярном уровне. Как отличить эти две ситуации, не привлекая дополнительных данных, остается для меня загадкой.

Из опыта работы, в которой я принимал участие как ботаник, могу привести положительные примеры, когда молекулярные признаки оказались важными, по родам *Komarovia*, *Cyclorhiza*, *Parasilaua*, *Calyptrisciadium*, *Hohenackeria*, *Magadania*, *Hansenia*, *Nothopterygium*, *Haussknechtia*, *Demavendia*, *Zeravschania*, *Arafoe*, *Tamanschjanella*, *Oreocome*, *Ligusticopsis*, *Cnidiocarpa*, *Opsicarpium*, *Lagoecia*, *Symphyoloma*, *Mandenovia* и др. (Valiejo-Roman et al., 1998, 2002a, b, 2006a, b; Katz-Downie et al., 1999; Pimenov et al., 1999, 2007; Logacheva et al., 2007) Наиболее сложные в таксономическом отношении роды и группы близких родов и в молекулярном анализе пока остаются трудно разрешимыми (*Ligusticum* s.l., *Peucedanum* s. ampl.). В целом, для систематики *Umbelliferae* молекулярные признаки не хуже и не лучше, чем морфологические, и игнорировать их неразумно. Как и преувеличивать их значение.

Литература

- Вальехо-Роман К.М., Антонов А.С., Пименов М.Г. Гомологии в ДНК зонтичных подсемейства *Apioideae* // Доклады АН СССР. 1979. Т. 245. № 4. С. 1021–1024.
- Шнеер В.С., Кутявина Н.Г., Пименов М.Г., Леонов М.В. Серологическое исследование межродовых отношений в *Apioideae* (*Apiaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 245–257.
- Шнеер В.С., Кутявина Н.Г., Пименов М.Г. Иммунохимическое изучение таксономических отношений в трибах *Coriandreae*, *Scandiceae*, *Saucalideae*, *Dauceae* и *Thapsieae* (*Umbelliferae-Apioideae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 2. С. 14–25.
- Antonov A.S., Valiejo-Roman K.M., Pimenov M.G., Beridze N.N. Non-equivalency of plant genera: evidence for DNA-hybridization data // Pl. Syst. Evol. 1988. Vol. 161. N 3–4. P. 155–168.
- Calvino C.I., Downie S.R. Circumscription and phylogeny of *Apiaceae* subfamily *Saniculoideae* based on chloroplast DNA sequences // Molecular Phylog. Evol. 2007. Vol. 44. N 1. P. 175–191.
- Chandler G.T., Plunkett G.M. Evolution in *Apiales*: nuclear and chloroplast markers together in (almost) perfect harmony // Bot. J. Linnean Soc. 2004. Vol. 144. P. 123–147.
- Constance L. History of the classification of *Umbelliferae* (*Apiaceae*) // Heywood V.N. (ed.). The biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. 1975 P. 1–11.
- Downie S.R., Katz-Downie D.S., Watson M.F. A phylogeny of the flowering plant family *Apiaceae* based on chloroplast DNA rpl16 and rpoC1 intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily *Apioideae*// Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 2. P. 273–292.
- Downie S.R., Plunkett G.M. et al. Tribes and clades within *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: the contribution of molecular data // Edinburgh J. Bot. 2001. Vol. 58. N 2. P. 301–330.
- Drude O. *Umbelliferae* // Engler & Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien 1897–98. Bd. 3. Hf. 8. S. 63–250.
- Hardway T.M., Spalik K., Watson M.F., Katz-Downie D.S., Downie S.R. Circumscription of *Apiaceae* tribe *Oenantheae* // S. Afr. J. Bot. 2004. Vol. 70. P. 393–406.
- Katz-Downie D.S., Valiejo-Roman C.M., Terentieva, E.I., Troitzky A.V., Pimenov M.G., Lee B., Downie S.R. Towards a molecular phylogeny of *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: additional information from nuclear ribosomal DNA ITS sequences // Pl. Syst. Evol. 1999. Vol. 216. N 3–4. P. 167–195.
- Logacheva M.D., Valiejo-Roman C.M., Pimenov M.G. ITS phylogeny of West Asian *Heracleum* species and related taxa of *Umbelliferae-Tordylieae* W.D.J.Koch, with notes on evolution of their *psbA-trnH* sequences // Pl. Syst. Evol. 2007. Vol. 269. N 3–4.
- Morison P. *Plantarum umbelliferarum distributio nova*. 1672. 91 pp. Oxford.
- Pimenov M.G., Leonov M.V. The genera of the *Umbelliferae*. A nomenclator. 1993. Kew.
- Pimenov M.G., Shneyer V.S., Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Troitzky A.V. *Komarovia* Korovin (*Umbelliferae*): A multidisciplinary study of a genus of uncertain taxonomic position // *Komarovia* (St.-Petersburg) 1999. Vol. 1. P. 61–73.
- Pimenov M.G., Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Mozaffarian V. Enigmatic genus *Haussknechtia* (*Umbelliferae*): systematic relationships based on molecular and carpological data // Nord. J. Bot. 2007. Vol. 24. N 5. P. 555–565.
- Pimenov M.G., Vasilieva M.G., Leonov M.V., Daushkevich Ju.V. Karyotaxonomical analysis in the *Umbelliferae*. 2003. Science Publishers, Enfield, NH.
- Plunkett G.M., Chandler G.T. et al. Recent advances in understanding *Apiales* and a revised classification // S Afr. J. Bot. 2004. Vol. 70. P. 371–381.
- Shneyer V.S., Borschtschenko G.P., Pimenov M.G., Leonov M.V. The tribe *Smyrnieae* Spreng. (*Umbelliferae*) in the light of serotaxonomical analysis // Pl. Syst. Evol. 1992. Vol. 182. P. 135–148.
- Shneyer V.S., Borschtschenko G.P., Pimenov M.G. Immunochemical appraisal of relationships within the tribe *Peucedaneae* (*Apiaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 198. P. 1–16.
- Shneyer V.S., Kutjavina N.G., Pimenov M.G. Systematic relationships within and between *Peucedanum* and *Angelica* (*Umbelliferae-Peucedaneae*) inferred from immunological studies of seed proteins // Plant Syst. Evol. 2003. Vol. 236. N 3–4. P. 175–194.
- Spalik K., Reduron J.-P., Downie S.R. The phylogenetic position of *Peucedanum* sensu lato and allied genera and their placement in tribe *Selineae* (*Apiaceae*, subfamily *Apioideae*) // Pl. Syst. Evol. 2004. Vol. 243. P. 189–210.
- Stuessy T.F. Morphological data in plant systematics // Stuessy T.F., Mayer V. & Hörandl E. (eds.). Deep morphology. Toward a renaissance of morphology in plant systematics. 2003. P. 299–315.

Valiejo-Roman C.M., Pimenov M.G., Terentieva E.I., Downie S.P., Katz-Downie D.S., Troitsky A.V. Molecular systematics of the *Umbelliferae*: using nuclear rDNA internal transcribed spacer sequences to resolve issues of evolutionary relationships // Бот. журн. 1998. Т. 83. N 7. С. 1–22.

Valiejo-Roman C.M., Shneyer V.S., Samigullin T.H., Terentieva E.I., Pimenov M.G. An attempt to clarify taxonomic relationships in «Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum*» (*Umbelliferae-Apioideae*) by molecular analysis // Pl. Syst. Evol. 2006a. Vol. 257. P. 25–43.

Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Pimenov M.G. Relationships among genera in *Saniculoideae* and selected *Apioideae* (*Umbelliferae*) inferred from nrITS sequences // Taxon. 2002a. Vol. 51. N 1. P. 91–101.

Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Pimenov M.G. nrDNA ITS region sequencing reveals affinity of some Sino-Himalayan *Umbelliferae* taxa // Taxon. 2002b. Vol. 51. N 4. S. 685–701.

Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Pimenov M.G. Ghahremani-nejad F., Mozaffarian V. Molecular data (nrITS-sequencing) reveal relationships among Iranian endemic taxa of the *Umbelliferae* // Feddes Repert. 2006b. Bd. 117. Hf. 5–6. S. 367–388.

ШИРОТНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЕЛИ СИБИРСКОЙ (*PICEA OBOVATA* LEDEB.): К ВОПРОСУ О СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИЙ И ТАКСОНОМИИ

Потемкин О.Н.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) в Сибири и на Дальнем Востоке России встречается во всех областях и природных зонах. Широкая экологическая амплитуда вида позволяет ему занимать различные экотопы как на равнине, так и в горных районах. В Красноярском крае и Якутии ель сибирская, совместно с лиственницей, доходит до полярного круга, образуя северную границу леса. В Горном Алтае и Саянах поднимается до отметки 2200 м над ур.м. При этом в пределах всего ареала вид морфологически достаточно полиморфен. Так маргинальные северные популяции ели испытывают повышенную адаптационную нагрузку в силу не типичных для них эколого-географических характеристик мест обитания. Это выражено в биологических и морфологических особенностях, как отдельных растений так и окраинных популяций в целом (Парфенов, 1980; Милютин, 1991).

Проведены исследования морфологической структуры 6 популяций ели сибирской, расположенных вдоль р. Енисей от г. Красноярска до г. Норильска. Изучен полиморфизм основных морфологических характеристик елей, положенных в основу определительных ключей представителей рода *Picea* A. Dietr: длина хвои; ширина хвои; высота хвои на поперечном срезе; отношение длины хвои к ее ширине; длина женской шишки; ширина семенной чешуи; ширина семенной чешуи при окончании крыла семени; ширина крыла семени; высота крыла семени; высота семенной чешуи. Для изучения изменчивости во всех случаях использованы выборки из 30 деревьев.

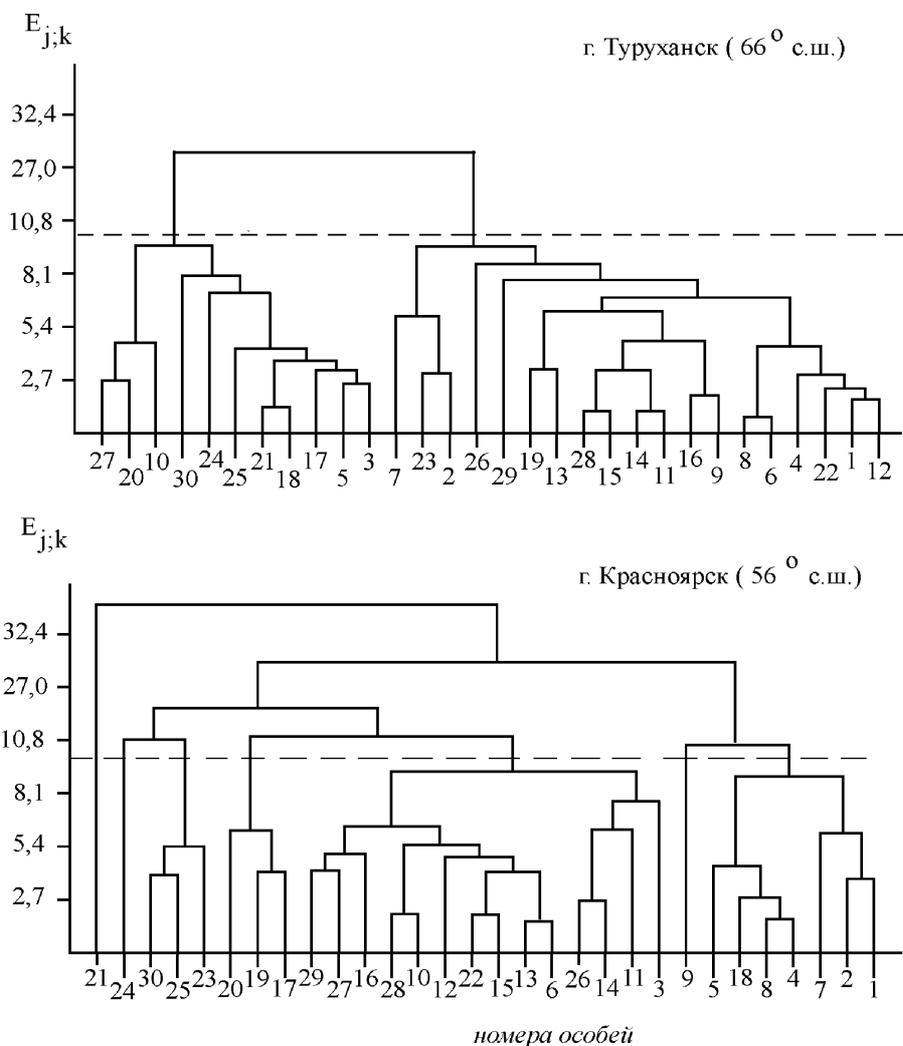
При работе с основными морфологическими характеристиками ели сибирской выявлена направленность в их изменчивости от центра ареала вида к северным границам распространения (табл.). Метрические характеристики практически всех признаков уменьшаются. Данная тенденция отмечена для многих видов растений, где северные и южные границы удалены друг от друга на сотни километров (Мамаев, 1972).

Средние значения и коэффициенты вариации морфологических признаков на северном пределе распространения вида и в центре ареала

Название признака	Северные районы обитания		Центр ареала	
	$\bar{x} \pm s_x$	C, %	$\bar{x} \pm s_x$	C, %
Длина хвои	12,344±0,200	5,55	15,124±0,344	16,33
Ширина хвои	1,275±0,012	5,07	1,186±0,018	10,82
Высота хвои на поперечном срезе	1,028±0,013	9,05	0,930±0,028	10,14
Длина шишки	41,975±0,460	5,09	64,408±1,150	21,12
Максимальная ширина семенной чешуи	9,805±0,160	6,97	11,782±0,310	11,14
Ширина семенной чешуи в районе окончания крыла семени	8,730±0,094	6,15	10,336±0,260	13,22
Ширина крыла семени	4,148±0,041	6,77	4,721±0,088	13,11
Высота крыла семени	7,433±0,160	8,34	9,558±0,250	19,64
Высота семенной чешуи	9,065±0,090	5,35	14,799±0,260	14,22

Примечание: $\bar{x} \pm s_x$ – средние значения признака с ошибкой среднего; C, % – коэффициент вариации признака.

На рисунке показана морфологическая структура популяций по всем изученным признакам в центральных районах обитания вида (г. Красноярск) и в северных районах (окрестности г. Туруханск). Расстояние между пунктами более 1200 км. Можно отметить, что морфологическая структура популяций на крайнем северном пределе распространения вида проще, чем в центре ареала. Так, при проведении кластерного анализа с использованием основных морфологических характеристик при значимости $J_{i,k}$ на уровне 10 единиц в популяции на севере выделилось 2 самостоятельные группы, в то время как в центре ареала число групп соответственно равнялось 7.



Дендрограмма сходства организмов в популяциях ели сибирской на северном пределе распространения вида и в центре ареала

Виды растений с широким ареалом распространения, в силу неоднородности биологических особенностей роста и развития в различных эколого-географических местах произрастания, как правило, предлагают нам самый широкий спектр морфологического полиморфизма. При недооценке закономерностей данного факта, возможно появление описания той или иной морфологического отклонения в качестве отдельных, таксономически самостоятельных видов и форм. Изучение изменчивости на массовом материале является необходимым условием для получения объективных результатов при проведении таксономических исследований.

Литература

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 283 с.
 Милютин Л.И. Особенности краевых популяций древесных растений // Экология популяций. М., 1991. С. 86–97.
 Парфенов В.И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов. Минск, 1980. 205 с.

СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ПОРЯДКА *CELASTRALES*: КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД

Савинов И.А.

Москва, Московский государственный университет прикладной биотехнологии

Широкое использование молекулярных методов в филогенетической систематике покрытосеменных заставило решительно пересмотреть наши взгляды на эволюционную историю многих таксонов. Однако многие специалисты согласны с тем, что сейчас речь может идти о дальнейшем параллельном развитии (накоплении и сопоставлении) четырех массивов данных: молекулярной филогенетики, морфологической филогенетики, эволюционной генетики развития и наших знаний о механизмах процесса эволюции (см. Bateman et al., 2007). По-видимому, тестирование существующих гипотез о родстве отдельных таксонов, созданных на основе морфологического анализа, с помощью данных молекулярных исследований, – тот необходимый путь, которым должна идти современная систематика растений для последнего синтеза. Еще одна возможность для сближения – разработка современных моделей развития тех органов у организмов (например, цветка), для которых уже существуют обоснованные генетические программы (модель ABC).

Согласно представителям т.н. неклассической биологии, основными методами систематики являются: 1) морфологический и 2) эмбриологический. Вместе они позволяют нам выявлять сходства и различия организмов-носителей качественных признаков и строить систему. Основным методом реконструкции филогенеза является, бесспорно, палеонтологический. Он позволяет перейти к историческим реконструкциям и обоснованию архетипа изучаемого таксона. Данные по анализу отдельных участков генома растений позволяют проводить независимое тестирование гипотез о морфологической эволюции таксонов и их системе, созданных на основании морфолого-эмбриологических признаков.

Создание макросистемы покрытосеменных растений, отражающей весь спектр традиционных признаков морфологии и биохимии, было завершено, в основном, к 1980-м гг. (А.Л. Тахтаджян, J. Hutchinson, R. Dahlgren, R. Thorne, A. Cronquist). Порядок *Celastrales* в системе А.Л. Тахтаджяна (1987) был принят в объеме следующих 12 семейств: *Aquifoliaceae*, *Phellinaceae*, *Icacinaceae*, *Sphenostemonaceae*, *Cardiopharydaceae*, *Brexiaceae*, *Celastraceae*, *Goupiaceae*, *Lophopyxidaceae*, *Stackhousiaceae*, *Salvadoraceae*, *Corynocarpaceae*. Такая картина резко изменилась в 1997 гг., когда была опубликована одна из первых статей молекулярных систематиков (Savolainen et al., 1997), где был установлен факт полифилии семейств, формирующих порядок. Два года спустя такое заключение было поддержано автором на основе морфологического анализа (Савинов, 1999). В результате дальнейших исследований американских специалистов с анализом ядерных (18S, ITS 1, 26S rDNA) и пластидных генов (*atpB*, *matK*, *rbcL*, *trnL-F* спейсер), была предложена новая система порядка *Celastrales* (APG, 2003; Zhang et Simmons, 2006), включающая семейства *Parnassiaceae*, *Lepidobotryaceae*, *Celastraceae* (incl. *Brexiaceae*, *Stackhousiaceae*). Результаты первых молекулярно-генетических исследований этих таксонов, проведенных еще в 90-х гг., были учтены и в традиционных макросистемах покрытосеменных (например, Takhtajan, 1997; Thorne, 2000), где они также располагаются рядом (хотя и формируют разные порядки).

Таким образом, главная причина расхождений морфологических и молекулярных данных (на примере порядка *Celastrales*) кроется в слабой разработанности первых. Поэтому в своем исследовании автор уделил особое внимание выявлению и анализу морфологических признаков, а именно: жизненным формам, структуре черешков, соцветий, плодов, семян и проростков, а также развитию цветка.

Из всех рассматриваемых семейств самым специализированным, по-видимому, следует считать *Lepidobotryaceae*. Изученный нами вид *Lepidobotrys staudtii* Engl. (E) обладает специфическими пазушными малоцветковыми соцветиями (чаще одноцветковыми), формирующимися на брахибластах. Каждый цветок в основании несет мелкий чешуевидный лист. Морфологически цветки обоеполые, но функционально оказываются однополыми. Цветки *Lepidobotrys* с нектарным диском, а семена несут присемянник, как и многие *Celastraceae*.

Нектарный диск цветка *Celastraceae* исключительно разнообразен по форме, топографии и структуре, и имеет морфологически сложную природу. Его формирование происходит уже после заложения структуры околоцветника, андроеца и гинецея, причем в образовании диска участвуют основания заложившихся тычинок, лепестков и чашелистиков. В бутоне он имеет вид выпуклой платформы или чаши, над которой возвышаются тычинки и пестик. Структурное разнообразие плодов и семян в сем. *Celastraceae* исключительно велико, что отражает разную степень продвинутости его представителей.

Нектарники-стаминодии *Brexia* и *Parnassia* формируются довольно рано в морфогенезе цветка, но уже после заложения околоцветника, андроеца и гинецея. Эта черта сближает эти роды с сем. *Celastraceae*. Однако, в отличие от нектарного диска в цветке бересклетовых, эти нектарники имеют простую стаминодиальную природу. Коробочка *Brexia* имеет ряд анатомических признаков, общих у нее с плодами бересклетовых. Коробочка *Parnassia* в своей морфологии и анатомической структуре несет специфические признаки.

Цветки представителей сем. *Stackhousiaceae* характеризуются яркой зигоморфией за счет образования трубки чашечки и венчика. Этот таксон занимает особое положение в порядке *Celastrales*, что также подтверждается наличием у его представителей drobных плодов, распадающихся на односеменные мерикарпии.

Подводя итог, можно сказать, что в пор. *Celastrales* наблюдаются следующие эволюционные тенденции, свидетельствующие о продвинутой некоторых его представителей и тенденции к зигоморфии и спайнолепестности цветка:

1. Цветок в типе пятичленный пятициклический; но отмечается тенденция к формированию трех-/четырёх- или пятичленных четырехциклических (редукция одного, внешнего круга андроеца в родах *Brexia*, *Parnassia*).
2. Переход к зигоморфии (*Parnassia*, *Stackhousiaceae*). У *Parnassia* цветки даже закладываются как зигоморфные, а только потом становятся актиноморфными.
3. Срастание частей чашечки и даже формирование трубки венчика (*Brexia*, *Parnassia*, *Stackhousiaceae*).
4. Переход от верхней завязи к полунижней за счет ее погружения в нектарный диск (аппендикулярного происхождения) – этот процесс происходит параллельно в различных подсемействах и трибах *Celastraceae*.
5. Переход от четырех- и пятичленного андроеца к трехчленному (*Hippocrateoideae*, *Sarawakodendron*).
6. Редукция внутреннего интегумента семязачатка.
7. Появление drobных плодов.
8. Семена без эндосперма.

Остановимся теперь на вопросе о месте и времени происхождения пор. *Celastrales*. Современная палеоботаника располагает многочисленными ископаемыми остатками, относимыми к сем. *Celastraceae* (в основном, отпечатки листьев, реже пыльцевые зерна и цветки), и описанными из нижнего мела, палеогена и неогена. Однако многие из них можно считать формальными таксонами, отнесение которых к бересклетовым нуждается в дополнительном обосновании. По всей видимости, следует крайне настороженно относиться ко всем находкам сем. *Celastraceae* до-неогенового возраста, и вот почему. Во-первых, еще С.В. Мейен (1981) отмечал, что в раннем мелу происходила выработка новых форм покрытосеменных, а становление современных таксонов ранга семейств было отнесено им к позднему мелу, а рангом родов – к концу позднего мела, а для многих – даже к палеогену и неогену. Этот вывод в целом соответствует современным представлениям палеоботаники об отнесении многих таксонов *Angiospermae* мелового и палеогенового возраста к формальным родам. Во-вторых, массовые палинологические материалы по семейству *Celastraceae* появляются в северном полушарии с нижнего миоцена, что наводит на мысль о позднем появлении бересклетовых здесь. В-третьих, установленные автором три крупных центра современного разнообразия сем. *Celastraceae* (Восточная и Юго-Восточная Азия и Австралия: около 300 видов из 35 родов; Восточная и юго-восточная тропическая Африка и Мадагаскар: около 200 видов из 25 родов; Центральная и Южная Америка: около 300 видов из 25 родов) и тот факт, что наиболее архаичные рода бересклетовых, за редкими азиатскими исключениями (Мейен называл ЮВА «убежищем для тех, кого климатические перемены выгнали из других мест»), встречаются в Восточной Африке и на Мадагаскаре (последнему свойственно и сем. *Brexiaceae*, и лишь сем. *Parnassiaceae* распространено в Голарктике; однако они в ископаемом состоянии неизвестны), позволяет считать местом происхождения пор. *Celastrales* гипотетический суперматерик южного полушария – Гондвану.

Итак, сем. *Celastraceae*, по-видимому, возникло не позднее первой половины мелового периода в горных районах Гондваны, причем потомки их успели достаточно широко распространиться по поверхности этого древнего континента до того, как материки потеряли связь друг с другом. Иначе мы не сможем удовлетворительно объяснить присутствие близких родов и даже видов бересклетовых во флорах Южной Америки, Южной Африки, Австралии и Восточной Азии. Важно также обстоятельство, что многие архаичные и специализированные представители семейства встречаются во всех перечисленных регионах, обладающих, к тому же, примерно 90% видового разнообразия семейства в целом. Архетип пор. *Celastrales* пока можно охарактеризовать лишь гипотетически.

В таблице суммированы основные признаки рассматриваемых таксонов.

ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Признаки	<i>Celastraceae</i>	<i>Stackhousiaceae</i>	<i>Brexiaceae</i>	<i>Parnassiaceae</i>
Жизненные формы	Деревья, кустарники, кустарнички, лианы	Полукустарники многолетние травянистые растения	Деревья	Многолетние или однолетние травянистые растения
Соцветия	Дихазальные, терминальные и интеркалярные	Кистевидные терминальные	Дихазальные интеркалярные	Цветки одиночные
Цветок	(3)4-5-членный, актиноморфный, иногда с элементами зигоморфии *K4-5C4-5A3-5G(2-5)	5-членный, зигоморфный ↑K(5)C(5)A5G(2-5)	5-членный, актиноморфный *K(5)C5A5+5G(5)	5-членный, с элементами зигоморфии *K5C5A5+5G(4)
Нектароносные структуры	Нектарный диск сложной морфологической природы, иногда простые нектарники-стаминодии	Нектарный диск тонкий	Нектарники-стаминодии	Нектарники-стаминодии
Пыльники	4-гнездные, стенка зрелого пыльника массивная	4-гнездные, стенка зрелого пыльника массивная	4-гнездные, стенка зрелого пыльника массивная	4-гнездные, стенка зрелого пыльника 2-слойная
Пыльцевые зерна	3-борозднопоровые	3-борозднопоровые	3-борозднопоровые	3-борозднопоровые
Семязачатки	Анатропные, с 2 интегументами, tenuinuцеллятные	Анатропные, с 2 интегументами, tenuinuцеллятные	Анатропные, с 2 интегументами, красинуцеллятные	Анатропные, с 2 интегументами, tenuinuцеллятные
Плоды	Дробные или локулицидные коробочки, ореховидные, пиренарии, ягоды	Дробные коробочки	Локулицидные коробочки	Локулицидные коробочки
Семена	Голые, саркотестальные, с присемянниками или крыловидными выростами	Голые	Голые	Голые
Числа хромосом	2n = 24, 28, 32, 46, 54, 56, 64, 80 x = 8, 9, 10, 12+	2n = 20 x = 9, 10, 15	2n = 64 n = 32 x = 8	2n = 16, 18, 32, 36, 54 x = 9

Литература

- Meijen C.B. Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.
- Савинов И.А. Сравнительная карпология некоторых представителей порядка *Celastrales* в связи с его систематикой и филогенией // Материалы X Московского совещания по филогении растений. М., 1999. С. 141–144.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399–436.
- Bateman R.M., Hilton J., Rudall P.J. Parallel morphological and molecular research programmes are essential for phylogeny reconstruction: the example of seed-plant relationships // Вычислительная филогенетика и геносистематика «ВФГС' 2007» (Computational phylogenetics and molecular systematics «CPMS' 2007»). М., 2007. С. 18–21.
- Savolainen V., Spichiger R., Manen J.F. Polyphyletism of *Celastrales* deduced from a chloroplast noncoding DNA region // Mol. Phylogenet. Evol. 1997. Vol. 7. P. 145–157.
- Takhtajan A. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York, 1997. 643 p.
- Zhang Li-Bing, Simmons M.P. Phylogeny and delimitation of the *Celastrales* inferred from nuclear and plastid genes // Syst. Bot. 2006. Vol. 31, N 1. P. 122–137.

**АНАЛИЗ ЭКОАРЕАЛОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ЗЛАКОВ (НА ПРИМЕРЕ ФЛОРЫ
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА)**

Селедец В.П.¹ Пробатова Н.С.²

¹Владивосток, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН

²Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

В современной систематике растений, наряду со структурными, генетическими, биохимическими и другими аспектами эволюции, все более пристальное внимание привлекают экологические аспекты и соответственно – экологические методы: последние включают комплексную оценку условий произрастания, выявление и определение экоареала, положение оптимума в экоареале, установление фитоценотической роли вида при различных типах сукцессий и различных их стадиях, а также – оценку антропоустойчивости видов. Особое значение имеет изучение экологических предпосылок видообразования и флорогенеза, естественной эволюции и антропогенной трансформации флоры. Одна из сложных проблем – выявление закономерных связей между изменчивостью, в том числе кариологическим полиморфизмом, и структурой экологического ареала вида.

Экологический ареал вида (экоареал) нами понимается как распределение ценопопуляций данного вида в пространстве экологических факторов. Экоареал вида – столь же важный признак, как его морфологические признаки и биологические особенности. Экоареал – не простая сумма экоареалов ценопопуляций, слагающих этот вид, а сложная система, где процессы интеграции и дезинтеграции обуславливают единство вида как основной таксономической единицы и его внутреннее экологическое разнообразие как необходимое условие выживания в разнообразной и изменчивой среде обитания.

Метод анализа экоареалов видов растений первоначально разрабатывался нами для решения флороохранных проблем, но в дальнейшем область его применения постепенно расширялась. Ныне нами проанализированы экоареалы представителей агростофлоры российского Дальнего Востока (РДВ), из родов: *Achnatherum*, *Agrostis*, *Alopecurus*, *Anthoxanthum*, *Arctophila*, *Arctopoa*, *Arundinella*, *Avenula*, *Beckmannia*, *Bromopsis*, *Calamagrostis*, *Cleistogenes*, *Dactylis*, *Deschampsia*, *Elymus*, *Elytrigia*, *Eriochloa*, *Festuca*, *Glyceria*, *Hierochloa*, *Koeleria*, *Leymus*, *Milium*, *Neomolinia*, *Phalaroides*, *Phleum*, *Phragmites*, *Poa*, *Puccinellia*, *Schedonorus*, *Schizachne*, *Spodiopogon*, *Trisetum*, *Zizania*, и эта работа продолжается.

Основные параметры экоареала вида и их индикационное значение были рассмотрены в ряде наших публикаций (Селедец, 2001, 2003, 2004а, б, 2006; Селедец, Пробатова, 2003, 2005, 2007). В экоареале нами выделяются и анализируются такие структурные признаки, как: размер (внешний контур, или экоареал присутствия вида), внутренний контур (экоареал диминирования), положение экоареала в поле экологических факторов (позиция экоареала), конфигурация экоареала (положение относительно оси экологических факторов), центр экоареала (геометрический центр экоареала присутствия вида, он же – теоретически ожидаемый экологический оптимум при полной реализованности экоареала), экологический оптимум (геометрический центр экоареала доминирования вида, или его реальный экологический оптимум), дистанция (расстояние в ступенях экологических шкал между центром экоареала присутствия вида и центром экоареала доминирования), реализованность экоареала (соотношение между экоареалом присутствия и экоареалом доминирования). Особый вопрос – сочетание экологических факторов, что является индикатором конкретных экологических ситуаций.

Экологическая дифференциация таксонов и таксономические проблемы.

В систематике растений обоснованность выделения таксонов в значительной степени определяется их более или менее выраженной экологической приуроченностью. Видообразование наиболее вероятно в той зоне гиперпространства экологических факторов, где имеются незаполненные экологические ниши. Видообразование есть процесс дробления экологической ниши, и метод анализа экоареалов позволяет показать это наглядно и убедительно. Экологические шкалы дают возможность показать экологический ареал и экологическую нишу – не только вида, но и таксона иного ранга. Это немаловажно для обоснования выделения того или иного таксона, но особенно – для выяснения путей экологической адаптации. Можно наглядно представить место любого таксона в гиперпространстве экологических факторов, пути экологической дифференциации той или иной таксономической группы в процессе эволюции.

Экоареал – отражение эволюционных, биогеографических и фитоценологических позиций вида. Применение метода анализа экоареалов видов открывает новые возможности прогнозирования дальнейшей эволюции тех или иных таксономических групп. Для этого можно использовать анализ тенденций экологической адаптации, а также анализ структуры экоареала рода в целом.

Тенденции развития структуры экоареала указывают на возможные направления эколого-фитоценологической дифференциации таксонов, а также – на наиболее вероятные направления эколого-фитоценологической экспансии вида, на пути адаптогенеза. Виды прогрессивных филетических линий нередко отличаются обширными экоареалами и большим разнообразием экологических позиций слагающих их ценопопуляций. Угасающие линии развития обычно легко узнаваемы по жестким экологическим границам среды их обитания, малому экологическому разнообразию слагающих их ценопопуляций.

Особое значение имеет метод анализа экоареалов для крупных родов, через которые можно восстановить картину эволюции агростофлоры на конкретных территориях. Анализ экоареалов позволяет прогнозировать зоны гибридогенеза, интрогрессии, конкурентного ослабления популяций.

С помощью метода анализа экоареалов во многих случаях можно установить, на какой стадии адаптации к условиям окружающей среды находится тот или иной вид, определить его относительный возраст. По степени экологической дифференциации можно судить об относительном возрасте целой группы близкородственных видов. Так, в подсекции *Malacanthae*, одной из процветающих в нашем регионе групп рода *Poa* L., дифференциация выражается в широкой («веерной») экологической адаптации: виды подсекции наиболее богато представлены на РДВ, где распространены от высокогорий до морских побережий, они ориентированы в основном на Тихоокеанский бассейн (Селедец, Пробатова, 2003). Очень широкий эколого-фитоценологический спектр характерен также для родов *Festuca* и *Calamagrostis* на РДВ. Напротив, для *Glyceria*, *Hierochloa*, *Elymus* – характерна «плотная упаковка» экологических ниш: эти роды представлены на РДВ значительным количеством видов, но каждый адаптирован к узкому отрезку эколого-фитоценологического пространства и занимает незначительную часть экоареала таксона более высокого ранга (Селедец, Пробатова, 2003).

Общий экоареал подсекции *Poa* (типовая секция рода *Poa*) значительно шире, чем у подсекции *Malacanthae*. Сравнительный анализ общих экоареалов двух подсекций показывает, что для подсекции *Poa* в целом характерна большая требовательность к почвенной влажности и плодородию почвы, чем у видов подсекции *Malacanthae*. Экоареалы отдельных видов в обеих подсекциях занимают различные участки экоареала своей подсекции. Эта относительная обособленность экоареалов видов является одной из важнейших видовых характеристик.

Анализ эокоареалов дает представление и о путях эволюции внутри подсекций. При изучении экологической дифференциации злаков (Селедец, Пробатова, 2003) мы установили, что в подсекции *Poa* четко выделяется линия адаптивной эволюции: от видов влажных местообитаний с богатыми почвами к видам сухих бедных почв (*Poa angustifolia*). Сходный эволюционный ряд наблюдается и у *Malacanthae*. В то же время, эти группы показывают различные направления экологической адаптации: в двух группах одной секции мы видим две существенно различающиеся тенденции эволюционного процесса. Это свидетельствует о бурном эволюционном развитии некоторых филетических линий рода *Poa* и подтверждает обоснованность выделения этих групп в секции *Poa*. На очереди – изучение эокоареалов видов гибридогенной группы *Poastena*, характерной для притихоокеанского региона и сформировавшейся при участии представителей *Malacanthae* и секции *Stenopoa*.

Представляет интерес выявление закономерностей изменения эокоареала в различных частях географического ареала вида: анализ эокоареалов видов в родах *Agrostis*, *Arundinella*, *Calamagrostis*, *Festuca*, *Elymus* показал, что весь комплекс признаков эокоареалов видов закономерно изменяется в направлении от центральной части географического ареала вида к его периферии.

При выявлении закономерностей трансформации эокоареала в экотонах (переходных зонах различной природы и разного ранга) особое внимание привлекает экотон глобального ранга – от материка к океану. Анализ эокоареалов видов в родах *Poa*, *Festuca*, *Elymus*, *Leymus* привел нас к выявлению феномена континентализации эокоареалов, когда амплитуда по одним экологическим факторам закономерно увеличивается, а по другим – сокращается. Имеется несомненная связь между этой проблемой и проблемой изменчивости эокоареалов в географическом ареале вида.

Изменение характеристик эокоареала как индикатор эволюционных процессов.

Кариологическая характеристика вида включает числа хромосом и уровни пloidности. Она отражает богатство генофонда вида и глубину его преобразования в результате действия эволюционных факторов. Природоохранное значение ее состоит в том, что кариологическая характеристика является показателем генетического потенциала вида.

У злаков наиболее жизнеспособные и экологически толерантные ценопопуляции наблюдались нами у видов – тетраплоидов, у них реализованность эокоареала часто бывает очень высокой.

В последнее время уделяется большое внимание установлению закономерных связей между изменчивостью (в частности, кариологическим полиморфизмом) и экологической амплитудой видов. Недавно нами был опубликован свод данных по числам хромосом у злаков РДВ (Пробатова, 2007). По результатам анализа выявлена определенная связь между уровнями пloidности видов и размерами эокоареалов (Селедец, Пробатова, 2005). Были определены экологические амплитуды у некоторых видов с переменной пloidностью (*Poa macracalyx*, *Calamagrostis purpurascens*, *Bromopsis pumpelliana*), в сравнении с видами тех же родов, но стабильными в кариологическом отношении (*Poa tatewakiana*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Bromopsis canadensis*), установлены экологические диапазоны для указанных видов по отношению к почвенному увлажнению, богатству – засоленности почвы, гранулометрическому составу почвогрунтов и степени дренированности местообитаний (Селедец, Пробатова, 2003). Экологические амплитуды видов, имеющих переменную пloidность, по всем экологическим факторам значительно шире, чем у видов кариологически стабильных, что можно выразить в ступенях экологических шкал. Амплитуда по отдельным факторам может различаться в 5–6 раз, в среднем же амплитуда видов первой группы в 2,5 больше, чем у видов второй группы, что можно интерпретировать как относительное соответствие между экологической амплитудой вида и размахом варьирования его генетической изменчивости.

Работа выполняется при поддержке РФФИ (гранты № 01-04-49430, 04-04-49750, 07-04-00610).

Литература

- Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2007. Вып. 55. С. 9–103
- Селедец В.П. Экология злаков морских побережий Дальнего Востока // Экология. 1976а. № 2. С. 19–23.
- Селедец В.П. Применение метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Вып. 24. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976б. С. 62–76.
- Селедец В.П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 2000. 248 с.
- Селедец В.П. Характеристика и структура экологических ареалов видов сосудистых растений Дальнего Востока в связи с проблемой охраны биоразнообразия // V Дальневосточная конфер. по заповедному делу, посвящ. 80-летию со дня рожд. академика РАН А.В. Жирмунского. Матер. конфер. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 250–251.
- Селедец В.П. Концепция экологического ареала вида // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI Съезда Русского ботан. общества. Т. 2. Барнаул: АзБука, 2003. С. 444–445.
- Селедец В.П. Экологический ареал вида и проблема охраны флоры на приморских территориях Дальнего Востока России // Научные исследования в заповедниках Дальнего Востока. Ч. 2. Матер. VI Дальневост. конфер. по заповедному делу. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2004а. С. 111–115.

Селедец В.П. Экологический ареал вида в приокеанических и континентальных регионах // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии: Матер. Всеросс. науч. конфер. с международным участием (Улан-Удэ, 7–10 сентября 2004 г.). Ч. I. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2004. С. 10–11.

Селедец В.П. Экологические ареалы растений на Тихоокеанском побережье России в сравнении с внутриконтинентальными регионами // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2006. Вып. 53. С. 54–100.

Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологические шкалы как источник информации об экологии биоразнообразия (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Вып. 49. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 172–212.

Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений: кариологический аспект // Кариология, кариосистематика и молекулярная систематика растений / Тез. докл. и стенд. сообщ. V Международн. совещ. и Школы молодых учен. по кариологии, кариосистематике и молекулярной систематике растений, Санкт-Петербург, 12–15 октября 2005 г. СПб., 2005. С. 95–97.

Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98 с.

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СОДЕРЖАНИИ ЗАКОНА ДИВЕРГЕНЦИИ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА

Сосков Ю.Д., Кочегина А.А.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

До сего времени диаграмма дивергенции Чарльза Дарвина в книге «Происхождение видов...» (Дарвин, 1939) продолжает привлекать внимание ученых разных специальностей. А.П. Хохлаков (1990), основываясь на принципе дихотомических диаграмм кладистического метода систематики W. Henning (1950), обосновал закон дивергенции Дарвина, по которому каждый родительский таксон (класс, подкласс, порядок, семейство) разделяется (дивергирует) в процессе развития лишь на два соподчиненных таксона. Н.Н. Воронцов (2004, с. 40) воспроизводит в подлиннике и анализирует диаграмму дивергенции Дарвина. Ранее мы пришли к этому же выводу на уровне вида при анализе политипных видов, содержащих подвиды. Свойство образовывать только два подвида при дивергенции подтвердилось нами при монографическом изучении родов *Rhaponticum* и *Calligonum* (Сосков, 1956, 1963, 1989, 2007), видов *Trigonella foenum-graecum* L. (Сосков, Байрамов, 1990) и *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (Сосков, Синяков, 1990), при обработке 14 родов для «Флоры Таджикской ССР, 3–4 т.», анализе политипных видов у многолетних пустынных кормовых растений (Иванов и др., 1986) и монографий других авторов. Так, в монографии А.Г. Еленевского (1978) по роду *Veronica* L. из 30 политипных видов только 4, еще недостаточно изученных вида, как выражается сам автор, содержат более двух подвидов. Анализ, например, политипного вида *Veronica spicata* L. s.l. с 6 подвидами и *V. anagallis-aqvatica* L. с 5 подвидами показал, что несколько подвидов в объеме этих видов вероник не являются географическими расами, т. е. подвидами. Количество политипных видов невелико и колеблется в разных систематических группах в пределах 15–23% (Сосков, 1959, 1989; Цвелёв, 1976; Еленевский, 1978; Куваев, 2006 и др.) и, видимо, поддерживается естественным отбором в среднем на уровне 18%.

В то же время удалось отметить, что не на всех изученных нами уровнях таксонов проявляется закон дивергенции, а только на главных. Таксоны, разновидность, ряд и секция второстепенные и не подчиняются закону дивергенции. В пределах некоторых видов или подвидов (географических рас) отмечаются многочисленные экологические расы – экотипы или группы экотипов (Синская, 1948; Дзюбенко, Сосков, 2007 и др.), которые также не подчиняются этому закону.

Ч. Дарвин в известной диаграмме дивергенции рассматривал образование разновидностей у 11 стартующих видов (A, B, C, D, E, F, G, H, I, K, L) за период 10000 поколений. Через каждые 1000 поколений рассматриваются предполагаемые итоги расхождения признаков, выживания наиболее приспособленных крайних разновидностей и вымирания разновидностей, не выдержавших конкуренции. Прошли весь путь в 1000 поколений неизменными только два вида E и F. Виды A и I дали начало новым видам. Остальные виды вымерли. При тщательном анализе схемы дивергенции Дарвина у двух видов (A, I) обнаружены два типа разновидностей. Первый тип образующихся разновидностей представлен в виде многочисленных коротких пунктирных веточек, которые отмирают, не доходя до очередной отметки в 1000 поколений; второй тип разновидностей связан с дихотомическим ветвлением, представлен двумя ветвями, которые доходят, как правило, до очередной отметки в 1000 поколений с образованием двух новых видов. При этом у видов A и I дихотомия прерывалась в 52–72% случаев за счет отмирания одной из дивергирующих ветвей, которая располагалась между доминантными процветающими ветвями.

На диаграмме показано, что первый тип разновидностей на протяжении 10000 поколений 10 раз чередуется со вторым типом разновидностей. Наблюдается поочередная смена этих двух основных типов изменчивости. Первый тип разновидностей не дает начало новым видам, но, видимо, способствует расширению ареала и процветанию вида и тем самым подготавливает вид для дивергенции. В первом типе разновидностей четко просматриваются экотипы (Синская, 1948; Дзюбенко и др., 2007), а во втором типе – подвиды. Чередование

вание же этих двух типов изменчивости (экотипов и подвидов) согласуется с законом А.Н. Северцова (1967) о чередовании главных направлений эволюционного процесса на высших таксономических уровнях у животных – идиоадаптаций и ароморфозов. А.Н. Северцов и Б.С. Матвеев (1967) неоднократно подчеркивали, что правило смены главных направлений эволюционного процесса должно проявляться и на более низких таксономических уровнях, таких как вид, род, семейство. Н.Н. Воронцов (2004) рассмотрел действие закона Северцова и на молекулярном уровне. По А.Л. Тахтаджян (1951) и А.И. Толмачеву (1951) у растений просматриваются также два главных направления прогрессивного развития – идиоадаптации, то же аллогенез и ароморфозы, то же арогенез (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Ч. Дарвин (1939) считал, что необязательно рассматривать итоги дивергенции за принятый им период 10 000 поколений. Это может быть и больший промежуток времени. На основе диаграммы дивергенции Дарвина нами составлена более понятная диаграмма (рисунок) за промежуток времени в 1,8 млн лет четвертичного периода (600 000 поколений) для многолетних растений, которые плодоносят с третьего года жизни ($600\ 000 \text{ репродуктивных поколений} \times 3 \text{ года} / \text{поколение} = 1\ 800\ 000 \text{ лет}$).

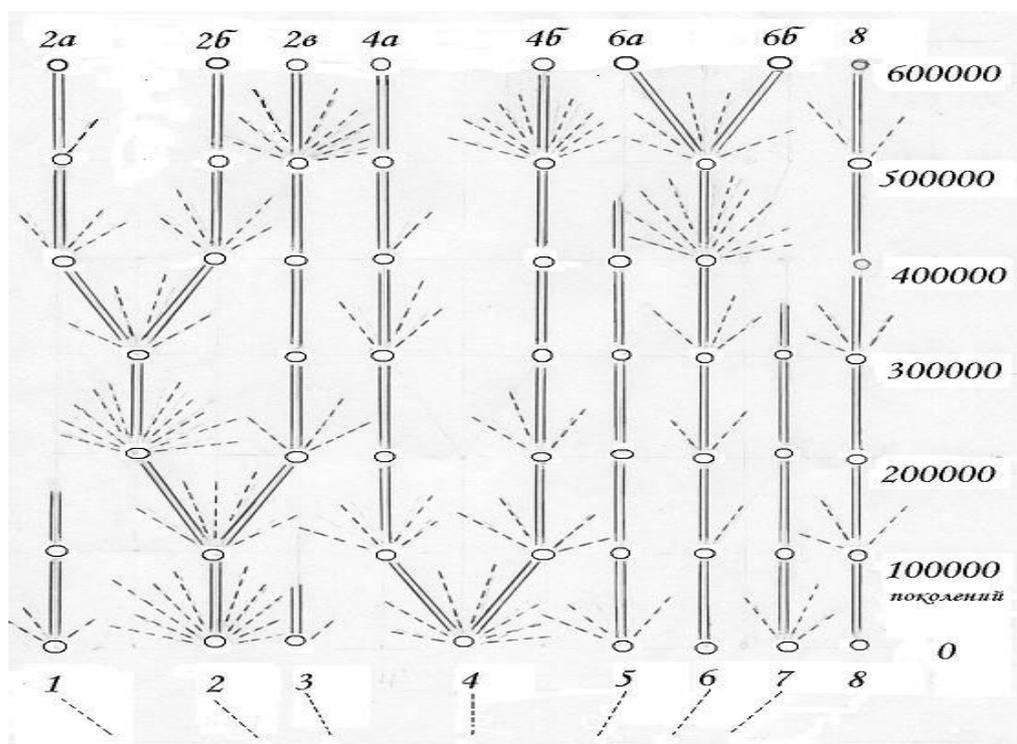


Диаграмма дивергентного развития видов рода «n» в четвертичный период за 600 000 поколений в соответствии с воззрениями Ч. Дарвина (1939) на дивергенцию, в нашем варианте, плодоношение с 3-го года жизни:

1–8 – виды рода «n» в стартовом состоянии 1,8 млн лет назад; ○ – виды рода «n» и их потомки через каждые 100 000 поколений; 2а, 2б, 2в, 4а, 4б, 6а, 6б, 8 – новый состав рода «n» через 600 000 поколений или 1,8 млн лет назад ($600\ 000 \text{ поколений} \times 3 \text{ г.} / \text{поколение}$); пунктирные тонкие веточки – экотипы и группы экотипов (идеоадаптации); дихотомические разветвления – образование двух новых видов через подвиды, т. е. сама дивергенция по Ч. Дарвину (ароморфозы)

В секции или виде «n» 1,8 млн лет назад стартовали 8 видов (1–8). Итоги дивергенции рассматриваются через каждые 100 000 поколений. Вид 1-й закончил свое развитие и вымер не дойдя до второй отметки 200 000 поколений. Вид 2-й с многочисленными разновидностями (экотипами) подготовил базу для дивергенции и на первой отметке 100 000 поколений дивергировал, т. е. из шести разновидностей две оказались наиболее благоприятными для вида. Они сначала преобразовались в два подвида, и на второй отметке – в два новых вида: один из них с 11 разновидностями и другой – с 4. Первый из них на третьей отметке снова дивергировал через подвиды и преобразовался на четвертой отметке в два новых ближайших вида, близкородственных к исходному виду. Вскоре оба вида (2а и 2б) финишировали на шестой отметке через 600 000 поколений. Вернемся ко второй дихотомической ветви 2-го вида на второй отметке, где мы оставили его с четырьмя разновидностями. Далее он равномерно развивался, успешно дошел до шестой отметки и образовал новый вид 2в. На предпоследней отметке 500 000 поколений он произвел девять разновидностей и надо полагать, что в ближайшем будущем геологическом времени, видимо, будет дивергировать. Таким образом, вид 2-й финишировал в виде трех новых видов (2а, 2б, 2в), которые могут

быть объединены в новый самостоятельный ряд (серию), а, может быть даже в новую секцию. Вид 3-й с двумя разновидностями не дошел до первой отметки и вымер. Вид 4-й сразу дивергировал на два вида, которые, не делясь, с небольшим количеством разновидностей, мало изменяясь, дошли до финиша в виде двух новых близкородственных видов (4а, 4б). Вид 5-й стартовал с четырьмя разновидностями, сразу потерял их и, не доходя пятой отметки, вымер. Вид 6-й постепенно набирал изменчивость, на четвертой отметке внезапно у него появилось много разновидностей, и уже на пятой отметке он преобразовался через подвиды в два новых близкородственных вида (6а, 6б). Вид 7-й вымер, не доходя до четвертой отметки. Вид 8-й мало изменчив, ни разу не дивергировал и достиг финиша, почти не меняясь (вид 8-й).

Л.Н. Гумилев (1989) в результате обобщения материалов о развития этносов мира за три тысячи лет, пришел к заключению, что новые близкородственные народы (этносы), по Семенову-Тянь-Шанскому (1910) – национальности, возникают довольно быстро, всего за 300 лет, т. е. за 15 репродуктивных поколений (300 лет: 20 лет/поколение = 15 поколений), достигают апогея в своем развитии через 600 лет после зарождения и еще через 600 лет завершают развитие, проходя весь цикл в среднем за 1200 лет, или за 60 поколений (1200 : 20 = 60). Пока, за неимением других данных, мы можем ориентировочно принять срок жизни экотипа в среднем в пределах 1200 лет.

Таким образом, из диаграммы и выше приведенных данных видно, что экотип и подвид совершенно разные внутривидовые соподчиненные категории, различающиеся по продолжительности жизни, способам образования, устойчивости к факторам среды, роли в эволюционном процессе и по другим свойствам (Майр и др., 1956; Иванов и др., 1986; Дзюбенко и др., 2007; Сосков, 2007). Свойства подвидов связаны с законом дивергенции Дарвина, а свойства экотипов – с законом А.Н. Северцова.

Выводы

1. В диаграмме дивергенции Ч. Дарвина представлены два типа разновидностей. Многочисленные, коротко живущие разновидности, не дающие начало новым видам, являются экотипами или группами экотипов (экологические расы), а дихотомически ветвящиеся, длительно живущие, дающие начало новым видам, являются подвидами (географические расы).

2. Закон дивергенции Ч. Дарвина проявляется не на всех таксономических уровнях, как это рассматривает А.П. Хохряков, а только на главных, какими являются изученные нами материалы на уровнях подвида и вида.

3. В диаграмме дивергенции видов Ч. Дарвина четко просматриваются два закона – закон дивергенции Дарвина и закон А.Н. Северцова о чередовании главных направлений эволюции – идеоадаптации (аллогенез) и ароморфозы (арогенез).

Литература

- Воронцов Н.Н. Эволюция, видообразование, система органического мира. Избр. тр. М., 2004. 365 с.
- Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. Л., 1989. 496 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь. М.; Л., 1939. 831 с.
- Дзюбенко Н.И., Сосков Ю.Д., Хусаинов С.Х. Экотипы вида *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Средней Азии, Казахстана и Монголии // Генетические ресурсы культурных растений в 21 веке: Тез. докл. 2-й Вавиловской конф. СПб., 2007. С. 21–23.
- Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. М., 1978. 259 с.
- Иванов А.И., Сосков Ю.Д., Бухтеева А.В. Ресурсы многолетних кормовых растений Казахстана: Справочное пособие. Алма-Ата, 1986. 220 с.
- Кузаев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М., 2006. 568 с.
- Майр Э., Линсли Г., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., 1956. 352 с.
- Матвеев Б.С. Значение воззрений А.Н. Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии // А.Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса. М., 1967. С. 140–172.
- Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса: Морфологическая теория эволюции. Изд. 3-е. М., 1967. 202 с.
- Семенов-Тянь-Шанский А. Таксономические границы вида и его подразделений // Зап. СПб. Академии наук. Сер. 8. 1910. Т. 25. № 1. С. 1–29.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л., 1948. 526 с.
- Сосков Ю.Д. К систематике родов *Rhaponticum* Adans. и *Leuzea* DC. // Ботан. материалы Гербария БИН АН СССР. 1959. Т. 19. С. 396–407.
- Сосков Ю.Д. Род Рапонтикум – *Rhaponticum* Adans. // Флора СССР. 1963. Т. 28. С. 308–322.
- Сосков Ю.Д. Род *Calligonum* L. – Жузгун (систематика, география, эволюция): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1989. 34 с.
- Сосков Ю.Д. Методы разграничения видов, подвидов и экотипов при разработке систематики рода *Calligonum* L. // Генетические ресурсы культурных растений в 21 веке: Тез. докл. 2-й Вавиловской междунар. конф. СПб., 2007. С. 196–198.
- Сосков Ю.Д., Байрамов С.С. Подвиды пажитника сеного // Научно-техн. бюлл. ВИР. 1990. Вып. 198. С. 23–26.
- Сосков Ю.Д., Синяков А.А. Подвиды кострца безостого // Научно-техн. бюлл. ВИР. 1990. Вып. 198. С. 10–13.
- Тахтаджян А.Л. Пути приспособительной эволюции растений // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 3. С. 231–237.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 302 с.

Толмачев А.И. О приложении учения А.Н. Северцова об ароморфозе к исследованию филогении растений // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 3. С. 225–230.

Хохряков А.И. Система двудольных на основе закона дивергенции // Бюл. Моск. общества испытателей природы. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 5. С. 87–103.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Henning W. Grundzuge einer Theorie der Phyloginet. Systematic. Berlin, 1950. 370 s.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РОДА *PULSATILA* (MILL.) (*RANUNCULACEAE*) УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Сушенцов О.Е.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

В настоящее время все больше внимания уделяется проблемам сохранения и восстановления биологического разнообразия, в то же время информация о разнообразии и структуре популяций многих видов отсутствует или недостаточна. В связи с этим нами была изучена изменчивость и структура популяций рода *Pulsatilla* в Уральском регионе. Специальных работ по уральским популяциям прострелов до сих пор не проводилось, и различные авторы приводили для региона от 2 до 4 видов. Кроме того, для секции *Patentes* Aichele et Schweg., к которой относится большинство приписываемых Уральскому региону видов прострелов, до настоящего времени не решен вопрос с таксономией. Подавляющее большинство авторов разделяют секцию на 5–7 видов, однако ряд авторов отвергает разделение секции на виды и воспринимает секцию *Patentes* как единый полиморфный вид *P. patens* s.l.

Для решения вопроса о видовом составе прострелов на Урале и сбора сведений о правомерности разделения секции *Patentes* на виды нами была изучена изменчивость шести признаков, имеющих систематическое значение: окраска цветка, число зубцов на листе, ширина конечной дольки листа, наличие черешочков центральной доли, наличие черешочков боковых долей и форма листа. Форма листа определялась как отношение периметра эквивалентного по площади круга к периметру листа и характеризует степень расчлененности листа.

В ходе проведения исследований нами были обнаружены только два вида прострелов: *P. patens* (L.) Mill. s.str. и *P. uralensis* (Zamels) Tzvel. Кроме популяций этих двух видов были обнаружены популяции, переходные между ними (рис. 1), которые нельзя было идентифицировать с каким-либо видом. Переходные популяции располагались полосой по границе между «чистыми» видами примерно по линии Каргалы – Магнитогорск – Сатка (рис. 2).

Между видами наблюдались значимые различия по признакам: окраска цветка, число зубцов на листе, фактор формы листа, ширина конечной дольки листа, в то же время диапазоны значений признаков у разных видов значительно перекрывались. Переходные популяции по отдельным признакам не отличаются от *P. patens*, и значимо отличаются от *P. uralensis* (табл.).

Значения признаков различных видов прострелов

Характеристика	<i>P. patens</i>	Переходные популяции	<i>P. uralensis</i>
Окраска цветка			
	синяя	синяя, желтая, белая, розовая	желтая
Число зубцов на листе			
Среднее	22,4±0,29	23,8 ± 0,42	33,4 ± 0,73
Доверительный интервал	21,8–23,0	22,9–24,6	31,9–34,8
Медиана	21,3	23,0	31,6
Пределы	13,5–43,5	14,0–39,5	15,5–64,7
Квартили	18,4–25,0	20,0–26,7	27,8–39,0
Ширина конечной дольки листа			
Среднее	0,36 ± 0,005	0,37 ± 0,007	0,28 ± 0,007
Доверительный интервал	0,35–0,37	0,35–0,38	0,27–0,29
Медиана	0,36	0,36	0,28
Пределы	0,17–0,82	0,18–0,73	0,14–0,57
Квартили	0,30–0,42	0,31–0,42	0,22–0,33
Форма листа			
Среднее	0,20 ± 0,001	0,19 ± 0,002	0,16 ± 0,002
Доверительный интервал	0,19–0,20	0,18–0,20	0,16–0,17
Медиана	0,20	0,19	0,16
Пределы	0,13–0,28	0,13–0,31	0,10–0,25
Квартили	0,18–0,21	0,17–0,20	0,14–0,18
Кол-во растений с черешочком центральной доли			
	8–77%	4–83%	23–100%
Кол-во растений с черешочками боковых долей			
	0–40%	0–50%	5–85%
Объем выборки	332	147	140

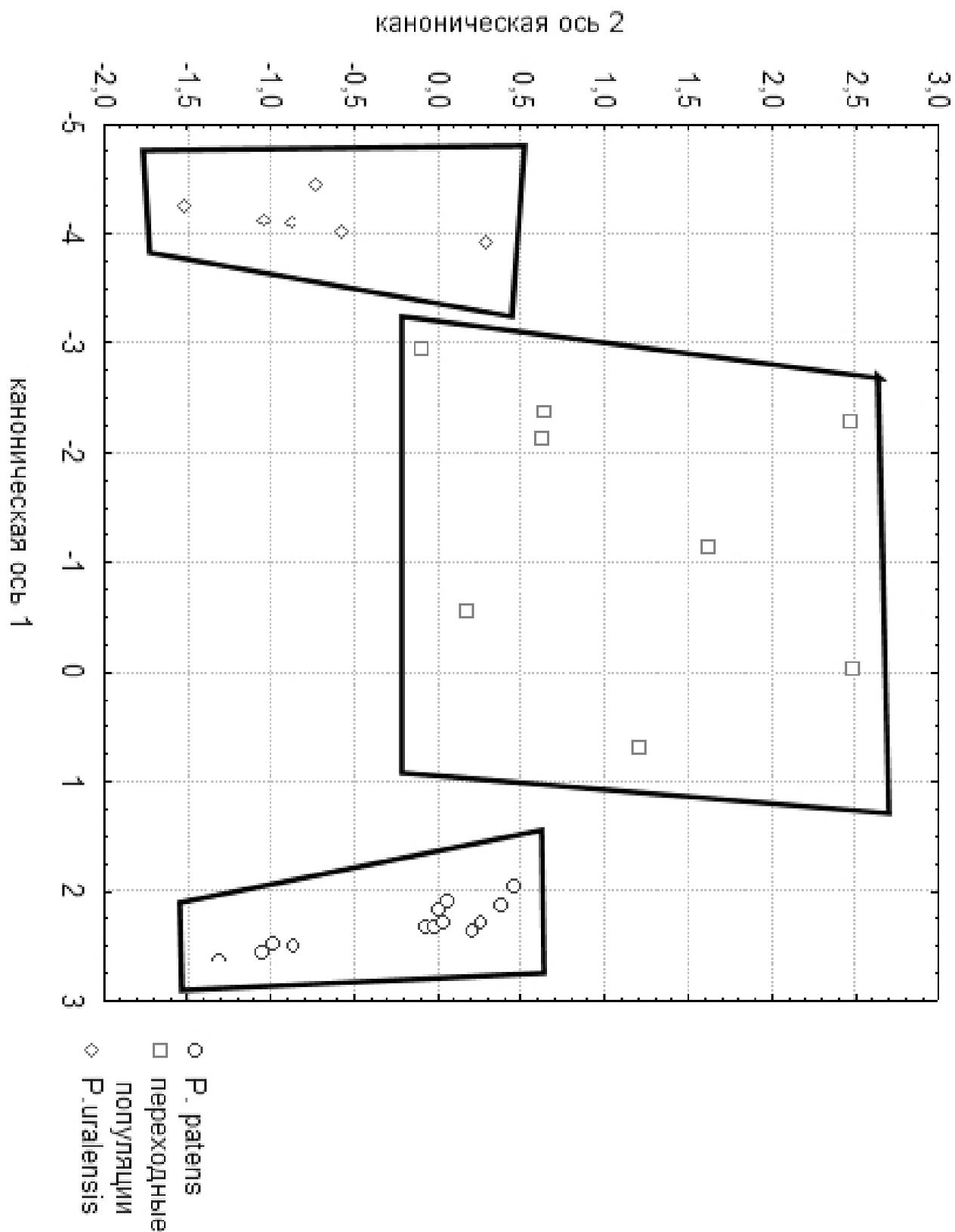


Рис. 1. Положение центров популяций в пространстве канонических осей

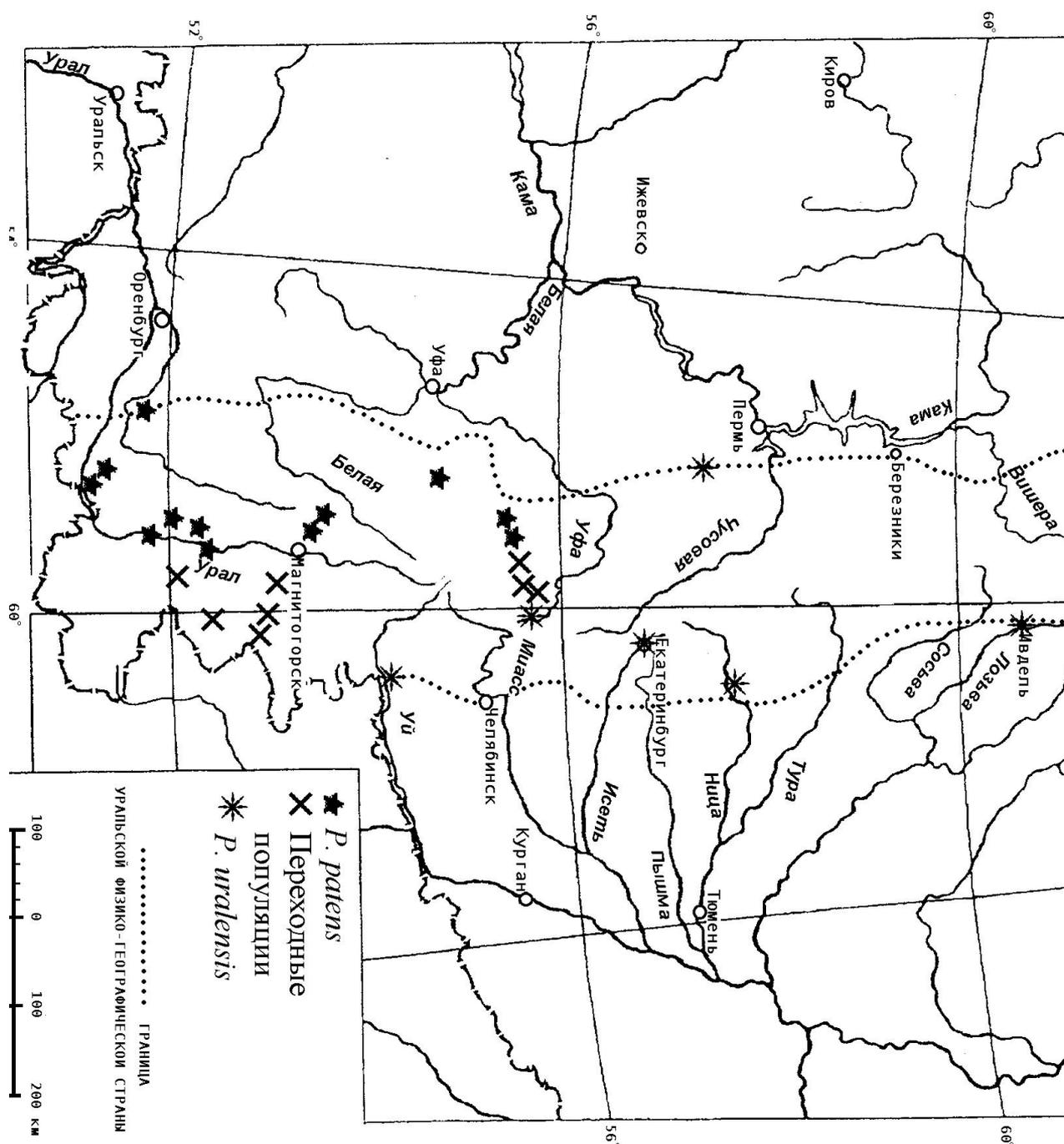


Рис. 2. Расположение популяций различных видов

Кроме того, было обнаружено, что популяции каждого вида неоднородны и распадаются на группы популяций.

Так *P. patens* содержит три группы популяций: южная, располагающаяся в южной части Южного Урала на территории Оренбургской области, отличающаяся более узкой долей листа; восточная, располагающаяся на восточном макросклоне центральной части Южного Урала в Челябинской области и восточной части республики Башкортостан; и северо-западная, произрастающая на западном макросклоне северной части Южного Урала на территории республики Башкортостан и в западных частях Челябинской области и отличающаяся более высоким числом зубцов на листе.

Переходные популяции разделяются на две группы популяций: южная, произрастающая в центральной части Южного Урала на территории Челябинской области, и северная, произрастающая в северной части

Южного Урала на границе Челябинской области и республики Башкортостан. Значимые различия между группами популяций наблюдаются для всех форм по окраске цветка.

P. uralensis также разделяется на две группы популяций, значимо различающиеся по признакам ширины конечной дольки и форма листа, однако в связи с меньшим числом исследованных популяций определить распространение каждой из групп популяций не удалось.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ проект № 07-04-96102-р_урал_а.

ВКЛАД В ИЗУЧЕНИЕ ОРХИДНЫХ ЛАОСА, КАМБОДЖИ И ВЬЕТНАМА: РОД *ACAMPE* LINDL. (ORCHIDACEAE JUSS.)

Телепова-Тексье М.Н.^{1,2}

¹ Санкт-Петербург, Ботанический Институт им. В.Л. Комарова РАН

² Франция, Париж, Национальный Музей Естественной Истории

Род *Acampe* Lindl. (1853) небольшой, к нему относят в настоящее время всего 5 видов, встречающихся в основном на юге Азии: от Индии до Китая. Но один его вид, а именно *Acampe rigida* (Buch.-Ham. ex Sm.) P.F. Hunt. (типовой вид рода), присутствует также в Малазии и в Африке (Мадагаскар). Сначала этот вид был отнесен к роду *Aerides* Loug. и описан как *A. rigida* Buch.-Ham. ex J.E. Smith (1819 г.), но вскоре был перенесен в род *Vanda* Jons.: *Vanda multiflora* Lindl. (1826). Затем довольно долго он назывался *Saccolabium longifolium* Hook. f. (1890), но вновь оказался в роде *Vanda* под именем *Vanda viminea* Guillaumin (1943). В Малазии этот вид был описан как *Acampe longifolia* Holttum (1964), и наконец в 1970 г. он стал называться *Acampe rigida* (Buch.-Ham. ex Sm.) P.F. Hunt. Как следует из этого списка, внешний вид *A. rigida* соответствует целому ряду видов из п/сем. *Vandoideae*. Крупные утолщенные листья *A. rigida* (4–6 × 30–35 см) расположены двурядно, темно-зеленые на внешней поверхности, они сложены пополам у основания, а на верхушке асимметрично двулопастные. Стебель нарастает моноподиально до 1–2 м в длину, а в основании прямостоящего растения образуется поросль, что создает впечатление зарослей или куртин. Растения *A. rigida* – кустарниковидные травы, одревесневающие в основании. Все остальные виды рода не столь крупные растения, они не превышают 20–30 см в длину. *A. altissima*, *A. praemorsa* и *A. ochracea* – эпифиты, которые обитают на боковых ветвях невысоких деревьев в горах, иногда около воды. Листья у них намного меньше (2–2,5 × 10–15 см). В пазухе листа поочередно формируются либо зеленые, воздушные корни, либо соцветия. Соцветия расположены вертикально, цветы собраны в простую или ветвящуюся головковидную кисть (либо щиток). Окраска цветков желто-зеленая, с пурпурными полосами и пятнами нерегулярной формы, за исключением белоснежной губы. Лепестки жесткие, слегка вогнутые, овальные с заострением на верхушке, а губа, наоборот, слегка выгнута и торчит как язычок. Цветок у всех видов рода без ресупинации. Это и отличает, в первую очередь, *Acampe* от родов *Aerides* и *Vanda*. Кроме того, цветок *Acampe* имеет в основании эпихилия губы (у входа в шпорец) поперечный мясистый валик или отчетливый бугорок, что, правда, характерно и для рода *Smitinandia* Holttum (1969). Наиболее четким морфологическим критерием рода надо полагать наличие опушения внутри шпорца. Именно по этому признаку виды неоднородны. Других морфологических критериев рода *Acampe* до сих пор не было предложено. Так же как пока никем не была предпринята попытка ревизии рода *Acampe*, хотя присутствие отчетливых различий у собранных образцов позволило нам описать новый вид *Acampe altissima* Telepova, встречающийся в горах Лаоса и Камбоджи (Telepova-Texier, 2008).

После экспедиции 2003 г. в Камбоджу мы проводили ревизию гербарных экземпляров орхидных *Vandoideae* для флоры Лаоса, Камбоджи и Вьетнама (LE, MPU, P). У изученных нами образцов *A. rigida* мы обнаружили гетерогенность в структуре и длине их соцветий в зависимости от места произрастания: 5 см дл. (Азия, Индокитай) и 20–25 см дл. (Малазия, Мадагаскар). Однако у этих двух различных по географии рас необходимо провести еще дополнительное сравнение морфологии цветка.

Другой вид рода, *A. praemorsa* (Roxb.) Blatt. & McCann (1932), в гербарных коллекциях очень часто встречался под названием *Saccolabium papillosum* Lindl. (Gagnepain, Guillaumin, 1934) или *Acampe papillosa* (Lindl.) Lindl. (Seidenfaden, 1992; Averianov, Averianova, 2003; Telepova-Texier, 2005). Надо отметить, что образцы оказались необычно разрозненными, часто на гербарном листе присутствуют либо цветы, либо плоды. Поэтому наряду с изучением гербарного материала мы проводили в течение четырех лет наблюдение за цветущими экземплярами *Acampe* в оранжереях (Национальный Музей Естественной Истории и Ботанический сад Сената г. Парижа). Проведенное с помощью сканирующей электронной микроскопии сравнение результатов обследования показало эффективность такого подхода. Мы предложили ряд микроморфологических признаков (папиллы и волоски губы; форма и размер пыльника и локализация устьиц на поверхности оперкулума; структура поллинии), которые позволили дополнить оригинальные диагнозы *A. praemorsa* и *A. rigida*. Пыльник *Acampe* сердцевидный; оперкулум относительно плоский, с треугольным килем; устьица оперкулума расположены в основ-

ном вдоль ср. жилки на его дорзальной стороне (это сближает его со структурой типичной листовой пластинки). Однако число устьиц и их локализация меняются в зависимости от вида. Наличие подобных постоянно открытых устьиц на оперкулуме было нами впервые отмечено у видов рода *Aerides* (Telepova, 2007). Колонка цветка *Acampe* высокая, а ростеллум вытянут и нависает над широкоовальным рыльцем. Пыльник, содержащий под оперкулулом поллиний с двумя парами поллиний на апикальном конце тегулы, раскрывается щелью в своей базальной части. Здесь-то и находится на конце ростеллума висцидий. У *Acampe* каждый из 4-х поллиний прикрепляется своей короткой каудиколой к тегуле, которая в два раза длиннее и в четыре раза уже диаметра поллиний, а висцидий имеет форму эллипса. Таким образом, весь этот ансамбль структур формирует морфологию поллиния, специализированного комплекса, который позволяет опылителям успешно переносить пыльцу с одного цветка на другой, и избежать самоопыления. Опылители *Acampe* не известны, а структура пыльника и поллиния в деталях различна у каждого из видов (Telepova-Texier, 2008). Мы предложили использовать их микроморфологические признаки для систематических целей, и ряд из них включили в ключ для определения видов рода *Acampe* Lindl. Очень жаль, что у нас отсутствовал материал для сравнения плодов у всех изученных видов. Очевидно, что количество ребер, обычно равное 6, не варьирует, но длина и ширина коробочки отличается, так же как и расположение плодоножек на зрелом побеге.

Ключ для определения видов рода *Acampe* Lindl.

1. Листья 4–6 см шир.; цветок крупный (2 x 3 см); губа короче др. листочков околоцветника, шпорец очень короткий и открытый, на его внутренней поверхности видны длинные волоски; поверхность эпихилия шероховатая благодаря микроскопическим волоскам *A. rigida*
 - 1+ Листья 2–2,5 см шир.; диаметр цветка равен или меньше 1,5 см 2
 2. Длина соцветия (2–6 см) намного короче длины листа (12–17 см) 3
 - 2+ Длина ветвистого соцветия (10–13 см) почти равна длине листа 4
 3. Соцветие щиток из 8–12 цветков; вся поверхность эпихилия губы с папиллами; волоски внутри шпорца разной длины; оперкулум чашевидный, устьица расположены только вдоль центральной жилки *A. praemorsa*
 - 3+ Соцветие короткая кисть из 5–6 цветков; на эпихилии губы папиллы лишь в центре; все волоски внутри шпорца одинаковые; оперкулум уплощенный, с двойным бортом по краю которого расположены устьица *A. altissima*
 4. Соцветие с редкими ветвлениями; цветок около 1,2 x 1,5 см *A. ochracea*
 - 4+ Многочисленные белые цветки мелкие (около 0,5 x 0,7 см); срединный листочек околоцветника почти не развит (1 мм дл.), зато прицветники почти 1 см дл.; внутри цилиндрического шпорца редкие волоски *A. bidupense*.

Автор благодарит Гербарий и Общество друзей Национального Музея Естественной Истории г. Парижа за частичное финансирование расходов экспедиции 2003 г. в Камбоджу.

Литература

- Averianov L.V., Averianova A.L. Updated checklist of the orchids of Vietnam. 2003. Hanoi, 102 p.
- Gagnepain F., Guillaumin A. *Orchidaceae et Apostasiaceae*. 1934. In: Lecomte M. H., Humbert H. (eds.), Flore Generale de l'Indochine. Vol. 6. Paris.
- Seidenfaden G. The orchid of Indochina. 1992. *Opera Botanica*. N114. 502 p.
- Telepova-Texier M. Evolution of pollinaria structure in Cambodian orchids. 2005. *18th World Orchid Conference*, Dijon-France, Naturalia, 485–487.
- Telepova M. Anther structure of *Aerides* (*Orchidaceae*). 2007. Вестн. ТвГУ, сер. Биология и Экология. N 8 (36): 153–155.
- Telepova-Texier M. Contribution à l'étude des *Orchidaceae* du Laos et du Cambodge: une nouvelle espece dans le genre *Acampe* Lindl. 2008. *Adansonia*, 30 (в печати).

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА АМУРСКИХ ВИДОВ РОДА *GERANIUM* (*GERANIACEAE*)

Цыренова Д.Ю.

Хабаровск, ГОУ ВПО «Дальневосточный государственный гуманитарный университет»

В результате многолетнего изучения систематики и географического распространения гераней (*Geranium* L.) бассейна Амура (включая его российскую, китайскую и монгольскую части) установлен видовой состав и уточнено положение видов в системе рода. Выявлен 21 вид; они рассматриваются нами в 8 секциях и 2 подсекциях. Все виды – из типового подрода. Два других подрода – *Erodioideae* (Picard) Yeo и *Robertium* (Picard) Rouy – в бассейн Амура не проникают. Представляем систему амурских представителей *Geranium*.

Gen. *Geranium* L., 1753, Sp. Pl.: 676; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 306.

Subgen. *Geranium*.

Sect. 1. *Geranium*.

1. *G. krylovii* Tzvel., 1993 – *G. sylvaticum* L. var. *albiflorum* Kryl., 1881

2. *G. pseudosibiricum* J. Mayer, 1786

Sect. 2. *Eriantha* Novosselova

Subsect. 1. *Beringica* Tzyren., 2006

3. *G. erianthum* DC., 1824

4. *G. orientale* (Maxim.) Freyn, 1902 – *G. eriostemon* Fisch. var. *orientale* Maxim., 1880

5. *G. elatum* (Maxim.) Knuth, 1912 – *G. erianthum* DC. var. *elatum* Maxim., 1859

Subsect. 2. *Nemoralea* Tzyren., 2006

6. *G. eriostemon* Fisch. ex DC., 1824

Sect. 3. *Recurvata* (Knuth) Novosselova, 1999

– *Geranium* L. sect. *Sylvatica* Knuth subsect. *Recurvata* Knuth, 1912

7. *G. pratense* L., 1753

8. *G. transbaicalicum* Serg., 1934

Sect. 4. *Palustria* Knuth,

1912, quoad subsect. *Eupalustria*, excl. subsect. *Collina*.

9. *G. wlassowianum* Fisch. ex Link, 1822

10. *G. maximowiczii* Regel et Maack, 1861 – *G. wlassowianum* f. *setosopilosa* Maxim., 1859

11. *G. koreanum* Kom., 1901

Sect. 5. *Sobolifera* Novosselova, 1999

12. *G. soboliferum* Kom., 1901

13. *G. sieboldii* Maxim., 1880 – *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *grandiflorum* Regel, 1861 – *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *striatum* Regel, 1861, p.p.

Sect. 6. *Dahurica* Tzyren., 2006

14. *G. dahuricum* DC., 1824 – *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *striatum* Regel, 1861, p.p.

15. *G. paishanense* Y. L. Chang, 1977 – *G. dahuricum* DC. var. *paishanense* (Y. L. Chang) C. C. Huang & L. R. Xu, 1998

16. *G. ussuriense* Tzyren., 2006 – *G. pseudosibiricum* J. Mayer var. *striatum* Regel, 1861, p.p.

17. *G. probatovae* Tzyren., 2007

18. *G. pissjaukovaе* Tzyren., 2007

Sect. 7. *Sibirica* Knuth, 1912

19. *G. sibiricum* L., 1753

20. *G. amurense* Tzyren., 2006

Sect. 8. *Orientalia* (Tzyren.) Novosselova, 1999

– *Geranium* sect. *Striata* Knuth subsect. *Orientalia* Tzyren., 1985

21. *G. wilfordii* Maxim., 1880 Филогения амурских гераней нами трактуется на основании сравнительного анатомо-морфологического и кариологического исследования, также анализа эколого-ценотического и географического распространения видов. Исследования показали, что герани бассейна Амура представляют собой естественную монофилетическую группу рода. Они все – полурозеточные кистекорневые поликарпики, имеют одинаковое строение и способ растрескивания плода (мерикарпии своими загнутыми верху длинными остями в виде канделябров висят в верхней части колонки плода; семена удерживаются в них от преждевременного рассеивания щетинистыми волосками). Кроме того, результаты нашей совместной обработки полученных данных по числам хромосом (Пробатова и др., 2006), а также известные ранее данные показали, что большинство видов гераней бассейна Амура тетраплоиды (4x), лишь у *G. wlassowianum* 2 уровня плоидности (4x и 8x).

Мы обозначили три филетические линии амурских гераней с отчетливо выраженными комплексами адаптивных морфологических и анатомических признаков (табл.).

Нам представляется, что таксоны, принадлежащие к одной линии, эволюционируют, по всей вероятности, с одинаковой скоростью и находятся на одинаковом уровне эволюционного развития, образуя как бы горизонтальный пласт на филогенетическом древе рода. Таких горизонтальных пластов на древе амурских гераней соответственно три, последовательно ответвляющихся. Виды из секций *Eriantha*, *Geranium* и *Recurvata* имеют наиболее раннюю историю на территории бассейна Амура. Из типовой секции здесь распространены два вида южно-сибирского происхождения – *G. krylovii* и *G. pseudosibiricum*. Евро-сибирский вид *G. pratense* и южно-сибирский *G. transbaicalicum* из секции *Recurvata* доходят с запада до лесостепных районов бассейна. Третья секция из этого родства – секция *Eriantha* – является самобытной восточноазиатской. В ней мы выделяем два звена (Цыренова, 2006). Одно из них – подсекция *Beringica* (*G. erianthum*, *G. elatum*, *G. orientale*) –

связано с растительностью Бореальной флористической области; второе из них – подсекция *Nemoralia* (*G. eriostemon*) – с Восточноазиатской флористической областью. Виды берингской подсекции более микро-термны и приурочены к зоне таежных лесов бассейна Амура. За пределами бассейна Амура два вида берингской подсекции – *G. erianthum* и *G. orientale* – распространены в Якутии и в северном Забайкалье. Лишь один из видов – *G. elatum* – строго приурочен к территории Нижнего Амура. Единственный представитель неморальной подсекции – *G. eriostemon* – отличается значительной макротермностью и не распространяется выше южной границы залегания многолетнемерзлотных почв по долине реки Амур. Вид приурочен к неморальным формациям бассейна.

I	Виды	Секция	Морфологические признаки	Анатомические признаки			
	<i>G. erianthum</i> <i>G. eriostemon</i> <i>G. orientale</i> <i>G. elatum</i>	<i>Eriantha</i>	Многолетние травы, очередные стеблевые листья, крупные цветки, верхушечные соцветия (плейохазий и дихазий), цветоносы всегда двухцветковые	Пучки черешка соединены сплошным однородным кольцом склеренхимы; в междоузлиях стебля имеется один круг пучков; узлы трехлакунные трехпучковые с медленным образованием сложных пучков в стеле; в околоплоднике под пучком имеются хорошо развитые волокна (3–4 ряда).			
	<i>G. krylovii</i> <i>G. pseudosibiricum</i>	<i>Geranium</i>					
	<i>G. pratense</i> <i>G. transbaicalicum</i>	<i>Recurvata</i>					
	II	<i>G. wlassowianum</i> G. <i>maximowiczii</i>			<i>Palustria</i>	Многолетние травы, супротивные листья, крупные цветки, пазушные одиночные соцветия (монохазий), цветоносы всегда двухцветковые	Пучки черешка соединены неоднородным кольцом склеренхимы, в междоузлиях стебля имеется два круга пучков, узлы четырехлакунные шестипучковые с общими лакунами для боковых пучков от двух супротивных листьев и с быстрым образованием сложных пучков в стеле, в околоплоднике волокна под пучком менее развиты (2–3 ряда).
		<i>G. soboliferum</i> <i>G. sieboldii</i>			<i>Sobolifera</i>		
<i>G. dahuricum</i>		<i>Dahurica</i>					
III	<i>G. sibiricum</i>	<i>Sibirica</i>	Малолетние травы, супротивные листья, мелкие цветки, пазушные одиночные соцветия (монохазий), цветоносы одно-двухцветковые	пучки черешка разобщенные, в междоузлиях стебля имеется два круга пучков, узлы четырехлакунные шестипучковые с общими лакунами для боковых пучков от двух супротивных листьев и с быстрым образованием сложных пучков в стеле, в околоплоднике под пучками нет волокон.			

Виды из секций *Palustria*, *Sobolifera* и *Dahurica* в бассейне Амура – более поздние образования, чем вышеназванные таксоны. В пределах древнесредиземноморской секции *Palustria* ее восточноазиатские представители – *G. wlassowianum*, *G. maximowiczii* по морфологии и ареалу достаточно разобщены от западных представителей. Родственные связи между восточными притихоокеанскими и западными приатлантическими видами данной секции можно провести, вероятно, через общего голарктического предка. Две другие секции – секция *Sobolifera* (*G. soboliferum*, *G. sieboldii*) и секция *Dahurica* (*G. dahuricum*, *G. ussuriense*, *G. probatovae*, *G. pissjaukovaе*, *G. paishanense*) – специфичны для бассейна Амура (Новоселова, 1999; Цыренова, 2006). У гераней этого морфологического типа наблюдается удлинение надземного побега с многократно повторяющимися метамерами из супротивных листьев с одним пазушным цветоносом. Грандизация жизненной формы видов, по-видимому, произошла в связи с произрастанием в составе высокотравья так называемых восточноазиатских прерий бассейна Амура. Герани данного структурного типа теплолюбивы. Предпочитают либо зональные лесостепные группировки, либо азональные лугово-разнотравные и травяно-болотные сообщества в пределах зоны хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.

Наконец, виды из секций *Sibirica* (*G. sibiricum*, *G. amurense*) и *Orientalia* (*G. wilfordii*). Главная черта их – это произрастание в нарушенных антропогенных экотопах. Они сходны с геранями интразональных и лесостепных формаций по морфологии, однако отличаются мелкими цветками и слабой склерификацией тканей, а также укорочением жизненного цикла монокарпических побегов. Мелкоцветковость и малолетность гераней, по нашему мнению, высокоспециализированные признаки в роде. Обширный евразийский ареал имеет *G. sibiricum*. В процессе изучения гербарного материала по этому виду, у нас сложилось мнение о неоднородности вида в разных частях (дальневосточной, сибирской и европейской) своего ареала. Дальневосточную расу мы описали в качестве нового вида – *G. amurense* (Цыренова, 2006). Маньчжурско-корее-японский вид *G. wilfordii* приурочен к долинным

широколиственным леса южной части Уссурийского флористического района ДВР. Северная и северо-западная границы ареала вида лежат по долине реки Амур. Вид так же, как и мелкоцветковые герани, проявляет апофитные тенденции.

Литература

Новоселова М.С. Семейство *Geraniaceae* во флоре российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 127–136.

Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Шатохина А.В. и др. Числа хромосом для видов флоры Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 5. С. 785–804.

Цыренова Д.Ю. Сем. Гераневые – *Geraniaceae* // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8 (1985–1996 гг.). Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 187–190.

Цыренова Д.Ю. Новый вид рода *Geranium* (*Geraniaceae*) с территории бассейна Амура // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 108–110.

ВОЗМОЖНАЯ ОБЩАЯ КОНЦЕПЦИЯ МАКРОЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ПО ДАННЫМ СОВРЕМЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

Чупов В.С.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

В течение ряда лет нами исследовалась морфология, систематика, филогения, а также макромолекулярные процессы в большой группе таксонов однодольных растений. На первых этапах исследования на основе использования максимально возможного количества данных: морфологических, географических, палинологических, эмбриологических и др., дополненных серологическим исследованием, была построена система рассматриваемых таксонов. Анализ уровней эволюционного развития признаков позволил построить схему филогенетических отношений таксонов (Чупов, 1994). Серологические данные, интерпретированные как показания «молекулярных эволюционных часов», дали возможность реконструировать предположительный эволюционный процесс (Чупов, 2001, 2002).

Оказалось, что таксоны рассматриваемых филогенетических линий принадлежат к двум эволюционным типам. Большинство из них относятся к стазисным группам, в которых эволюционные преобразования если и идут, то идут чрезвычайно медленно. Можно думать, что они доносят до нашего времени то, или близкое к тому состояние признаков, которое они получили к моменту своего возникновения. Данные молекулярного исследования этих таксонов хорошо согласуются с результатами морфологических обработок. Другую группу составляют таксоны, названные нами скрытородственными (криптафинными). Они характеризуются весьма своеобразным соотношением морфологических и молекулярных данных. По основной массе признаков фенотипа эти таксоны могут быть отнесены к стазисной группе предков. Однако данные, касающиеся строения макромолекул, будь то серологические материалы, касающиеся строения белков семян или пыльцы, или материалы секвенирования различных участков ДНК, показывают, что эти таксоны могут принадлежать группе потомков, фенотипически совершенно с ними не сходных. Такими криптафинными таксонами явились: роды *Medeola* и *Scoliopus* по отношению к сем. *Liliaceae* s. str., *Camassia* и *Hosta* по отношению к сем. *Agavaceae*, *Hemerocallis* и *Simethis*, по отношению к *Phormiaceae*, *Convallaria* по отношению к сем. *Ruscaceae* (Чупов и др., 2007).

Серологическими данными, касающимися криптафинных таксонов, можно было бы пренебречь, посчитав их «асистематическими». Однако детальный анализ показал присутствие в строении криптафинных таксонов некоторых черт, которые можно было рассматривать как начальные стадии эволюционных преобразований, приводящих впоследствии к становлению фенотипа групп потомков. Так в роде *Hosta* присутствует специфический 60-хромосомный бимодальный карิโอтип, свойственный всему семейству *Agavaceae*. Род *Simethis* характеризуется трихотомсулькатной пыльцой, а род *Hemerocallis* – ветвистыми септальными нектарниками – оба признака присутствуют у представителей семейства *Phormiaceae* и т. д. В дальнейшем оказалось, что выводы о генетической близости несходных внешне таксонов подтверждаются результатами секвенирования различных участков ядерной и пластидной ДНК (см. напр. APG, 2003). Поэтому более продуктивным было не отказываться от данных, касающихся криптафинных таксонов, а попытаться построить эволюционную гипотезу, учитывающую их существование.

Согласно этой гипотезе в каждой точке филиации (бифуркации) возникают две филогенетические ветви, не равные по эволюционным потенциям. Одна из этих ветвей оказывается эволюционно стазисной,

другая – эволюционно активной. Эволюционно стазисные ветви формируют более или менее широкие группы морфологически сходных таксонов. Объем их коррелирует с положением на филогенетической ветви. Более древние по данным молекулярных исследований таксоны, обладающие и более примитивным набором признаков, содержат роды с небольшим количеством видов – от единиц до нескольких десятков. Молодые стазисные группы содержат роды, насчитывающие по несколько сотен видов (Чупов, 2004). Это явление не следует связывать исключительно с процессами вымирания, так как возраст тех и других таксонов, отсчитываемый от точки филiaeции, один и тот же.

Между группами стазисных таксонов, связывая их в филогенетическом плане, располагаются моно- или олиготипные криптафинные таксоны. По уровню эволюционной продвинутои, а часто и морфологически эти таксоны сходны со своей предковой группой, но макромолекулярные данные указывают на их отношение к филогенетической ветви потомков, которые ответвляются от нее где-то посередине, или в верхней трети ее длины (Чупов, 2002). Следовательно, основная масса морфологических преобразований, характеризующих таксоны ранга семейства или выше семейственного уровня, происходят за сравнительно короткие промежутки времени, за которые в стазисных группах происходит не более, чем родовая дифференциация.

Подобная модель филогенеза сделала необходимой выделение двух типов филогенетических таксонов. Мы предложили назвать таксоны стазисных ветвей группой *PLATO* (от лат. плоский, широкий, сокращенно – *P*-таксоны). Цепочки криптафинных таксонов эволюционно активных ветвей, связывающие в филогенезе последовательно развивающиеся во времени группы *P*- таксонов, были обозначены как *VIA* (от лат. путь, сокращенно – *V*-таксоны) (Чупов, 2007).

Следующим этапом работы стало изучение мутационного процесса в участке ITS1-5,8S-ITSII rDNA. Оказалось, что в рДНК таксонов в *длинных филогенетических ветвях* покрытосеменных растений, к которым мы относим ветви, содержащие последовательно расположенные *P*- и *V*-таксоны, происходит направленное увеличение содержания остатков цитозина и гуанина, рост количества мутационно и регуляторно активных CpG и CpNpG последовательностей, увеличение общей длины гомонуклеотидных цитозиновых и гуаниновых (CC, CCC, GGGG и т. д.) и динуклеотидных поли-CG треков. При этом изменение нуклеотидного состава не распределено равномерно по таксонам всей филогенетической линии и даже преобладающие направления мутаций в *P*- и *V*-таксонах различны. Для рибосомной ДНК *P*-таксонов характерна медленная потеря цитозина в CpG и CpNpG последовательностях. Возрастание же количества цитозиновых остатков и CpG и CpNpG последовательностей приурочено к криптафинным и пред-криптафинным таксонам и, по всей видимости, связано с включением в работу репликаз, «работающих с ошибками», обычно участвующих в процессах репарации ДНК (Chupov et al., 2006; Чупов и др., 2007).

Позднее аналогичные изменения ДНК рибосомного кластера были обнаружены нами и в других филогенетических линиях однодольных и двудольных растений, а также на зоологическом материале. Правда, у хордовых уже на уровне ланцетника устанавливается достаточно высоко продвинутая структура динуклеотидного состава рассматриваемого участка ДНК, которая вплоть до человека и хищных изменяется гораздо меньше, чем в отрядах насекомых или порядках цветковых растений. Вероятно, это связано с меньшей стойкостью систем жизнеобеспечения высоко организованных животных по отношению к мутационным преобразованиям.

Интересно отметить, что среди всех рассмотренных нами хордовых, резко отличный состав рибосомной ДНК обнаруживается в такой весьма специфической группе, какой является партеногенетическая группа ящериц рода *Darevskia*. А у растений определенная специфичность наблюдается у представителей сем. *Orchidaceae* и, в меньшей степени, в роде *Euphorbia*, также имеющих нестандартную морфологию и физиологию. Все это может говорить о полифункциональности спейсерных участков рДНК, не ограничиваемой только задачей разделения генов разных субъединиц рибосомы.

В свете приведенных фактов общий ход макроэволюционного процесса в длинных филогенетических ветвях у покрытосеменных растений выглядит следующим образом: основная масса таксонов относится к стазисной, как правило, не способной к дальнейшим макроэволюционным преобразованиям группе (есть исключения, напр. сем. *Iridaceae*, Чупов, 2001). Это таксоны *PLATO* – *P*-таксоны. Фенотипы таксонов этой группы достаточно сходны между собой, и установление их систематической принадлежности не вызывает особых затруднений. В мутационном процессе в рибосомной ДНК преобладают замены цитозина на тимин. Процесс этот не высокой интенсивности и не перекрывает в ряду последовательных эволюционных сальтаций общего увеличения количества цитозина и CpG и CpNpG последовательностей. Под влиянием некоторого фактора в редких таксонах, являющихся предками современных криптафинных видов, начинается более энергичный мутационный процесс, сопровождающийся увеличением количества остатков цитозина и гуанина и CpG и CpNpG элементов. Вероятно, это связано с активизацией репликаз, работающих с ошибками. Это не приводит, однако, к значительным эволюционным преобразованиям на морфологическом уровне, и криптафинный таксон по фенотипу обычно относится к группе

предков. На этом этапе молекулярная эволюция носит нейтральный характер. Но в какой-то момент, возможно связанный с активизацией процесса насыщения последовательностей цитозиним и гуанином, который носит формально обратный по отношению к заменам метилированного цитизина на тимин характер, происходят преобразования фенотипа макроэволюционного уровня. На существование потока «обратных» молекулярных мутаций указывает явление обратного развития отдельных морфологических признаков в посткриптаффинных группах, (Чупов, 1995), и более низкое содержание в них CpG и CpNpG элементов по сравнению с самими криптаффинными таксонами. Общий ход макроэволюционного процесса напоминает при этом разрабатываемую, в основном, палеонтологами концепцию прерывистого равновесия. Рассматриваемые в настоящем сообщении факты наполняют эту концепцию «макромолекулярным содержанием» и определяют конкретные точки скачков. Ими являются районы криптаффинных таксонов. Посткриптаффинные таксоны образуют новую группу *P*-таксонов длинной филогенетической линии. Можно полагать, что перестройка нуклеотидного состава рДНК является частью перестройки регуляторных элементов генома.

Легко видеть, что предлагаемая трактовка эволюционного процесса не укладывается в парадигму существующих представлений СТЭ. Во-первых, это касается вопроса о градуальном или скачковом характере эволюции. Рассмотренные выше данные склоняют нас к признанию скачкового характера макроэволюционных преобразований. Не прослеживается нами и единства причин микро- и макроэволюционных преобразований. *P* и *V* таксоны характеризуются разным характером мутационных процессов. Не кажется нам справедливым и представление о ведущей роли адаптиогенеза в макроэволюционных преобразованиях. Во всяком случае, далеко не все виды способны отвечать значительными эволюционными преобразованиями на «тяготы» условий жизни, а те, которые отвечают на первой фазе скачка, вероятно, проходят неадаптивную фазу нейтральной эволюции. Можно думать, что природа отработала отдельные механизмы для сохранения достигнутого уровня развития – им наделена большая часть существующих таксонов, и для реализации потенциалов прогрессивной эволюции – этот вариант реализуется лишь немногими специализированными на развитие группами таксонов.

На протяжении истории развития эволюционных идей все указанные возражения против градуализма, адаптиогенеза, сводимости макроэволюции к микроэволюционным внутривидовым преобразованиям неоднократно высказывались многими исследователями (см. обзоры: Чайковский, 1990; Назаров, 1997; Колчинский, 2002 и др.). Основным недостатком возражений противников СТЭ является слабость доказательной базы, невозможность экспериментальной проверки выдвигаемых гипотез. Новые молекулярные методы в систематике могут, до некоторой степени помочь исследователям эволюции преодолеть это препятствие. Речь пока не идет об экспериментальной проверке макроэволюционных скачков, хотя некоторые подходы к этому могут открываться. Например, можно попытаться перенести гены рибосомной ДНК эволюционно продвинутых таксонов в геном примитивных. Но в методологическом плане важно давать себе отчет в том, что макроэволюция, как неоднократно указывали многие исследователи, является самостоятельным, не сводимым к микроэволюционным преобразованиям процессом, требующем создания самостоятельных исследовательских программ.

Литература

- Колчанов Н.А., Сулов В.В. Кодирование и эволюция сложности биологической организации // Эволюция биосферы и биоразнообразия. 1. Современная палеонтология: Теория и методология. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2006. С. 60–96.
- Колчинский Э.И. Неокастрофизм и селекционизм: Вечная дилемма или возможность синтеза? СПб.: Наука, 2002. 554 с.
- Назаров В.И. Представления о механизмах надвидовой эволюции в трудах ведущих генетиков первой половины XX в. // Историко-биологические исследования. 1997. С. 3–17.
- Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 270 с.
- Чупов В.С. Филогения и система порядков *Liliales* и *Asparagales* // Бот. журн. 1994. Т. 79. С. 1–12.
- Чупов В.С. Компенсирующий возврат признаков в примитивное состояние // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 1–7.
- Чупов В.С. Анализ отражения эволюционного процесса в системе современных организмов // Успехи совр. биол. 2001. Т. 121. № 3. С. 242–252.
- Чупов В.С. Форма боковой филогенетической ветви у растений // Успехи совр. биол. 2002. Т. 122. № 3. С. 227–238.
- Чупов В.С. Анализ уровней эволюционного развития родов подсемейства *Ambrosioideae* (*Asteraceae*) и их связь с закономерностями развития филемы // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 2. С. 186–193.
- Чупов В.С. Криптаффинные таксоны являются маркерами скачковых участков филогенетических схем // Современные проблемы биологической эволюции. Материалы конференции. М.: ГДМ, 2007. С. 74–75.
- Чупов В.С., Пунина Е.О., Мачс, Э.М., Родионов А.В. Нуклеотидный состав и содержание последовательностей CpG и CpNpG в ITS1, ITS2 и генах 5.8S рРНК отражают особенности течения эволюционного процесса // Молек. биол. 2007. № 5. С. 808–829.

APG 2003. The angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants APG II. // Bot. Journ. of the Linnean Soc. 141. 399–436.

Chupov V.S., Machs E.M. Variation in nucleotide composition of the region ITS1-5.8S rRNA- ITS2 in evolutionary advanced and evolutionary static branches // Proceedings of the fifth international conference on bioinformatics of genome regulation and structure. Novosibirsk, Russia. July 16–22. 2006. V. 3. S. 133–137. Novosibirsk, 2006. Проекты РФФИ 06-04-48399 и «Динамика генофондов»

ГИБРИДИЗАЦИЯ И СЕТЧАТАЯ ЭВОЛЮЦИЯ В РОДЕ *ROSA*

Шанцер И.А.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Трудности, существующие в систематике рода *Rosa*, по мнению большинства исследователей, связаны с широким распространением гибридизации и значительной изменчивостью многих видов. Наименее поддающейся попыткам сколько-нибудь однозначного таксономического расчленения оказалась секция *Caninae*, виды которой, по данным многочисленных цитологических исследований, являются гетерогамными перманентными полиплоидами, преимущественно нечетными, имеющими гибридогенное происхождение (Tackholm, 1920; Blackburn, Harrison, 1921; Fagerlind, 1940; Gustaffson, 1944; Zielinski, 1986; Wissemann, 2002; Lim et al., 2005). При этом в данной секции сохраняется половое размножение и преимущественно перекрестное оплодотворение, хотя есть сведения и о наличии апомиксиса (Wissemann, Hellwig, 1997; Werlemark, 2000; Ritz, Wissemann, 2003). Вследствие этого существующие таксономические трактовки рода, основанные на морфологической концепции вида, неизбежно оказываются значительно отличающимися друг от друга, как по числу различаемых видов, так и по оценке их родства (Klastersky, 1968; Henker, 2000; Бузунова, 2001; Wissemann, 2003).

Молекулярные данные в ряде случаев позволяют глубже понять природу и происхождение видов шиповников. Исследование последовательностей ITS-1 позволило подтвердить происхождение *R. jundzillii* в результате гибридизации *R. canina* × *R. gallica*, ранее предполагавшееся по морфологическим данным (Wissemann, 1999). Данные о широкой гибридизации и гибридогенном видообразовании с многократным и политопным возникновением полиплоидных видов были получены при изучении распространения аллелей гена GBSSI у североамериканских шиповников секции *Cinnamomeae* (Joly et al., 2006). Однако такого рода исследования пока единичны. В большинстве случаев указания на гибридный статус отдельных форм или гибридогенное происхождение видов основываются исключительно на морфологической промежуточности различных форм между предполагаемыми родителями. Особенно это касается таксонов, распространенных в Восточной Европе (Бузунова, 2001).

Попытки использовать молекулярные данные для построения филогении рода пока не привели к значительному успеху. Полученные филогении оказались не только в большой степени неконгруэнтными друг другу, но и несовпадающими с традиционным делением рода на секции (Atienza et al., 2005; Wissemann, Ritz, 2005; Ritz et al., 2005). Такие результаты принято интерпретировать, как следствие широкого распространения гибридогенного видообразования и сетчатой эволюции в истории рода.

Мне представляется, что при изучении проблем филогении и определения родства видов следует иметь в виду следующие обстоятельства, являющиеся прямым следствием распространенности процессов гибридизации в роде. Виды шиповников могут и, вероятно, эволюционировали, как дивергентно, так и в результате процессов сетчатой эволюции. Однако на результаты этих процессов налагаются явления сохранения предкового внутривидового полиморфизма и современной гибридизации. Именно они могут быть в значительной мере ответственны, как за трудности в различении видов, так и за маловразумительные результаты молекулярно-филогенетических исследований.

Таким образом, наиболее практически важной для систематики рода остается проблема надежного разграничения видов. Возникает вопрос, как отличить виды, являющиеся стабилизированными продуктами предшествующей эволюции, от продуктов современной межвидовой гибридизации? И можно ли это сделать вообще? Изучение шиповников в природных популяциях на территории Восточной Европы показывает, что разные виды нередко встречаются совместно в одном или смежных местообитаниях и взаимодействие их может быть различным.

При совместном обитании *R. canina* и *R. majalis* может наблюдаться гибридизация с односторонней интрогрессией от *R. majalis* к *R. canina* (Schanzer, Vagina, 2007). При этом гибриды 1-го и, возможно, 2-го поколения оказываются морфологически идентичными *R. caesia*. Разные виды секции *Caninae* при совместном обитании также могут вступать в гибридизацию между собой, хотя это происходит и не во всех случаях. Теоретическая возможность такой гибридизации неоднократно показана при

экспериментальных скрещиваниях шиповников в культуре (Gustaffson, 1944; Wissemann, Hellwig, 1997). Однако сведений о том, насколько часто это происходит в природе, практически нет. Анализ изменчивости морфологических признаков и молекулярных (ISSR) маркеров в двух смешанных популяциях шиповников позволяет сделать ряд предварительных выводов. В изученной смешанной популяции *R. rubiginosa* и *R. subpomifera* в Курской области не гибридизируют между собой, четко различаясь по обоим типам маркеров (Шанцер, Шабанова, неопубл. данные). В то же время в смешанной популяции *R. villosa*, *R. canina* и *R. dimorpha* (Луганская область Украины) образуется труднорасчленимое скопление гибридов (Шанцер, Кутлунина, неопубл. данные). При этом неясным остается статус самой *R. dimorpha*, хотя по имеющимся предварительным данным по изменчивости ISSR маркеров она скорее представляет собой самостоятельный вид, нежели гибрид между *R. canina* и *R. villosa*.

Секция *Cinnamomeae* представлена в европейской части России несколькими традиционно принимаемыми видами, различающимися характером опушения листьев: *R. majalis*, *R. glabrifolia* и *R. gorenkensis*. Анализ изменчивости морфологических признаков и ISSR маркеров в трех смешанных популяциях привел нас к заключению, что все признаваемые в европейской части России виды представляют собой лишь проявления внутривидового полиморфизма *R. majalis* (Шанцер, Войлокова, в печати). Косвенно, данное исследование не подтверждает и предполагавшегося гибридного (*R. majalis* × *R. villosa*) происхождения *R. gorenkensis*, отводя ей роль лишь одного из проявлений внутривидовой изменчивости *R. majalis*.

Мне представляется, что именно расширение популяционных исследований шиповников в природе может стать ключом к надежной делимитации видов и построению системы и филогении рода в будущем. Такая работа по экспериментальному изучению природных популяций шиповников проводится нами в ГБС РАН в рамках проекта, поддержанного РФФИ (грант № 07-04-00538).

Литература

- Бузунова И.О. Роза, Шиповник – *Rosa* L. // Фл. Восточной Европы. Т. 10. СПб., 2001. С. 329–361.
- Шанцер И.А., Войлокова В.Н. Сколько видов, родственных *Rosa majalis* Herrm., растет в европейской части России? // Бот. журн. 2008. Т. 93. В печати.
- Atienza S.G., Torres A.M., Millan T., Cubero J.I. Genetic Diversity in *Rosa* as Revealed by RAPDs // Agric. Consp. Sci. 2005. V. 70, N 3. P. 75–85.
- Blackburn K.B., Harrison J.W.H. The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour // Ann. Bot. 1921. V. 35. P. 159–188.
- Fagerlind F. Sind die Canina-Rosen agamospermische Bastarde? // Svensk Bot. Tidskr. 1940. V. 34. P. 334–354.
- Gustaffson A. (1944): The constitution of the *Rosa canina* complex // Hereditas. 1940. V. 30. P. 405–428.
- Henker H. *Rosa* L. / Hegi G. [Hrsg.]: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 4, Teil 2. Berlin, Parey Buchverlag, 2000. S. 1–108.
- Joly S., Starr J.R., Lewis W.H., Bruneau A. Polyploid and hybrid evolution in Roses East of the Rocky Mountains // Am. J. Bot. 2006. V. 93, N 3. P. 412–425.
- Klastersky I. *Rosa* L. / Tutin T. et al. [Eds.]: Flora Europaea. V. 2. Cambridge, Cambridge University Press, 1968. P. 25–32.
- Lim K.Y., Werlemark G., Matyasek R., Bringloe J.B. et al. Evolutionary implications of permanent odd polyploidy in the stable sexual, pentaploid of *Rosa canina* L. // Heredity. 2005. V. 94. P. 501–506.
- Ritz C.M., Schmutz H., Wissemann V. Evolution by reticulation: European dogroses originated by multiple hybridization across the genus *Rosa* // J. Heredity. 2005. V. 96, N 1. P. 4–14.
- Ritz C.M., Wissemann V. Male correlated non-maternal character inheritance in reciprocal hybrids of *Rosa* section *Caninae* (DC.) Ser. (*Rosaceae*) // Plant Syst. Evol. 2003. V. 241. P. 213–221.
- Schanzer I.A., Vagina A.V. ISSR (Inter Simple Sequence Repeat) markers reveal natural intersectional hybridization in wild roses [*Rosa* L., sect. *Caninae* (DC.) Ser. and sect. *Cinnamomeae* (DC.) Ser.] // Wulfenia. 2007. V. 14. P. 1–14.
- Tackholm G. On the cytology of the genus *Rosa*. A preliminary note // Svensk Bot. Tidskr. 1920. V. 14. P. 300–311.
- Werlemark G. Evidence of apomixis in hemisexual dogroses, *Rosa* section *Caninae* // Sex. Plant Reprod. 2000. V. 12. P. 353–359.
- Wissemann V. Genetic constitution of *Rosa* sect. *Caninae* (*R. canina*, *R. jundzillii*) and sect. *Gallicanae* (*R. gallica*) // J. Appl. Bot. 1999. V. 73. P. 191–196.
- Wissemann V. Conventional taxonomy of wild roses / Roberts A., Debener T. & Gudin S. [Hrsg.]: Encyclopedia of *Rosa* science. London, Academic Press, 2003. P. 111–117.
- Wissemann V. Molecular evidence for allopolyploid origin of the *Rosa canina*-complex (*Rosaceae*, *Rosoideae*) // J. Appl. Bot. 2002. V. 76. P. 176–178.
- Wissemann V., Hellwig F.H. Reproduction and hybridisation in the genus *Rosa* section *Caninae* (Ser.) Rehd. // Bot. Acta. 1997. V. 110. P. 251–256.
- Wissemann V., Ritz C.M. The genus *Rosa* (*Rosoideae*, *Rosaceae*) revisited: molecular analysis of nrITS-1 and atpB-rbcL intergenic spacer (IGS) versus conventional taxonomy // Bot. J. Linn. Soc. 2005. V. 147. P. 275–290.
- Zielinski J.: Studia nad rodzajem *Rosa* L. – Systematyka sekcji *Caninae* DC. em. Christ. // Arbor. Kornickie. 1986. V. 30. P. 3–109.

ВИДЫ РОДА *LIPARIS* (ORCHIDACEAE) НА ЮГЕ МАТЕРИКОВОЙ ЧАСТИ
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Шибнева И.В.

п. Приморский, Государственный природный заповедник «Кедровая Падь» ДВО РАН

Род Липарис (*Liparis* Rich.) семейства Орхидные (*Orchidaceae* Juss.) включает 200–250 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях всех материков (Аверьянов, 1994). До недавнего времени на юге материковой части Дальнего Востока России отмечалось всего два вида этого рода: *Liparis japonica* (Miq.) Maxim. и *L. makinoana* Schlechter. В последние годы здесь, а именно в заповеднике «Кедровая Падь», были найдены еще 2 вида глянцелистника: *L. krameri* Franch. et Savat. (Ракова, 1990) и *L. kumokiri* F. Maek. (Шибнева, Коркишко, 2001). Последний встречается в Приморском (Шибнева, 2004) и Хабаровском краях (Беркутенко, Юкава, 2001). *L. krameri*, кроме заповедника «Кедровая Падь», отмечен в Уссурийском заповеднике. В гербарии Биолого-Почвенного института (VLA) хранится единственный экземпляр этого вида, собранный на южном склоне долины р. Супутинки 28 июля 1968 г. А.Ф. Пономаренко.

Сравнивая биометрические показатели частей околоцветника по литературным данным и личным наблюдениям автора, выяснили, что параметры частей околоцветника *L. krameri* и *L. kumokiri*, растущих в Приморском крае, соответствуют параметрам этих видов, произрастающих в Японии и Корее (Шибнева, 2007). При сравнении параметров частей околоцветника *L. makinoana* (табл. 1), оказалось, что J. Ohwi (1965), описывая этот вид, допустил опечатку или ошибку в размерах. В его описании длина колонки, внутренних и внешних листочков околоцветника *L. makinoana* такая же как у *L. japonica* (табл. 2). Эта опечатка или ошибка была автоматически перенесена И.Б. Вышиным (1996) в сводку «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». На самом деле, длина этих частей околоцветника у *L. makinoana*, растущего на территории Японии, равна: 6 мм – длина колонки, 10–15 мм – длина внешних и внутренних листочков околоцветника (Sataka et al., 1982). Кроме того, *L. makinoana*, растущий в заповеднике «Кедровая Падь» и его окрестностях, несколько меньше по этим параметрам, чем этот же вид, произрастающий в Японии и Корее (табл. 1). Размеры нашего вида близки к размерам, отмеченным Р. Шлехтером (Schlechter, 1919) при первоописании этого вида.

Таблица 1

Биометрические показатели частей околоцветника *Liparis makinoana* по литературным источникам и личным наблюдениям.

Литературные источники Биометрические показатели (в мм)	Япония			Корея	Россия			
	R. Schlechter (1919)	J. Ohwi (1965)	Y. Satake et al. (1982)	S. Kim and Y. Kim (1986)	С.А. Невский (1935)	И.Б. Вышин (1996)	Личные наблюдения (2005)	
Длина листочков околоцветника внешнего круга	12	8–9	10–15	12–16	8–10	до 9	10–12	
Длина листочков околоцветника внутреннего круга	12	8–9	10–15	12–16	–	до 9	10–12	
Губа	длина	12	12–18	12–17	12–16	(9)10–11	12–18	11–12
	ширина	8	10–15	–	8–10	7–8	10–15	8 (10)
Длина колонки	5	2,5	6	8–10	4–5	2,5	4–5	

Таким образом, три вида липариса (*L. krameri*, *L. kumokiri* и *L. makinoana*), растущих на материковой части юга Дальнего Востока России, оказались в основном идентичными этим видам, произрастающим на территории Японии и Кореи.

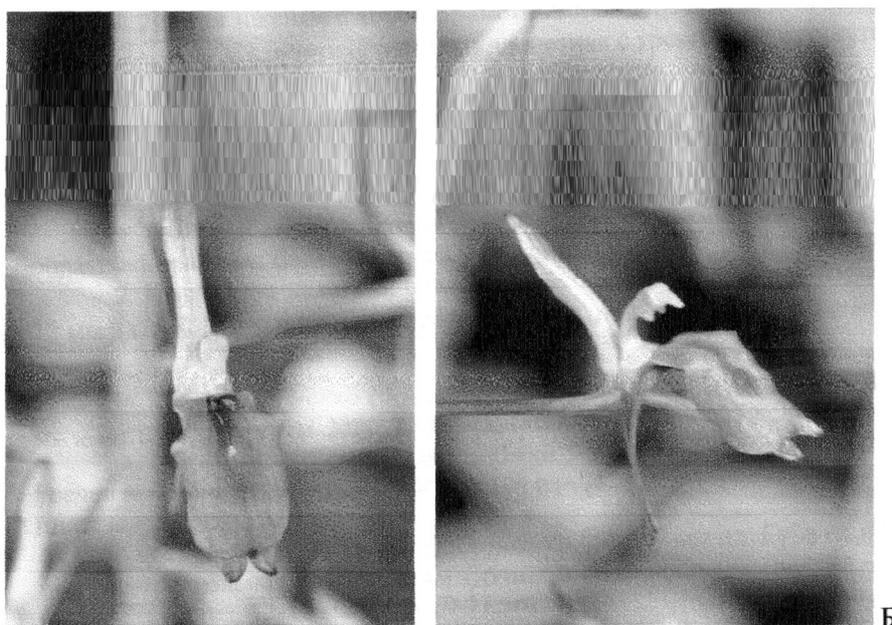
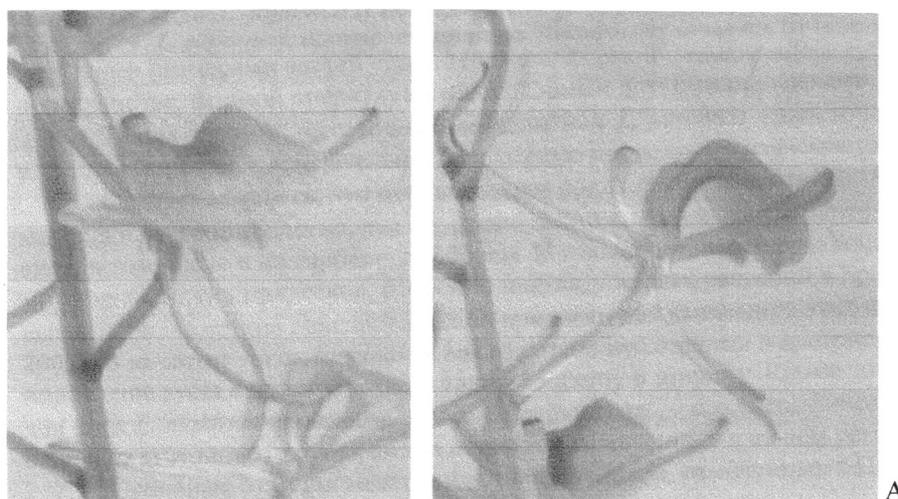
Однако, сравнивая размеры частей околоцветника у *L. japonica*, выяснили, что параметры частей околоцветника вида, принимаемого нами за глянцелистник японский, не совпадают с параметрами, указанными для этого вида в литературных источниках, как в отечественных, так и зарубежных (табл. 2). Довольно часто данный вид смешивается с видом *L. kumokiri*, который отличается характерными для этого вида признаками: короткими цветоножками (3–5 мм длины), длиной соцветия – до 7 см, изгибающейся в обратную сторону губой и ее шириной (до 5 мм). Например, к этим параметрам близок глянцелистник, приведенный М.В. Раковой (1992) и И.В. Татаренко (1996) как *L. japonica*. В первом случае доказательством, что это *L. kumokiri*, служит наличие коротких цветоножек («до 2–3 мм в длину»), во втором – «длина соцветия – 6,5 ± 0,5 см», что также свойственно этому виду. Размеры частей околоцветника, приводимые С.В. Невским (1935) для вида *L. japonica*, более близки к параметрам, приводимым для вида *L. kumokiri* (Шибнева, 2004). Кроме того, сравнивая цветки сфотографированных нами растений с цветками на фотографии японского

вида *L. japonica* (рис. А, Б²), мы пришли к выводу, что они не идентичны друг другу. *L. japonica*, произрастающий в Японии, отличается от нашего растения меньшими размерами частей околоцветника, формой и положением губы в пространстве, формой оперкулума и некоторыми другими признаками.

Таблица 2

Биометрические показатели частей околоцветника *Liparis japonica* по литературным источникам и личным наблюдениям.

Биометрические показатели (в мм)	Япония		Корея	Россия		
	J. Ohwi (1965)	Y. Satake et al. (1982)	S. Kim and Y. Kim (1986)	С.А. Невский (1935)	И.Б. Вышин (1996)	Личные наблюдения (2005)
Длина листочков околоцветника внешнего круга	8–9	8–9	8–10	6–7	до 9	11–13
Длина листочков околоцветника внутреннего круга	8–9	8–9	8–9	7	до 9	12–13
Губа	длина	7–8	8–9	6,5–7	6–8	12–15
	ширина	4,5–5,5	–	5–6	5–6	4,5–5,5
Длина колонки	2,5	2,5	4–5	3,5	–	5–6



Цветок (слева – вид спереди, справа – вид сбоку). А – *Liparis japonica* (Россия); Б – *L. japonica* (Япония).

² Фотографии взяты из Интернета – <http://cosmos.cool.ne.jp/Ran/sp/Seitakasuzumisou.htm>

Таким образом, на сегодняшний день вид *L. japonica* нами точно не идентифицирован, следовательно, необходимо продолжить изучение этого вида.

Следует заметить, что данным видам рода *Liparis* свойственно значительное морфологическое сходство, что не давало возможности выявить ранее последние два вида, в том числе и по гербарным сборам. И только детальное сравнение морфологических признаков, особенно цветка, у живых растений в природе позволило выявить более четкие диагностические признаки для выделения этих видов (Шибнева, 2007). В качестве таких признаков мы взяли длину соцветия и цветоножек, форму и положение губы в пространстве, а также ее длину и ширину. Кроме того, характерной для вида *L. makinoana* оказалась форма оперкулума³ – его специфическая форма резко отличает этот вид от других видов липариса, отмеченных в нашем регионе.

Основные отличия между видами рода *Liparis*, отмеченных в Приморском крае, даны нами в ключе.

1. Листья зеленые с хорошо заметными поперечными жилками, образующими анастомозы. Губа ланцетная или узко ланцетная с треугольно оттянутой верхушкой и резким перегибом ближе к основанию... *L. krameri*

– Листья зеленые с мало заметными поперечными жилками. Губа обратнойцевидная более широкая у вершины.....2

2. Край листа цельный, ровный. Губа прямая плоская с небольшим изгибом, 11–12 мм дл. и 8–10 мм шир. Оперкулум спереди оттянут в клювовидный носик..... *L. makinoana*

– Край листа мелко гофрированный, неровный. Губа по середине дугообразно изгибается. Оперкулум закругленный, без клювовидного носика.....3

3. Соцветие до 7 см дл. Цветоножки 3–5 мм дл. Губа на верхушке округло-усеченная, по середине резко изгибается в обратную сторону, 5–7 мм дл. и 4–5 мм шир.....*L. kumokiri*

– Соцветие до 20 см дл. Цветоножки более 7 мм дл. Губа на верхушке округло широко-треугольная с небольшим зубчиком по середине, в средней части дугообразно опускается вниз, 12–15 мм дл. и 10–11 мм шир..... *L. japonica*

Литература

- Аверьянов Л.В. Определитель орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Вьетнама. СПб., 1994. 432 с.
- Беркутенко А.Н., Юкава Т. *Liparis kumokiri* F. Maek. (*Orchidaceae*) – новый вид для материковой части российского Дальнего Востока // Флора и климатические условия северной Пацифики. Магадан, 2001. С. 136–139.
- Вышин И.Б. Сем. Ятрышниковые – *Orchidaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 301–339.
- Невский С.А. Род *Liparis* L. С. Rich. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 601–604.
- Ракова М.В. *Liparis krameri* (*Orchidaceae*) – новый вид для флоры СССР из заповедника «Кедровая Падь» (Приморский край) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1780–1782.
- Ракова М.В. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая Падь». Владивосток, 1992. 175 с.
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.
- Шибнева И.В. *Liparis kumokiri* (*Orchidaceae*) на Дальнем Востоке России // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1633–1636.
- Шибнева И.В. Заметки о видах рода *Liparis* (*Orchidaceae*) из Приморского края // Растения в муссонном климате. Матер. конф. (Владивосток, 10–13 октября 2006 г.). Владивосток, 2007. С. 264–268.
- Шибнева И. В., Коркишко Р. И. О новом местонахождении *Liparis kumokiri* F. Maek. в заповеднике «Кедровая Падь» // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Сер. Экология и систематика растений. Уссурийск, 2001. Вып. 5. С. 46–52.
- Kim S.N., Kim Y.S. Morphological and cytological Study on genus *Liparis* in Korea // Kor. J. Plant Tax. 1986. Vol. 16. P. 59–88.
- Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.
- Sataka Y., Ohwi J., Watari S., Tominari T. Wild flowers of Japan. I. Tokyo, 1982. 305 p.
- Schlechter R. Orchideologiae-Japonicae Prodromus // Repert. Sp. Nov. Fedde Beih. 1919. Bd.4. P. 63.

О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕКОТОРЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ВИДОВ ЯСКОЛОК НА УРАЛЕ

Шурова Е.А.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

А.И. Толмачев (1971) отмечал, что разграничение видов в роде *Cerastium* усложняется наличием гибридизации на обширных пространствах, где ареалы близких видов перекрываются или перекрывались в недавнем геологическом прошлом. Такая картина наблюдается на Урале. Во время оледенений, когда арктиче-

³ Оперкулум (operculum) – стенка пыльника, принимающая вид полусферической крышечки, свободно прикрывающей ложе пыльника (клинандриум) и расположенные в нем поллинии (Аверьянов, 1994).

ские и гипоарктические виды ясколок по хребту спускались от гипоарктической до лесной зоны, происходили процессы интрогрессии между видами ряда *Leiostemona* Fenzl. Э. Гультен (1956) в своей работе о комплексе *Cerastium alpinum* L. относительно Урала не располагал значительным материалом. Он уточнил диагноз *C. jenisejense* и вопросы гибридизации с близкородственными видами. Гипоарктический вид *C. jenisejense* встречается в настоящее время в подгольцовом поясе гор вплоть до Южного Урала (Шурова, 1988), замещаясь в горной тундре на вершинах гор *C. krylovii* Schischk. et Gorczak. его высокогорным экотипом.

Относительно *C. regelii* subsp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm. А.И. Толмачев отмечает, что этот подвид встречается только на Полярном Урале (г. Рай-Из, Пайер), а вне Арктики он обычно не встречается. Однако следы гибридизации и пребывания этого вида в плейстоцене сохранились на Северном Урале на горах Ольвинский Камень, Денежкин Камень и в единичных случаях на горе Конжаковский Камень. В двух последних местонахождениях оно прослеживается по особям гибридогенного происхождения ясколки Регеля на ясколку енисейскую по нашим сборам 1969–1970 гг. (гербарий SVER). Листья этих особей, образующих небольшую розетку в основании, как и средние стеблевые, овальные или обратнояйцевидные, голые с ресничками по краю. Наличие железистых волосков прослеживается как на цветоносах, так и на чашелистиках вместе с простыми волосками. Наиболее сходны по внешнему габитусу с *C. regelii* subsp. *caespitosum* оказались особи с вершины горы Ольвинский Камень. Изначально коллекторами (М.М. Сторожевой и автором) они определялись как *C. krylovii* Schischk. et Gorczak. Дерновинки вершинных особей были скучены и низкорослы. Окраска листьев ярко-зеленая, иногда до желтовато-зеленой (в отличие от зеленовато-серой у ясколки Крылова). Нижние листья сочные, на коротком черешке, большей частью продолговатые до округлых, с ресничками по краю как у ясколки Регеля. Междоузлия нецветущих базальных побегов сильно укороченные. Стебли единичных цветущих побегов в верхней части редко опушены простыми волосками. Чашелистики округлые или эллиптические, туповатые, опушены простыми волосками. Наружные чашелистики без пленчатой каймы, на внутренних она очень узкая. Венчик широко раскрытый, лепестки белые, в 2–2,5 раза длиннее чашелистиков. Коробочка в 2 раза длиннее чашелистиков, цилиндрическая, прямая.

Ранее ясколка Регеля на Урале указывалась для горы Рай-Из: Полярный Урал, г. Рай-Из, северный склон, высота 900 м, россыпи дунитов, редкие дернины, 19 VIII 1956, К.Н. Игошина, П.К. Гагарин. А.И. Толмачев определил этот экземпляр как *C. regelii* subsp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm. В гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER) хранятся сборы ряда авторов, которые мы определили также как *C. regelii* subsp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm.

1. Приполярный Урал, Коми АССР, Кожвинский р-н, берег реки Кось-Ю у горы Манараги. Галечник, 6 VII 1955, П.Л. Горчаковский, З.А. Урнова.

2. Полярный Урал. У подножья горы Степь-Рузь. В сфагновом болоте, 12 VII 1965, К. Игошина. К.Н. Игошина определила его как *C. beeringianum* Cham. et Schlecht.

3. Северный Урал, г. Конжаковский Камень, 8 VII 1953, П.Л. Горчаковский.

4. На задернованной площадке среди валунов. Горная тундра. Вершина г. Ольвинский Камень. Свердловская область. Северный Урал, 16 VII 1967, М. Сторожева.

5. Приполярный Урал, на галечнике по берегу реки Сось против горы Рай-Из у ст. Красный Камень. 30 VII 1969, Шурова Е.А. Определен нами как *C. regelii* subsp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm.

6. Ольвинский камень, в травяно-моховой тундре на вершине горы, 16 VII 1967, Шурова Е.

7. *Cerastium regelii* Ostenf. ssp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm.

Восточный склон горы Конжаковский Камень, подгольцовый пояс, галечник в верховьях реки Конжаковки, 8 VII 1962. Собрала и определила Шурова. Крупная особь. Листья яйцевидные, голые, чашелистики с незначительной пленчатой каймой на конце, в опушении чашелистиков и цветоносов присутствуют железистые волоски. Возможен гибрид с *C. jenisejense*. Здесь наблюдались выходы дунитов.

На приполярном Урале нередки гибриды *C. jenisejense* × *C. regelii* subsp. *caespitosum*. Гибриды *C. regelii* subsp. *caespitosum* × *C. jenisejense* характеризуются тонкими округлыми, голыми листьями и голыми тонкими стеблями, сверху с железистыми волосками. Чашелистики с незначительной пленчатой каймой на конце. В опушении чашелистиков и цветоносов присутствуют железистые волоски как у *C. jenisejense*, но округлая форма листьев и чашелистиков сходны с *C. regelii*.

Виденные экземпляры: Полярный Урал, северный склон массива Рай-Из на контакте с серой породой на галечнике ручья. 2 VIII 1965, С.Г. Шиятов. Стебли дерновинок были тонкие, голые, сверху с редким железистым опушением. Листья голые мелкие, круглые. В районе горы Черной им были собраны подобные особи.

На Ольвинском Камне нами была собрана дернинка с промежуточными признаками обоих видов и определенная как *C. jenisejense* × *C. regelii*. Вершина г. Ольвинский Камень, травяно-моховая тундра по южному склону. 16 VII 1967, Шурова Е.А.

А на северном склоне встречены особи *C. jenisejense*. Ясколка енисейская на протяжении своего ареала на Урале гибридизирует практически со всеми видами ряда *Leiostemona* Fenzl., а также с видами ряда *Arvensia* Науек., создавая гибридный рой в зоне совместного произрастания как, например, в районе г. Косьвин-

ский Камень. И.В. Соколова (2004) также указывает на полиморфизм *C. arvense* и его связи с другими уральскими видами этого ряда. Для обнаружения гибридов мы строим вариационные кривые по диаметру пыльцевого зерна, замеряя по 100 пыльцевых зерен у эталонного образца. У гибридов обнаруживались 2 пика вариационной кривой – один пик соответствовал диаметру пыльцевых зерен *Cerastium arvense* 28–30 м, а второй – *C. jenisejense* – 34 м. *C. regelii* с горы Рай-Из имел максимум пыльцевых зерен по 36 м, пик приходился на 35–37 м, а у *C. krylovii* горы Большой Ирмель большинство пыльцевых зерен имело 34 м в диаметре (33–35 м).

Диаметр пыльцевого зерна явился хорошим маркером наличия гибридогенных процессов у ясколок. По-видимому, в роде ясколок процессы видообразования продолжают идти со времени плейстоценовых оледенений, причем одни расы обособились, другие находятся в процессе становления как подвиды *C. regelii*.

Литература

- Соколова И.В. Род *Cerastium* L. // Флора Восточной Европы. М.; СПб., 2004. Т. XI. С. 165–166.
 Толмачев А.И. Арктическая флора СССР. Л., 1971. Вып. 6. С. 4–44.
 Шурова Е.А. Эндемизм и формообразование в семействе *Caryophyllaceae* на Урале (на примере рода *Cerastium*): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. / АН СССР. Уральский научн. центр. Ин-т экологии раст. и живот. Свердловск, 1971. 19 с.
 Шурова Е.А. Род *Cerastium* // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. Вып. 1. С. 264.
 Hulten E. The *Cerastium alpinum* complex. A case of World-Wide introgressive hybridization // Svenck. Botan. Tids. 1956. Vol. 50. N 3. P. 473.

ПОДСЕКЦИЯ

ФЛОРА

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ БУКОВЫХ ЛЕСОВ ДАГЕСТАНА

Алиев Х.У.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

В Дагестане буковые леса встречаются в верхних предгорьях на высоте 700–1400 м и в Высокогорном сланцевом Дагестане на высоте 1700–2300 м. Своим географическим распространением, фитоценотическим окружением, флористическим составом и другими особенностями они отличаются от букняков Северо-западного Кавказа и Закавказья. Разнообразны буковые леса предгорий, где выявлены и описаны мертвопокровные, овсянниковые, ясенниковые, черемшовые, кисличниковые, страусоперовые, щитовниковые, азалиевые, тиссовые, каприфолиевые и лещиновые букняки. Напротив, букняки Высокогорного Дагестана более однообразны. В них описаны черничные, ясенниковые, кисличниковые, щитовниковые, овсянниковые и рододендроновые букняки. Хотя между буковыми лесами этих районов имеются определенные различия, в то же время между ними много общего и они между собой генетически связаны (Львов, 1964; Магомедмирзаев, 1965; Алиев, 2004).

Для сравнения нами были выбраны модельные участки буковых лесов в Предгорном и в Высокогорном Дагестане. В зависимости от климатических факторов и высоты над уровнем моря в предгорьях выделяются три физико-географических района: Северо-западный, Центральный и Юго-восточный. Исследуемые участки во всех трех районах расположены примерно на одном высотном уровне – от 600 до 1000 м над уровнем моря. В Высокогорном Дагестане бук не образует собственной полосы, и его участки разбросаны небольшими островками среди сосновых и сосново-березовых лесов в Бежтинской депрессии. В Высокогорном Дагестане описания проводились в окрестностях сел Бежта, Хупри, Гарбутль и Тлядадь (Цунтинский р-он) на высотах от 1750 до 2000 м. Исследования проводились в течение трех лет начиная с ранней весны до середины осени.

Всего в буковых лесах Дагестана выявлено 248 видов, относящихся к 168 родам и 75 семействам. Родовой коэффициент составляет 1,48. Таксономический анализ приведен в табл. 1, откуда видно значительное преобладание в количественном отношении таксонов предгорных буковых лесов над высокогорными.

Таблица 1

Район исследования	Количество видов	Количество родов	Количество семейств	Родовой коэффициент
Предгорный Дагестан	205	145	71	1,42
Высокогорный Дагестан	121	96	56	1,26

В табл. 2 показано количество общих для сравниваемых районов таксонов.

Таблица 2

Район исследования	Общие виды	Общие роды	Общие семейства
Предгорный Дагестан/ Высокогорный Дагестан	63	73	49

В буковых лесах Предгорного Дагестана встречаются представители следующих семейств, отсутствующих в Высокогорном: *Equisetaceae*, *Ophioglossaceae*, *Pteridaceae*, *Taxaceae*, *Alliaceae*, *Papaveraceae*, *Berberidaceae*, *Dioscoreaceae*, *Amaryllidaceae*, *Fumariaceae*, *Iridaceae*, *Convolvulaceae*, *Hypericaceae*, *Asclepiadaceae*, *Aprocynaceae*, *Rutaceae*, *Cornaceae*, *Rhamnaceae*, *Sambucaceae*, *Polygalaceae*. Представители семейств *Thymelaeaceae*, *Gentianaceae*, *Melanthiaceae*, *Adoxaceae* встречаются в Высокогорном Дагестане и отсутствуют в Предгорном. Важной отличительной чертой Высокогорных буковых лесов является присутствие в них *Vaccinium myrtillis* L., *Daphne mezereum* L., *Daphne glomerata* Lam., *Rhododendron caucasicum* Pall., *Betula litwinowii* Doluch, *Corylus colurna* L., *Padus avium* Mill., *Pinus kochiana* Klotzsh. Буковые леса предгорий характеризуются присутствием в них *Taxus baccata* L., *Acer laetum* C.A. Mey., *Sambucus nigra* L., *Ligustrum vulgare* L., *Cornus mas* L., *Swida australis* (C.A. Mey.) Pojark. ex Grossh., *Cerasus avium* (L.) Moench., *Cidonia oblonga* Mill., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Malus orientalis* Uglizk., *Pyrus caucasica* Fed., *Berberis vulgaris* L., *Rubus anatolicus* (Focke) Focke ex Hausskn., *Crataegus monogina* Jacq., *Crataegus pentagina* Waldst. et Kit., *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., *Asplenium nigrum* Heufl., *Ophrys oestriifera* Bieb., *Convallaria majalis* L., *Dentaria quinquefolia* Bieb., *Dentaria bulbifera* L.

Литература

- Алиев Х.У. Сравнительный анализ флоры дубовых и буковых лесов в окрестностях села Карацан // Дипл. ... работа. Махачкала, 2004. 45 с.
 Львов П.Л. Леса Дагестана. Махачкала: Дагестанское книжное издательство, 1964. 215 с.
 Магомедмирзаев М.М. Геоботанический анализ горных лесов Дагестана. Дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 1965. 370 с.

ФИТОХОРИОНЫ ЮЖНОЙ СИБИРИ

Байков К.С.

Новосибирск, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН

Выделение и изучение фитохорионов как основных компонентов флоры крупных регионов суши, каким выступает Сибирь, пока не получило достаточно широкого распространения, хотя имеет очевидные методические преимущества по сравнению со стандартными методами сравнительной флористики (Малышев, 1972; Малышев, Байков, Доронькин, 2000 и др.). Сравнительная оценка флористического богатства крупных регионов по таксономическим спектрам (анализируются головные части семейственно-видового и родо-видового спектров) позволяет получить объективные параметры для оценки сходств и различий, но при этом утрачивается значительная часть важной информации, обусловленной качественным составом флор. Например, флора Западносибирской провинции, охватившей значительную часть Западной Сибири от предгорий Алтая до субарктической зоны (там она граничит с Арктической Сибирью), по числу видов некоторых крупных родов достоверно не отличается от Северо-восточной флористической провинции в Якутии, хотя по составу видов отличается существенно. В этом отношении более показательны градиенты таксономического разнообразия (Байков, 2005), которые позволяют качественно оценить изменения видового богатства рода (или семейства) вдоль выбранного отрезка, с различной нагрузкой на разные его участки. Принципиально важно не только констатировать такой перепад (уменьшение, либо увеличение видового богатства), но и объяснить это с позиций эколого-географического оптимума рода, ландшафтно-климатических особенностей территории, степенью воздействия переноса океанических воздушных потоков, другими причинами. В этой связи актуальна верификация гипотезы, что градиенты влажности играют ключевую роль в распределении растительного покрова Сибири, по сравнению с градиентами температур.

На основе опубликованных во «Флоре Сибири» данных, с учетом полных видовых списков 28 рабочих флористических выделов, было предложено новое флористическое районирование Сибири, включающее семь провинций (Малышев и др., 2000). Согласно этому районированию, проведена ревизия пространственного разнообразия 4587 видов сосудистых растений Сибири из 848 родов, 145 семейств (Конспект флоры..., 2005). Алтайская и Байкальская Сибирь наиболее богаты по видовому составу, а также набору родов и семейств. При этом алтайский флорогенетический комплекс захватывает прилегающие территории Восточного Казахстана, Северо-Западного Китая и Монголии, в то время как Байкальский флорогенетический комплекс полностью размещен в Сибири. Южнее он граничит с монгольским флорогенетическим комплексом, а юго-восточнее – с маньчжурским. Монгольский фитохорион принадлежит Центральноазиатской флористической области (Тахтаджян, 1978), в которой крайне ослаблено влияние переноса влажных воздушных масс Атлантического, Северного ледовитого и Тихого океанов.

Сибирские фитохорионы сформировались под влиянием преимущественно северного переноса океанических воздушных масс (особенно Арктическая, Средняя и Восточная Сибирь). Его влияние сказывается и в горах Южной Сибири, но там заметно слабее. Влияние Атлантики прослеживается вплоть до Байкальской Сибири (до Яблонового хребта, разделяющего Западное и Восточное Забайкалье), но наиболее заметно в западном секторе Арктической Сибири и в той части Западной Сибири, которая не попадает в зону «дождевой тени» Уральского хребта. Атлантическое влияние определяет значительное разнообразие флоры в предгорьях Юго-Западного Алтая и Восточного Казахстана. Тувинский сектор Алтайской Сибири закрыт от его воздействия наиболее высокими хребтами Алтая, а с севера – субширотно расположенными Саянами, что определяет значительно более континентальный характер его флоры и сходство с монгольским фитохорионом. Байкальская Сибирь в значительной степени континентальна, но в северной части открыта действию арктического и почти незаметного атлантического переноса влаги, а с востока – существенно влияющему на флористическое богатство воздействию Пацифики (тихоокеанского переноса влажных воздушных масс). В Восточном Забайкалье его прямое действие экранируется субмеридионально расположенным хребтом Большой Хинган, что определяет в целом более континентальный, по сравнению с маньчжурским, характер собственно Даурского фитохориона.

Многолетние флористические исследования сотрудников Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск), Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ), Томского государственного университета, охватившие северную часть Бурятии, Читинской и Иркутской областей, позволили охарактеризовать состав и особенности флоры Северного Забайкалья, оценить ее вклад в формирование «ядра» восточно-сибирской флоры. Они позволили ликвидировать одно из наиболее крупных «белых пятен» в растительном покрове Сибири и провести глубокий анализ состава, особенностей и, что особенно важно, генезиса флоры Байкальской Сибири, подробно охарактеризованного в монографии Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1984).

Изложенные выше флорогенетические особенности Сибири позволяют считать, что участие Даурского фитохориона в составе сибирской флоры относительно невелико, но весьма специфично. Оно ярко проявляется в Восточном Забайкалье, но резко ослабевает западнее Яблонового хребта. Есть основания считать Даурский фитохорион ксерофитизованным дериватом маньчжурской флоры (особенно его лугово-степной элемент). Однако не следует считать Даурский фитохорион слабо дифференцированным и флорогенетически единым. При разделении Даурии на Яблоновую (обрамление Яблонового хребта), Ононскую (в бассейне реки Онон), Аргунскую (левобережье Аргуни) и Нерчинскую (наиболее северный участок, обрамляющий с юга Становой нагорье – северную часть Байкальского фитохориона), можно отметить более мелкие, но весьма существенные различия их по таксономическому составу сосудистых растений.

Выявлен состав, охарактеризованы особенности Даурского фитохориона и определены основные этапы (направления) его генезиса. Уточнен видовой состав сосудистых растений Даурского фитохориона, установлены виды и роды, распространение которых в Сибири не выходит за его границы (например, род *Securinega* из сем. *Euphorbiaceae*, роды *Pardanthopsis* и *Sisyrrinchium* из сем. *Iridaceae*, *Pycreus* из сем. *Cyperaceae*, *Arindinella* и *Spodiopogon* из сем. *Poaceae* и др.). Всего выявлено 34 рода: 29 из класса двудольных и 5 из класса однодольных. Выделена группа родов, наиболее богатых видами, охарактеризованы роды и секции многовидовых родов, которые составляют «ядро» даурской флоры, для их дальнейшего сравнения с «ядром» маньчжурской флоры. По спектру богатых видами родов лесной флористический комплекс значительно отличается от степного: в лесном доминируют *Carex*, *Salix*, *Aconitum*, *Viola* и *Betula*, в степном – *Oxytropis*, *Artemisia*, *Potentilla*, *Astragalus* и *Allium*.

Совместно с сотрудниками Биолого-почвенного института и Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Владивосток), которые имеют существенный научный задел по исследованию флоры и растительности фрагментов Даурской лесостепи в Амурской области, Хабаровском и Приморском краях, предстояло определить качественное и количественное сходство флор Аргунской Даурии и Среднего Амура, а также ксероморфных флор в долине р. Суйфун и Приханковье (восточное побережье озера Ханка), где в 2004 и 2005 гг. исполнителями проекта были проведены совместные экспедиционные исследования и сбор гербарного материала, в том числе по редким и эндемичным видам. Полученные результаты позволяют уточнить репрезентативность существующей системы особо охраняемых природных территорий (заповедников, заказников, национальных природных парков) в пределах Даурского фитохориона и предложить конкретные меры для оптимизации природоохранных мероприятий. Полученные результаты представлены в Интернет на сервере СО РАН по адресу www.sbras.ru/win/elbib/atlas/flora.

На основе опубликованных во «Флоре Сибири» данных, с учетом полных видовых списков 28 рабочих флористических выделов, а также 13 новых флористических провинций (Малышев и др., 2000), проведена ревизия пространственного разнообразия 2356 видов сосудистых растений Даурского фитохориона (Конспект флоры., 2005).

Подтверждено, что Байкальская Сибирь по таксономическому разнообразию сосудистых растений (видовой состав, набор родов и семейств) сопоставима с Алтайской горной страной, а Саянский регион совмеща-

ет в себе черты Алтайского и Байкальского фитохорионов. Влияние алтайского ядра флоры ослабевает на рубеже р. Енисей в пределах западного фрагмента Западного Саяна и проявляется отчетливее на северном макросклоне Западного Саяна. Южный макросклон Западного Саяна, особенно его восточный фрагмент (бассейны правых притоков Енисея), во флористическом отношении испытывает значительное влияние монгольского пустынно-степного фитохориона.

Вост. Саян, входя в состав общей с Алтаем и Зап. Саяном горной страны, характеризуется наиболее континентальными чертами горного климата, но в силу относительно меньшего (по сравнению с Алтаем и Забайкальем) видового состава, не формирует самостоятельного флористического ядра крупного калибра. Как исторический центр Ангариды, он может рассматриваться как фитохорион, обедненный в результате возрастания континентальности климата. Восточносаянский субширотный рубежный фитохорион представляет собой восточный криофитизованный дериват более мезофильной флоры Ангариды западносаянского типа. Ее западный, также криофитизованный дериват (Алтайская горная страна) дополнен фрагментами восточно-европейского и нагорнозиатского фитохорионов (Камелин, 1998).

Составлены в предварительной форме списки таксонов класса Однодольные, характеризующие Даурию в целом и естественные флористические выделы. Наибольшее диагностирующее значение выявлено для родов *Allium* и *Asparagus*.

Даурия в целом (за пределами Даурии виды не встречаются или встречаются единично, звездочкой отмечены наиболее характерные виды): *Carex dahurica*, *C. erawinensis*, *C. argunensis* subsp. *alticola*, **C. leiorhyncha*, *C. ledebouriana* subsp. *transbaicalensis*, *C. vesicata*, *C. delicata* subsp. *selengensis*, *C. lanceolata*, *C. laxa*, **C. gotoi*; *Helictotrichon schellianum*, *Phragmites australis*, *Cleistogenes kitagawai*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Poa nemoralis*, *Euphorbia leoncroizatii*, **Glyceria spiculosa*, *Glyceria triflora*, *Puccinellia hauptiana*, *Festuca lenensis*, *F. pseudosulcata*, *Elymus dahuricus*, *Leymus chinensis*, *Hordeum roshevitzii*; *Juncus turczaninowii*, **Veratrum dahuricum*, *Hemerocallis minor*, *Gagea pauciflora*, **Allium anisopodium*, *A. bidentatum*, *A. odorum*, **A. prostratum*, **A. senescens*, *Lilium pumilum*, *Asparagus dahuricus*.

Селенгинская Даурия: *Carex reptabunda*, *C. tomentosa*; *Echinochloa crus-galli*, *Stipa klemenzii*, *Calamargostis macrolepis*, *C. pseudophragmites*, *Eragrostis minor*, *E. pilosa*, *Koeleria glauca*, *Melica virgata*, *Glyceria lithuanica*, *Puccinellia macranthera*, *Festuca beckeri*, **F. dahurica*, *Elytrigia aegilopoides*, *Agropyron michnoi*, **Elymus brachypodioides*, *E. exelsus*, *Leymus paboanus*, **L. racemosus*, *L. secalinus*; *Juncus salsuginosus*, *J. vvedenskyi*; *Zigadenus sibiricus*, *Veratrum lobelianum*, **Allium flavidum*, **A. leucocephalum*, *A. sibiricum*, *A. splendens*, *A. stellerianum*, *A. victorialis*, *Lilium martagon*, **Asparagus burjaticus*.

Яблоновая Даурия: *Carex pallida*, *C. bohémica*, *C. disperma*, *C. drymophila*, **C. heterolepis*; *Eragrostis pilosa*, *Juncus leucochlamys*, *Luzula parviflora*, *L. unalaschkensis*, *Allium maximoviczii*, **A. monadelphum*, *Lloydia serotina*.

Нерчинская Даурия: *C. dahurica*, *C. leiorhyncha*; *Poa sergievskajae*, *Euphorbia karoi*, *Festuca extremiorientalis*, *F. jacutica*, *Elymus pendulinus*, *Allium maximoviczii*.

Ононская Даурия: *C. dahurica*, *C. leiorhyncha*, *C. pallida*, **C. relaxa*, *C. glauciformis*, *C. kirganica*; *Stipa grandis*, *Tripogon chinensis*, *Eragrostis pilosa*, *Poa argunensis*, *Agropyron desertorum*, *A. michnoi*, *Elymus pendulinus*, *Hordeum turkestanicum*; *Juncus salsuginosus*, *Gagea provisa*, *Allium maximoviczii*, **A. nerinifolium*, **Tulipa uniflora*, *Asparagus gibbus*.

Аргунская Даурия: *C. leiorhyncha*, *C. krausei*; *Zizania latifolia*, *Stipa grandis*, *Helictotrichon dahuricum*, *Tripogon chinensis*, **Koeleria mukdenensis*, *Poa argunensis*, *Euphorbia dahurica*, *E. fischeriana*, **Securinega suffruticosa*, **Allium condensatum*, *A. maximoviczii*, **Lilium buschianum*, **Fritillaria maximoviczii*, **Asparagus brachyphyllus*, *A. gibbus*, **A. oligochlonos*, **A. schoberioides*, **Smilacina dahurica*.

В ближайшей перспективе необходимо составить списки диагностических родов и видов для других фитохорионов Южной Сибири, которые позволят более полно и масштабно провести сравнения их между собой и с фитохорионами Сибири, занимающими северное положение.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ 07-04-00877 и интергационного проекта СО РАН №5.15.

Литература

- Байков К.С. Градиенты таксономического разнообразия сосудистых растений Сибири // Биоразнообразие и трансграничная организация растительного мира Сибири: методы изучения и охраны. Новосибирск, 2005. С. 15–17.
- Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 239 с.
- Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Сост. Л.И. Мальшев, Г.А. Пешкова, К.С. Байков и др. Новосибирск, 2005. 362 с.
- Мальшев Л.И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 17–40.

Мальшев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков // *Kyulovia* (Сиб. Бот. журн.). 2000. Т. 2. № 1. С. 3–16.

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

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

Болотова Я.В.

Благовещенск, Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН

Под водными растениями (гидрофитами) понимаются растения, для которых водная среда или водопокрытый грунт служат оптимальными местообитаниями (Папченков и др., 2003). Изучение этой группы растений представляет большой научный и практический интерес. До настоящего времени планомерным изучением водных растений в Амурской области никто не занимался, имеющиеся сведения немногочисленны и разрознены.

На основании наших полевых наблюдений и гербарных сборов (2005–2007 гг.), просмотра гербарных коллекций Владивостока (VLA), Москвы (МНА, MW), С.-Петербурга (LE), составлен список водных растений Амурской области, насчитывающий по последним данным 66 видов из 30 родов и 23 семейств.

Доминирующее положение среди водных растений занимают покрытосеменные (*Magnoliophyta*). К сосудистым споровым (*Polypodiophyta*) относится 1 семейство (*Salviniaceae*), имеющее 1 вид (*Salvinia natans*), к покрытосеменным (*Magnoliophyta*) – 22 семейства (65 видов), в том числе двудольные (*Magnoliopsida*) – 15 семейств (31 вид), однодольные (*Liliopsida*) – 7 семейств (34 вида). По числу семейств двудольные (15) преобладают над однодольными (7) примерно в 2 раза. По числу родов водные двудольные (18) превышают однодольные (11), а по числу видов однодольные (34) немного преобладают над двудольными (31). Из класса однодольных по числу видов особенно выделяется семейство *Potamogetonaceae* (18), из двудольных – *Trapaeeae* (5).

Анализ таксономического состава показывает преобладание однородных семейств (17), из которых значительное число составляют одновидовые роды (11), другие роды представлены 2–5 видами. Остальные 4 семейства содержат по 2 рода, включающие по 1–3 вида. Самым богатым по числу видов является семейство *Potamogetonaceae* (18), самым богатым родом – *Potamogeton* (18).

Ниже приводится перечень водных растений Амурской области. Семейства внутри классов и виды внутри родов располагаются в алфавитном порядке. Названия видов, родов и семейств приводятся в соответствии со сводкой С.К. Черепанова (1995). В скобках указаны синонимы видов по региональной сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1987, 1989, 1991, 1995, 1996), если названия видов не совпадают. Звездочкой (*) указаны виды, занесенные в Красные книги различного ранга (Красная книга..., 1988; Старченко и др., 1995). Знак вопрос (?) перед названием вида указывает, что вид приводится по гербарным сборам или литературным данным, требуются полевые исследования для подтверждения современного существования вида на территории Амурской области.

Polypodiophyta

SALVINIACEAE: 1. *Salvinia natans* (L.) All.;

Magnoliophyta

Magnoliopsida

CABOMBACEAE: 2. **Brasenia schreberi* J.F. Gmel.;

CALLITRICHACEAE: 3. *Callitriche palustris* L.;

CERATOPHYLLACEAE: 4. *Ceratophyllum demersum* L.; 5. *C. oryzetorum* Kom.;

DROSERACEAE: 6. **Aldrovanda vesiculosa* L.;

ELATINACEAE: 7. *Elatine orthosperma* Dueben (*E. spathulata* Gorski); 8. *E. triandra* Schkuhr;

HALORAGACEAE: 9. *Myriophyllum sibiricum* Kom.; 10. *M. spicatum* L.; 11. *M. ussuriense* (Regel) Maxim.; 12. *M. verticillatum* L.;

HIPPURIDACEAE: 13. *Hippuris vulgaris* L.;

LENTIBULARIACEAE: 14. *Utricularia intermedia* Hayne; 15. *U. macrorhiza* Le Conte; 16. *U. minor* L.

MENYANTHACEAE: 17. *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) O. Kuntze;

NELUMBONACEAE: 18. **Nelumbo komarovii* Grossh.;

NYMPHAEACEAE: 19. **Euryale ferox* Salisb.; 20. **Nuphar pumila* (Timm) DC.; 21. **Nymphaea tetragona* Georgi;

POLYGONACEAE: 22. *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray;

RANUNCULACEAE: 23. *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach; 24. *B. eradatum* (Laest.) Fries; 25. *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch; 26. *Thacla natans* (Pall. ex Georgi) Deyl & Sojak;

TRAPACEAE: 27. **Trapa japonica* Fler.; 28. **T. manshurica* Fler.; 29. **T. maximowiczii* Korsh.; 30. **T. pseudoincisa* Nakai; 31. **T. sibirica* Fler.;

TRAPPELLACEAE: 32. **Trapella sinensis* Oliv.;

Liliopsida

ALISMATACEAE: 33. **Caldesia reniformis* (D. Don) Makino; 34. *Sagittaria natans* Pall.; 35. *S. trifolia* L.;

HYDROCHARITACEAE: 36. *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle; 37. *Ottelia alismoides* (L.) Pers.;

LEMNACEAE: 38. *Lemna japonica* Landolt; 39. *L. minor* L.; 40. *L. trisulca* L.; 41. *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.;

NAJADACEAE: 42. *Caulinia flexilis* Willd.; 43. *C. japonica* (Nakai) Nakai; 44. *C. minor* (All.) Coss. & Germ.; 45. **C. tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel.; 46. *Najas major* All.;

PONTEDERIACEAE: 47. *Monochoria korsakowii* Regel & Maack;

POTAMOGETONACEAE: 48. *Potamogeton berchtoldii* Fieb.; 49. *P. compressus* L.; 50. *P. crispus* L.; 51. *P. distinctus* A. Benn.; 52. *P. gramineus* L.; 53. ?*P. juzepczukii* P. Dorof. & Tzvel.; 54. *P. lucens* L.; 55. *P. maackianus* A. Benn.; 56. *P. malaianus* Miq.; 57. *P. manchuriensis* (A. Benn.) A. Benn.; 58. *P. natans* L.; 59. *P. obtusifolius* Mert. & Koch; 60. *P. octandrus* Poir.; 61. *P. pectinatus* L.; 62. *P. perfoliatus* L.; 63. ?*P. pusillus* L.; 64. *P. richardsonii* (A. Benn.) Rydb.; 65. *P. tenuifolius* Rafin.;

SPARGANIACEAE: 66. *Sparganium minimum* Wallr. (*S. natans* L.);

Литература

Папченков А.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. Основные гидробиотические понятия и сопутствующие им термины: Проект. Рязань, 2003. 21 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. Л., СПб., 1987. Т. 2. 446 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1995. Т. 7. 395 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Старченко В.М., Дарман Г.Ф., Шаповал И.И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб., 1995. 992 с.

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОСУДИСТЫХ ГИДРОФИТОВ ВОДОЕМОВ ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ

Вейсберг Е.И.

Миасс, Ильменский государственный заповедник УрО РАН

Челябинская область, как и Южный Урал в целом, характеризуется хорошо развитой гидросетью. Водоёмы и водотоки играют здесь большую роль в поддержании естественного равновесия в природных сообществах. Неоднородность ландшафтообразующих факторов, связанных со сложным рельефом и зонально-географическим положением региона, обусловили многообразие типов озёр и рек на данной территории по морфометрическим, гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим показателям. На территории Челябинской области представлены и горные хребты Южного Урала, и Зауральский пенеппен, и часть Западно-Сибирской равнины; она расположена в трёх широтных природно-географических зонах (лесной, лесостепной и степной). Разнообразие местообитаний, связанных с водой, сказывается и на макрофитной растительности, важнейшему компоненту водных экосистем.

Цель работы – анализ флористического разнообразия сосудистых гидрофитов Челябинской области и их распространение относительно различных природных зон.

Анализировались как материалы собственных исследований 1989–2007 гг. (Вейсберг, 1999, 2007; Экология озера Большое Миассово, 2000 и др.), так и немногочисленные литературные данные (Дорогостайская, 1961; Горновский, 1961; Эколого-продукционные особенности..., 1978; Экология озера Тургояк, 1998; Куликов, 2005). Гидрофильное ядро флоры макрофитов понималось в широком смысле, включая настоящие гидрофиты, гелофиты и гигрогелофиты (Папченков, 2001). Принимались во внимание местообитания, связанные лишь с собственно водоёмами и водотоками и их прибрежной зоной.

Таксономический анализ показал, что гидрофильное ядро сосудистой флоры макрофитов Челябинской области насчитывает 107 видов, относящихся к 52 родам и к 31 семейству. Подавляющее большинство из них принадлежит к *Magnoliophyta* – 104 вида, относящихся к 28 семействам и к 49 родам. Отделы *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta* включают по одному виду. Из семейств цветковых наибольшим числом видов

ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

представлены *Potamogetonaceae* – 16 видов. Столько же видов (16) включают *Cyperaceae*. Далее в главную часть ранжированного списка семейств входят *Ranunculaceae* – 9 видов; *Poaceae* и *Sparganiaceae* – по 6 видов; *Alismataceae* – 5 видов; *Nymphaeaceae*, *Lemnaceae* – по 4 вида. Эти семейства объединяют более половины исследованной флоры. Остальные представлены 1–3 видами.

Флористическое разнообразие в отдельных природных зонах различно (табл. 1). Наибольшим видовым богатством гидрофильной флоры отличается лесная зона, наименьшим – степная.

Таблица 1

Флористический состав гидрофильного ядра макрофитов водоемов Челябинской области

Отдел	Природные зоны		
	лесная	лесостепная	степная
<i>Magnoliophyta</i>	94/45/27*	84/46/28	72/42/24
<i>Lycopodiophyta</i>	1/–/–	1/–/–	1/–/–
<i>Polypodiophyta</i>	1/1/1	1/1/1	1/1/1
<i>Equisetophyta</i>	1/1/1	1/1/1	1/1/1
Всего	97/47/29	87/48/30	75/44/26

*Примечание: виды/рода/семейства.

Для количественной оценки флористического сходства зон был применен коэффициент Чекановского-Сьеренсена, который рассчитывался по формуле для количественных данных (Песенко, 1982):

$$I_{cs} = \frac{\sum \min(n_{ij}, n_{ik})}{\sum n_{ij} + \sum n_{ik}}$$

где $\min(n_{ij}, n_{ik})$ – сумма наименьших обилий в двух сравниваемых списках, $\sum n_{ij} + \sum n_{ik}$ – сумма обилий всех видов в списках.

За количественную характеристику принималась 5-балльная шкала встречаемости: 1 – единичные находки; 2 – очень редко; 3 – редко; 4 – спорадически; 5 – часто.

Оказалось, что I_{cs} между лесной и лесостепной, а также лесостепной и степной зонами равен 0,9, тогда как между лесной и степной этот показатель несколько ниже – 0,85. Таким образом, сходство между флорой гидрофильного ядра различных ботанико-географических зон в пределах области, в целом, очень высоко, несмотря на некоторые особенности. В лесной зоне, в предгорьях Южного Урала, расположены многочисленные разнотипные тектонические озера со сложной формой котловины и береговой линии и, таким образом, наблюдается высокое разнообразие водных местообитаний. Макрофитная растительность сосредоточена в литоральной зоне озер и в мелководных заливах. В лесостепной и степной зоне распространены, в основном, мелкие блюдцеобразные озера с выровненной и порой заболоченной береговой линией, часто солоноватые и соленые, с однообразной растительностью. Степная зона крайне бедна озерами. Равнинный характер рек с широкими поймами обусловил здесь наибольшее разнообразие макрофитной растительности по их берегам, а также в водохранилищах.

Анализ экологической структуры (табл. 2) показал, что значительная часть видов относится к собственно гидрофитам (53 вида или 49,5%) При этом преобладают погруженные гидрофиты (более 37%), преимущественно они являются прикрепленными. На долю гидрофитов с плавающими листьями и плавающих на поверхности приходится около 12%, преобладают прикрепленные формы. Доля геллофитов составляет 19,5%. Доля гигрогеллофитов достаточно высока – (31%). Виды причислялись к тем экологическим группам, которые они представляют в условиях водоемов конкретного региона.

Таблица 2

Состав экологических групп гидрофильного ядра макрофитов водоемов Челябинской области

Экотипы*	I							II		III
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Экогруппы*										
Количество видов	5	35	9	4	13	8			33	

*Примечание: классификация по В.Г. Папаченкову (2001) с изменениями.

Тип I. Гидрофиты (настоящие водные растения). Группы: 1. Гидрофиты, плавающие в толще воды. 2. Погруженные укореняющиеся гидрофиты. 3. Укореняющиеся гидрофиты с плавающими листьями. 4. Гидрофиты, плавающие на поверхности воды. Тип II. Геллофиты, или воздушно-водные растения. Группы: 5. Низкотравные геллофиты. 6. Высокотравные геллофиты. Тип III. Группа 7. Гигрогеллофиты.

В результате географического анализа выявлено, что ареалы распространения видов гидрофильной флоры образуют более 35 типов. Однако около 30 типов представлены 1–2 видами. Преобладают виды с широкими ареалами. На долю голарктических (46 видов, около 43%), евроазиатских (17 видов, около 16%),

гемикосмополитных (6 видов, 5,6%) приходится более 63% флоры. Большинство других видов имеют более узкое распространение с ареалами частично европейскими, частично азиатскими (сибирскими). Некоторые виды распространены и в Северной Америке (северо-восточноевропейско-североамериканский бореальный *Nymphaea tetragona* Georgi, североазиатский североамериканский бореальный *Thacla natans* (Pall. ex Georgi) Deyl et Soják, североамериканский адвентивный *Elodea canadensis* Michx., североамериканский европейско-западносибирский *Isoetes lacustris* L. и др.).

Виды исследованной флоры разнообразны по широтно-зональному распространению. Преобладают плюризональные виды (67 видов, более 63%). На долю бореальных и южнобореальных приходится около 10%, а вместе со смешанными (частично неморальными и (или) лесостепными) ареалами они составляют более 22%. Менее представлены неморально-лесостепные виды (около 4%). Единично присутствуют чисто неморальный ареал (евроазиатский *Eleocharis austriaca* Hayek.), арктический, гипоарктический и степной элементы. Аркто-бореальным является голарктический *Comarum palustre* L., гипоаркто-бореальными – голарктический *Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries и голарктический *C. aquatilis* Wahlenb., лесостепными и степными – восточноевропейско-азиатский *Typha laxmannii* Lepech. И голарктический *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, степными – восточноевропейско-азиатский *Bolboschoenus planiculmus* (Fr. Schmidt) Egor., европейско-западноазиатский *Batrachium rionii* (Lagget) Nym. Самыми представленными ареалами оказались голарктический плюризональный (36 видов, или 33,6%), евроазиатский плюризональный (12 видов, или 11%), европейско-западноазиатский плюризональный (11 видов, или 10%).

Необходимо отметить, что ввиду недостаточной изученности распространения гибридов рдестов, при анализе они не учитывались. Достоверно в водоемах области присутствуют *Potamogeton* × *nitens* Web. (*P. gramineus* L. × *P. perfoliatus* L.) и *P.* × *zizii* Mert. et Koch (*P. gramineus* L. × *P. lucens* L.) (Куликов, 2005). Кроме того, рдест злаковидный *P. gramineus* L. понимался в самом широком смысле. Что касается гибридов, то в регионе также отмечен редко встречающийся здесь гибрид *Nuphar* × *spenneriana* Gaudin (*N. lutea* (L.) Smith × *N. pumila* (Timm) DC.) (Куликов, 2005) и экземпляры *Nymphaea*, сочетающие признаки *N. candida* J. Presl и *N. tetragona*. В анализируемый список не включены также пузырчатки *Utricularia intermedia* Haune и *U. minor* L., которые, являясь, по сути, настоящими гидрофитами, приурочены в регионе к болотным биотопам.

Отметим наиболее интересные и редкие виды гидрофильной флоры на территории области. Нами здесь впервые найдена в солоноватых озерах Бердениш и Кожакуль *Najas marina* L. Другой редкий вид из сем. *Najadaceae* – *Caulinia flexilis* Willd. – нами обнаружен в оз. Большое Миассово через почти 50 лет после первого упоминания (Дорогостайская, 1961). *Ruppia maritima* L. отмечена в единственной точке – в соленом озере Каратибиз в лесостепной зоне Л.В. Рязановой (Куликов, 2005). Чрезвычайно редко встречаются в озерах лесной зоны *Isoetes lacustris*, *Sparganium gramineum* Georgi, *Potamogeton rutilus* W2000, oIfg., *Batrachium eradicatum*, *Sagittaria natans* Pall., *Elatine triandra* Schkuhr, *E. ortosperma* Dueben, *Lemna gibba* L., в лесной и лесостепной зонах – *Zannichellia repens* Boenn. Последний вид нами впервые найден в оз. Большой Ишкуль. *Z. pendiculata* Reichenb. отмечена единично в лесостепной зоне, *Batrachium rionii* – в степной. *Isoetes setacea* Lam. упоминается для оз. Маян в лесостепной зоне, однако при специальных поисках нами не обнаружен. Кроме того, около границ области найдены виды, нахождение которых возможно и на ее территории. *Salvinia natans* (L.) All.) обнаружена в нижнем течении р. Сим в Башкирии, *Najas major* All. указывается для Курганской области, *Elatine alsinastrum* L – для Курганской и Свердловской областей.

Таким образом, рассмотренная гидрофильная флора характеризуется достаточно высоким видовым богатством, которое объясняется разнообразием биотопов, связанным с разнотипными по гидрологическим и гидрохимическим параметрам водоемами и водотоками. Большинство видов данной флоры являются собственно гидрофитами. То есть, из всего разнообразия местообитаний, связанных с озерами, преобладают водные экотопы. Однако значительная часть видов – обитатели ветландов, которые представляют спектр переходных местообитаний между типично сухопутными и типично водными экотопами. Это согласуется с тем, что ветланды (прибрежная полоса, сплавины, заболоченные понижения), по сути, экотопы, являются компонентом озерных экосистем (Вейсберг, 2007).

Проведенные исследования подтверждают, что, хотя водная растительность и является азональной, в ней четко проявляются зонально-географические особенности флоры территории в целом (Папченко, 2001; Вейсберг, 2007), в частности, сочетание европейских и азиатских (сибирских) ареалов, а также присутствие степных, лесостепных, неморальных, бореальных и даже арктических элементов, проникающих сюда по горным хребтам Урала. В результате, географический и широтный элементы в сочетании образуют достаточно большое разнообразие типов ареалов распространения водной флоры. Некоторые различия между отдельными природными зонами также присутствуют.

Литература

- Вейсберг Е.И. Структура и динамика сообществ макрофитов озер Ильменского заповедника. Миасс, 1999. 122 с.
- Вейсберг Е.И. Анализ гидрофильной сосудистой флоры озер лесной зоны Челябинской области // Вестник Оренбургского государственного университета. 2007. № 10(74). С. 118–123.
- Горновский К.В. Водная растительность озер Б. Миассово и Б. Таткуль // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина / Труды Ильменского гос. заповедника. Вып. VIII. Свердловск, 1961. С. 57–84.
- Дорогостайская Е.В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина / Труды Ильменского гос. заповедника. Вып. VIII. Свердловск, 1961. С. 9–50.
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург-Миасс: Геотур, 2005. 538 с.
- Эколого-продукционные особенности озер различных ландшафтов Южного Урала. Л: Наука, 1978. 212 с.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 214 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Экология озера Большое Миассово. Миасс, 2000. 318 с.
- Экология озера Тургояк. Миасс: Геотур, 1998. 154 с.

ИНВАЗИОННЫЙ КОМПОНЕНТ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ РОССИИ (ГИПОТЕЗЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ)

Виноградова Ю.К.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Большинство теоретических работ, касающиеся инвазионных видов, строится на положении, что проблемные чужеродные виды более обильны в регионах вторичного ареала, чем в регионах естественного ареала. Однако однозначного объяснения причин этого явления до сих пор нет; существует 8 основных гипотез для объяснения успеха чужеродных растений, внедряющихся в естественные сообщества. Первые 4 гипотезы можно проверить путем сравнения аборигенных и инвазионных популяций, последующие 4 можно оценить при изучении чужеродных видов только во вторичном ареале (Hierro et al., 2005).

Оценка этих гипотез проведена путем изучения биологии видов, входящих в инвазионный компонент флоры Средней России: *Acer negundo* L., *Acorus calamus* L., *Amaranthus albus* L., *A. retroflexus* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Atriplex tatarica* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt., *A. spicata* (Lam.) C. Koch, *Aster* × *salignus* Willd., *Bidens frondosa* L., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Chamomilla suaveolens* (Pursh.) Rydb., *Crataegus monogyna* Jacq., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen, *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray., *Elaeagnus angustifolia* L., *Elodea canadensis* Michx., *Elsholzia ciliata* (Thunb.) Hyl., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. pseudorubescens* A. Skvortsov, *Erigeron canadensis* L., *E. strigosus* Muehl. ex Willd., *Erucastrum gallicum* (Willd.) O.E. Schulz, *Euphorbia pepelis* L., *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina, *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake., *G. parviflora* Cav., *Helianthus tuberosus* L. s.l., *Hippophae rhamnoides* L., *Hordeum jubatum* L., *Impatiens glandulifera* Royle., *I. parviflora* DC., *Juncus tenuis* Willd., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Oenothera biennis* L., *Oxalis stricta* L., *Poa supina* Schrad., *Populus alba* L., *Puccinellia distans* (L.) Parl., *Reynoutria* × *bohemica* Chrtek et Chrtková, *R. japonica* Houtt., *Senecio viscosus* L., *Solidago canadensis* L., *S. gigantea* Ait., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *caucasicum* Bieb., *Sisymbrium wolgensse* Bier. ex Fourn., *Xanthium albinum* (Widd) H. Scholz.

Гипотеза 1. Чужеродные виды не имеют естественных врагов, которые контролируют рост их популяций (Элтон, 1960). Подтверждение этой гипотезы мы получили при исследовании *Echinocystis lobata*. В его естественном ареале популяции сильно поражаются болезнями и вредителями, что обуславливает мозаичность распространения этого вида, тогда как в Средней России подобного явления не наблюдается. Не отмечена нами поражаемость вредителями и у большинства других инвазионных видов. Инвазионный вид флоры Москвы – *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. повреждается вредителями слабо и только в конце вегетационного периода, тогда как в его естественном ареале на Дальнем Востоке из-за сильного поражения этого вида болезнями и вредителями мы с трудом собирали в популяциях по 10 неповрежденных листовых пластинок, необходимые нам для анализа. Из видов, входящих в инвазионный компонент флоры Средней России, сильно поражается только *Fraxinus pennsylvanica*. Вредителем его является ясеневая изумрудная узкотелая златка, личинки которой питаются камбиальным слоем, что вызывает усыхание деревьев. Однако это исключение только подчеркивает правило, поскольку этот вид златки также является инвазионным.

Гипотеза 2. У чужеродных видов быстро эволюируют генетические признаки, связанные с давлением естественного отбора в новых условиях среды. Эта гипотеза подтверждена нами при изучении *Acorus cala-*

mus, *Amaranthus albus*, *Ribes aureum*, *Aronia melanocarpa*, *Acer negundo*, *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Epilobium adenocaulon*, *E. rubescens*, *Echinocystis lobata*, *Bidens frondosa*, *Conyza canadensis*, *Chamomilla suaveolens*, *Galinsoga parviflora*, *G. quadriradiata*. Выявлена общая для этих видов черта – все они на родине произрастают вне зоны экологического оптимума и поэтому обладают широкой нормой реакции генотипа.

Способ размножения не влияет на натурализационные возможности: к успешным колонизаторам относятся и вегетативноподвижный *Acorus*, и перекрестноопылители *Acer negundo* и *Conyza canadensis*, и самоопыляющиеся виды рода *Galinsoga*. Однако способ размножения определяет механизм адаптаций. У перекрестноопылителей адаптация осуществляется путем перекомбинации генов и последующего естественного отбора. У самоопылителей и апомиктов уже в инициальной популяции возникают микромутации физиологических признаков, связанные с расширением нормы реакции, которые сохраняются в чистых линиях, способных к последующей натурализации. В первом случае имеет место движущий отбор, а во втором – стабилизирующий.

У перекрестноопылителей в ходе натурализации вырабатываются и генетически закрепляются важнейшие адаптивные признаки: менее продолжительный период роста и более быстрое прохождение полного цикла развития с юга на север. У *Conyza canadensis* с юга на север увеличивается также процент озимых форм в популяциях, у *Acer negundo* – продолжительность периода покоя семян и морозостойкость. При этом наибольшее влияние на ритм роста и развития у растений длинного дня оказывают температурные условия и режим осадков, а у растений короткого дня – длина дня.

У самоопылителей, апомиктных и вегетативноподвижных видов, напротив, во вторичном ареале наблюдается относительная константность биоморфологических признаков. Изменчивость ритма роста и развития либо практически не выражена, либо имеет беспорядочный межпопуляционный (не клинальный) характер. Это связано с тем, что отбор эвритолерантных линий или клонов происходит на самых ранних этапах натурализации, и далее они уже генетически почти не изменяются.

Гипотеза 3. Чужеродные виды приспособлены к типу и интенсивности беспорядочности, которые являются новыми для аборигенных видов (Baker, 1974). Думается, что эта гипотеза представляет собой просто более «ученый» перевод предыдущей гипотезы – чужеродные виды, действительно, более приспособлены к высокому уровню «беспорядочности», поскольку имеют более широкую норму реакции генотипа.

Гипотеза 4. Чужеродные виды используют ресурсы, неиспользуемые аборигенными видами (Элтон, 1960). На начальном этапе внедрения на новые территории чужеродные виды, действительно, поселяются в открытых местообитаниях. Однако инвазионные виды именно вытесняют аборигенные виды, т. е. конкурируют с ними за имеющиеся ресурсы. Эксперименты по сравнительной оценке конкурентоспособности близких видов, один из которых является инвазионным, а другой – аборигенным, проведены нами на видах рода *Bidens*. Мы сделали 6 образцов, представляющих собой смесь из 50 семян североамериканской *B. frondosa* и 50 семян аборигенной *B. tripartita*, и высеяли их в пикировочные ящики, вкопанные в грядки. В 2 ящиках была супесь, в 2-х – садовая земля и в 2-х – торф. Три ящика (с супесью, землей и торфом) через день-два усиленно поливали, а остальные 3 росли без искусственного полива. По всхожести семян *B. frondosa* получила преимущество лишь в 4 вариантах. В самых неблагоприятных условиях – в ящике с супесью без полива и в ящике с торфом при поливе возшло на 30% больше семян *B. tripartita*. Однако несмотря на это, во всех 6 вариантах опыта *B. frondosa* имела преимущество по приросту в высоту и по биомассе (в 2–3 раза) и по семенной продуктивности (в 3–5 раз). Опыт наглядно продемонстрировал более высокую конкурентоспособность инвазионного вида в сравнении с аборигенным. Поэтому данная гипотеза в случае действительной инвазии, а не просто первоначального заноса вида на новую территорию, меняется на свою противоположность и должна быть сформулирована так: «Чужеродные инвазионные виды более конкурентоспособны, чем аборигенные виды». Осенью 2007 г. нами заложен аналогичный опыт с другой парой видов *Impatiens parviflora* / *I. noli-tangere*, результат мы получим уже в этом году.

Гипотеза 5. Чужеродные виды могут воздействовать на виды естественных популяций биохимическими методами (Bais et al., 2003). Данную гипотезу мы экспериментально не проверяли, однако полное отсутствие естественной растительности (даже тенелюбивых видов) травяного яруса в пойменных лесах из *Acer negundo* и *Fraxinus pennsylvanica* является, хотя и косвенным, но достаточно хорошим подтверждением этой гипотезы. Предварительные опыты позволили венгерским исследователям (Solymosi, 1994) предположить, что экстракт из *Solidago canadensis* может влиять на другие сорняки как аллелопатическое средство. Никакими другими данными по аллелопатическим свойствам видов, входящих в инвазионный компонент флоры Средней России, мы не располагаем.

Гипотеза 6. Чужеродные виды образуют гибриды с аборигенными, и в результате возникает новый вид, способный к дальнейшей экспансии, а иногда и к вытеснению родительских видов. Таким образом возник, например, болотный злак *Spartina anglica* – естественный гибрид афроевропейского *S. maritima* с американским *S. alternifolia*, завезенным на южное побережье Англии и закрепившемся там в начале XIX в. Сейчас *S. anglica* стал почти космополитом – он захватил огромные пространства на побережье Англии, Франции,

Северной и Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии (Guenegou, Levasseur, 1993). Из видов, входящих в инвазионный компонент флоры Средней России, гибридогенным является *Reynoutria* × *bohemica* – гибрид между *R. japonica* и *R. sachalinensis*. И, действительно, гибрид в экспериментальной посадке дает больший прирост по биомассе, чем родительский вид *R. japonica*.

Amelanchier spicata, по-видимому, также является естественным гибридом между североамериканской *A. canadensis*, интродуцированной в 1590 г. из французского поселения в провинции Квебек в Канаде для Королевского ботанического сада в Париже, и введенной в культуру в 1596 г. *A. ovalis*, являющейся единственным видом ирги с европейским ареалом.

Гипотеза 7. Многовидовые сообщества более стойки к вторжению чужеродных видов, чем маловидовые (Элтон, 1960). Теоретически увеличение видового богатства значительно снижает возможности инвазии, видимо потому, что более разнообразные сообщества более полно и эффективно используют имеющееся пространство, лимитируя ресурсы в этой системе. Снижение биоразнообразия, таким образом, создает благоприятные условия для инвазий в эту систему, потенциально ускоряя потерю разнообразия и гомогенизацию биот на земном шаре. Эта гипотеза, разработанная на основе теоретического моделирования, впоследствии была подтверждена экспериментально в лабораторных условиях в микрокамерах с контролируруемыми гомогенными условиями обитания. Однако правомерность этой гипотезы для естественных сообществ остается дискуссионной, поскольку экспериментальных данных, полученных именно в природных неконтролируемых условиях, до сих пор довольно мало. В связи с дискуссионностью вопроса нами был проведен эксперимент по искусственному внедрению *Bidens frondosa* в естественные сообщества с варьирующим числом слагающих их видов и с различными доминантами.

Вопреки теории оказалось, что на участках без явных доминантов и с минимальным числом видов в фитоценозе процент всхожести *Bidens frondosa* был самым низким и составлял 10%. Совсем не проросли семена на участке без доминантов с максимальным числом видов в фитоценозе. Зато 100%-ная всхожесть наблюдалась на двух участках с монодоминированием *Zizania aquatica* L. и *Carex inflata* с числом видов 6 и 5 соответственно. В полидоминантных сообществах, независимо от числа слагающих их видов, процент всхожести составлял 10–40%. Следовательно, помимо биоразнообразия фитоценозов, не последнюю роль играет и их структурированность. Сообщество противостоит натиску чужеродных видов, если состоит из 2–3 выраженных доминирующих и 6–10 сопутствующих видов.

Гипотеза 8. Изменчивость уровня инвазibility различных естественных сообществ зависит от числа чужеродных видов, вторгающихся в сообщество (Williamson, 1996). Думается, что эта гипотеза правомерна. Во всяком случае, число адвентивных видов, отмеченных по берегам рек, обочинам дорог и на пустырях значительно превышает их число в лесных или степных фитоценозах. Соответственно имеется прямая корреляция и между числом адвентивных и инвазионных видов. Разработка методики экспериментальной проверки этой гипотезы станет для нас очередной задачей.

Литература

- Элтон Ч.С. Экология нашествий животных и растений. М., 1960. 230 с.
 Bais H.P. et al. Allelopathy and exotic plants: from genes to invasion // Science. 2003. 301:1377–1380.
 Baker H.G. The evolution of weeds // Annual Review of Ecology and Systematics. 1974. 5:1–24.
 Guenegou M.C., Levasseur J.E. La nouvelle espece amphidiploide *Spartina anglica*. Son origine, argumentation et implications // Biogeographica. 1993. 69:125–133.
 Hierro J.L. et al. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // Journal of Ecology. 2005. 93:5–15.
 Solymosi P. Crude plant extracts as weed biocontrol agents // Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica. 1994. 29(3–4): 361–370.
 Williamson M., Fitter A. The varying success of invaders // Ecology. 1996. 77:1661–1666.

О НЕКОТОРЫХ СВЯЗЯХ ВО ФЛОРЕ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РОДА *EUPHORBIA* L. (*EUPHORBACEAE*)

Гельтман Д.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Важным компонентом географического анализа любой крупной таксономической группы является анализ географических связей, т. е. дизъюнкций в распространении таксона или характера распространения видных групп. Правда, морфологическое сходство не всегда является гарантией общего происхождения, что

демонстрируют исследования с применением молекулярных (филогеографических) методов. Тем не менее, фиксация морфологического сходства таксонов из географически удаленных регионов позволяет, по крайней мере, наметить пути дальнейших исследований.

Род *Euphorbia* L. (молочай) является одним из трех наиболее крупных родов цветковых растений, его представители распространены на всех континентах, кроме Антарктиды. Выявление родственных связей его видов может во многом прояснить историю флор Земного шара. В данной работе рассматриваются виды подрода *Esula* Pers., распространенные, главным образом, в умеренных областях Северного полушария, для которого мною недавно предложен вариант системы в применении к внутропической Евразии (Гельтман, 2007).

Ниже приводятся некоторые примеры географических связей на основании анализа распространения таксонов различных рангов, относящихся к подроду *Esula* рода *Euphorbia*.

1. Кавказ – Атлантическая Европа – Восточная Северная Америка. Этот тип связи проявляется в очевидном сходстве трех видов из секции *Chamaebuxus* Lázaro: *E. squamosa* Willd. (Кавказ), *E. hyberna* L. (Атлантическая Европа) и *E. purpurea* (Raf.) Fernald (восток Северной Америки). Все три являются компонентами лесных сообществ, что нечасто встречается у молочаев умеренных широт. Следует отметить, что *E. purpurea* – единственный вид секции *Chamaebuxus*, распространенный в Северной Америке.

Это тип связи в определенной мере соответствует евразийско-восточносевероамериканскому (Eurasian-Eastern North American) варианту дизъюнкций в системе Торна (Thorne, 1972), который, анализируя распространение родов, приводил в качестве примера *Castanea*, *Convallaria*, *Epigaea* и *Polygonatum*. Указанные роды, однако, распространены и в Восточной Азии, в то время как у рассматриваемых здесь видов *Euphorbia*, по-видимому, нет явно близкородственных таксонов в этом регионе. Торн также выделяет особый тип «умеренных амфиатлантических» (amphi-atlantic temperate) дизъюнкций (род *Corema*, распространенный на западе Пиренейского п-ова и востоке Северной Америки), однако эта аналогия может объяснить только сходство *E. hyberna* с *E. purpurea*.

О сходстве широколиственных лесов Кавказа и приатлантической Европы писал еще А.Н. Краснов (1891), специальную работу этой проблеме посвятил Е.М. Лавренко (1958). По-видимому, следует более внимательно отнестись к рассмотрению возможного сходства лесных сообществ указанных регионов и восточной Северной Америки, а также систематическим связям слагающих их видов. Это может служить серьезным основанием в пользу признания весьма давних амфиатлантических связей флор Евразии и Северной Америки, а также в пользу общих (пусть и очень древних) корней кавказского и апалачского рефугиумов реликтовых видов.

2. Запад Северной Америки – Средиземное море и Ирано-Туран. Виды из групп родства *E. brachycera* Engelm. s.l. (вкл. *E. lurida* Engelm., *E. montana* Engelm., *E. odontadenia* Boiss., *E. robusta* Engelm.) и *E. schizoloba* Engelm. s.l. (вкл. *E. incisa* Engelm.) распространены соответственно на западе и юго-западе США, а также севере Мексики. (Распространение приведено согласно Plants Database – <http://plants.usda.gov/>). Эти растения явно сходны с евразийскими видами из подсекции *Conicocarpae* (Prokh.) Prokh. секции *Paralias* Dumort., хотя, возможно, североамериканские таксоны следует выделить в особую подсекцию. В наибольшей степени они проявляют сходство с *E. microsciadia* Boiss. и близкими видами, распространенными в пределах Иранского нагорья.

Другим интересным примером является сходство эндемика Техаса *E. reptidion* Engelm. с обычным европейско-средиземноморским растением *E. reptus* L., имеющим широкое вторичное распространение. Экологические особенности *E. reptidion* практически исключают возможность рассматривать его как заносное производное *E. reptus*.

В уже упоминавшейся системе Торна имеется достаточно общая группа «средиземноморско-американских» (Mediterranean-American) дизъюнкций, хотя, очевидно, правильнее было бы назвать этот тип «древне-средиземноморско-западносевероамериканским». Стеббинс и Дэй (Stebbins, Day, 1966), рассматривавшие этот тип связи, объясняли его миграцией растений через Берингию, однако Торн считал это маловероятным.

3. Дизъюнкция в пределах Древнесредиземноморского флористического подцарства. В пределах Средиземноморской и Ирано-Туранской флористической областей (Древнесредиземноморское флористическое подцарство по А.Л. Тахтаджяну (1978) наблюдается значительное разнообразие видов подрода *Esula*, причем некоторые секции и подсекции являются для них почти эндемичными. В пределах этих областей наблюдается целый ряд интересных дизъюнкций.

Наличие в Западном Средиземноморье видов из преимущественно Ирано-туранских секций, подсекций и групп родства. Как пример такой дизъюнкции можно привести произрастание на востоке Пиренейского полуострова *E. isatidifolia* Lam. – вида из секции *Holophyllum* (Prokh.) Prokh., основное разнообразие которой приходится на Гималаи, Тибет и горную Среднюю Азию (Байков, 2000). Другим примером является *E. serrata* L., довольно широко распространенный в европейской и североафриканской частях Западного Средиземноморья и принадлежащий к секции *Chylogala* (Fourg.) Prokh., центр разнообразия которой расположен в Иранском нагорье, а часть видов встречается в горной Средней Азии и в Гималаях. На уровне групп родства можно отметить викарирующие близкие виды *E. ceratocarpa* Ten. (юг Аппенинского п-ова, Сицилия), *E. orientalis* L. (главным образом Армянское нагорье), *E. cornigera* Boiss. (Кашмир).

Ирано-туранские виды в Западном Средиземноморье. Этот тип связи подробно рассмотрен Дэвисом и Хеджем (Davis, Hedge, 1971). Из молочаев с таким типом распространения следует прежде всего отметить *E. arvalis* Boiss. et Heldr., основной ареал которого расположен на востоке Анатолии, западе Иранского нагорья, юге Закавказья. Западноевропейская часть ареала включает два фрагмента: в горах Атласа и на востоке Пиренейского п-ова (нагорье Серрания-де-Куэнка); западноевропейские растения иногда рассматриваются как subsp. *longistyla* (Litard. et Maire) Molero, Rovira et Vicens (Molero et al., 1996).

Несколько иной тип распространения характерен для *E. phymatosperma* Boiss. et Gail. Один из фрагментов ареала находится на востоке Анатолии, западе Иранского нагорья, Восточном Средиземноморье (Сирия и Палестина), с этим фрагментом связан очень близкий вид *E. hircana* Grossh., описанный из Талыша. Помимо этого, данный вид встречается на севере Греции, юге Италии, Алжире и Марокко. Балканские и западноевропейские представители этого вида иногда относят к subsp. *cernua* (Boiss.) Vindt. (Med-Checklist, 1986).

4. Морфологически сходные виды в различных горных системах Евразии. При анализе целого ряда таксономических групп в пределах подсекции *Esula* Boiss. секции *Esula* Dumort. выявляются ряды сходных морфологических форм, рассматриваемых как виды и распространенные в достаточно удаленных горных системах Евразии.

Как пример можно привести виды с б.м. широкими эллиптическими или яйцевидно-эллиптическими листьями с закругленным или клиновидным основанием, распространенные в горных системах Евразии и близки им: *E. androsaemifolia* Schlecht. (запад Пиренейского п-ова), *E. imperfoliata* Vis. (горы Балканского п-ова), *E. iberica* Boiss. (Кавказ), *E. glomerulans* Prokh. (Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Памиро-Алай), *E. thyrsoides* Boiss. (Гималаи).

Другим примером является распространение в видов с б.м. широкими эллиптическими или яйцевидно-эллиптическими листьями с сердцевидным основанием: *E. nevadensis* Boiss. et Reut. (Пиренейский п-ов), *E. agraria* Bieb. (Среднедунайская низменность, часть Балкан, Украина, часть Поволжья), *E. sewerzowii* Herd. ex Prokh. (Тянь-Шань).

Отмеченные виды очень сходны морфологически и часто различаются лишь характером изменчивости, они вполне могут рассматриваться как подвиды. Пока остается открытым вопрос, являются ли они фрагментами обширного ареала предкового вида либо могли произойти независимо.

4. Евразийские степные виды и их викарианты в Западной Европе. В Западном Средиземноморье и на западе Европы известен целый ряд территорий, на которых встречаются довольно многочисленные евразийские степные виды или их викарианты (Gamaña, Moutoto, 1999). Одной из таких территорий считается средиземноморское побережье Франции, где произрастает *E. tenuifolia* Lam., морфологически очень сходный с восточноевропейским степным видом *E. leptocaula* Boiss. Во внутренних долинах Альп, на границе Италии и Франции – другом «степном» анклав – произрастает чрезвычайно полиморфный (что нашло отражение в его названии) *E. variabilis* Cesati, сочетающий признаки степных видов *E. caesia* Kar. et Kit. и *E. subtilis* Prokh., а в некоторой степени – и *E. pseudagraria* P. Smirn. Балканский эндемик *E. pancicii* Beck весьма сходен с уже упоминавшимся *E. subtilis*.

Степная зона является достаточно древней. По мнению Лавренко (1951), открытые ландшафты с растительностью типа саванн или степей существуют с миоцена, в степи современного характера стали формироваться, по-видимому, с плиоцена. Именно плиоценовый возраст, скорее всего, характерен для указанных выше видов, хотя отдельные миграции могли осуществляться и в четвертичном периоде.

Представленные выше примеры дизъюнкций свидетельствуют о древности не только рода *Euphorbia* и его подрода *Esula* (в чем особых сомнений нет), сколько многих его групп родства, таксономических различаемых на уровне секций, подсекций или рядов. Евразийско-североамериканские дизъюнкции вообще ставят вопрос об очень древнем возрасте отдельных секций и подсекций подрода *Esula* – по крайней мере неогеновом.

Есть достаточно оснований считать, что эволюция подрода *Esula* проходила главным образом в области Древнего Средиземья в самом широком его понимании (Попов, 1927, 1929, 1963 и др.). Расцвет и максимально широкое распространение тех или иных групп родства был, по-видимому, связан с отдельными периодами, характеризовавшимися соответствующими климатическими условиями. При изменении климата значительная часть таксонов вымирала или существенно сокращала ареал, оставляя, однако, в этом случае «следы» в виде дизъюнкций или викарирующих таксонов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00848).

Литература

- Байков К.С. Система секции *Holophyllum* рода *Euphorbia* // Бюлл. МОИП, отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 5. С. 44–47.
 Гельтман Д.В. Конспект системы подрода *Esula* Pers. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) внетропической Евразии // Новости систематики высших растений. СПб., 2007. Т. 39. С. 224–240.

Краснов А.Н. Нагорная флора Сванетии и особенности ее группировки в зависимости от современных условий жизни и влияния ледникового периода. Предварительный отчет о летней экскурсии по Сванетии // Изв. Русск. геогр. общ. 1891. Т. 27. С. 357–383.

Лавренко Е. М. Возраст ботанических областей внетропической Евразии // Изв. АН СССР, сер. геогр. 1951. № 2. С. 17–28.

Лавренко Е.М. О положении лесной части Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 9. С. 1237–1253.

Попов М.Г. Основные черты развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеазиатск. гос. ун-та. 1927. Т. 15. С. 239–292.

Попов М.Г. Род *Cicer* и его виды. К проблеме происхождения средиземноморской флоры // Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. 1929. Т. 29. № 1. С. 1–240.

Попов М.Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 135 с.

Тухтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Davis P.H., Hedge I.C. Floristic links between N.W. Africa and S. W. Asia // Ann. Naturh. Mus. Wien. 1971. Bd. 71. S. 43–57.

Gamarrá R., Montouto O. Distribution of steppic plants in the western Mediterranean and adjacent regions // Acta Bot. Fennica. 1999. Vol. 162. P. 125–128.

Med-Checklist: a critical inventory of vascular plants of the circum-Mediterranean countries. Geneve, 1986. Vol. 3. xiv+395 p.

Molero J., Rovira A.M., Vicens J. *Euphorbia* L. sect. *Cymatospermum* (Prokh.) Prokh. (Euphorbiaceae) en la Peninsula Ibérica Morphología de la semillas. Precisiones taxonómicas y chorológicas sobre algunos táxones críticos // Anales Jard. Bot. Madrid, 1996. Vol. 54. N 1. P. 207–229.

Stebbins G.L., Day A. Cytogenetic evidence for long continued stability in the genus *Plantago* // Evolution. 1967. Vol. 21. N 3. P. 409–428.

Thorne R.F. Major disjunctions in the geographic ranges of seed plants // Quart. Rev. Biol. 1972. Vol. 47. N 4. P. 365–411.

СИНАНТРОПИЗАЦИЯ ФЛОРЫ ЦЕЛИННЫХ СТЕПЕЙ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Григорьевская А.Я., Прохорова О.В.

Воронеж, Воронежский госуниверситет

Степные ландшафты в структуре географической оболочки представляют в настоящее время природные образования, оставшиеся на месте широко распространенных еще в недавнем прошлом зональных комплексов. Сегодня их уникальный характер определяется сравнительно малой площадью, фрагментарностью размещения и принадлежностью к различным физико-географическим условиям.

Трехсотлетнее давление хозяйственной деятельности на степные ландшафты Воронежской области создало реальную угрозу потери эталонных участков степей, крайне необходимых для объективной оценки масштабов и глубины трансформации и деградации современных антропогенных ландшафтов, на основе сопоставления современных экопараметров травянистых сообществ с эталонными. Реализация такого подхода возможна в результате организации экологического мониторинга степных ландшафтов, представляющего «систему регулярных наблюдений (контроля) за рационально подобранным спектром наиболее экологически значимых параметров компонентов ландшафтов, позволяющая делать выводы относительно негативных тенденций изменения их биопродуктивности, качества и комфортности для биоты и человека» (Двуреченский, 2004).

Сокращение степного биома сделало крайне актуальной необходимость сохранения биоразнообразия и защиты степных экосистем, что подчеркивают многочисленные публикации (Модкович и др., 1997; Тишков и др., 1997; Чибилев, 1998).

В настоящее время можно наблюдать феномен перехода степи из положения доминирующей на плакорных растительности на положение антропогенного реликта, в основном уцелевшего на «неудобных» землях типа долинных и балочных склонов, выходов коренных пород и в немногих особо охраняемых природных территориях (ООПТ) (Юрцев, 1993). Очевидно, в обозримом будущем следует ориентироваться на увеличение количества степных участков за счет перевода нерентабельной (бросовой) пашни в кормовые угодья. Ускорение восстановления степной и луговой растительности возможно с помощью метода «агростепи» (Дзыбов, 2001; Юнусбаев, 2001 и др.)

Поддержание фиторазнообразия степей является важнейшей составной частью сохранения генофонда кормовых, лекарственных, декоративных видов растений. Среди окультуренного ландшафта Воронежской области степные сообщества стали одним из самых редких.

Флора степей Воронежской области А.Я. Григорьевской изучалась на протяжении 30 лет, а в период с 1999 по 2007 гг. совместно с О.В. Прохоровой выполнена инвентаризация флоры пяти целинных степей: Владимирской (50°40' с.ш., 39°01' в.д.) – Острогужский район, Хреновской (51°06,5' с.ш., 40°19'48" в.д.) – Бобровский, Краснянской (51°02,5' с.ш., 41°08'25" в.д.) – Новохоперский, Волоконовской (49°51'06" с.ш., 39°21'33" в.д.) – Кантемировский, Хрипунской (49°35'17" с.ш., 40°24'12" в.д.) – Богучарский.

Соотношение антропоотолерантных групп во флоре степей Воронежской области

Название антропоотолерантных групп	Общее число видов		Число видов в степях									
	абс.	%	Владимировская		Хреновская		Краснянская		Волоконовская		Хрипунская	
Индигенофит	442	57,6	200	49,6	227	46,6	259	54,0	273	51,7	156	47,6
Апофит	285	36,8	182	45,2	227	46,6	203	42,3	224	42,4	157	47,8
Эпекофит	22	2,9	11	2,7	17	3,5	9	1,9	17	3,2	8	2,4
Агриофит	19	2,7	10	2,5	16	3,3	9	1,8	14	2,7	7	2,1
Итого	768	100	403	100	487	100	480	100	528	100	328	100

Адвентивные растения степей Воронежской

Название вида	Антропоотол. группа	Тип ареала	Экологический тип	Жизненная форма									
<i>Acer negundo</i>	агриофит	североамериканский	мезофит	двулетник									
<i>Amaranthus retroflexus</i>	эпекофит	евразийский		мезофит	однолетник								
<i>Ambrosia trifida</i>													
<i>Atriplex hortensis</i>													
<i>Atriplex tatarica</i>													
<i>Avena fatua</i>													
<i>Bidens frondosa</i>	агриофит	североамериканский			мезофит	одно-двулетник							
<i>Bromus japonicus</i>		евразийский											
<i>Bromus squarrosus</i>		средиземноморский											
<i>Bunias orientalis</i>													
<i>Camelina pilosa</i>							европейский						
<i>Centaurea cyanus</i>	агриофит	космополит				мезофит	однолетник						
<i>Chenopodium strictum</i>	эпекофит	евразийский											
<i>Conyza canadensis</i>	агриофит	североамериканский											
<i>Corispermum hyssopifolium</i>		европейский											
<i>Echinochloa crusgalli</i>	эпекофит	космополит											
<i>Epilobium ciliatum</i>	агриофит	североамериканский	мезофит	кистекарповой мн.									
<i>Epilobium pseudorubescens</i>		голарктический											
<i>Eragrostis minor</i>		космополит											
<i>Euphorbia cyparissias</i>		европейский		мезофит			однолетник						
<i>Lactuca serriola</i>	эпекофит	евразийский					мезофит	корнеотпрысковый мн.					
<i>Lactuca tatarica</i>		азиатский											
<i>Lepidium densiflorum</i>	агриофит	североамериканский			мезофит			корнеотпрысковый мн.					
<i>Lepidotheca suaveolens</i>	эпекофит	евразийский						мезофит	одно-двулетник				
<i>Malva pusilla</i>													
<i>Oenothera biennis</i>	агриофит	североамериканский							мезофит	двулетник			
<i>Onopordum acanthium</i>	эпекофит	евразийский											
<i>Orobanchе cumana</i>	агриофит					мезофит				паразит			
<i>Phalaris canariensis</i>	эпекофит	средиземноморский											
<i>Polygonum aviculare</i>	агриофит	космополит								мезофит	однолетник		
<i>Psathyrostachys juncea</i>		азиатский									мезофит	дерновинный мн.	
<i>Sambucus ebulus</i>		евразийский											
<i>Saponaria officinalis</i>		эпекофит	космополит									мезофит	корневищный мн.
<i>Senecio vernalis</i>													
<i>Setaria pumila</i>													
<i>Setaria viridis</i>													
<i>Silene dichotoma</i>													
<i>Stachys annua</i>		средиземноморский	мезофит	двулетник									
<i>Thlaspi arvense</i>		евразийский											
<i>Xanthium spinosum</i>		космополит		мезофит	однолетник								
<i>Xanthium strumarium</i>													

С учетом литературных сведений (Комаров, 1931; Камышев, 1971; Агафонов, 2003) и современного обследования флора изученных степей составляет 810 видов высших сосудистых растений (Прохорова, Григорьевская, 2007). Из них 42 вида растений нами не обнаружено, тем не менее, их нельзя считать исчезнувшими, так как требуется более детальное обследование в разные годы и сроки вегетации растений от ранней весны и до поздней осени. Современный сводный конспект флоры Владимирской, Хреновской, Краснянской, Волоконовской и Хрипунской степей насчитывает 768 видов сосудистых растений. Флора небольших территорий общей площадью 224 га, в том числе: Владимирской – 6 га (403 вида), Хреновской – 80 га (487 видов), Краснянской – 100 га (480 видов), Волоконовской – 25 га (528 видов) и Хрипунской – 13 га (328 вида); составляет 35,1% от флоры Воронежской области численностью 2187 видов (Григорьевская, Прохорова, 2006).

Продолжительная антропогенная трансформация степных экосистем связана с обеднением природной и обогащением их синантропной флоры. В настоящее время антропогеогенез стал ведущим фактором в эволюции биоты всей планеты и его следствием является «гомогенизация» биосферы, обеднение и снижение устойчивости растительного покрова, сокращение потенциальных возможностей эволюции, флорогенеза и т. д. (Горчаковский, 1979, 1984; Исаков и др., 1980; Вальтер, 1982; Миркин, Наумова, 2001). Поэтому изучения антропогенной трансформации (синантропизации) флоры степей является первоочередной задачей. «Процесс синантропизации флоры и растительности идет во всем мире, адвентивные виды повсюду приходят на место аборигенных, а сообщества синантропных растений сменяют естественные. Повернуть этот процесс вспять уже невозможно» (Тихомиров, 1989, с. 3). В целях сохранения фиторазнообразия и стабильного функционирования степных экосистем надо изучить этот процесс и дать оценку роли и места синантропного комплекса в составе ее флоры.

Анализ флоры степей по группам антропотолерантности (см. табл. 1) показал, что индигенофитная – 444 вида, или 57,55% является доминирующей. Однако значительный вес имеет апофитная – 285 видов, или 36,85%. Адвентивная группа насчитывает всего лишь 41 вид, или 5,59%, которые почти в равном количестве распределились между эпекофитами – 22 вида и агрофитами – 19 видов.

Адвентивная группа принадлежит к отряду *Magnoliophyta* – покрытосемянных. Лидирующими являются четыре крупных семейства Средней России: *Asteraceae* (11 видов), *Poaceae* (9), *Brassicaceae* (4) и *Chenopodiaceae* (4), а в других семействах числятся: *Onagraceae* (3), *Caryophyllaceae* (2), остальных девяти – по 1 виду. Совсем отсутствуют семейства, содержащие только адвентивные виды, которые характерны для урбоэкосистем, как например: *Portulacaceae*, *Berberidaceae*, *Cucurbitaceae* и т. д.

Меняется спектр жизненных форм заносных видов по сравнению с аборигенной флорой. В основном заносные виды являются однолетниками-двулетниками (34 вида). Среди эпекофитов имеются потенциальные сорняки (*Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.), виды аллергены (*Ambrosia artemisiifolia* L.). Адвентивные виды в основном принадлежат к азиатскому, евразийскому и североамериканскому типу ареалов (см. табл. 2), что подтверждает их широкую экологическую амплитуду.

В каждой степи адвентивная группа составляет: Владимирская – 5,21%, Хреновская – 6,78%, Краснянская – 3,76%, Волоконовская – 5,87%, Хрипунская – 4,57%.

Анализ адвентивной группы растений, как в общем флористическом списке степей, так и по каждой из них показывает незначительную степень нарушенности растительного покрова. Такое положение, видимо, объясняется не только снижением антропогенной нагрузки в последние 20 лет, но и устойчивостью степных экосистем. Малочисленные однолетники не оказывают влияния на структуру фитоценозов и ютятся по тропам, обочинам дорог, кротовинам, экотонным окраинам степи. Их влияние проявляется в увеличении списка флоры и изменении структуры жизненных форм.

Литература

- Агафонов В.А. К флоре Краснянских степей // Вестник Воронеж. гос. ун-та. Сер. Химия, биология, фармация. 2003. № 2. С. 91–94.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982. 264 с.
- Горчаковский П.Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование. Экология. 1984. № 5. С. 3–16.
- Горчаковский П.Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1697–1713.
- Григорьевская А.Я., Прохорова О.В. Сосудистые растения Воронежской области. Воронеж, 2006. 145 с.
- Двуреченский В.Н. Геоэкологический мониторинг ландшафтов Центрального Черноземья. // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. 2004. № 1. С. 91–99.
- Дзыбов Д.С. Метод агростепей: ускоренное восстановление природной растительности. Саратов, 2001. 40 с.
- Исаков И.А., Казанская Н.С., Панфилов Д.В. Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. М., 1980. 226 с.
- Камышев Н.С. Флора Каменной и Хреновской степей Воронежской области. Науч. зап. Воронеж. отд-ния Всесоюз. бот. о-ва. 1971. С. 31–54.
- Комаров Н.Ф. Хрипунская степь // Двадцать пять лет научно-педагогической и общественной деятельности Б. А. Келлера (1902–1927). Воронеж, 1931. С. 321–335.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентизация растительности: инвазивные виды и инвазительность сообществ // Успехи совр. биологии. 2001. Т. 121. № 6. С. 550–562.
- Мордкович В.Г., Гиляров А.М., Тишков А.А., Баландин С.А. Судьба степей. Новосибирск, 1997. 208 с.
- Прохорова О.В., Григорьевская А.Я. Биогеографические особенности флоры степей Воронежской области // Вестник Воронеж. гос. ун-та. Серия география и геоэкология. Воронеж, 2007. № 2. С. 29–38.
- Тихомиров В.Н. Актуальные задачи изучения адвентивных и синантропных растений // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Материалы совещ., 1–3 февр. 1989 г. М., 1989. С. 3–6.

Тишков А.А., Шерemet Л.Г. Экологическая реставрация нарушенных экосистем как элемент формирования природоохранного каркаса степного региона // Принципы формирования сети особо охраняемых природных территорий Белгородской области. Белгород–Борисовка, 1997. Ч. 1. С. 34–36.

Чибилев А.А. Степи Северной Евразии: (эколого-географический очерк и библиография). Екатеринбург, 1998. 192 с.

Юнусбаев У.Б. Оптимизация нагрузки на естественные степные пастбища. Саратов, 2001. 48 с.

Юрцев Б.А. Степи Евразии: исчезающий биом? // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб.–Москва, 1993. 145 с.

СРАВНЕНИЕ КАЛЬЦЕФИЛЬНЫХ ФЛОР СРЕДНЕРУССКОЙ И ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТЕЙ

Еленевский А.Г.¹, Радыгина В.И.²

¹ Москва, Московский педагогический государственный университет

² Орел, Орловский государственный университет

Хотя флоры карбонатного грунта Среднерусской и Приволжской возвышенностей занимались многие исследователи (Абрамова, 1968; Володина, 1978; Хмелев, Кунаева, 1999; Масленников, 2001; Радыгина, 2003; Агафонов, 2006 и др.), кроме того, сведения о кальцефитах приводятся во многих современных региональных флорах (Губанов и др., 1995; Еленевский и др., 2001, 2004, 2005; Маевский, 2006), сравнительная характеристика кальцефитов этих регионов не давалась, поэтому в этой работе мы приводим данные наших исследований.

На территории Русской равнины прослеживается некоторая закономерность в распространении кальцефитов в меридиональном и широтном направлениях. Процент их включения во флору, например, Среднерусской возвышенности увеличивается с севера на юг в зональном направлении от 18–20 до 31%, поскольку основная составляющая экоэотическая группа кальцефитов – растения степной зоны. На Правобережье Волги, в соседних Ульяновской и Саратовской областях эта особенность почти не выражена из-за небольшой разницы физико-географических условий. Однако процент кальцефитов в Саратовской области значительно повышается за счет проникновения полупустынных элементов (галофитов) флоры.

При сравнении кальцефильных флор Среднерусской и Приволжской возвышенностей, выделяются две региональные флористические группы:

1. Виды Среднерусской возвышенности – 30 видов, что составляет ~ 7% от общего числа кальцефильной флоры (455 видов).

2. Кальцефиты Приволжской возвышенности – 44 вида, что составляет ~ 10%.

Эти группы демонстрируют своеобразие не только кальцефильной, но всей флоры этих двух крупных регионов Русской равнины.

Виды, встречающиеся на Среднерусской возвышенности: *Agrostis pseudoalba* Klok., *A. sabulicola* Klok., *Alyssum gmelinii* Jord., *A. hirsutum* Bieb., *Ajuga laxmannii* (L.) Benth., *Anagallis arvensis* L., *Anchusa leptophylla* Roem. et Schult., *Androsace villosa* L. subsp. *taurica* (Ovcz.) Fed., *Anthericum ramosum* L., *Asyneuma canescens* (Waldst. et Kit.) Griseb. et Schrenk., *Betula humilis* Schrank var. *cretacea* Litv., *Bupleurum multinerve* DC., *Clematis recta* L., *Consolida orientalis* (J. Gay) Schrodinger., *Cornus sanguinea* L., *Cruciata laevipes* Opiz., *Daphne cneorum* L. subsp. *jilia* (K.-Pol.) Radyg., *D. sophia* Kalen., *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvelev, *Delphinium sergii* Wissjul., *Dianthus pseudoarmeria* Bieb., *Hackelia deflexa* (Wahlenb) Opiz., *Helianthemum canum* (L.) Hornem., *Linum hirsutum* L., *Potentilla pimpinelloides* L., *Rosa jundzillii* Bess., *R. × oscolensis* Busunova et Grigorjevskaya, *R. rubiginosa* L., *Teucrium chamaedrys* L., *Thymus pulegioides* L.

Виды, встречающиеся на Приволжской возвышенности: *Anthemis trotzkiana* Claus, *Arenaria koriniana* Fisch. et Fenzl, *Asparagus verticillatus* L., *Aster alpinus* L., *Astragalus brachylobus* DC., *A. helmii* Fisch., *A. glaucus* Bieb. subsp. *zingeri* (Korsh.) Radyg., *A. wolgensis* Bunge, *Crambe aspera* Bieb., *Delphinium puniceum* Pall., *D. rigidus* Bieb., *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski subsp. *pruinifera* (Nevski) Tzvel., *Euphorbia glareosa* Pall. ex Bieb., *E. subcordata* C.A. Mey. ex Ledeb., *Globularia elongata* Hegetschw., *Gonolimon elatum* (Fisch. ex Spreng.) Boiss., *Hedysarum biebersteinii* Chrtkova-Zertova, *H. gmelinii* Ledeb., *H. razoumouianum* Fisch. et Helm., *Isatis costata* C.A. Mey., *Jurinea cretacea* Bunge., *Juniperus sabina* L., *Lappula barbata* (Bieb.) Guerke., *Leymus paboanus* (Claus) Pilg., *L. ramosus* (Trin.) Tzvel., *Litwinowia tenuissima* (Pall.) Woron. ex Pavl., *Medicago cancellata* Bieb., *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC., *O. spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch., *Petrosimonia monandra* (Pall.) Bunge., *Potentilla eversmanniana* Fisch. ex Ledeb., *Rindera tetraspis* Pall., *Salsola laricina* Pall., *Scabiosa isetensis* L., *Scorzonera austriaca* Willd., *S. mollis* Bieb., *Silene baschkirorum* Janisch., *S. cserei* Baumg., *S. hellmannii* Claus, *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb., *Trachomitum sarmatiense* Woodson, *Tragopogon cretaceus* S. Nicit., *T. dasyrrhynchus* Artemcz., *Veronica multifida* L.

Большинство видов-кальцефитов свойственно обеим возвышенностям. Их 381 вид, что составляет 84% от общего числа кальцефитов. Некоторые виды более ограничены в своем распространении. Например, *Mat-*

thiola fragrans Bunge, *Potentilla longipes* Ledeb., *Helianthemum rupifragum* A. Kerner, *Marrubium praecox* Janka, *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad., *Artemisia salsoloides* Willd., *A. santonica* L., *Thymelea passerina* (L.) Coss. et Germ., *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb. и другие, характерные виды для Приволжской возвышенности, на Среднерусской возвышенности встречаются лишь в пределах Белгородской и Воронежской областей; некоторые заходят лишь на территорию Воронежской области. Это *Allium decipiens* Fisch. ex Schult. fil., *A. delicatulum* Siev., *A. globosum* Bieb. et Redoute., *A. lineare* L., *Asparagus verticillatus* L., *Ferula caspica* Bieb., *F. tatarica* Fisch. ex Spreng., *Linaria macroua* (Bieb.) Bieb., *Linum austriacum* L., *Lepidium meyeri* Claus., *Onosma polychromum* Klok. ex M. Pop., *Serratula gmelinii* Tausch, *Silene cretacea* Tisch. ex Spreng., *S. supina* Bieb., *Psephellus carbonatus* (Klok.) A. Jelen. et Radyg., *Jurinea multiflora* (L.) B. Fedtsch., *Tanacetum millefolium* (L.) Tzvel. и др.

Некоторые виды, иллюстрирующие связи двух возвышенностей, встречаются лишь в пределах Волгоградской и Воронежской областей: *Campanula rapunculus* L., *Hedysarum cretaceum* Fisch., *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski, или Воронежской и Саратовской областей: *Eriosynaphe longifolia* (Fisch. ex Spreng.) DC.; Ульяновской и Белгородской областей: *Astragalus jelenevskiy* Sytin. А также следует отметить виды, характерные для Среднерусской возвышенности, очень редко встречающиеся на Приволжской возвышенности. Это *Erucastrum galicum* (Willd.) O.E. Schulz, *Campanula altaica* Ledeb., или отмеченные на Приволжской возвышенности лишь в Саратовской области, это *Lepidium campestre* (L.) R. Br.

Литература

- Абрамова Т.И. Анализ флоры меловых обнажений р. Дон на территории Ростовской и Волгоградской областей // Ботанические исследования. Ростов-на-Дону, 1968. С. 76–81.
- Агафонов В.А. Степные, кальцефильные, псаммофитные и галофитные эколого-флористические комплексы бассейна Среднего Дона: их происхождение и охрана. Воронеж, 2006. 250 с.
- Володина Н.Г. К флоре меловых обнажений Волгоградской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 4. С. 142–147.
- Губанов И.А., Киселёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель сосудистых растений центра европейской России. М., 1995. 560 с.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И. Определитель сосудистых растений Орловской области. 2 изд. М., 2005. 214 с.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 274 с.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Чаадаева Н.Н. Растения Белгородской области (конспект флоры). М., 2004. 120 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с.
- Маслеников А.В. Распространение видов кальцефильной флоры в центральной части Приволжской возвышенности // Флористические исследования в центральной России на рубеже веков: Материалы науч. совещ. М., 2001. С. 89–92.
- Радыгина В.И. Кальцефильная флора Среднерусской и Приволжской возвышенностей и некоторые вопросы ее истории: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 51 с.
- Хмелев К.Ф., Кунаева Т.И. Растительный покров меловых обнажений бассейна Среднего Дона. Воронеж, 1999. 215 с.

ФЛОРА РЕЛИКТОВЫХ ГОРНЫХ СТЕПЕЙ УРАЛА НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Золотарева Н.В.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Горные степи – характерный и очень своеобразный элемент растительного покрова Уральской горной страны. В пределах лесной зоны горные степи имеют реликтовую природу, характеризуются изолированными, островными местообитаниями, встречаясь только на основных и ультраосновных горных породах, занимают склоны южных экспозиций, где их существование обусловлено эдафическим фактором.

Исследования проводились в северной части Челябинской области, на склонах гор, занимающих крайнее восточное положение в системе Уральского хребта (Ильменские горы, Вишневы горы, горы Сугомак, Егозинская, Потанины горы, крутой берег оз. Тургойяк, гора Маук). Собственные данные были дополнены информацией из литературных источников (Сочава, 1945; Ерохина, 2003; Куликов, 2005). Совокупная флора всех анклавов насчитывает 305 видов сосудистых растений, относящихся к 170 родам и 43 семействам. Видовое богатство исследуемой степной флоры сопоставимо с видовым богатством островных степей Южной Сибири (флора Ольхонской и Убсунурской степей насчитывает 342 и 361 вид соответственно (Пешкова, 2001), степная флора Тункинской котловины – 323 вида, Канской лесостепи – 362 вида (Положий и др., 2002).

Параметры флор отдельных анклавов находятся в зависимости от их размеров: так, от Маукского к Ильменскому анклавам возрастает число семейств, родов и видов, увеличивается среднее число видов в роде,

пропорции флоры приближаются к параметрам совокупной флоры горных степей (табл. 1). Увеличение видового богатства и таксономического разнообразия в рассматриваемом ряду напрямую связано с увеличением площади и как следствие – с возрастанием экотопического разнообразия местообитаний степной растительности в условиях горного рельефа.

Таблица 1

Таксономическое разнообразие и пропорции флоры исследованных степных анклавов

Название степного анклава, площадь в га	Абсолютное число семейств : родов: видов	Пропорции флоры семейство : род: вид	Среднее число видов в роде
Маукский, 0,1	23:60:80	1:2.5:3.5	1.3
Тургоякский, 7	29:81:124	1:2.8:4.3	1.5
Потанинский, 17	33:96:137	1:2.9:4.1	1.4
Егозинский, 26	33:99:141	1:3:4.3	1.4
Вишневогорский, 43	35:130:201	1:3.7:5.7	1.6
Ильменский, 86	37:138:234	1:3.7:6.3	1.7
Совокупная флора горных степей	43:170:305	1:3.95:7.1	1.8

Таксономические спектры (табл. 2) флоры наиболее крупных анклавов характеризуются присутствием в первой триаде семейства *Rosaceae*, а во второй – *Fabaceae*, которое занимает 4–6 места и указывает на степные черты флоры (Хохряков, 2000). В совокупной флоре горных степей семейство *Fabaceae* выходит в первую триаду, повышение ранга этого семейства в результате суммирования видового состава связано с неравномерным распределением бобовых по отдельным анклавам. От типичных степных флор исследуемая флора отличается небольшим разрывом между числом видов в семействах *Rosaceae* и *Fabaceae*, а также отсутствием среди ведущих семейств *Chenopodiaceae* и *Liliaceae*. Сходство таксономической структуры флор отдельных анклавов подтверждается значениями коэффициента ранговой корреляции Кендэла, которые изменяются от 0,65 до 0,81.

В родовом спектре флоры горных степей Урала преобладают одновидовые роды (108), которые включают 35,4% всех видов, 32 рода содержат по 2 вида, 13 родов по 3 вида, 6 родов по 4 вида. Многовидовые роды (насчитывающие 5–12 видов) представлены *Artemisia* (12 видов), *Potentilla* (11 видов), *Carex* (6 видов), *Thymus*, *Euphorbia* (по 5 видов) и др. Набор многовидовых родов исследуемой флоры отражает ее специфические черты: ведущее положение родов *Artemisia* и *Potentilla* сближает данную флору с приенисейскими лесостепями. Г.А. Пешкова (2001) указывает, что повышенная доля участия рода *Potentilla* в родовом спектре горных степей Южной Сибири связана с влиянием лесного окружения степных островов, по мнению Л.И. Малышева (1972) обилие видов р. *Potentilla* увеличивается в горных районах с континентальным климатом. В нашем случае справедливы оба утверждения: из 11 видов рода *Potentilla* в исследуемой флоре 5 являются лесо-луговыми и луговыми растениями, бореальными – по широтному распространению, а 6 – петрофитно-степными видами, приуроченными к каменистым горным склонам и скалам.

Таблица 2

Соотношение ведущих семейств во флоре горных степей Урала

Семейство	Совокупная флора горных степей	Степной анклав (число видов / ранг)					
		Ильменский	Вишневогорский	Егозинский	Потанинский	Тургоякский	Маукский
<i>Asteraceae</i>	50/1	35/1	34/16	20/1	24/1	14/2–4	10/3
<i>Poaceae</i>	33/2	26/2	22/2	18/2	17/2	14/2–4	11/1–2
<i>Fabaceae</i>	29/3	19/4–5	17/4	9/5–6	12/4	17/1	8/4
<i>Rosaceae</i>	28/4	23/3	18/3	17/3	14/3	14/2–4	11/1–2
<i>Caryophyllaceae</i>	20/5	19/4–5	13/5	12/4	8/5	10/5	6/5
<i>Scrophulariaceae</i>	15/6	11/7	9/8	9/5–6	6/7	7/6	2/10–13
<i>Lamiaceae</i>	14/7	12/6	10/6–7	6/7	5/8–9	6/7	4/7–8
<i>Brassicaceae</i>	12/8	9/8	10/6–7	4/9–10	3/11–13	4/10	1/14–23
<i>Apiaceae</i>	9/9	7/10–11	4/13–16	3/11–13	1/19–33	3/11–13	1/14–23
<i>Boraginaceae</i>	8/10–11	7/10–11	7/9	2/14–21	3/1–13	0	2/10–13
<i>Ranunculaceae</i>	8/10–11	8/9	6/10–11	4/9–10	7/6	5/8–9	3/9

Сходство видового состава степных анклавов невелико – коэффициент Жаккара изменяется от 0,30 до 0,59. Каждое местообитание степной растительности имеет уникальный набор видов, который определяется горной породой, ориентацией склонов и соответственно микроклиматом. К дифференциальным видам, найденным только в одном из местообитаний, могут относиться не только эндемики и реликты, преимущественно обитающие в каменистых степях, но и синантропные виды, состав которых зависит от степени антропогенной нагрузки и окружающей растительности.

Таблица 3

Количественные характеристики степени сходства флоры степных анклавов (над диагональю – число общих видов, под – значение коэффициента Жаккара)

Анклавы	Вся флора	Ильм.	Вишнев.	Егоз.	Потан.	Тург.	Маук.
Вся флора	305	234	201	141	137	124	80
Ильменский	0,77	–	161	124	130	106	73
Вишневогорский	0,66	0,59	–	118	117	101	69
Егозинский	0,46	0,49	0,53	–	100	80	64
Потанинский	0,45	0,54	0,53	0,56	–	81	65
Тургоякский	0,41	0,42	0,45	0,43	0,45	–	53
Маукский	0,26	0,30	0,33	0,41	0,43	0,35	–

Наибольшее число дифференциальных видов (44) включает флора степных фитоценозов Ильменских гор. Только здесь отмечены такие эндемики и реликты как *Minuartia helmii*, *Aulacospermum multifidum*, *Oxytropis approximata*, *Spiraea hypericifolia*, *Patrinia sibirica*, *Silene chlorantha*, *Aster amellus* и др. С уменьшением площади степного анклава сокращается и число дифференциальных видов. В степных фитоценозах Вишневых гор насчитывается 27 видов этой группы: *Astragalus onobrychis*, *A. falcatus*, *Agropyron kazachstanicum*, *Viola accrescens* и др. Большая часть специфичных видов в данном местообитании относится к синантропным: *Erigeron acris*, *Echium vulgare*, *Camelina microcarpa*, *Convolvulus arvensis*, *Leonurus quinquelobatus*, *Setaria viridis* и др. Значительно меньше дифференциальных видов отмечено в Егозинском анклаве (6), это – *Scabiosa isetensis*, *Asperula petraea*, *Orobanche caerulea*, сюда можно отнести и *Nocca cochleariformis*, встречающуюся также и в Маукском анклаве, так как на территории Южного Урала известно лишь 3 местонахождения этого вида. Тургоякский анклав содержит 12 дифференциальных видов, из которых все, кроме четырех (*Galium hexanarium*, *Ephedra distachya*, *Stipa tirsia*, *Potentilla approximata*) являются синантропными. Дифференциальные виды Потанинского анклава, растительность которого находится на поздних стадиях зарастания и уже не содержит каменистых степей, относятся к лесо-луговой группе (*Potentilla chrysantha*, *Crepis praemorsa* и др.).

В спектре жизненных форм совокупной флоры горных степей преобладают травянистые поликарпики, среди них ведущее положение занимают корневищные виды, стержнекорневые составляют вторую по численности группу. Характерной особенностью горностепной флоры является присутствие значительного числа кустарников и полукустарничков. Сравняя биоморфологические спектры отдельных степных анклавов, можно сказать, что соотношение различных жизненных форм в каждом из них примерно одинаково. Исключение составляют только малолетники; так как из 47 видов совокупной флоры 30 – синантропные, их количество во флоре обусловлено степенью антропогенного воздействия. Наибольшая доля малолетников отмечена в Тургоякском и Вишневогорском анклавах.

Островные степи испытывают влияние окружающей их луговой и лесной растительности, что отражается в экологической и ценотической структуре. В совокупной степной флоре преобладают ксеромезофиты (36,7%), значительно представлены мезоксерофиты (27,5%) и мезофиты (25,9%), ксерофиты не многочисленны (8,9%), отмечено небольшое число гигромезофитов (1,0%). В ценотическом спектре на первом месте находятся степные и петрофитно-степные виды (32,1%), лугово-степные растения (24,6%) занимают второе место, существенна доля луговых растений (12,1%), скальные, лесо-луговые, лесные, лесостепные, рудеральные и сегетальные растения представлены незначительно.

Соотношение экологических и ценотических типов в каждой из исследованных флор имеет свои особенности, связанные с крутизной и экспозицией склонов, фитоценотической структурой анклавов. Так, наиболее мезофильной является флора Вишневогорского анклава, так как здесь хорошо представлены заросли степных кустарников, дающие прибежище большому количеству луговых и лугово-лесных мезофитов. Наиболее ксерофильна флора г. Сугомак и г. Егозинская, что обусловлено большой крутизной склонов, и как следствие – преобладанием каменистых степей.

В состав флоры исследуемых горных степей входит большое число редких и исчезающих растений: в список Красной книги РФ внесены *Minuartia krascheninnikovii*, *Stipa pennata*, *S. dasyphylla*, *Astragalus clerceanus*, *Orchis ustulata*, 32 вида приводятся как редкие для Южного Урала (Кучеров и др., 1987), 25 видов вошли в Красную книгу Челябинской области, 29 – в Красную книгу Среднего Урала.

Литература

- Ерохина О.В.* Флора окрестностей оз. Тургож в пределах проектируемого природного парка. Екатеринбург, 2003. 90 с.
- Куликов П.В.* Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург – Миасс, 2005. 537 с.
- Куминова А.В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х.* Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 204 с.
- Мальшев Л.И.* Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17–40.
- Пешикова Г.А.* Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Положий А.В., Гуреева И.И., Курбатский В.И. и др.* Флора островных приенисейских степей. Сосудистые растения. Томск, 2002. 156 с.
- Сочава В.Б.* Фрагменты горной степи на Среднем Урале // Сов. ботаника. 1945. Т. 13. № 3. С. 28–37.
- Хохряков А.П.* Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 3–11.

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОР ЮЖНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ
ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ**

Куликов П.В.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

Согласно флористическому районированию Российской Федерации, разработанному Р.В. Камелиным (2004), большая часть территории Южного Урала (в пределах лесной и частично лесостепной зон) выделяется в качестве Южноуральской подпровинции Восточно-Европейской провинции Евросибирской подобласти Циркумбореальной области Бореального подцарства Голарктического царства. Лесостепь Зауральского пенеппена входит в состав Подтаежно-Лесостепной Западно-Сибирской подпровинции Северо-европейско-Уралосибирской провинции Евросибирской подобласти, а степная зона наиболее южной части Южного Урала и Зауральского пенеппена – в состав Казахской провинции Степной подобласти (Камелин, 2004). Анализ распространения специфичных для флоры региона эндемичных видов показал, что западная граница собственно южноуральской флоры примерно совпадает с меридиональными участками долин рек Уфа (в нижнем течении), Белая (от г. Мелеуз до с. Табынское) и Бол. Ик (приток р. Сакмара). В то же время многие эндемичные уральские виды встречаются в пределах Зауральского пенеппена (в пределах лесостепной и степной зон), флору которого следует рассматривать в качестве составной части флоры Южного Урала. Поскольку большинство видов, специфичных для флоры Южного Урала, в эколого-ценотическом отношении относится к петрофитам, восточный предел их распространения во многих случаях совпадает с границей Зауральского пенеппена, для которого характерны выходы горных пород на склонах речных долин, совершенно исчезающие далее к востоку, на территории Западно-Сибирской равнины. Поэтому восточную границу южноуральской флоры целесообразно проводить по восточной границе Зауральского пенеппена. С.А. Овесновым (2007) предложено выделить флору Урала и Предуралья (на всем протяжении от Полярного до Южного) в Уральскую провинцию Циркумбореальной области Голарктического царства. Хотя эндемизм уральской флоры составляет около 5%, аргументы в пользу такого выделения представляются нам все же недостаточными, тем более что набор эндемичных (а также реликтовых) видов существенно различается в разных широтных секторах Урала. Поэтому, на наш взгляд, правильнее рассматривать флору Южного Урала в качестве отдельной подпровинции, как это предложено Р.В. Камелиным (2004), но скорректировать ее границы за счет включения горно-лесостепных и горно-степных районов, флора которых богата специфичными для региона элементами.

Из принципов флористического районирования, сформулированных А.И. Толмачевым (1974), для выделения фитоценозов низших рангов (районов и округов) наиболее эффективным является сравнение состава флор по количественным признакам (Мальшев, 1973; Шмидт, 1980). В качестве материала для исследования нами были использованы флористические списки, составленные по флористическим сводкам для отдельных частей рассматриваемого региона (Определитель..., 1988, 1989; Рябинина, 1998; Куликов, 2005). В части, касающейся территорий Республики Башкортостан и Оренбургской области, в эти списки были внесены многочисленные изменения и дополнения по данным ряда флористических работ, опубликованных в последние годы (в особенности по флорам особо охраняемых территорий), материалам ряда гербариев (LE, MW, MHA, SVER, UFA) и сведениям, полученным в результате собственных полевых исследований. Рассматривались только аборигенные фракции флор районов, все адвентивные виды (в том числе археофиты), а также спонтанные гибриды были исключены из анализа. Всего во флоре рассматриваемого региона было отмечено 1754 аборигенных вида.

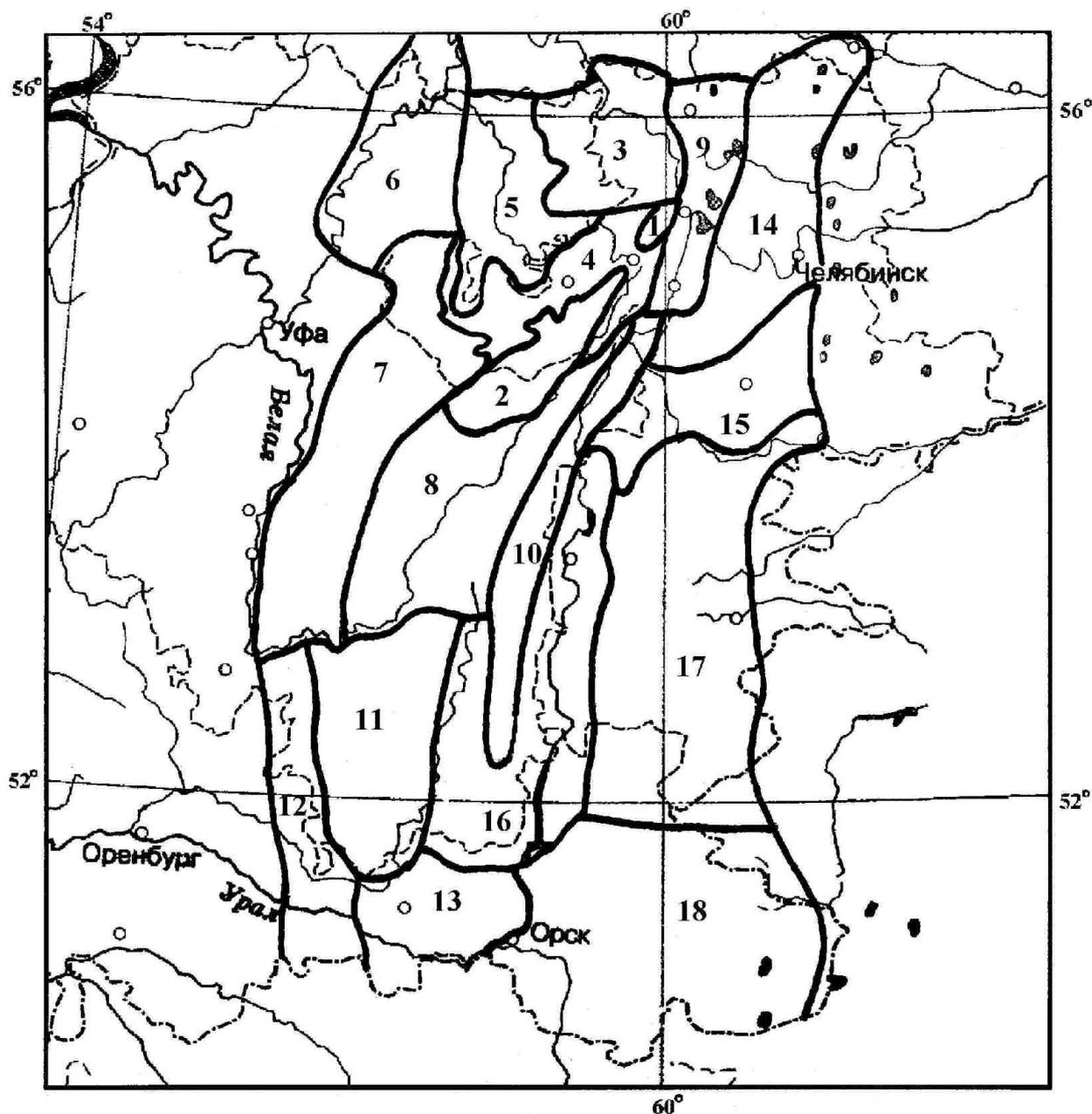


Рис. 1. Картограмма флористических районов Южного Урала. Названия районов приведены в тексте

На основании анализа распространения в регионе специфичных для его флоры эндемичных и реликтовых (имеющих изолированные фрагменты ареалов в регионе) видов, а также границ распространения представителей зональных флористических групп (Игошина, 1961) и выявления линий сгущения границ ареалов видов (Разумовский, 1969), территория Южного Урала (вместе с Зауральским пенепленом и Уфимским плато, флоры которых содержат значительное количество специфичных уральских элементов) была разделена на 18 базовых флористических выделов (БФВ, по терминологии Л.И. Малышева, 2000), предварительно рассматриваемых в качестве флористических районов (рис. 1):

1. Таганайский. Горные темнохвойные леса и высокогорья северной части Южного Урала.
2. Ирмельский. Горные темнохвойные леса и высокогорья центральной части Южного Урала.
3. Верхнеуфимский. Темнохвойные и широколиственно-темнохвойные леса северной части западного склона Южного Урала.
4. Златоустовский. Сосновые и сосново-березовые леса северной части западного склона Южного Урала.

5. Месягутовский. Островная предуральская Месягутовская лесостепь.
6. Уфимское плато. Темнохвойные и широколиственно-темнохвойные леса Уфимского плато.
7. Зильмердакско-Нугушский. Горные широколиственно-темнохвойные и широколиственные леса западного склона Южного Урала.
8. Уралтауский. Сосновые и сосново-березовые леса центральной части Южного Урала.
9. Вишневогорско-Ильменский. Сосновые и сосново-березовые леса северной части восточного склона Южного Урала.
10. Учалинско-Ирендыкский. Горная лесостепь восточного склона Южного Урала.
11. Зилаирский. Светлохвойно-широколиственные и широколиственные леса и лесостепь Зилаирского плато.
12. Саракташско-Буртинский. Горная степь западных предгорий южной части Южного Урала.
13. Губерлинский. Горная степь Губерлинского мелкосопочника.
14. Зауральский северолесостепной. Северная предгорная лесостепь Зауральского пенеplена.
15. Зауральский южнолесостепной. Южная предгорная лесостепь Зауральского пенеplена.
16. Магнитогорско-Таналыкский. Северная предгорная степь бассейна верхнего течения рек Урал и Сакмара.
17. Урало-Тобольский водораздельный. Северная степь с островными борами Урало-Тобольского водораздела.
18. Кумакский. Средняя и южная степь южной части Зауральского пенеplена.

Для сравнительно-флористической оценки вышеперечисленных выделов и сопоставления рангов флористических границ в пределах региона сравнивались наиболее важные таксономические показатели флор – видовой состав и спектры видового богатства семейств. Для сравнения видового состава флор был использован коэффициент сходства Жаккара (Kj) (Шмидт, 1980), а головные части семейственно-видовых спектров (15 ведущих семейств) сравнивались с помощью коэффициента ранговой корреляции Гамма (Малышев и др., 1998), рассчитанного с помощью программы STATISTICA 6.0 for Windows. Для графического представления сходства флор районов использовался метод кластерного анализа, преимущества которого были обоснованы рядом авторов (Семкин, 1987; Малышев и др., 1997; Малышев, 1999, 2000 и др.). Для построения дендрограмм сходства флор (рис. 2, 3) применялся метод невзвешенного парно-группового среднеарифметического связывания (UPGMA) (с использованием программ BIODIV и NTSYS).

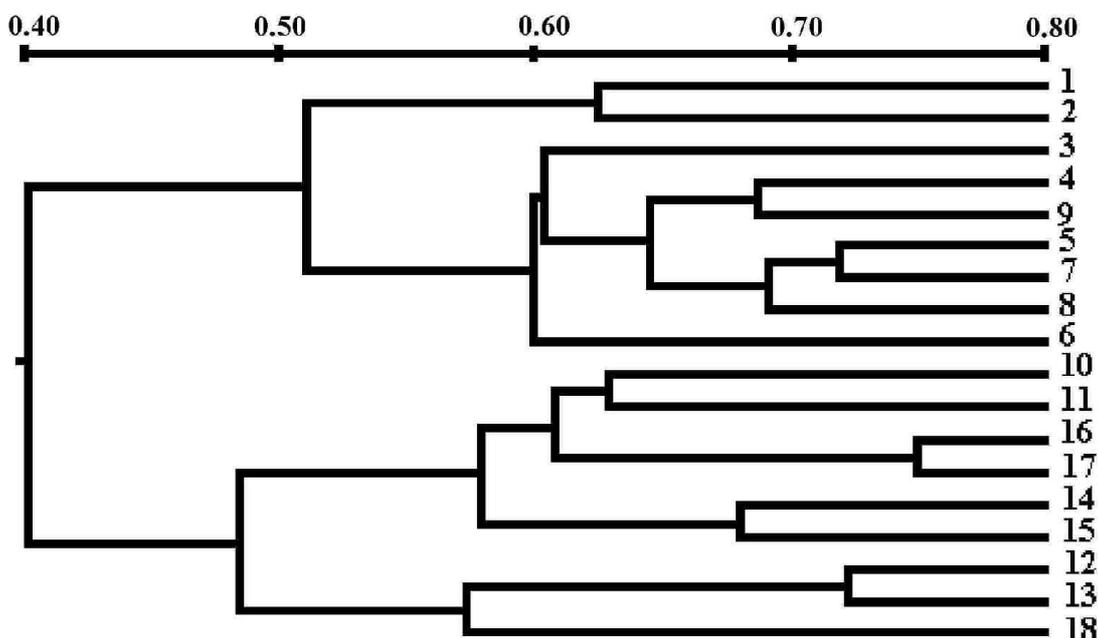


Рис. 2. Дендрограмма сходства флор районов по видовому составу: коэффициент Жаккара, связывание по методу невзвешенных парно-групповых средних (UPGMA)

Результаты исследования представлены на рис. 2 и 3. По сходству видового состава флор районов (см. рис. 2) выделяются две крупные группы, одна из которых включает районы лесной зоны, а другая – лесостепной и степной. Флора островной Месягутовской лесостепи объединяется с районами лесной зоны (причем

сходство ее с некоторыми из них выше, чем сходство большинства лесных районов между собой). В пределах первой группы наиболее отличаются флоры районов горных темнохвойных лесов и высокогорий (1 и 2), обогатившие арктоальпийскими и высокогорными элементами, распространение которых на Южном Урале имеет экстразональный характер. Довольно обособленное положение занимает также флора наиболее удаленного от горной части Южного Урала района – Уфимского плато (6). Вторая группа делится на две подгруппы, одну из которых составляют горно-степные районы (12 и 13) вместе с наиболее южной частью Зауральского пенепплена (18), а в состав другой входят районы лесостепи Зауральского пенепплена (14 и 15) и оказавшиеся более сходными между собой горно-лесостепные районы (10 и 11) и районы северной степи Зауральского пенепплена (16 и 17), причем последние два обладают наивысшим сходством из всех сравниваемых районов.

Взаимное расположение районов на дендрограмме, построенной по сходству семейственно-видовых спектров (рис. 3), отражающему связи флор в эволюционной ретроспективе (Мальшев, 1999), оказалось несколько иным. В этом случае районы лесостепи Зауралья (14 и 15) объединились в один кластер с районами лесной зоны, из которых наиболее сходным оказался соседний с ними (9). Как и в первом случае, с лесными районами объединилась флора Месягутовской лесостепи (5), не выделяющаяся в пределах этого кластера. Также с районами лесной зоны объединился район горной лесостепи восточного склона Южного Урала (10), в то время как другой район горной лесостепи (Зилаирское плато – 11) вошел в состав кластера степных районов и среди них оказался наиболее сходен с районом Урало-Тобольского водораздела (17), флора которого включает немало число лесных видов, связанных с экстразональными сообществами островных боров. Среди остальных степных районов наиболее обособленным оказался район южной части Зауральского пенепплена (18).

Таким образом, на основании сравнения видового состава флор районов установлено, что наиболее важный флористический рубеж на рассматриваемой территории соответствует границе между горно-лесными районами Южного Урала, с одной стороны, и горной и предгорной лесостепью, с другой. Отличия горно-степных районов наиболее южной части Южного Урала более значительны, чем различия между районами лесостепи и северной степи Зауралья, а горно-лесостепные районы Южного Урала более сходны с северно-степными районами, чем с лесостепью Зауральского пенепплена. Сравнение состава семейственно-видовых спектров показало большее сходство районов предгорной лесостепи Зауральского пенепплена и горной лесостепи восточного склона Южного Урала с горно-лесными районами, что может указывать на большую обле-сенность этих территорий в исторической ретроспективе и большее участие в их флорах групп, характерных для горно-лесной части Южного Урала.

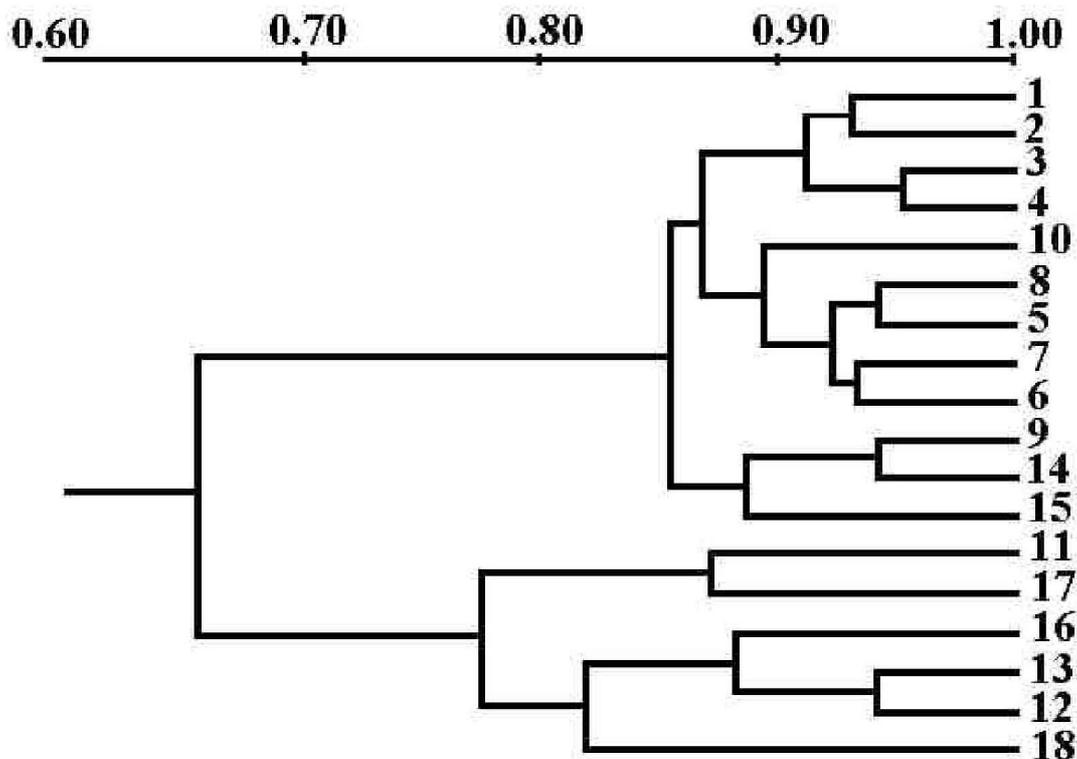


Рис. 3. Дендрограмма сходства флор районов по головному части семейственно-видовых спектров на основе ранговой корреляции: метод Гамма, связывание по методу невзвешенных парно-групповых средних (UPGMA)

Литература

- Игошина К.Н. Опыт ботанико-географического районирования Урала на основе зональных флористических групп // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 2. С. 183–199.
- Камелин Р.В. Растительный мир. Флора // Большая Российская энциклопедия. М., 2004. Т. «Россия». С. 84–88.
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург: Миасс, 2005. 537 с.
- Мальшев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581–1588.
- Мальшев Л.И. Основы флористического районирования // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 3–14.
- Мальшев Л.И. Моделирование флористического районирования кластерным анализом элементарных выделов Северной Азии и Европы // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 20–36.
- Мальшев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М. Пространственное разнообразие родовой структуры во флоре Сибири // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 34–44.
- Овеснов С.А. К флористическому районированию востока европейской России // Вестн. Перм. ун-в. Сер. Биология. 2007. Вып. 5 (10). С. 15–19.
- Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Onocleaceae* – *Fumariaceae* / Под ред. Е.В. Кучерова, А.А. Мулдашева. М., 1988. 316 с.
- Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Brassicaceae* – *Asteraceae* / Под ред. Е.В. Кучерова, А.А. Мулдашева. М., 1989. 375 с.
- Разумовский С.М. О границах ареалов и флористических линиях // Бюл. Глав. бот. сада АН СССР. 1969. Вып. 72. С. 20–28.
- Рябинина З.Н. Конспект флоры Оренбургской области. Екатеринбург, 1998. 164 с.
- Семкин Б.И. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 149–163.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

КРЫМСКО-КАВКАЗСКИЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ЮГО-ВОСТОКА БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Мамонтов А.К.

Белгород, Белгородский государственный университет

Изучение флоры одного из юго-восточных районов Белгородской области – Вейделевского, проводилось совместно с Н.М. Решетниковой (ГБС, Москва) в 2006–2007 гг. Изучаемая территория располагается в полосе перехода от лесостепей к степям, и находится между хорошо изученными долинами р. Оскол (в среднем течении) и р. Айдар (в верхнем). Обладая наиболее разнообразными природными условиями, по сравнению с остальной частью области (зональные ландшафты района осложняются более густой долинно-балочной сетью, с обширными карбонатными обнажениями, песчаными массивами, солонцами), указанная территория отличается и во флористическом отношении наличием большого числа видов, известных главным образом на юго-востоке. Однако наиболее интересные находки южных видов сделаны в балках и на непаханных приводораздельных пространствах вдоль правобережья р. Ураевы. В 1650 г. эта местность была покрыта лесом почти до устья, к 1780 г. полностью остепнена (Чендев, 2006). Лесопокрытыми прежде были, в том числе и богатые в настоящее время редкими видами обширные меловые обнажения в окрестностях пос. Вейделевка и с. Саловка. В настоящее время остались небольшие байрачные леса, иногда окруженные лесопосадками, местами бывшие лесные площади заняты обширными солонцами. По-видимому, длительные и сложные антропогенные изменения наложили отпечаток на всю современную флору района, в какой-то мере способствуя проникновению большинства южных видов. Одна из первых находок крымско-кавказского *Ulmus elliptica* С. Koch. сделана Г.Э. Гроссетом, более 80 лет назад в лесу северо-восточнее г. Валук (к северо-западу от Вейделевского р-на), вид активно распространился в послеледниковый период далеко на север. По его данным обменные миграции между видами различной экологии Балканского п-ва, Крыма, Кавказа, Русской равнины происходили в вюрме, чему способствовали многие факторы: более влажный климат степи и лесостепи, связь территорий посредством речных долин и др. (Гроссет, 1967)

Среди найденных нами видов, также есть растения, более характерные для гор Кавказа и Крыма (Мамонтов, Решетникова, 2007, 2008). Принятые сокращения в районировании видов совпадают с таковыми во Флоре европейской части СССР. З. – запад, В. – восток, К. – крым, Ц. – центр.

Виды, наиболее оторванные от своего ареала:

Ornithogalum flavescens Lam. Fl. Franc.: к западу от пос. Вейделевка, у урочища Маяки, (50°09' с.ш., 38°24' в.д.) южный склон балки у акациево-сосновых посадок, росло менее десяти экземпляров 12.VI 2006, А.К. Мамонтов, опр. Н.М. Решетникова. Распространение (далее распр.): З. (Молд.), Крым, на сухих каменистых склонах, в грабово-дубовых лесах. Общее распр.: Атл. Евр., Средиз. (Агапова, 1979)

Leopoldia comosa (L.) Parl. Palerm.: к западу от пос. Вейделевка, у урочища Маяки, (50°09' с.ш., 38°24' в.д.) южный склон балки у акациево-сосновых посадок, на прилегающем степном склоне, почти до основания, свыше ста экземпляров. 12.VI 2006, (впервые наблюдалась в 2003 г.) опр. А.К. Мамонтов. Распр.: З. Крым, на степных склонах, полях, лесных опушках. Общее распр.: Ср. и Атл. Евр., Средиз., Малоаз., Иран. (Баранова, 1979).

С уверенностью говорить о причине появления данных видов в районе затруднительно. Возможен их занос с посадочным материалом для лесопосадок из акации, сосны, яблони, жимолости татарской, возраст которых около 20 лет. Не совсем в пользу такой версии выступают сделанные в соседних лесостепных балках находки целого ряда южных видов: *Rosa porrectidens* Chrchan. et Laseb, *Dictamnus gymnostilis* Stev., *Anchusa leptophylla* Roem. et Schult., *A. ochroleuca* Bieb., *Galium rubioides* L., *Pilosella procera* (Fries) F. (Мамонтов, Решетникова, 2007). Нахождение всех перечисленных видов может быть вполне объяснимо подходящими в прошлом лесостепными условиями обитания, в настоящее время сохранившихся фрагментарно.

Padus mahaleb L. Borkh.: в районе отмечен только у окрестностей с. Саловка, в меловом овраге. Во «Флоре...» П.Ф. Маевского (2006) указывается только для Воронежской области. Родина – южные районы Европы и Азии. Распр.: З. (Днепр.: ю.-з., Молд.), К., в культуре в З, В, К. – По сухим каменистым склонам балок, в шир. лесах, культ. в садах парках, часто дичает. Общее распр.: Кавказ (Закавказье), Ср. Азия (горы), Ср. Евр., Средиз., Малоаз., Иран. (Бузунова, 1997).

Anchusa leptophylla Roem. et Schult.: в районе отмечен только в одной степной балке на правом берегу р. Ураевы. Очень редкий в области вид, известный лишь на крайнем юго-востоке в Ровеньском районе (Еленевский, 2004). Распр.: З., К. – В предгорн. и горн. лесост. и лесн., реже в степн. р-х, на степн. и каменист. склон., у дорог, реже на яйлах, в буковых лесах. Общее распр.: Кавказ, Средиз. (Балканский п-в), Малоаз.

A. ochroleuca Bieb.: в районе отмечен лишь в двух степных балках на правом берегу р. Ураевы. Распр.: В. (Н.-Д.: Краснодарский край, Тамань, окр. Г. Кропоткина, Кубанская н.-иссл. ст., ст. Казанская и Кавказская, Армавир, окр. г. Тенрюк) – по степям и каменист. склон., на засоренных местах, вдоль дорог. Эндемик. (Доброчаева, 1981).

Chondrilla latifolia Bieb.: в районе отмечен только в балке Грачев яр, на песке. (Мамонтов, Решетникова, 2008). Распр.: Ц. (Верх.-Днепр.: басс. Припяти, Волжско-Дон: юг), З. (Днепр.: юг, Молдавия, кроме сев., Причерном.), В. (Нижн.-Донск., Заволжск.: юг и запад), К. (горы и Керченский п-в). – На приречных песках и галечниках, щебнистых и каменистых склонах полянах в сосновых борах в степях. Общее распр.: Кавказ (Кроме Закавказья), Ср. Азия (Копетдаг), Ср. Евр., Средиземн. (Балканский п-в), Малоазиат., Иран. (Леонова, 1989).

Крымско-кавказские виды, находящиеся в районе близ границы своего распространения и недавно найденные в области:

Allium decipiens Fisch. ex Schult. et Schult. fil.: в районе собран в балке Грачев яр на солонцеватом лугу. Находка вида подтвердила предположение А.П. Серегина о его возможном распространении в юго-восточной части области, так как, по-видимому, это первый достоверный сбор вида в области, где он находится на северо-западной границе ареала, *locus classicus* в горах Крыма и Кавказа. Вид известен в сопредельных Воронежской и Луганской областях (Seregin, 2007).

Crocus reticulatus Stev ex Adam.: в районе распространен широко, местами в массе, на степных склонах, по днищам балок, на выходах глины и песка. В области известен еще из Новооскольского района. В Средней России указан еще для Воронежской области. Важно заметить, что цветение наблюдается в марте, тогда как к началу апреля единичные цветущие экземпляры встречаются редко и лишь в самых тенистых балках (во «Флоре...» П.Ф. Маевского (2006) приводится цветение в апреле). Распр.: Ц. (Волж.-Дон.: юг.), З., В., К. – В степях, на лесных полянах, в дубравах, среди куст. Общее распр.: Кавказ (Предкавказье и окр. Новороссийска), Ср. Евр. (ю.-в.), Средиз. (Балканский п-в) (Цвелёв, 1979).

Dictamnus gymnostilis Stev.: в районе известен в урочище Вислое, на окраине дубового леса. В Конспекте флоры области отсутствует (Еленевский и др., 2004). Приведен в списке видов, исключенных из флоры Курской области (Полюянов, 2005), но отмечен в сопредельной Воронежской области (Маевский, 2006). Распр.: Ц. (Волж.-Дон.: юг и восток), З., В., К. (горы). – В светлых лесах, среди куст., на лесных полянах и опушках. Общее, распр.: Кавказ (Линчевский, 1996). По мнению Еленевского А.Г., Радыгиной В.И., *D. gymnostilis* один из наиболее термофильных элементов опушечной экотонной флоры Русской равнины. Значительное сходство Кавказского *D. caucasicus* и крымского *D.*

gymnostilis с экземплярами равнинных популяций указывает на голоценовое проникновение видов (подвидов) на равнину.

Symphytum tauricum Willd.: в районе отмечен только в лесу «Еремчино». Не указан в конспекте флоры области (Еленевский и др., 2004). Во «Флоре...» П.Ф. Маевского (2006) указан и для Белгородской, и Воронежской областей. Распр.: Ц., З., В., К. – По лесам среди куст. Общее распр.: Кавказ, (север), Ср. Евр. (Румын., Болг.) Малоаз. (Доброчаева, 1981).

Valeriana tuberosa L.: в районе населяет солонцеватые луга и встречается в большом числе. Распр. Ц, З, В, К. – На степных солонцеватых лугах, не выше среднегорного пояса. Общее распр.: Кавказ, Зап. Сиб., Ср. Азия, Средиз. (Ворошилов, 1978).

Распространенные на Кавказе и в Крыму виды открытых склонов: *Erysimum canescens* Roth, *Diplotaxis muralis* (L.) DC., *Alyssum tortuosum* Willd., *Pimpinella tragiium* Vill. и сравнительно недавно вошли в степные флоры (Еленевский, 1997). Вместе с редкими в области *Ornithogalum kochii* Parl., *Salvia aethiopsis* L. населяют в районе не только безлесные участки, но и территории бывших лесов. В то же время некоторые лесные виды, например, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce растут в районе исключительно на открытых, слабозадерненных меловых склонах, встречаясь редко в виде угнетенных популяций.

Проникновение крымско-кавказских видов на юго-восток области могло происходить естественным путем по долинам рек. Находки наиболее удаленных от основных ареалов видов опушечной флоры в районе не идут в разрыв с очень подходящими для них условиями в прошлом и сохранившимися частично сейчас. Возможно, виды могли проникнуть с помощью случайного или намеренного заноса со времен активного сообщения этой территории с Крымом по татарским сакмам (дорогам). Для выдвижения гипотезы о реликтовости ряда находок недостаточно сведений даже о их современном распространении, к тому же по данным Гроссета термофильные элементы не могли пережить вюрмскую ледниковую эпоху даже на территориях не покрытых ледником (например, Белгородская область). Таким образом, наиболее предпочтительным является мнение о голоценовом возрасте флоры юго-востока Белгородской области, но сообщества растений меловых обнажений и солонцов могли сформироваться гораздо позднее, вследствие интенсивного остепнения.

Гербарий всех упомянутых видов из Вейделевского района находится в (МН).

Выражаю благодарность за определение некоторых видов Н.М. Решетниковой, А.П. Серегину, за проверку определения некоторых видов В.Д. Бочкину, С.Р. Майорову, И.А. Шанцеру, за помощь при сборе материала и ценные сведения С.В. Калесникову, М.М. Ушатову.

Литература

- Агапова Н.Д. Птицемлечник – *Ornithogalum* // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 246.
 Баранова М.Б. Мускари – *Muscari* // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 254.
 Бузунова И.А. Черемуха – *Padus* // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 254.
 Ворошилов В.Н. Валериана – *Valeriana* // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 254.
 Гроссет Г.Э. Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1967. Т. 72, вып. 5. С. 47–76.
 Доброчаева Д.Н. Воловик – *Anchusa* // Флора европейской части СССР. 1981. Т. 5. С. 141, 147.
 Еленевский А.Г. Кавказские связи среднерусской степной флоры // Флора и растительность Средней России: Материалы науч. конф., 3–5 окт. 19. Орел, С. 8.
 Еленевский А.Г., Радыгина В.И. О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 3. С. 46.
 Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Чаадаева Н.Н. Растения Белгородской области (конспект флоры). 2004. 120 с. Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные / Общ., науч., ред., А.В. Присный. Белгород, 2005. 532 с.
 Леонова Т.Г. Хондрилла – *Chondrilla* // Флора европейской части СССР. 1989. Т. 8. С. 61.
 Линчевский И.А. Ясенец – *Dictamnus* // Флора европейской части СССР. 1996. Т. 9. С. 334.
 Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 2006. 600 с.
 Мамонтов А.К., Решетникова Н.М. О флористических находках в окрестностях пос. Вейделевка Белгородской области // Актуальные проблемы ботаники методики преподавания биологии: Материалы II Международной научно-практической конференции. 24–26 сентября 2007 г. Белгород, 2007. С. 86–93.
 Мамонтов А.К., Решетникова Н.М. Дополнения к флоре Белгородской области (находки 2007 г. из окрестностей пос. Вейделевка) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 3. (в печати).
 Полуянов А.В. Флора Курской области, Курск: Курский гос. Ун-т, 2005. 264 с.
 Цвелёв Н.Н. Крокус – *Crocus* // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 296.
 Чендев Ю.Г. Естественные изменения и техногенная трансформация компонентов окружающей среды староосвоенных регионов (на примере Белгородской области): моногр. / Ю.Г. Чендев, А.Н. Петин. М., 2006. С. 93.
 Seregin A.P. A new subspecies of *Allium decipiens* (sect. *Melanocrommyum*, *Alliaceae*) from the Crimean and NW Caucasus Mts // *Phytologia balcanica*, 13(2), Sofia, 2007. P. 193–204.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ФЛОРЫ ДАГЕСТАНА

Муртазалиев Р.А.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Дагестан с его удивительным разнообразием природно-климатических зон и ландшафтов является одним из оригинальных областей Кавказа, где можно встретить почти все типы растительности, характерные для кавказского региона. Оригинальность его определяется еще и высоким эндемизмом вплоть до родового уровня. Почти в каждой систематической группе здесь можно встретить эндемичные формы. Все это не могло не привлечь внимание исследователей, хотя до сих пор и остается одним из малоизученных регионов Кавказа. Не раз предпринимались попытки по составлению списков флоры, написанию конспекта, и по разным причинам они так и не были доведены до логического конца. В связи с этим нами проводится работа по уточнению и составлению списка видов высших растений флоры Дагестана с учетом новых описаний, флористических находок, последних обработок таксономических групп для Кавказа. При выполнении данной работы были учтены последние публикации, подготовленные для издаваемого Конспекта флоры Кавказа (Меницкий, 1991), просмотрены многие гербарные фонды, где имеются более или менее значительные сборы из Дагестана (LE, LENUD, ВАК, MW, TBI, гербарий Горного ботанического сада). Ниже приводятся некоторые предварительные результаты, касающиеся таксономической структуры флоры и эндемизма.

Всего на территории Дагестана выявлено 2985 видов, относящихся к 808 родам и 155 семействам. (Объем и последовательность семейств даны по системе А.Л. Тахтаджяна (2003). В табл. 1 приводятся данные по структуре флоры.

Таблица 1

Таксономическая структура флоры Дагестана

Отделы высших растений	Количество семейств	Количество родов	Количество таксонов
<i>Lycopodiophyta</i>	2	2	4
<i>Equisetophyta</i>	1	1	7
<i>Polypodiophyta</i>	10	22	40
<i>Pinophyta</i>	3	3	8
<i>Gnetophyta</i>	1	1	2
<i>Magnoliophyta</i> Cl. <i>Liliopsida</i>	31	178	647
Cl. <i>Magnoliopsida</i>	107	602	2277
Всего	155	808	2985

Основное количество видов приходится на отдел *Magnoliopsida* – 2924, что составляет почти 98%. На втором месте по количеству видов стоит отдел *Polypodiophyta* с 40 видами (1,34%). Доля видов класса *Magnoliopsida* в общем количестве составляет 76,3%, а класса *Liliopsida* – 21,6%, их соотношение друг к другу – 3,5:1.

В составе отдела *Magnoliophyta* имеется ряд семейств числом видов больше 50, данные по которым представлены в табл. 2. Указанным семействам относятся 2021 вид, что составляет 67,70%.

Первую группу составляют семейства, которые, как правило, стоят в такой последовательности почти во многих областях умеренной зоны: *Asteraceae* с 359 видами (12,02% от общего числа видов), на втором *Poaceae* с 300 таксонами (10,05%), далее следует семейство *Fabaceae* – 225 (7,53%). Вторую группу составляют семейства, видовое разнообразие которых приходится на Средиземноморье. Это *Brassicaceae* (5,09%), *Caryophyllaceae* (4,42%), *Apiaceae* (4,18%) и *Lamiaceae* (4,05%). Далее следуют семейства почти с одинаковым числом видов, характерные для северных широт. Остальные 5 семейства содержат от 50 до 100 видов и отражают следы как бореальных, так и средиземноморско-туранских флор.

Таблица 2

Крупные семейства флоры Дагестана

Семейства	Количество видов	Семейства	Количество видов
<i>Asteraceae</i>	359	<i>Rosaceae</i>	115
<i>Poaceae</i>	300	<i>Cyperaceae</i>	114
<i>Fabaceae</i>	225	<i>Scrophulariaceae</i>	97
<i>Brassicaceae</i>	152	<i>Chenopodiaceae</i>	80
<i>Caryophyllaceae</i>	132	<i>Ranunculaceae</i>	78
<i>Apiaceae</i>	125	<i>Boraginaceae</i>	72
<i>Lamiaceae</i>	121	<i>Rubiaceae</i>	51

Родов с числом видов больше 20 в изучаемой флоре 24, к которым относятся 660 видов, что составляют 22,11% от общего числа видов. Больше всего видов содержит род *Carex*, к которому относится 79 видов, на втором месте стоит *Astragalus* с 58 видами (вместе с трагакантовыми). Далее идут роды *Allium*, *Vicia* (по 30 видов), *Orobanchе*, *Veronica* (по 29), *Euphorbia* (28). По количеству крупных родов на первом месте стоит семейство *Fabaceae* (5 родов), на втором *Asrteraceae* (4 рода), далее *Caryophyllaceae* (3 рода) и *Rosaceae* (2), все остальные содержат по 1 роду (табл. 3).

Таблица 3

Крупные роды флоры Дагестана

Роды	Количество видов	Роды	Количество видов
<i>Carex</i>	79	<i>Silene</i>	23
<i>Astragalus</i>	58	<i>Trifolium</i>	23
<i>Allium</i>	30	<i>Centaurea</i>	22
<i>Vicia</i>	30	<i>Festuca</i>	22
<i>Orobanchе</i>	29	<i>Cerastium</i>	21
<i>Veronica</i>	29	<i>Dianthus</i>	21
<i>Euphorbia</i>	28	<i>Senecio</i>	21
<i>Campanula</i>	26	<i>Artemisia</i>	20
<i>Galium</i>	26	<i>Geranium</i>	20
<i>Potentilla</i>	26	<i>Medicago</i>	20
<i>Cirsium</i>	23	<i>Ranunculus</i>	20
<i>Rosa</i>	23	<i>Rumex</i>	20

Во флоре Дагестана 73 вида растений, являющихся строгими эндемиками, и более 200 видов, заходящие на приграничные территории Чечни, Грузии и Азербайджана. Изучив области распространения этих и 73 видов, нами выделены несколько центров эндемизма Дагестана.

Самым крупным среди них является Центрально-Дагестанский, расположенный в области ксерофитного известнякового Дагестана, и является одним из центров развития и расселения ксерофитной растительности на Кавказе (Кузнецов, 1910; Гроссгейм, 1936). Здесь отмечено более половины эндемиков Дагестана – 43 вида, 21 из которых не выходят за пределы этого центра. Это в основном высокоспециализированные и реликтовые виды: *Astragalus fissuralis* Alexeenko, *A. daghestanicus* Grossh., *Limoniopsis owerini* (Boiss.) Lincz., *Muehlbergella oweriniana* (Rupr.) Feer, *Seseli alexeenkoi* Lipsky, *Scabiosa gumbetica* Boiss., *Tanacetum akinfiievii* (Alex.) Tzvel. и ряд других.

На втором месте по количеству видов стоит Верхне-Сулакский центр эндемизма, для которого приводится 20 видов, из которых специфичными являются 9 эндемиков. Это территория сланцевого Дагестана с более влажным климатом. Общие виды здесь те, что можно встретить в средних и верхних поясах почти во всех горных районах Дагестана (*Delphinium arcuatum* N. Bush, *Cobolewskia truncata* N. Busch, *Euphorbia daghestanica* Geltman, *Artemisia daghestanica* Krasch. et Por., *Satureja subdentata* Boiss. и ряд др.). Из своих видов наиболее оригинальными являются *Hyalopoa lakia* (Woronow) Tzvel., *Trifolium raddeanum* Trautv., *Paederotella daghestanica* (Trautv.) Kem.-Nath., *Arabis farinacea* Rupr., *Astragalus charadzae* Grossh.

В предгорном районе также отмечается значительное количество эндемиков (18 видов), хотя собственных видов здесь меньше – всего 6. Это эндемики, имеющие разное происхождение и филогенетические связи: *Allium grande* Lipsky, *Corydalis tarkiensis* Prohk., *Hornungia angustilimbata* Dorofeev и др.

В Ахтынско-Кюринском центре, несмотря на кажущуюся изолированность, своих видов немного (всего 5), но являются очень редкими и известны из нескольких пунктов: *Asplenium daghestanicum* Christ, *Allium samurense* Tscholok., *Hyalopoa czirachica* Gussejnov, *Stipa sosnowskyi* Seredin и *Psephellus paucilobus* (Trautv.) Boiss. Здесь встречаются еще 10 эндемиков Дагестана, которые широко распространены во многих горных районах.

Многие из дагестанских эндемиков являются узколокальными и занесены в Красную книгу РФ (в печати) – таких видов 12. Хотелось бы отметить, что ряд узколокальных видов, не вошедших в этот список, заслуживают скорейших мер охраны и должны быть включены в нее при следующем переиздании. Это, в первую очередь, *Allium daghestanicum* Grossh., *A. mirzojevii* Tscholok., *Stipa sosnowskyi* Seredin, *Astragalus daghestanicus* Grossh., *Campanula czerepanovii* Fed., *Psephellus galushkoi* Alieva, *Centaurea ruprechtii* (Boiss.) Czer., *Centaurea awarica* Tzvel., *Paederotella daghestanica* (Trautv.) Kem.-Nath.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа // Баку: Труды бот. ин-та Аз. ФАН, 1936.

Кузнецов Н.И. Нагорный Дагестан и значение его в истории флоры Кавказа // СПб.: Изв. Русск. геогр. об-ва, 1910. Т. 10. Вып. 6–7.

Меницкий Ю.Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513–1521.

Тахтаджян А.Л. Система таксонов сосудистых растений Кавказа // Конспект флоры Кавказа, 2003. Т. 1. С. 132–140.

ОБНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПРОЕКТА ATLAS FLORAE EUROPAEAE В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

Сенников А.Н., Куртто А., Лампинен Р., Утила П.

Хельсинки, Финляндия, Университет Хельсинки, Финский музей естественной истории, Ботанический музей

Научный проект по крупномасштабному картированию географического распространения высших растений (семенных растений, папоротникообразных, хвощеобразных и плауновидных) Европейского континента Атлас флоры Европы (Atlas Florae Europaeae, сокращенно AFE) начался в 1965 г., вслед за выпуском первого тома Флоры Европы (Flora Europaea), когда было решено образовать Комиссию по картированию флоры Европы (Committee for Mapping the Flora of Europe) для подготовки сеточных карт распространения принятых во Флоре видов. Территорией картирования автоматически стала территория, определенная во Флоре, в буквальном соответствии с данным в ней описанием линии восточной и юго-восточной границы континента.

Первый том Атласа появился в 1972 г., уже после выхода в свет второго тома Флоры Европы (Tutin et al., 1964–1980). К настоящему времени опубликованы 14 томов Атласа, в общей сложности содержащие 2559 страниц текста и 3912 карт, в которых представлены сведения о распространении примерно 20% таксонов флоры Европы (Jalas, Suominen, 1972–1994; Jalas et al., 1996, 1999; Kurtto et al., 2004, 2007).

В 1966 г. было принято, что для Атласа будет использована специально разработанная сетка с квадратами примерно 50 × 50 км (в действительности 40–60 км) на основании равноугольной цилиндрической проекции Меркатора (Universal Transverse Mercator projection, сокращенно UTM) и военной системы прямоугольных координат (Military Grid Reference System, сокращенно MGRS). Квадраты сетки MGRS размером 100 × 100 км были разбиты на 4 с присвоением дополнительных буквенных индексов. Специально для целей картирования была произведена следующая модификация сетки MGRS. В том случае, когда ширина южной стороны «квадрата», находящегося на краю полосы MGRS, была не менее 40 км, он считался достаточно полноразмерным. Если ширина южной стороны такого «квадрата» была от 30 до 40 км, этот «квадрат» расширялся на 10 км. Если ширина южной стороны такого «квадрата» была от 20 до 30 км, к такому «квадрату» присоединялся соседний неполноразмерный квадрат из другой полосы MGRS. Если ширина южной стороны такого «квадрата» была от 10 до 20 км, этот «квадрат» присоединялся к соседнему квадрату; в том случае, если ширина получающегося квадрата превышала 60 км, 10 км от его ширины передавались соседнему полному квадрату. Если ширина южной стороны такого «квадрата» была менее 10 км, этот «квадрат» присоединялся к соседнему без изменения ширины получающегося квадрата.

Поскольку Атлас не учитывает океанические организмы вдали от побережья, то было принято, что если в некий квадрат сетки попадает менее 10% территории земной суши, то эта территория присоединяется к соседнему квадрату, за исключением обособленных островов, далеко простирающихся полуостровов, некоторых гор и Стамбула. Отдельные случаи подобных присоединений перечислены в первом томе Атласа (Jalas, Suominen, 1972).

Используемая для картирования сетка Атласа первоначально насчитывала 4419 квадратов. Она не оставалась полностью неизменной с течением времени. Так, в рабочие версии 1968, 1972, 1977 и 1993 гг. были внесены небольшие изменения для учета некоторых прибрежных территорий, а значительные изменения – для территории Греции и Свалбарда.

В 2000 г. новая общеевропейская сетка (Common European Chorological Grid Reference System, CGRS) была принята для унифицированного картирования европейских растений и животных. В Атласе флоры Европы эта сетка принята с 13 тома. Также основанная на MGRS новая сетка была рассчитана и для морских территорий; соответственно, отпала техническая необходимость в присоединении квадратов с небольшим покрытием суши к соседним квадратам, которое иногда проводилось произвольно, а иногда и не позволяло точно закартировать узкоэндемичные и рассеянно распространенные виды (Chorik & Yena, 1999). В настоящее время 4748 квадратов приняты в Атласе как содержащие хотя бы некоторый процент суши.

Как и в ранней версии сетки, новый вариант также использует перерасчеты площади для неполных «квадратов», находящихся на краю полос MGRS. Принцип перерасчета существенно упрощен: те «квадраты», которые насчитывают менее трети полной ширины своей южной стороны (16,7 км), сливаются с соседними в своей полосе, в то время как квадраты с шириной южной стороны от 16,7 до 33,3 км соединяются со

схожими неполноразмерными квадратами соседней полосы. Отклонения от этой схемы сравнительно немногочисленны и отражаются на крайней северной оконечности материковой Европы (северной Норвегии) и на части Балтийского моря у западной оконечности Скандинавии. Ранее, для удобства практического картирования, на территории островных архипелагов границы квадратов были произвольно искривлены, чтобы не пересекать мелкие острова (на территории России, например, граница «обходила» о. Гогланд в Финском заливе Балтийского моря); в новой схеме подобные дисторсии отсутствуют.

Обратной стороной упрощения схемы перерасчета «квадратов», находящихся на краю полос MGRS, стало увеличение неравномерности их площади, возросшее даже по сравнению с прежней схемой.

Перерасчет площади неполных «квадратов», находящихся на краю полос MGRS, и обособление в отдельные квадраты ранее соединенных прибрежных территорий привели к частичной несопоставимости старой и новой сеток. В итоге 620 прежних квадратов (14% от общего количества) были разбиты на 1296 новых, причем несколько квадратов были разбиты на 3, 4 и даже 5 новых.

Расхождения между старой и новой сетками Атласа, а также частные изменения, вносимые в сетку в процессе работы над Атласом, привели к тому, что данные томов 1–12 и 13–14 стали фактически несовместимыми. Создание объединенной базы данных Атласа весьма затруднительно, поскольку не менее 24% собранной информации попадают в перерасчитанные квадраты.

Помимо изменений картографической основы, имеются и другие проблемы, затрудняющие развитие проекта и использование собранных в процессе работы над проектом данных.

Объективная проблема связана с медленным ходом проекта и естественным «старением» таксономической информации Флоры Европы, на которой основывается Атлас. Попыткой обновления таксономии было переиздание Флоры, прекратившееся с выпуском в свет первого тома из-за затруднений в плановом проведении столь масштабных ревизий. В настоящее время систематика групп, картированных в наиболее ранних выпусках Атласа (напр., папоротникообразных) так радикально изменилась, что прежние данные в некоторых родах (напр., *Dryopteris*) не могут служить даже для общего представления ситуации. Слабо и не всегда достоверно оказываются отражены в Атласе сведения об узких эндемиках Пиренейского и Балканского полуостровов, ставшие гораздо лучше известными в последние десятилетия.

«Старению» подвержены и данные самого распространения растений. Это связано со стремительным накоплением информации в ходе национальных и региональных проектов по инвентаризации и мониторингу растительного мира, особенно в менее изученных регионах Средиземноморья.

Особую проблему представляет восточноевропейская (бывшая советская) часть Европы. Данные по распространению видов в этом регионе отличаются большой неполнотой, резко контрастирующей с соседними регионами Средней Европы. Это связано с несколькими проблемами. Когда начиналась работа над Атласом, многие регионы Восточной Европы были недостаточно полно обследованы, а имеющиеся данные во многих случаях не были систематически инвентаризованы. Часть регионов России до сих пор не имеют полных флористических списков.

Далее существенным препятствием для создания сети региональных сотрудников проекта был «железный занавес», затруднявший общение и взаимопонимание ботаников «запада» и «востока». Очевидно, политические причины внесли большой вклад в недостаточно полное отображение российских регионов на ботанических картах.

Еще одним субъективным препятствием для включения «советской» ботанической информации в научный оборот был и остается преимущественно русский язык публикаций, который мало понятен за границей. Кроме того, сами «советские» ботанические издания часто отсутствуют в библиотеках Европы.

В силу перечисленных объективных и субъективных причин, восточноевропейская часть ареала многих широко распространенных видов резко отличается сразу к востоку от границы бывшего Советского Союза. Некоторые авторы (напр., Araić et al., 2005) не считают такую информацию достаточно сопоставимой с западноевропейской и исключают Восточную Европу из статистического анализа, основанного на информации Атласа.

Стремительное «старение» представленной в Атласе информации вызывает острую необходимость ее обновления, диктуемую потребностями современной науки и необходимостью развития унифицированных и взаимосвязанных национальных, общеевропейских и глобальных баз данных, включающих сведения о всей биоте. Для этого Атлас флоры Европы должен пройти еще одно преобразование.

В настоящее время информация для Атласа собирается и обрабатывается статическим образом, то есть единовременно собранная информация закрыта для изменений и дополнений. Поэтому Секретариат проекта решил начать работу над обновлением таксономической основы Атласа и сведений о распространении уже включенных в него таксонов. Наиболее критическим участком является Восточная Европа, поскольку во время создания Атласа информация из этого региона была учтена недостаточно, а к настоящему времени резко увеличилась.

Для обеспечения возможности обновления Атласа в настоящее время на основе имеющихся таксономических публикаций компилируется новый рабочий список флоры, в принятой в Атласе (Флоре Европы) последовательности. База данных Атласа, созданная ранее на основе опубликованных томов (Lahti & Lampinen 1999), модифицируется для возможности внесения таксономических изменений. Важным изменением, вносимым в базу данных, является разбивка использовавшихся ранее обширных районов Флоры Европы на основные современные административные единицы восточноевропейских стран. Таким образом, появляется техническая возможность потенциального объединения региональных баз данных, которые являются одним из основных продуктов работ ботаников в след за региональными списками флоры и основанными на них руководствами по определению растений. Важным следствием этого изменения является возможность напрямую использовать данные Атласа в работе по конкретным регионам, что позволит обращать более пристальное внимание на определенные существующие данные и на недостаточно изученные территории с отсутствующими данными. Полученную с сайта текущую информацию о распространении того или иного вида в конкретном регионе можно использовать в полевых исследованиях как дополнение к «полевому листу» (рабочему списку, в котором регистрируются виды локальной флоры). В таком случае пополнение информации Атласа может вестись целенаправленно и в полевой сезон.

Пополнение и исправление содержащейся в Атласе информации предполагается (с некоторого этапа) вести через интернет-форму. Такой способ сбора информации сделает участие в проекте более доступным для большего количества заинтересованных в этом специалистов. Предполагается, что имеющаяся информация будет доступна для публичного просмотра через интернет-сайт Атласа; при этом данные по распространению конкретных таксонов будут отображены как для всей Европы, так и для входящих в нее стран, районов Флоры Европы и административных регионов Восточной Европы.

К сожалению, мы не можем считать опубликованные в Атласе сведения абсолютно точными и достоверными. Помимо проблем, связанных с перерасчетом сетки Атласа, некоторые данные могут быть признаны ошибочными ревизовавшими соответствующие материалы ботаниками; такая информация трудно корректируема для Секретариата из-за того, что сведения о самом материале никогда не поступали и не хранились в Хельсинки. Проверка точности указанных местонахождений и достоверности определения материала необходима для улучшения представленной в Атласе информации.

Секретариат проекта Атлас флоры Европы призывает ботаников Восточной Европы и, прежде всего, России к объединению усилий по инвентаризации флоры и соединению региональных работ в единую общеевропейскую сеть. Сотрудниками проекта могут стать все ботаники, активно работающие над инвентаризацией таксономического состава и распространения таксонов Восточной Европы на территориях любого масштаба.

Литература

- Araújo M.B., Thuiller W., Williams P.H., Reginster I. Downscaling European species atlas distributions to a finer resolution: implications for conservation planning // *Global Ecol. Biogeogr.* 2005. Vol. 14. P. 17–30.
- Chopik V., Yena A. Difficulties in mapping the flora of Ukraine: a Crimean example // *Acta Bot. Fenn.* 1999. Vol. 162. P. 95–98.
- Jalas J., Suominen J. (eds.). *Atlas Florae Europaeae*. Vol. 1–10. Helsinki: The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, 1972–1994.
- Jalas J. et al. (eds.). *Atlas Florae Europaeae*. Vol. 11–12. Helsinki: The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, 1996, 1999.
- Kurtto A. et al. (eds.). *Atlas Florae Europaeae*. Vol. 13–14. Helsinki: The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, 2004, 2007.
- Lahti T., Lampinen R. From dot maps to bitmaps: Atlas Florae Europaeae goes digital // *Acta Bot. Fenn.* 1999. Vol. 162. P. 5–9.
- Tutin, T.G. et al. (eds). *Flora Europaea*. Vol. 1–5. Cambridge: Cambridge University Press, 1964–1980.
- Tutin T.G. et al. (eds). *Flora Europaea*. Ed. 2. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press, 1993.

СТРУКТУРА БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ АСТРАГАЛОВ КАВКАЗА

Сытин А.К.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

1. Результаты таксономического изучения астрагалов Кавказа выявили 184 вида, принадлежащих к 56 секциям и двум подродам. Подрод *Astragalus* содержит 94 вида и 28 секций, из которых наиболее многочисленны *Malacothrix* (15 видов), *Caprini* DC. (– *Myobroma* Bunge; 1 4), *Hypoglottidei* DC. (13), *Alopecuroidei* DC. (7). Трагакантоидные астрагалы распределены в 4 секции: *Adiaspastus* Bunge (5), *Hymenostegis* Bunge (4), *Rhacophorus* Bunge (4), *Macrophyllum* Boiss. (3). 7 олиготипных секций однолетних астрагалов заключают 10 видов. Подрод *Cercidothrix* Bunge представлен 91 видом и 17 секциями, среди которых особенно богаты вида-

ми *Incani* DC. (– *Proselius* Bunge; 26! иногда в ее состав включают монотипную секцию *Holophyllus* Boriss.), *Onobrychoidei* DC. (– *Onobrychium* Bunge; 16); *Dissitiflori* DC. (– *Xiphidium* Bunge ;11), *Hololeuce* Bunge (8); *Ornithopodium* Bunge (7), *Trachycercis* Bunge (5). К этому подроду условно отнесен *A. hamosus* L. (– *A. buceras* Willd.), однолетник, опушенный трихомами смешанного типа, в том числе и двуконечными волосками, представляющий секцию *Bucerates* DC. (7 видов ее обитают в Западном Средиземноморье и Макаронезии). Более молодой филогенетически подрод *Cercidothrix* уступает анцестральному *Astragalus* в разнообразии морфоструктурной специализации таксонов, однако превосходит его лабильностью адаптивных механизмов, способствующих возникновению многочисленных рас.

2. Хорологические данные распространения астрагалов, (использованы схемы районирования Ю. Л. Меницкого (1991) для «Конспекта флоры Кавказа», выявили высокий уровень эндемизма Большого Кавказа (29 видов). Среди 11 эндемиков субальпийского и альпийского горного поясов западной части Главного хребта преобладают криофильные виды секции *Hypoglottidei*: *A. oreades* C. A. Mey., свойственные Западнему (ЗК) и Центральным (ЦК) областям Кавказа (*A. ciceroides* Sosn., *A. flexicaulis* Sosn.), а также представленные исключительно на ЗК – *A. freynii* Albov и *A. tshagemensis* Galushko. К верхней границе лесного пояса и горных луговых степей ЗК и ЦК приурочен своеобразный *A. lasioglottis* Stev. ex Bieb. (*Onobrychoidei*), наряду с близкими *A. captiosus* Boriss. – эндемиком Большого Кавказа и аджаро-эвксинским *A. adzanicus* M. Popov можно отнести к ядру автохтонных кавказских видов, сформировавшихся в плиоцене. Дифференциация большинства видов многочисленной и необыкновенно изменчивой на Кавказе секции *Incani* возникла в результате неотектонических поднятий Большого Кавказа и протекала в полуизолированных популяциях, заселявших эрозионные элементы ландшафта (осыпи, оползни), постепенно занимая площади, освобождавшиеся от позднечетвертичного оледенения.

3. Восточный Кавказ (ВК) и Дагестан вполне сопоставимы с ЗК и ЦК по богатству – 12 эндемичных астрагалов, но более разнородных по таксономическому составу и возрасту. Обитающие во внутренних областях горного Дагестана *A. fissuralis* Alexeenko (*Dissitiflori*), *A. daghestanicus* Grossh. (*Anthylloidei*), *A. andreji-sytinii* Podlech (– *A. eugenii* Grossh.; *Malacothrix*), *A. beckerianus* Trautv. (*Aegacantha*) принадлежат к числу палеоэндемиков неясного таксономического родства, что свидетельствует о мощном миграционном потоке предковых форм, влившемся в Дагестан с юга из переднеазиатских нагорий. Намного яснее происхождение эндемиков ВЗ, сформировавшихся на сравнительно молодой Апшеронской зоне поднятий. Ряд видов обнаруживают связи с астрагалами аридного южного макросклона хр. Эльбурс. Среди них как общи с Ираном виды (*A. lunatus* Pall.; *Ornithopodium*), так и близкородственные викарианты: *A. neoalbanicus* Podlech и *A. iranicus* Bunge (*Malacothrix*). Гораздо более доступный для вселенцев северо-западный берег Каспийского моря (аккумулятивные и аккумулятивно-денудационные низменности и равнины) обогатился неэндемиками, родство которых очевидно. Так, *A. barbidentis* Freyn (*Dissitiflori*) близок к *A. brachylobus* DC., *A. bakuensis* Bunge (*Caprini*) к *A. longipetalus* Chater – видам туранским, как и представители секции *Ammodendron* – эндемик Апшеронского п-ва (ВЗ) *A. igniarius* Popov, родственный *A. transcaspicus* Freyn, и более отдаленно *A. turcomanicus* Bunge и *A. desertii* Popov. Эта группа растений пустынь могла проникать на Кавказ неоднократно – еще в среднем плиоцене, когда Средний и Северный Каспий был сухой, и позднее, в плейстоцене, когда уровень его вод сильно колебался, а рельеф формировался в ходе многократного затопления и осушения шельфа.

4. Малый Кавказ, являясь северной периферией переднеазиатских нагорий, лежит в пределах Армено-Иранской провинции (Тахтаджян, 1978, 1986) и находится под влиянием двух мощных очагов видообразования – Армянской и Атропатенской подпровинций. Собственно эндемичных видов здесь немного, но очень велико число субэндемиков. Среди них, например, *A. latifolius* Lam. – представитель весьма специализированной группы *Heterophylli* секции *Incani*, – эфемероид с редуцированной до конечного терминального сегмента пластинкой листа, приуроченный к серо-коричневым почвам, развивающихся на подстилающем слое гипса и соленосных пород подгорных равнин в долине Аракса и аридных котловинах Армянского нагорья и Анатолии. В ЮВ части Араратской котловины до склонов Урцского хр. находится один из наиболее значительных очагов разнообразия астрагалов, где обитают эндемики Приараксинской котловины *A. paradoxus* Bunge (*Macrosemium*), *A. holophyllus* Boriss. (*Holophyllus*) – оба составляют олиго- и монотипные секции, а также редкие растения – субэндемики *A. shelkovnikovii* Grossh. (*Ornithopodium*) и *A. massalskyi* Grossh. ex Fed. (*Cystium*) и эндемичный *A. szovitsii* Fisch. et C.A. Mey. (*Megalocystis* Bunge).

5. Роль Кавказа в целом как одного из очагов разнообразия астрагалов следует признать относительно второстепенной, по сравнению с Западным Гиндукушем или Таджикистаном, где не только сохранились весьма примитивные группы, но интенсивнее протекал процесс видообразования. Длительная островная изоляция и преобладание лесного характера растительности не благоприятствовали разнообразию гелиофильного рода. В северные пределы Предкавказья (Ставропольское плато) едва заходит понтический *A. dasyanthus* Pall. (*Erionotus* Bunge), но отсутствует *A. pubiflorus* (Pall.) DC., несмотря на обширные площади песчаных субстратов очень редок псаммофитный *A. varius* S.G. Gmel. Значительный ряд астрагалов перечислил Р.В. Камелин (2006), харак-

теризуя «отрицательные» черты флоры Кавказа, способствующие реконструкции истории растительного покрова, отметив «аномалии отсутствия» многих видов, обычных для южнорусских степей, или «петрофитно-степного» комплекса «плейстоценовой лесостепи», но не менее характерно и отсутствие не только многих видов, но и секций, более или менее обычных в сопредельных областях Турции и Ирана, но не проникающих через южные границы Кавказа – sect. *Stereothrix* Bunge (*A. setosulus* Gontsch.; Крым), sect. *Theiochrus* Bunge, колючие кустарники из sect. *Campylanthus* Bunge (– sect. *Tricholobus* Bunge) с единственным видом *A. hohenackeri* Boiss. из Талыша, но отсутствует sect. *Poterion* Bunge, sect. *Platonychium* Bunge, sect. *Chlorosphaerus* Bunge, sect. *Pterophorus* Bunge (*A. condensatus* Ledeb. – Турция). Весьма значительна и группа астрагалов, описанных с Карского плоскогорья. Нахождение их на территории Кавказа некоторое время полагали возможным, но до сих пор они известны только за его пределами – *A. oltensis* Grossh. и др., на пределе распространения *A. cephalotes* Banks et Sol. (– *A. sommieri* Freyn), по-видимому, исчезнувший термофильный ореофит.

Литература

- Камелин Р.В. Материалы к анализу флоры Кавказа. О некоторых особенностях состав флоры Кавказа и их значения для понимания истории флоры этой страны // Бот. журн. 2006. Т. 5. С. 649–673.
 Сытин А.К. Конспект кавказских астрагалов секции *Anthylloidei* DC. // Новости систематики высш. раст. Т. 36. 2004. С. 177–183.
 Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
 Тахтаджян А.Л., Федоров А.А. Флора Еревана. Л.: Наука, 1979. 396 с.

НЕКОТОРЫЕ РЕДКИЕ И НОВЫЕ ВИДЫ ФЛОРЫ КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)

Цепкова Н.Л.¹, Бондаренко С.В.¹, Калашникова Л.М.²

¹Нальчик, Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН

²Нальчик, Кабардино-Балкарский госуниверситет

Территория Кабардино-Балкарской республики (КБР) согласно районированию, принятому в «Конспекте флоры Кавказа» (2003) входит в состав Малкинского, а также частично Верхнетерского и Верхнекумского ботанико-географических районов Центрального Кавказа (ЦК). Северо-восточная равнинная часть республики относится к Восточноставропольскому району Восточного Предкавказья (ВП).

Во время выездов в различные районы республики в составе экспедиций 2005–2007 гг., организованных Институтом экологии горных территорий КБНЦ РАН, нами были найдены редкие и новые виды цветковых растений. Они дополняют списки видов, опубликованные в работах (Галушко, 1966; Новикова, 1981; Красная книга КБР, 2000; Кушхов, 1974; Портениер, 1988; Цепкова, Калашникова, 1993; Цепкова, Якимов, 2005; Шхагапсоев, 1986; Шхагапсоев, Слонов, 1987 и др.). Также мы приводим некоторые редкие виды, для которых отмечены новые местонахождения. Редкими мы считали виды, местонахождения которых в КБР ограничены единичными пунктами, а популяции представлены в основном небольшим числом особей.

В Малкинском ботанико-географическом районе к ним относятся *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Hypericum orientale* L., *Geum latilobum* Somm. et Levier, *Listera cordata* (L.) R. Br., *Prometheum pilosum* (Bieb.) N. Ohba, *Ribes orientale* Desf., *Rosa obtegens* Galushko, *Rumex hastifolius* Bieb., *Valeriana cardamines* Bieb.; в Верхнетерском районе – *Peganum harmala* L. Номенклатура видов приведена по С.К. Черепанову (1995).

Cleistogenes squarrosa, новый для КБР вид, обнаружен 18.09.05 в 4 км к востоку от г. Тырныауза на втором хвостохранилище, представляющем собой искусственное плато, созданное из отходов обогащения Тырныаузского вольфрамо-молибденового комбината. Оно расположено по левобережью р. Баксан на высоте 1240 м над ур. м. у южных отрогов Скалистого хребта. На его поверхности, покрытой с целью рекультивации гравийно-галечниковым материалом, расселились пионерные, рудеральные, заносные виды растений, а также виды естественной флоры окружающих сухостепных ландшафтов Северо-Юрской депрессии. Среди них оказался и *Cleistogenes squarrosa*. Вид определен Н.Н. Цвелевым (БИН РАН). В литературе указывается, что в пределах Кавказа этот вид встречается лишь в Дагестане по сухим склонам (Гроссгейм, 1939, 1949; Галушко, 1978).

Hypericum orientale (= *H. ptarmicifolium* Spach) также является новым видом для КБР. Сведений в литературе о местонахождении этого вида в республике нет (Гроссгейм, 1949; 1962; Галушко, 1980, т. 2). Впервые он был найден Г.Х. Киржиновым в Черекском районе на территории Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника (Киржинов и др., 2005). Нами 27.08.07 обнаружено еще одно местонахождение вида - в долине р. Джайлыкее (левый приток р. Башиль-Аузусу, Чегемское ущелье) на высоте 2200 м над ур. м. на обочине каменной тропы в виде изолированной популяции среди валунов.

Listera cordata – очень редкий вид, внесенный в Красную книгу КБР (2000). Ранее на территории республики было известно два его местонахождения – старая морена ледника Шаурту в верховьях долины р. Гара-Аузусу и сосновый лес на склоне северной экспозиции в ущелье Адылсу (Цепкова и др., 1997). В августе 2007 г. открыто новое местонахождение – в верховьях долины р. Башиль-Аузусу в сосновом лесу. Гара-Аузусу и Башиль-Аузусу, сливаясь, дают начало реке Чегем. Таким образом, можно считать, что *Listera cordata* обитает в верховьях Чегемского ущелья. Встречается в небольшом числе особей.

Prometheum pilosum — очень редкий вид, численность и ареал которого сокращаются в результате разрушения местообитаний. Так, по нашим наблюдениям, одно его местообитание в ущелье Тю-Тю-Су было уничтожено селевым потоком в августе 1995 г. В ущелье Адылсу известное нам местообитание вида исчезло в начале 2000 г. под воздействием выпаса скота. Две особи *Prometheum pilosum* были найдены 27.08.07 г. на крупном валуне по правому борту долины р. Джайлыксу (Чегемское ущелье).

В верховьях долины р. Башиль-Аузусу в конце августа 2007 г. также были найдены *Ribes orientale* и *Rosa obtegens* на сухом склоне среди камней и *Geum latilobum* на сенокосном лугу левого борта реки. Для *Rosa obtegens* в литературе указывается только одно местонахождение – Баксанское ущелье, для двух других видов отмечено, что они встречаются рассеянно (Галушко, 1980, т.2).

Rumex hastifolius встретился только однажды на мелкощебнистой осыпи южного склона Бокового хребта 24 августа 2005 г. на высоте 2650 м над ур.м. (массив Терсколак). Популяция малочисленна. А.И. Галушко (1978) отмечает, что вид встречается рассеянно.

Valeriana cardamines, эндемик, мезофит, петрофит, мезонитротроф, обитающий на каменистых местах, осыпях, а также в березовых рощах от верхнего до субальпийского пояса (Лепехина, 1977). С.Х. Шхагапсоев и Г.Х. Киржинов (2006) приводят его в списке видов флоры Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника (КБВГЗ) только для Черек-Безенгийского ущелья. Нами этот вид найден 6.07.07 г. в долине левого борта р. Хазнидон в районе между Боковым и Скалистым хребтами под пологом пойменного березняка на высоте 2000 м над ур. м. А.И. Галушко (1980, т.3) считал этот вид обычным в области Скалистого хребта. Судя по единичным местонахождениям вида в последние годы и малочисленным популяциям, его можно отнести к числу редких.

Peganum harmala обнаружен 20.05.07 в Верхнетерском районе равнинной части КБР на окраине пос. Хамидие, захлавленной бытовым мусором. Ранее этот вид был собран сотрудниками кафедры ботаники государственного университета в окрестностях пос. Дальний (северо-восток равнинной части). Сборы Л.Х. Слонова и Е.К. Поповой 1966 и 1969 гг. хранятся в научном гербарии кафедры ботаники КБГУ. О других его местонахождениях в республике не известно. *Peganum harmala* – мезоксерофит, который можно встретить в сухих местообитаниях, на солонцеватых почвах, вдоль дорог, близ жилья, на сорных местах (Галушко, 1980, т. 2; Лепехина, 1977). Условия северо-восточной равнинной части КБР вполне соответствуют экологии вида, а его приуроченность к различным нарушенным экотопам позволяет считать его рудеральным растением. Предполагается, что *Peganum harmala*, как рудеральный вид, будет расширять свой ареал.

Фактором риска для многих видов естественной флоры Кабардино-Балкарии выступает антропогенный фактор. Даже самые крупные в КБР особо охраняемые природные территории – КБВГЗ и природный национальный парк «Приэльбрусье» не могут гарантировать безопасное существование редких и исчезающих видов. Активные строительные работы, развернувшиеся с начала 2000 гг. в Парке сопровождаются разрушением местообитаний. Значительное увеличение потока рекреантов также негативно сказывается на состоянии флоры. Как в заповеднике, так и в Парке происходят процессы синантропизации растительного покрова, ведущие к замещению видов естественной флоры рудеральными. Следует ожидать, что интенсивное рекреационное освоение горных территорий ускорит синантропизацию, переведет многие виды в разряд редких, уязвимых и исчезающих.

Выходом из создавшегося положения может быть усиление роли Ботанических садов республики — Республиканского и бот.сада КБГУ в сохранении биоразнообразия уникальной флоры Центрального Кавказа.

Литература

- Галушко А.И. Виды Кабардино-Балкарской флоры, подлежащие охране // Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана. Нальчик, 1966. С. 13–33.
- Галушко А.И. Флора Северного Кавказа Определитель. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 320 с.
- Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. 350 с. Т. 3. 327 с.
- Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Баку, 1939. Т. 1. 402 с.
- Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.
- Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. М.-Л., 1962. Т. 6. 424 с.
- Киржинов Г.Х., Шхагапсоев С.Х., Мидова Л.А. Ботанические исследования в Черекском районе Кабардино-Балкарской республики // Природа Черекского района Кабардино-Балкарской республики и ее охрана. Нальчик, 2005. С. 68–75.
- Конспект флоры Кавказа / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб., 2003. Т. 1. 204 с.
- Красная книга Кабардино-Балкарской республики / Отв. ред. И.В. Иванов. Нальчик, 2000. 308 с.

- Кушков А.Х. К списку новых для науки видов, впервые описанных в КБАССР // Вопросы ботаники. Нальчик, 1974. вып. 1. С. 20–26.
- Лепехина А.А. Биология видов растений и характеристика растительных сообществ Дагестана. Махачкала, 1977. 212с.
- Новикова А.С. Редкие и исчезающие растения природной флоры Кавказа, культивируемые в ботанических садах г. Нальчика // Памятники природы Кабардино-Балкарии. Нальчик, 1981. С. 72–73.
- Портениер Н.Н. Флористические находки в бассейне р. Черек-Безенгийский (Северный Кавказ, КБАССР) // Бот.ж., 1988. Т. 73. № 2. С. 1756–1760.
- Цепкова Н.Л., Калашикова Л.М. Редкие и исчезающие растения государственного природного национального парка «Приэльбрусье» // Актуальные вопросы экологии и охраны природы предгорных экосистем. Краснодар, 1991. Ч. 2. С. 173–176.
- Цепкова Н.Л., Калашикова Л.М., Каргинова Г.В. Ятрышниковые в Кабардино-Балкарии // актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар, 1997. Часть первая. С. 21–23.
- Цепкова Н.Л., Якимов А.В. Новые для флоры Кабардино-Балкарии виды водных цветковых растений // Бот. журн, 2005. Т.90. № 8. С. 1253-1254.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Шхагапсоев С.Х. Редкие и исчезающие виды флоры Кабардино-Балкарской АССР // Растительные ресурсы. Ростов-на-Дону, 1986. Часть 3. С. 269–279.
- Шхагапсоев С.Х., Слонов Л.Х. Дикорастущие виды флоры Кабардино-Балкарии, нуждающиеся в охране. Нальчик, 1987. 40 с.
- Шхагапсоев С.Х., Киржинов Г.Х. Флора Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника и ее анализ. Нальчик, 2006. 248 с.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ КОЛХИДЫ

Читанова С.М.

Сухум, Республика Абхазия, Институт ботаники АНА

Флора Колхиды с ее богатым разнообразием флористических комплексов, представленных множеством реликтовых и эндемичных видов, является уникальным генофондом планеты. Комплексное изучение ее флоры становится актуальной на фоне масштабных предрелигиозных строительных работ в северной части, что не может не оказать деградирующее влияние на естественный растительный покров.

Колхида в ботанико-географическом смысле раскинулась амфитеатром гор, обращенных к восточному побережью Черного моря от окрестностей Туапсе, где ее граница проходит по водоразделу рек Шапсуго и Начепсуго до окрестностей Самсуна в Турции на юго-западе. С северо-востока и юго-востока она ограничена водораздельными хребтами: Большого, Малого Кавказа и Понтийских гор.

В настоящее время существует ряд схем ботанико-географического районирования Земного шара, где Колхида представлена, как часть Эвксинской провинции (Малеев, 1940) или Понто-Гирканской провинции (Тахтаджян, 1978), или же в виде Западно-Закавказской подпровинции Средиземноморской подобласти Макаранезийско-Средиземноморской области (Камелин, 2002). В представленных схемах недостаточно уделено внимания горным регионам, как территориям, представляющим первостепенную эволюционную значимость (Колаковский, 1961). Поэтому нами принята схемы флористического районирования Лавразии А.А. Колаковского (1958, 2002), основанной на разграничении и соподчинении Средиземноморской области Средиземногорной. Средиземногорная область А.А. Колаковского (2002), примерно соответствующая области Древнего Средиземноморья Попова (1983), является мощным горным сооружением альпийского орогенеза Евразийского континента от Атлантики до Пацифики.

В виду того, что на сегодня в ботанической географии нет общепринятой классификации геоэлементов (ареалов) применительно к флоре Колхиды, то при географическом анализе флоры, объединяя растения по группам ареалов, невозможно избежать некоторой субъективности их оценки (Юрцев, Камелин, 1991; Портениер, 2000). В основу классификации географических элементов изучаемой территории положено флористическое районирование Земли А.Л. Тахтаджяна (1978). При выделении географических групп ареалов для флоры Колхиды мы руководствовались работами кавказских и других ботаников (Альбова, Кузнецова, Гроссгейма, Сосновского, Вульфа, Гроссгейма, Малеева, Долуханова, Сахокия, Колаковского, Сохадзе, Толмачева, Камелина, Гагнидзе). В качестве основной единицы географического анализа нами принят географический элемент. Как для всякой горной страны в работе учитывались зональные особенности изучаемой территории. В характеристику вида включалась его приуроченность к определенным флористическим хорионам.

ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Из-за недостаточности аналитических данных, особенно в области генетических элементов флоры исследуемого региона и ее связи с флорами пограничных флористических областей (Клеопов, 1980) становится невозможным выстроить относительно цельную схему геоэлементов флоры Колхиды.

Виды анализируемой флоры отнесены к 19 географическим элементам, подсчеты которых производились по крупным подразделениям, отраженным в таблице. При решении общих географических вопросов применительно к флоре Колхиды, учитывая ее особенности, невозможно строго придерживаться той или иной схемы. По характеру общего распространения растений флоры Колхиды, используя хронологические подразделения А.А. Колаковского для флоры Абхазии (1980, 1982, 1984, 1986), были выделены следующие географические элементы.

	Географический элемент	Количество видов	% от общего количества видов
I	<u>Средиземногорный</u>	<u>2109</u>	<u>58,6 (71,5)</u>
	1. Колхидский	750	20,9 (25,4)
	2. Кавказский	671	18,7 (22,7)
	3. Европейско-кавказский	292	8,1 (9,9)
	4. Эвксинский	246	6,8 (8,3)
	5. Средиземногорный дизъюнктивный	238	6,6 (8,1)
	6. Ирано-Туранский	7	0,2 (0,3)
	7. Гирканский	5	0,1 (0,2)
II	<u>Бореальный</u>	<u>737</u>	<u>20,5 (25,0)</u>
	8. Среднеевропейский	79	2,2 (2,7)
	9. Евразийский Лавразийский	637	17,7 (21,6)
	10. Арктальпийский	21	0,6 (0,7)
III	<u>Средиземноморский</u>	<u>401</u>	<u>11,3 (13,6)</u>
	11. Евсредиземноморский и широкосредиземноморский (Тетисный)	401	11,3 (13,6)
IV	<u>Адвентивный</u>	<u>349</u>	<u>9,6</u>
	12. Атлантическо-американский	25	0,7
	13. Восточно-азиатский	70	2,0
	14. Центрально-азиатский	29	0,8
	15. Североамериканский	99	2,8
	16. Южноамериканский	49	1,4
	17. Южноафриканский	31	0,9
	18. Космополитный	18	0,5
	19. Неясный	28	0,8

Как видно из таблицы, основу флоры Колхиды составляют виды со средиземногорным типом ареалов. Их насчитывается 2109, что составляет 58,6% от всей флоры. Но если учитывать только автохтонные виды, исключив из анализируемой флоры адвентивные (заносные) виды и натурализовавшиеся интродуценты, то получим 71,4% от общего числа. Здесь надо особо отметить высокий уровень колхидского эндемичного элемента (Сохадзе, 1960, 1961, 1968; Гагидзе, 1966; Колаковский, 1989, 1990; Адзинба, 1987, 2000, 2004, 2005), составляющего примерно 750 видов (26,7%) (Читанова, 2005).

Видов с бореальным типом ареала во флоре Колхиды значительно меньше, хотя они и принимают участие в сложении флоры и составляют пятую часть флоры – 737 видов (20,5%), однако не всегда ясно их происхождение.

Видов со средиземноморским типом ареала во флоре Колхиды еще меньше – 401 (11,3%). Они свойственны литоральной полосе и приморским склонам, а также некоторым внутренним регионам в южной Колхиде (среднее течение реки Аджарисцкали) (Хохряков, 1991) и северным склонам Понтийского хребта в юго-западной части Колхиды (окрестности Трабзона, Самсуна). В сложении мезофильных горуппировок колхидского типа эти средиземноморские гемиксерофильные элементы не принимают участия и вообще мало характерны для коренного (аборигенного) типа флоры.

В связи с благоприятными климатическими условиями, приближающимися к субтропическим со средиземноморскими чертами, на территории Колхиды, особенно в низменной и предгорной частях, естественные фитоценозы подвергаются значительному окультуриванию. Потому характер фитоландшафтов изменился коренным образом. Данное обстоятельство повлекло за собой внедрение в составе сорно-полевых рудеральных и сегетальных группировок адвентивных растений чуждых аборигенной флоре. Всего в подобных группировках отмечено около 650 видов адвентиков, составляющий 18,1% (вопреки данным таблицы (9,6%), где адвентики представлены в той или иной степени во всех типах ареалов). Группа адвентивных растений, первоначальные ареалы которых расположены в умеренном субтропическом, а некоторых и в тропическом поясах северного и южного полушарий, превратились в широко космополитные виды. Эти виды достаточно широко распространились по Колхиде, создавая вторичные ландшафты. К ним в первую очередь относятся: *Baccharis halimifolia*, *Acacia dealbata*, *Robinia pseudoacacia*, *Amorpha fruticosa*, *Solidago canadensis*, *Andropogon virginicus*, *Paspalum dilatatum*, *Digitaria sanguinalis*, *Galinsoga ciliata*, *Xanthium strumarium*, *X. californicum*, *Amaranthus albus*, *A. hybridus*, *A. retroflexus* и т. д.

Таким образом, изучение закономерностей современного распространения видов раскрывает автохтонно-аллохтонный характер флоры Колхиды. Географическая структура ее флоры вполне характерна для флор Древнего Средиземноморья или Средиземногорной области.

Литература

- Адзинба З.И.* Эндемы флоры Абхазии. Тбилиси: «Мецниереба», 1987. 120 с.
- Адзинба З.И.* Известняковый эндемизм Колхидской флоры // Матер. научн. сессии, посвященной 90-летию А.А. Колаковского. Сухум, 2000. С. 28–38.
- Гагидзе Р.И.* Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокогорья Кавказа. Тбилиси: «Мецниереба», 1974. С. 226.
- Клепов Ю.Д.* Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 351 с.
- Колаковский А.А.* Средиземноморская область – арена эволюции северного полушария. Сухум, 2002. 84 с.
- Колаковский А.А.* Растительный мир Колхиды // Материалы к познанию фауны и флоры СССР, Новая серия отдел ботанический. Вып. 10 (18). 1961. 459 с.
- Малеев В.П.* Растительность причерноморских стран (эвксинской провинции средиземноморья), ее происхождения и связи // М.; Л.: Изд. АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, вып. 4. 1940. С. 136–252.
- Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 211 с.
- Хохряков А.П.* Ксерофильная флора Аджарисцкальского ущелья и ее анализ // Бюлл. МОИП. Сер. биол. 1991. Т. 96. Вып. 3. С. 102–117.
- Читанова С.М.* Уточнение юго-западной ботанико-географической границы Колхиды // Тр. региональн. конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». Сухум, 2000. С. 68–72.

К ВОПРОСУ О ПОВОЛЖСКОМ ЭНДЕМИЗМЕ РОДА МАНЖЕТКА (*ALCHEMILLA L.*)

Чкалов А.В.

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

Несмотря на то, что утвердилась точка зрения о том, что проблема эндемизма не стоит для равнинных пространств столь же остро, как для горных (Толмачев, 1974), ее решение может быть не менее плодотворно и перспективно в отношении решения ряда проблем флорогенеза и географии растений, а также вопросов видообразования в отдельных систематических группах.

Важно отметить, что эндемики Центральной России в основной массе – апомиктические виды. Это представляется естественным в ключе соображений о сравнительной молодости современного растительного покрова Центральной России и большей динамичности эволюционных процессов у апомиктов в сравнении с амфимиктами (Кашин, Куприянов, 1993).

Изучение эндемизма в горных условиях позволило установить ряд закономерностей (Толмачев, 1974), в свете которых явление локального эндемизма кажется довольно естественным: 1) разнообразие экологических условий (микrokлиматических и ценологических в частности); 2) подвижность субстратов, как причина нарушений растительного покрова; 3) богатство флоры (в силу указанных выше, а также исторических причин) – источник ресурсов для видообразования; 4) существование естественных преград (как изоляционный барьер для распространения видов, а при его нарушении – причина локальной интрогрессивной гибридизации между ними).

Факт существования локального эндемизма в равнинных условиях вступает в противоречие с тем, что совокупность последних демонстрирует ситуацию, противоположную описанной выше. Сравнительная бедность и однообразие флоры, ограниченное разнообразие местообитаний к которым относительно жестко приурочены ключевые флороценоотипы, отсутствие локальных изоляционных барьеров обусловили в целом консерватизм растительного покрова: как в отношении состава видов, так и в отношении внутривидовых связей как результата коадаптации последних.

Существование эндемиков в таких условиях связывают с последствиями четвертичных оледенений (Грант, 1984; Тихомиров и др., 1973; Raun et al., 2006). Тем не менее, данная точка зрения не объясняет локальности распространения эндемиков. По крайней мере в отношении арктической флоры, в судьбе которой оледенения сыграли важнейшую роль, установлено преобладание широко распространенных видов, в том числе и среди эндемичных (Толмачев, 1986).

Изучение особенностей структуры ареалов некоторых среднерусских эндемиков рода, как мы полагаем, дает ключ к разрешению упомянутого противоречия.

A. substrigosa Juz. – типичный среднерусский эндемик, который был описан с территории г. Н. Новгорода (Здесь и далее номенклатура приводится согласно В.Н. Тихомирову (2001)). Он демонстрирует чрезвычайно высокую встречаемость и обилие в зоне флювиогляциальной активности и граничащих с нею

участках с более благоприятными для манжеток почвенными условиями в долинах Оки и Клязьмы в нижнем их течении (Тихомиров, 1990; Чкалов, Воронников, 2006). Причем даже лишь слегка ниже и выше по Волге в пределах Нижегородской области (в Городецком, Большемурашкинском, Кстовском районах) такой встречаемости и обилия вид уже не демонстрирует. Во многом сходную картину демонстрируют *A. litwinowii* Juz. (в долинах р. Оки и Волги) и *A. leiophylla* Juz. (в долине р. Ветлуги). Таким образом, мы можем возможным объяснить локальность поволжских эндемиков через приуроченность места их возникновения, соответственно, центра обилия и распространения к местам формирования водно-ледниковых отложений. Степень распространенности подобного явления косвенно (по распространению эндемиков) можно оценить: оно свойственно большинству рек, служивших стоком талых вод ледников.

Характеризуя черты современного распространения эндемичных для Средней России видов манжеток, можно выделить ряд закономерностей:

1. Возникновению нового вида должно предшествовать высвобождение или формирование новых экологических ниш. Рассматривая в связи с этим возможность возникновения новых видов в перигляциальной зоне, считаем ее довольно низкой. Состав растительности согласно палинологическим исследованиям ее очень специфичен, и, видимо, довольно постоянен, тесно сопряжен с данными специфическими условиями околледниковой зоны. В связи с этим, высвобождающиеся территории не предоставляют качественно новых ниш и должны быть заняты той же самой флорой. Допуская возможность возникновения новых видов в ранний период формирования флоры перигляциальной зоны, мы должны указать, что число подобных видов должно быть невелико, и их разнообразие обеспечивало заполнение всех имевшихся (вероятно, не слишком разнообразных, если судить по богатству арктических флор) экологических ниш. Распространение же таких видов должно быть сплошным на территориях, переживших оледенения. Таким образом, возникновение нового вида вероятно лишь в случае, когда условия, обусловленные вторжением талых ледниковых вод, действуют на растительный покров к ним неадаптированный, то есть на удалении от непосредственной границы оледенения, в другой зоне растительности. Не исключено, что период, когда оставались незанятыми пространства и ниши, возникшие в результате аккумуляции флювиогляциальных отложений (некий «эффект новизны»), а экологические условия, состав растительности, и общеклиматический фон благоприятствовали для видообразования апомиктов, мог быть сравнительно быстротечен. Безусловно, что и интенсивность стока талых вод, и климатические условия, и соответствующие смены растительности конкретного участка скоррелированы с особенностями деградации оледенения, но оптимальное их соотношение для видообразования, вероятно, достигалось нечасто.

2. В связи с существованием мощного потока диаспор в направлении с северо-запада на юг и юго-восток, обусловленного флювиогляциальными и флювиальными явлениями, встречаемость эндемиков относительно места их возникновения неравномерна: к югу и юго-востоку она значительно выше, чем к северо-западу. Отмечается также приуроченность находок ряда видов, возникших северо-западнее относительно местонахождения, к зонам флювиогляциальной активности.

3. Интенсивность расселения вида убывает в связи с уменьшением с течением времени нарушенности растительного покрова, стабилизацией видового состава и внутриценотических связей на неоледеневавших повторно территориях.

4. Как следствие мы имеем ситуацию, что более поздно (после московского оледенения) возникшие на северо-западе эндемики имели большие возможности для расселения на территории Центральной России, «вычищенной» и московским, и днепровским оледенениями, чем виды, возникшие раньше (после днепровского оледенения), на территории, где был расположен его край (т.е. значительно юго-западнее), после отступления ледника к северу.

5. Количество стадий видообразования на конкретной территории коррелирует с количеством наблюдавшихся на ней периодов флювиогляциальной активности, и прямо зависит от количества «оптимумов» видообразования. В связи с упомянутыми выше причинами, виды, возникшие позднее, имеют меньшие возможности для расселения и более локальное распространение в сравнении с видами, возникшими на той же территории, но раньше. Соответственно, для удобства мы их будем называть поздней и ранней стадиями видообразования.

В соответствии с современными представлениями, флювиогляциальные явления и формирование водно- и озерно-ледниковых ландшафтов в Центральной России связано с несколькими стадиями днепровского и московского оледенений. Мощного потока талых вод валдайского оледенения не наблюдалось, но последствия их разлива ощутимо сказались на северо-западе Европейской части России (Почвенно-геологические..., 1984). В соответствии с этим, положение зоны обилия вида, скажем, на территории, которая во времена днепровского или московского оледенения находилась под ледниковым панцирем, позволяет датировать его возраст более поздним временем. Учет того, что место возникновения вида должно находиться на определенном удалении от перигляциальной зоны, при сопоставлении с данными геологии и

уточнением данных о конфигурации зоны обилия вида может позволить датировать время его возникновения с точностью до отдельных стадий упомянутых оледенений.

Проиллюстрируем описанные закономерности данными о распространении видов. Обильные на северо-западе (Псковская, Тверская, Московская области) эндемики (*A. heptagona* Juz., *A. semilunaris* Alechin, *A. gibberulosa* Н. Lindb., *A. breviloba* Н. Lindb.) б.м. обычны во всей Средней России (Глазунова, 2006), редуют на территории Нижегородской области. Мы их датировем позднемосковским временем. Виды, встречающиеся чаще, местами обильно на территории Ивановской области (*A. devestiens* Juz. (Борисова, Голубева, 2006), *A. stellaris* Juz. (М.А. Голубева, лич. сообщ.)), не редки и в Нижегородской области, и хотя довольно широко распространены, но встречаются в Средней России на порядок реже предыдущих видов (позднемосковское время). *A. substrigosa* и *A. litwinowii* обычные в Нижегородской области и в Марий-Эл (Абрамов, 1989), в Средней России – уже исключительная редкость (днепровское время). Эти виды – представители ранней стадии видообразования на соответствующих территориях.

Представители поздней стадии. *A. psiloneura* Juz. (Тверская, Московская обл., вероятно, калининское время), *A. sergii* V. Tichom. (Московская, Владимирская обл., позднемосковское время), *A. glyphodontha* Juz., *A. prasina* Juz. (Ивановская, Владимирская обл., оба вида нередки в Нижегородской обл., также как и *A. substrigosa* – в Приокском Полесье, московское время), *A. ventiana* V. Tichom., *A. czamsinensis* V. Tichom. (Мордовия, locus classicus неподалеку от места прорыва ледниковых вод из Мокши в Суру, московское время), *A. decalvans* Juz., *A. exilis* Juz. (Мордовия, Средняя Волга). В отношении многих эндемиков данные о распространении слишком фрагментарны, чтобы делать даже аналогичные предварительные выводы.

Мы не исключаем, что подобное «флювиогляциальное» видообразование может иметь вполне универсальный характер. В отношении по крайней мере десяти эндемиков Предуралья, не встречающихся в горах Урала, можно ожидать «флювиогляциальное» происхождение, с соответствующей возрастной дифференциацией, однако отсутствие в нашем распоряжении данных по их распространению не позволяет делать более определенные выводы. Аналогично ряд прибалтийских и арктических эндемиков могут иметь происхождение, связанное с последствиями стадий валдайского оледенения.

Наши наблюдения позволяют утверждать, что необходима дальнейшая работа по уточнению видового состава эндемиков и, прежде всего, поздней стадии видообразования, уточнение данных о распространении уже известных видов может значительно изменить существующие в литературе представления о структуре их ареалов. Планомерная работа в указанном направлении может позволить оценить количественно закономерности гибридогенного видообразования, как в отношении морфологическом, так и в отношении его масштабов, и, кроме того, объективные закономерности пространственного распределения морфологических признаков рода.

Литература

- Абрамов Н.В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1989. 157 с.
- Борисова Е.А., Голубева М.А. Дополнения к флоре Ивановской и Костромской областей // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 335–340.
- Глазунова К.П. *Alchemilla* L. — Манжетка // П.Ф. Маевский. Флора средней полосы евр. ч. России. 10-е изд., испр. и доп. М., 2006. С. 306–313.
- Грант В. Видообразование у растений / Пер. с англ. М., 1984. 528 с.
- Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений: онто- и филогенетические аспекты проблемы. Саратов, 1993. 196 с.
- Почвенно-геологические условия Нечерноземья / Гл. ред. Е. М. Сергеев. М., 1984. 608 с.
- Тихомиров В.Н. *Alchemilla* L. – Манжетка // Арктическая флора СССР. Л., 1984. Вып. 6. Ч. 1 / Под ред. Б.А. Юрцева. С. 288–301.
- Тихомиров В.Н. Новый вид и обзор манжеток (*Alchemilla* L.) флоры Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 81–86.
- Тихомиров В.Н. Новый вид и обзор манжеток (*Alchemilla* L.) флоры Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 81–86.
- Тихомиров В.Н. Род Манжетка – *Alchemilla* L. // Флора Вост. Европы. СПб., 2001. Т. 10 / Отв. ред. и ред. тома Н.Н. Цвелев. С. 470–531.
- Тихомиров В.Н., Губанов И.А., Новиков В.С., Октябрева Н.Б., Глазунова К. П. Новые данные о флоре Владимирской области // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1973. №1. С. 60–66.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Толмачев А.И. Теоретические проблемы изучения флоры Арктики // А.И. Толмачев. Методы сравнительной флористики и проблема флорогенеза. Новосибирск, 1986. С. 120–131.
- Чкалов А.В., Воротников В.П. Манжетки (*Alchemilla* L.) окрестностей биостанции ННГУ // Флористические исследования в Средней России, Тверь, 15–16 апр. 2006 г. М., 2006. С. 174–176.
- Raup O., Stuessy T.F., Hörandl E. The role of hybridization, polyploidization and glaciation in the origin and evolution of the apomictic *Ranunculus cassubicus* complex // New Phytologist. 2006. V. 171. P. 223–236.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ
ОСУШЕННОГО ДНА АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Шеримбетов С.Г.

Ташкент, Республика Узбекистан, научно-производственный центр «Ботаника» Академии наук
Республики Узбекистан

«Задачи флористики и систематики более широкие,
более научные – познание истории Земного Шара»

В.Л. Комаров

По последним данным общая площадь осушенного дна Аральского моря достигла около 4,5 млн га (Камалов, 2005), и его основная часть расположена на территории Республики Узбекистан. Вот уже 40-48 лет год за годом осушенная часть Арала становится еще суше зачет высыхания моря.

На осушенном дне Аральского моря возникла солончаковая пустыня, которая названа Аралкумом (Баратов, 2002). Почвенный состав данной территории состоит из солончаков и засоленных песков, но значительно большую часть занимают солончаки. Здесь господствуют все варианты солончаков: мокрые, пухлые, корковые, корково-пухлые и др (Ашурметов, Камалов, 1998; Камалов 2005).

Флора и растительный покров Юго-западного Аралкума мало изучены. В различных источниках по-разному приводится флористический состав высших растений этого региона.

История исследования Юго-западного Аралкума тесно связано с исследованием Северной части Аралкума, которая касается Республики Казахстан и Приаралья (Шербаев, 1982; Вухрер, 1990; Кабулов, 1990; Димеева, Кузнецов, 1999; Димеева, 2004).

Камалов Ш. (2005), впервые изучив осушенную Южную часть Аральского моря (Муйнакский и Рыбакский заливы), приводит 28 видов высших растений (из них 20 видов дикорастущие, 8 видов интродуцированные), относящихся к 6 семействам и 23 родам.

Цель данной работы – изучить естественный флористический состав Юго-западной части осушенного дна Аральского моря. В данной статье представлены результаты двухлетних флористических исследований. Исследования проводились на территории Юго-западной части Аралкума в течение 2006–2007 гг.

Во время экспедиции нами собран богатый гербарный материал. При определении растений использовались многотомные труды: «Флора Узбекистана», «Флора Казахстана», «Определитель растений Средней Азии», «Иллюстрированный определитель высших растений Каракалпакии и Хорезма» и материалы лаборатории Центрального гербария ННЦ «Ботаника» АН РУз.

В результате изучения гербарных образцов установлено, что на данной территории произрастают 86 видов высших растений, относящихся к 2 отделам, 3 классам, 10 подклассам, 20 порядкам, 23 семействам и 55 родам. Из них около 60 видов впервые представлены на данной территории.

В данном списке названия сосудистых растений Юго-западной части осушенного дна Аральского моря даны по сводке С.К. Черепанова (1995) за исключением рода *Calligonum* L., а система по А. Engler и К. Prantl (1894).

Список растений Юго-западной части осушенного дна Аральского моря⁴

- Ephedraceae* Dumort.: *Ephedra distachya* L., *E. strobilacea* Bunge
Typhaceae Juss.: *Typha angustifolia* L.
Poaceae Barnhart: *Agropyron fragile* (Roth.) Nevski, *Bromus tertorum* L., *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach., *E. distans* (C. Koch.) Nevski, *E. triticeum* (Gaertn.) Nevski, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Stipagrostis pennata* Trin., *S. karelinii* Roshev.
Cyperaceae Juss.: *Carex physodes* M. Bieb.
Liliaceae Juss.: *Tulipa buhseana* Boiss.
Alliaceae J. Agardh.: *Allium sabulosum* Stev. ex Bunge
Polygonaceae Juss.: *Atraphaxis spinosa* L., *Calligonum aphyllum* (Pall.) Gurke, *C. aralense* Borszcz., *C. caput-medusa* Schrenk, *C. junceum* (Fisch. et Mey.) Litv., *C. eriopodum* Bunge
Chenopodiaceae Vent.: *Atriplex dimorphostegia* Kar. et Kir., *A. moneta* Bunge, *A. pratovii* Sukhor, *A. tatarica* L., *Bassia hyssopifolia* (Pall.) Kuntze, *Corispermum aralocaspicum* Iljin, *C. lehmannianum* Bunge, *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb., *Halostachys belangeriana* (Moq.) Botsch., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.B., *Salicornia europaea* L., *Suaeda crassifolia* Pall., *S. microsperma* (C.A.

⁴ Список составлен по итогам флористических исследований 2006–2007 гг.

Mey.) Fenzl, *Salsola arbuscula* Pall., *S. implicata* Botsch., *S. nitraria* Pall., *S. micranthera* Botsch., *S. orientalis* S.G. Gmel., *S. paletzkiana* Litv., *S. richteri* Kar., *Climacoptera aralensis* (Iljin) Botsch., *C. lanata* (Pall.) Botsch., *Halothamnus subaphylla* (C. A. Mey.) Aellen, *Horaninovia excellens* Iljin, *H. ulicina* Fisch. et Mey., *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, *Halimocnemis karelinii* Moq., *H. sclerosperma* (Pall.) C. A. Mey.

Caryophyllaceae Juss.: *Acanthophyllum borschowii* Litv.

Ceratophyllaceae Juss.: *Ceratophyllum demersum* L.

Ranunculaceae Juss.: *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Bess.

Hypocoaceae Nakai: *Hypocoum parviflorum* Kar. et Kir.

Brassicaceae Burnett: *Descurainia sophia* (L.) Webb. et Pranti, *Strigosella africana* (L.) Botsch., *S. brevipes* (Bunge) Botsch., *S. scorpioides* (Bunge) Botsch., *S. circinata* (Bunge) Botsch., *Leptaleum filifolium* (Willd.) DC., *Octoceras lehmannianum* Bunge

Fabaceae Lindl.: *Ammodendron conollyi* Bunge ex Boiss., *Eremosparton aphyllum* (Pall.) Fisch. et Mey., *Astragalus ammodendron* Bunge, *A. lehmannianus* Bunge, *Glycyrrhiza glabra* L., *Alhagi pseudalhagi* (Bieb.) Desv.

Peganaceae Tiegh.: *Peganum harmala* L.

Zygophyllaceae R. Br.: *Zygophyllum oxianum* Boiss.

Nitrariaceae Lindl.: *Nitraria schoberi* L., *N. sibirica* Pall.

Tamaricaceae Link.: *Tamarix elongata* Ledeb., *T. florida* Bunge, *T. hispida* Willd., *T. ramosissima* Ledeb

Limonaceae Lincz.: *Limonium otolepis* (Schrenk) Kuntze

Asclepiadaceae R. Br.: *Cynanchum sibiricum* Willd.

Boraginaceae Juss.: *Heliotropium arguzioides* Kar. et Kir., *Heterocaryum rigidum* DC.

Solanaceae Juss.: *Lycium ruthenicum* Murr.

Asteraceae Dumort.: *Aster tripolium* L., *Karelinia caspia* (Pall.) Less., *Artemisia austriaca* Jacq., *A. terrae-albae* Krasch., *Senecio noëanus* Rupr., *Cirsium ochrolepidum* Juz., *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey.

Анализ семейства флоры Юго-западного Аралкума позволяет нам считать крупными 7 семейств: *Chenopodiaceae* – 15 род, 29 вид; *Poaceae* – 5 род, 8 вид; *Asteraceae* – 6 род, 7 вид; *Brassicaceae* – 4 род, 7 вид; *Fabaceae* – 5 род, 6 вид; *Polygonaceae* – 2 род, 6 вид; *Tamaricaceae* – 1 род, 4 вид. Они содержат 67 вид, более 57 % общей флоры Юго-западного Аралкума.

Очевидно, большое разнообразие родов из семейств *Chenopodiaceae*, *Tamaricaceae*, *Polygonaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae* объясняется значительными размерами территории, разнообразием экологических условий.

Количество видов в родах также неодинаково. Так, из 55 родов 5 род: *Salsola* L. – 7 (8,2 %), *Calligonum* L. – 5 (5,9 %), *Tamarix* L. – 4 (4,7 %), *Atriplex* L. – 4 (4,7 %), *Strigosella* Boiss. – 4 (4,7 %) объединяют 24 вида (28,2 %). А на долю остальных 50 родов приходится 62 вида (71,8 %), из них 39 родов содержит по одному виду.

Следует отметить, что приведенные цифры о составе флоры Юго-западного Аралкума, не окончательны. Детальное дальнейшее изучение флоры, несомненно, должно привести к уточнению числа семейств, родов и видов флоры южной части осушенного дна Аральского моря.

Литература

- Аиурметов О., Камалов Ш. Вслед за отступающими волнами // Экологический вестник Узбекистана. Ташкент, 1998. № 2. С. 15–16.
- Баратов П., Маматкулов М., Рафиқов А. Ўрта Осиё табиий географияси. Тошкент, 2002. Б. 277–283.
- Вухрер В.В. Формирования растительности новой суши в пустыне. Алма-Ата, 1990. 260 с.
- Димеева Л.А. Экологические особенности растительного покрова Северо-западного побережья Аральского моря // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад, 2004. № 4. С. 23–28.
- Димеева Л.А., Кузнецов Л.А. Флора Приморской полосы Аральского моря // Бот. журн., 1999. Т. 84. № 4. С. 39–52.
- Кабулов С. Изменение пустынных фитоценозов при аридизации. Ташкент, 1990. 240 с.
- Камалов Ш. Фитомелиорация солончаков Аралкума // Проблемы освоения пустынь, 2005. № 2. С. 21–22.
- Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1901. Т. I.
- Коровина О.Н., Бахиев А., Таджитдинов М.Т., Сарыбаев Б. Иллюстрированный определитель высших растений Каракалпакии и Хорезма. Ташкент, 1882–1983. Т. I–II.
- Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1968–1993. Т. I–X.
- Флора Казахстана. Алма-Ата, 1956–1966. Т. I–IX.
- Флора Узбекистана. Ташкент, 1941–1962. Т. I–VI.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Шербаев Б.Ш. Состав флоры южного побережья Аральского моря // Бот. журн., 1982. Т. 67. № 10. С. 1372–1377.
- Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil III. Hälfte. 1. 396 s.

ЭВОЛЮЦИЯ ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ

Шлотгауэр С.Д.

Хабаровск, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

Динамика растительного покрова Западной Пацифики связана с общим поднятием окраин Азиатского материка и дифференцированным вздыманием отдельных морфоструктур и их блоков с конца плиоцена и начала четвертичного периода. Другим важным фактором явилось направленное похолодание климата, начавшееся в миоцене, усилившееся в конце плиоцена, а в четвертичном периоде сменившееся чередованием холодных и теплых эпох (Величко, 1973; Криштофович, 1956; Юрцев, 1968; Юрцев, 1974).

В результате третичная флора, в том числе и ее важный компонент – тургайская флора, характеризующаяся богатством видового состава и обширным распространением, утратила позиции и сохранилась в значительно измененном составе на юге дальневосточного региона.

В раннем плейстоцене, в связи с тектонической активацией, горные структуры Прибрежный, Джугджур и Юдомо-Майский достигли 2000-метровой высоты. Здесь были распространены темнохвойные формации с примесью тсуги и широколиственных пород, позднее сменившееся елово-сосновыми и ольхово-березовыми лесами. В верхних поясах гор распространились лесотундры и горные тундры (Чемяков, 1975, Шер, 1971).

В среднечетвертичное время рельеф оставался близким к раннечетвертичному. Наступившее похолодание привело к образованию горно-долинных ледников. Произошло вертикальное смещение древесной растительности на юг и в долины крупных рек. Свободные пространства от растительности занял перегляциальный пояс, который тянулся непрерывной полосой от Арктики до Сихотэ-Алиня. Береговая линия лежала на 300-400 км восточнее современной, шельф Охотского моря был обнажен (Готванский, 1975). Создались условия для существования и распространения к востоку континентальных видов ангаридской генетической группы. Ранее этому препятствовал влажный климатический режим океанического и субокеанического побережья.

Развитие высокогорных флор продолжало активизироваться в нижнечетвертичное время, для которого в дальневосточном регионе известны два похолодания, одно из которых – Муниканское оледенение, является самым значительным. Ряд горных систем (Джугджур, Ям-Алинь) достигли нижних пределов хионосферы (Чемяков, 1975). Регрессия Охотского моря обусловила усиление континентальности и ослабление летнего муссона. С этой эпохой связаны миграции горных континентальных сибирских видов по направлению к побережью и на юг Дальнего Востока, арктоальпийских видов с севера до Забайкалья и Сихотэ-Алиня. Условия для миграций создавались в перегляциальных зонах с благоприятными для криофилов экотопами.

Наступившие в позднечетвертичную эпоху межледниковья и связанные с ними потепления и трансгрессии морей Тихого океана способствовали расширению ареалов темнохвойных пород берингийской генетической группы и продвижению ее в западном направлении.

Последнее похолодание (28–10 тыс. лет) оказалось самым мощным и продолжительным для региона. Оно приходилось на эпохи Селитканского (Сартанско-Валдайского в Европе) горно-долинного оледенения (Величко, 1973; Чемяков, 1975). Эта эпоха отличалась крайней ксерофитизацией климата, из-за которого на востоке Азии возникли очень засушливые и холодные условия. Тихоокеанский летний муссон был ослаблен из-за регрессии морей. В обстановке сухих и морозных зим в северной половине региона шло интенсивное формирование мерзлотных ландшафтов. В этот период происходит расширение видов растений ангаридского гипоарктического географогенетического комплекса. Происхождение видов этой группы Юрцев Б.А. (1968) связывает с равнинными и низкогорными районами Восточной Сибири и обширными межгорными депрессиями Северо-Востока. Они характеризуются широким распространением олиготрофных лишайниково-моховых редкостойных лиственничников, с ерниками и кочкарными болотами эту группу образуют: *Ledum decumbens*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex melanocarpa*, *Valeriana capitata* и др.

Эти многообразные явления чередования ледниковых и межледниковых эпох усиливали и укрепляли связи гор Северо-Востока Азии, Южной Сибири и Средней Азии (Юрцев, 1974; Шер, 1971).

Ярким доказательством этих связей являются обнаруженные в горных системах Западной Пацифики тибетско-среднеазиатские, восточносибирские, североамериканские виды растений. В этих природных условиях так же возросли шансы флористического обмена между Арктикой и приморскими горными системами. Об этом свидетельствуют находки очагов арктических видов растений, удаленных на тысячи километров от Арктической зоны: *Carex glacialis*, *C. adelostoma*, *Salix arctica*, *S. polaris*, *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *M. rubella* и др.

Экология арктических видов, характер занятых ими экотопов (днища цирков, склоны каров с подтоком холодных вод) являются свидетельством их реликтовости. В последние десятилетие в связи с глобальным по-

теплением, происходит интенсивное сокращение площадей снежников и многолетних наледей, что способствует разрушению местообитаний видов растений северных широт.

На отдельных горных сооружениях, расположенных вне зон перегляциальных поясов, создавались условия для автохтонного развития флоры. Ореофитизация растительного покрова осуществлялась благодаря поднятию горных структур Охотско-Чукотского вулканического пояса. Рост Джугджура, Прибрежного и Герана, расширение безлесных каменистых пространств, приморское положение этих поднятий создавало предпосылки для появления и распространения растений эрозиофилов, которые ранее существовали в составе скальной флоры неморальной растительности.

Развитие высокогорных флор было длительным и поскольку оно было поступательным, то к концу неогена привело к увеличению богатства и разнообразия их видового состава. Если для неморальной флоры наступление четвертичного периода было катастрофой, то для высокогорий оно означало новый этап развития.

Интенсивно обновляющиеся горные территории, такие как Баджальский антиклинорий, являются в настоящее время ареной интенсивно идущих процессов видообразования. Эволюционная направленность в образовании новых видов и рас связана с ореофитизацией и криофитизацией. Образовались взаимозамещающие друг друга виды растений в лесном и гольцовом высотных поясах растительности: *Senecio nemorensis* = *S. bojcoanus*; *Aconitum karafutense* = *A. baburinii*; *Leontopodium conglobatum* = *L. blagovecszenskyi* и др. (Ворошилов, Шлотгауэр, 1986).

Таким образом, отдельные регионы Западной Пацифики являются экотонном планетарного ранга, так как здесь прослеживается зона контакта флор Северной Ангариды, Берингии, Эоарктики (Шер, 1961; Юрцев, 1974). Рубежи между экосистемами, содержащие виды берингийского и ангаридского происхождения, очень сложны и имеют фестончатый характер.

Это связано с тем, что в субокеанической зоне Охотии из-за сложной орографии отмечается пестрый набор микроклиматов с резкими градиентами континентальности-океаничности (Петров, 1972; Шлотгауэр, 1990). Это позволяет экосистемам как берингийского и ангаридского происхождения простираются по горным коридорам в казалось бы не свойственные им пределы: первым до хребтов Геран и Кондёр (150-200 км от побережья), вторым – достигать побережья.

Особенно резок градиент континентальности-океаничности на пространстве между побережьем Охотского моря и межгорными котловинами рек Батомга, Челасин, Сев. Уй, Улья и средним течением рек Ульбея и Охота (Петров, 1972). Эту субокеаническую зону хребтов Прибрежного и Джугджура (восточный склон), Ульинского и Кухтуйского В.Н. Васильев (1939) приводил в качестве примера основных местоположений охотских эндемов. Подобную закономерность отмечал в пределах горного северо-запада Северной Америки Е. Hultén (1968), указывавший в верховьях рек Тананы и Юкона наибольшее число эндемичных таксонов. Фактическое подтверждение существования очагов эндемизма в Приохотье мы находим во флористических работах (Ворошилов, 1977; Юрцев, Хохряков, 1975; Шлотгауэр, 1990).

Роль отмеченных «аппендиксов» в горах и долинах Охотского побережья трудно переоценить. Они издавна служили центрами обмена диаспор, источником проявления интрогрессивной гибридизации, постоянных процессов адаптивного морфогенеза и формообразования.

Совокупность имеющихся в литературе биогеографических и отчасти палеонтологических данных приводит многих исследователей к признанию исключительности флор приберингийских территорий, заставляя считать эту часть северной Голарктики своеобразной флорогенетической лабораторией Азиатского континента.

Литература

- Васильев В.Н. Эндемы охотской флоры // Президенту Академии наук СССР акад. В.Л. Комарову. Л., 1939. С. 43–49.
- Васильев В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.: Наука, 1958. С. 361–457.
- Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 184 с.
- Ворошилов В.Н. Новый вид камнеломки с хребта Геран // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 103. С. 39–40.
- Ворошилов В.Н., Шлотгауэр С.Д. Семь новых таксонов дальневосточной флоры // Бюл. МОИП Отд. биол. 1986. Вып. 4. С. 117–120.
- Готванский В.И. Четвертичное оледенение юго-западной части хребта Джугджур // Геоморфология и палеогеография Дальнего Востока. Хабаровск: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 55–69.
- Криштофович А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Т. 2. С. 21–86.
- Петров Е.С. Климатическое районирование Хабаровского края // Вопросы эволюции ландшафтов юга Дальнего Востока. Хабаровск: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 70–93.
- Чемяков Ю.Ф. Западное Приохотье // История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1975. 122 с.

- Шер А.В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего северо-востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971. 237 с.
- Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 158 с.
- Юрцев Б.А., Хохряков А.П. Анализ флоры Ольского плато (в связи с историей растительного покрова Колымского нагорья) // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 120–134.
- Hultén E. Flora of Alaska and neighbouring territories. California: Stanford Univ. Press, 1968. 1008 p.

НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Юрова Э.А.

Великий Новгород, Новгородский государственный университет

Сообщается о находках 11 видов цветковых растений, из них 1 вид включен в Красную книгу России (Перечень..., 2005); 3 вида – не отмеченные ранее на территории области, 5 – в новых флористических районах, 2 вида – дичающие, ранее не отмеченные в природной флоре.

Galium wirtgenii – Подмаренник Виртгена. 08. 07. 06. Солецкий р-н, д. Велебицы, луг на склоне коренного берега р. Шелонь, у бывшей школы за церковью. Несколько растений, совместно с бурачниковыми: *Echium vulgare*, *Anchusa officinalis*, *Lycopsis arvensis*. Ранее в Новгородской обл. не отмечен. Ареал включает Северную и Среднюю Европу, Сибирь. Известно место произрастания этого вида в Ленинградской области близ с. Орехово, на склонах камовых холмов (Цвелев, 2000). Следует включить в число охраняемых по области.

Dactylorhiza traunsteineri (Saut.) Soo s. l. – Пальчатокоренник Траунштейнера (Перечень..., 2005 г.). 17. 06. 07. Маревский р-н, д. Хлебалово. Обочина заброшенной дороги в лес, перпендикулярной «священному» ручью. Два растения. Нижне-Ловатский флористический р-н, в котором ранее не отмечен.

Botrychium matricariifolium (A. Br. ex Döll.) Koch. – Гроздовник ромашколистый. 06. 07. 06. Солецкий р-н, д. Песочки. Несколько растений. Сосново-березовый лес зеленомошник (сосна посажена в 1948 г.). Нижне-Шелонский флористический р-н, в котором ранее не отмечен.

Festuca brevipila Tracey. – Овсяница короткоколосая. 08. 07. 06. Солецкий р-н, д. Песочки, Марьин утес – высокий берег р. Шелонь. Сосновый лес, часто посещаемый, подверженный низовому палу. Доминирует в наземном покрове. Нижне-Шелонский флористический р-н, в котором ранее не отмечена.

Circaea quadrisulcata (Maxim.) Franch. et Savat. – Двулепестник четырехбороздный. 08. 07. 06. Солецкий р-н, д. Песочки, берег р. Шелонь, основание склона Марьина утеса. Древесно-кустарниковые заросли с широколиственным элементом флоры. Несколько растений. Нижне-Шелонский флористический р-н, в котором ранее не отмечен.

Anthyllis vulneraria L. – Язвенник ранозаживляющий. 08. 07. 06. Солецкий р-н, д. Велебицы, суходольный луг на коренном берегу р. Шелонь. Три растения. Нижне-Шелонский флористический р-н, в котором ранее не отмечен.

Гербарий хранится в гербарной аудитории ИСХПР НовГУ (Великий Новгород, ул. Советской Армии, д. 7, ауд. 410).

Автор благодарит Н.Н. Цвелёва (БИН РАН) за уточнение определения видов.

Литература

Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации: приложение к приказу МПР России от 25 октября 2005 № 289.

Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 782 с.

СОДЕРЖАНИЕ

СЕКЦИЯ МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА И БИОСИСТЕМАТИКА

Абдуллаев А.А., Ризаева С.М., Эрназарова З.А., Клят В.П., Курязов З.Б. НОВАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ТАКСОНОМИИ РОДА <i>Gossypium</i> L. (ХЛОПЧАТНИК)	5
Амосова А.В., Бадаева Е.Д. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА GISH ДЛЯ АНАЛИЗА БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ГЕНОМОВ ТЕТРАПЛОИДНЫХ И ГЕКСАПЛОИДНЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦЫ	8
Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Мишанова Е.В. СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ РОДА <i>Pinus</i> L. (Pinaceae Adans.) на ОСНОВЕ ИЗУЧЕНИЯ БЕЛКОВ СЕМЯН	9
Арсланова Л.Р., Калашиник Н.А. КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕДКИХ И ЭНДЕМИЧНЫХ УРАЛЬСКИХ ВИДОВ РОДА <i>Oxytropis</i> DC.	11
Баркалов В.Ю., Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Кожевникова З.В. КАРИОЛОГИЯ ФЛОРЫ САХАЛИНА И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ: ДАЛЬНЕЙШЕЕ ИЗУЧЕНИЕ	14
Бурляева М.О., Вишнякова М.А., Алпатьева Н.В., Чесноков Ю.В. К РЕШЕНИЮ ВОПРОСОВ БИОСИСТЕМАТИКИ <i>Lathyrus sativus</i> L. (Fabaceae)	17
Волкова С.А., Горовой П.Г. КАРИОТИПЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ	20
Герус Д.Е., Агафонов А.В. РЕГИСТРАЦИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ И МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКСПЕРИМЕНТЕ ИНТРОГРЕССИВНЫХ ПРОЦЕССОВ СРЕДИ СИБИРСКИХ S _n N-ГЕНОМНЫХ ВИДОВ РОДА <i>ELYMUS</i> (TRITICEAE: POACEAE)	22
Глутиков А.А., Моторыкина Т.Н., Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г. К ИЗУЧЕНИЮ ЧИСЕЛ ХРОМОСОМ У ЛАПЧАТОК (<i>POTENTILLA</i> , <i>ROSACEAE</i>) И МЯТЛИКОВ (<i>POA</i> , <i>POACEAE</i>) В БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ И НА ДАЛЬНОМ ВОСТОКЕ	25
Дегтярева Г.В., Ключков Е.В., Вальехо-Роман К.М., Самигуллин Т.Х., Пименов М.Г. СИСТЕМАТИКА <i>ELAEOSTICTA</i> (<i>UMBELLIFERAE</i>) И БЛИЗКИХ РОДОВ В СВЕТЕ НОВЫХ ДАННЫХ ПО НУКЛЕОТИДНЫМ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЯМ СПЕЙСЕРОВ ITS ЯД-РДНК И <i>PSBA-TRMN</i> ХПДНК	28
Зоцук Н.В., Зоцук С.А., Амосова А.В., Бадаева Е.Д. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДНК SPET1 И SPET52 ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ЭВОЛЮЦИИ ПШЕНИЦ И ЭГИЛОПСОВ МЕТОДОМ ГИБРИДИЗАЦИИ IN SITU	29
Зоцук С.А., Зоцук Н.В., Бадаева Е.Д. ИССЛЕДОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ЗЛАКОВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ОВОГО СЕМЕЙСТВА ПОВТОРЯЮЩИХСЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ FAT1	31
Калаев В.Н., Логачева А.А. ЯДРЫШКОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ АВТОТРАНСПОРТНЫМ КОМПЛЕКСОМ	34
Калашиник Н.А. КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЮЖНОУРАЛЬСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА СОСНОВЫЕ (<i>PINACEAE</i> LINDL.)	34
Ким Е.С., Носов Н.Н., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Родионов А.В. О РОДЕ <i>COLPODIUM</i> SENSU LATO (<i>POACEAE</i>): МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ	37
Коцурба В.В., Пробатова Н.С., Франк Блаттнер. ПОЛИМОРФИЗМ <i>MILIUM EFFUSUM</i> L. (<i>POACEAE</i>) В ГЕОГРАФИЧЕСКОМ АРЕАЛЕ ВИДА, ПО ДАННЫМ ITS СЕКВЕНИРОВАНИЯ РИБОСОМАЛЬНОЙ ДНК	39
Красильников Е.М., Родионов А.В. РОДА <i>QUILLAJA</i> С ДРУГИМИ ТАКСОНАМИ ПОРЯДКА <i>FABALES</i> И <i>ROSALES</i> ПО РЕЗУЛЬТАТАМ СРАВНИТЕЛЬНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ЯДЕРНЫХ ITS И РАЙОНОВ <i>TRNL-TRNF</i> И <i>PSBA-TRMN</i> ГЕНОМА ХЛОРОПЛАСТОВ	42
Крюков А. А., Гельтман Д. В., Родионов А. В. МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОДРОДА <i>ESULA</i> РОДА <i>EUPHORBIA</i> (<i>EUPHORBACEAE</i>)	45
Малаева Е.В., Кочиева Е.З., Рыжова Н.Н., Коновалова Л.Н., Молканова О.И. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ RAPD МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ВОПРОСОВ СИСТЕМАТИКИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ АКТИНИДИИ ...	47
Маслова Е.В. О МОЛЕКУЛЯРНОМ И МОРФОЛОГИЧЕСКОМ ИЗУЧЕНИИ ВИДОВ РОДА <i>GALEOPSIS</i> (<i>LAMIACEAE</i>) В ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ	50
Михайлова Ю.В., Мачс Э.М., Родионов А.В., Разживин В.Ю. ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ITS НЕКОТОРЫХ ОСТРОЛОДОЧНИКОВ КРАЙНЕГО СЕВЕРА	52
Носов Н.Н., Ким Е.С., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Пробатова Н.С., Родионов А.В. АНАЛИЗ РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЕЙ В РОДЕ <i>POA</i> L. S.L. ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА ВНУТРЕННИХ ТРАНСКРИБИРУЕМЫХ СПЕЙСЕРОВ ITS1 И ITS2 ЯДЕРНОГО ГЕНА 45S РРНК	55
Перчук И.Н., Лоскутов И.Г. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СКАНДИНАВСКИХ СОРТОВ ОВСА ПОСЕВНОГО ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР	58

Полежаева М.А., Семериков В.Л. НОВЫЕ ДАННЫЕ О ПЛЕЙСТОЦЕНОВОМ РЕФУГИУМЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПОБЕРЕЖЬЕ ОХОТСКОГО МОРЯ: МОЛЕКУЛЯРНЫЙ ПОДХОД	59
Потокина Е.К., Александрова Т.Г. МЕТОДЫ КЛАССИФИКАЦИИ ВНУТРИВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ МОЛЕКУЛЯРНОГО МАРКИРОВАНИЯ	62
Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г. Кожевникова З.В., Кожевников А.Е., Баркалов В.Ю., Шатохина А.В., Чепиного В.В., Гнутиков А.А., Селедец В.П. ОСНОВНЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ЧИСЕЛ ХРОМОСОМ У ВИДОВ ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ В 2006 – 2008 гг.	65
Пунина Е.О., Мачс Э.М., Мордак Е.В., Мякошина Ю.А., Родионов А.В. РОД <i>RAEONIA</i> (<i>RAEONIACEAE</i>) В РОССИИ И НА СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ: РЕВИЗИЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДОВ КАРИОСИСТЕМАТИКИ И МОЛЕКУЛЯРНОЙ СИСТЕМАТИКИ	68
Райко М.П., Глускер Г.М., Родионов А.В. О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЯХ В ТРИБЕ <i>RHALARIDEAE</i>	71
Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Мишанова Е.В. СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ РОДА <i>PINUS</i> L. (<i>PINACEAE</i> ADANS.) НА ОСНОВЕ ИЗУЧЕНИЯ БЕЛКОВ СЕМЯН	72
Синицына Т.А., Фризен Н.В. ФИЛОГЕНИЯ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ СЕКЦИИ <i>RHIZIRIDEUM</i> G. DON FIL. EX W.D.J. КОСН РОДА <i>ALLIUM</i> L.	74
<u>Скворцов А.К.</u> Беэр С.С., Шанцер И.А. ПОЛИМОРФИЗМ БАЛЬЗАМИЧЕСКИХ ТОПОЛЕЙ (<i>POPULUS</i> L. СЕКЦИЯ <i>TASAMANASA</i>) ПО ДАННЫМ ISSR МАРКИРОВАНИЯ	76
Тюпа Н.Б., Родионов А.В. ЭВОЛЮЦИОННО -КОНСЕРВАТИВНЫЙ ГЕН 5.8S РРНК В ГЕНОМЕ <i>AVENA</i> И ДРУГИХ ЗЛАКОВ	77
Федорова Т.А., Вознесенская Е.В., Ролсон Э.Х., Эдвардс Д.Э. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА <i>SLEOMASEAE</i> В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ МОРФОЛОГИИ, СИСТЕМАТИКИ И ЭВОЛЮЦИИ С4 ФОТОСИНТЕЗА	79
Шнеер В.С. ИЗУЧЕНИЕ УЧАСТКОВ ГЕНОМА УТОЧНЯЕТ И ИЗМЕНЯЕТ НАШИ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВИДАХ И ВИДООБРАЗОВАНИИ У РАСТЕНИЙ	81
Юрцева О.В., Боброва В.К., Войлокова В.Н., Троицкий А.В. ФИЛОГЕНИЯ РОДА <i>POLYGONUM</i> L. S.STR. НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ITS1-2 ЯДЕРНОЙ РДНК	84

СЕКЦИЯ ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

ПОДСЕКЦИЯ СИСТЕМАТИКА

Гуреева И.И., Page С.Н. ПРОБЛЕМЫ ТИПИФИКАЦИИ ОРЛЯКА	89
Дыминакова О.С. ЕСТЕСТВЕННАЯ И ИСКУССТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В КОМПЛЕКСЕ <i>SAXIFRAGA CERNUA</i> L. – <i>S. SIBIRICA</i> L. (СЕМ. <i>SAXIFRAGACEAE</i>) НА УРАЛЕ	91
Енуценко И.В. ОПЫТ ДРОБЛЕНИЯ РОДА <i>DESCHAMPSIA</i> BEAUV. СИБИРИ НА ГРУППЫ ВИДОВ ПО ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКОМУ ПРИЗНАКУ	94
Ефимов П.Г. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГРАНИЦ РОДА <i>PLATANThERA</i> (<i>ORCHIDACEAE</i> – <i>ORCHIDINAE</i>) И БЛИЗКИХ РОДОВ	95
Ефимова В.А. ИЗМЕНЕНИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ФИЛОГЕНЕЗА	99
Ковтонюк Н.К. СЕКЦИЯ <i>CORTUSOIDES</i> WALF.F. РОДА <i>PRIMULA</i> L. ВО ФЛОРЕ РОССИИ	100
Крестовская Т.В. О ФИТОГЕОГРАФИИ РОДА <i>STACHYS</i> L. (<i>LABIATAE</i>)	102
Курбатский В.И. К ИЗУЧЕНИЮ ФИЛОГЕНИИ СЕКЦИЙ <i>MULTIFIDAE</i> (RYDB.) JUZ. И <i>NIVEAE</i> (RYDB.) JUZ. РОДА <i>POTENTILLA</i> L.	105
Михайлова М.А. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ В РОДЕ <i>CORYDALIS</i> DC. (СЕМ. <i>FUMARIACEAE</i>)	106
Михеев А.Д. О СИМПАТРИЧЕСКОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ НА ПРИМЕРЕ РОДОВ <i>PAPAVER</i> И <i>ROEMERIA</i> (<i>PAPAVERACEAE</i>)	109
Никифорова О.Д. ВИДЫ РЯДА <i>SIBIRICAE</i> РОДА <i>MERTENSIA</i> (<i>BORAGINACEAE</i>)	111
Николин Е.Г. ФЛОРА ЯНО-ИНДИГИРСКОГО РАЙОНА (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЯКУТИЯ)	114
Овчинникова С.В. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВ ТРИБЫ <i>ERITRICHIEAE</i> (<i>BORAGINACEAE</i>) ЕВРАЗИИ	117
Орлова Л.В. К СИСТЕМАТИКЕ И НОМЕНКЛАТУРЕ РОССИЙСКИХ ВИДОВ СОСНОВЫХ (<i>PINACEAE</i> LINDL.)	120
Пименов М.Г. СИСТЕМАТИКА ЗОНТИЧНЫХ (<i>UMBELLIFERAE/APRACEAE</i>) НА ПЕРЕПУТЬЕ	123

<i>Потемкин О.Н.</i> ШИРОТНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЕЛИ СИБИРСКОЙ (<i>PICEA OBOVATA</i> LEDEB.): К ВОПРОСУ О СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИЙ И ТАКСОНОМИИ	126
<i>Савинов И.А.</i> СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ПОРЯДКА <i>CELASTRALES</i> : КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД	128
<i>Селедец В.П., Пробатова Н.С.</i> АНАЛИЗ ЭКОАРЕАЛОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ЗЛАКОВ (НА ПРИМЕРЕ ФЛОРЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА)	130
<i>Сосков Ю.Д., Кочегина А.А.</i> РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СОДЕРЖАНИИ ЗАКОНА ДИВЕРГЕНЦИИ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА	133
<i>Сушенцов О.Е.</i> ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РОДА <i>PULSATILA</i> (MILL.) (<i>RANUNCULACEAE</i>) УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА	136
<i>Телепова-Тексье М.Н.</i> ВКЛАД В ИЗУЧЕНИЕ ОРХИДНЫХ ЛАОСА, КАМБОДЖИ И ВЬЕТНАМА: РОД <i>АСАМРЕ</i> LINDL. (<i>ORCHIDACEAE</i> JUSS.)	139
<i>Цыренова Д.Ю.</i> ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА АМУРСКИХ ВИДОВ РОДА <i>GERANIUM</i> (<i>GERANIACEAE</i>)	140
<i>Чупов В.С.</i> ВОЗМОЖНАЯ ОБЩАЯ КОНЦЕПЦИЯ МАКРОЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ПО ДАННЫМ СОВРЕМЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ	143
<i>Шанцер И.А.</i> ГИБРИДИЗАЦИЯ И СЕТЧАТАЯ ЭВОЛЮЦИЯ В РОДЕ <i>ROSA</i>	146
<i>Шибнева И.В.</i> ВИДЫ РОДА <i>LIPARIS</i> (<i>ORCHIDACEAE</i>) НА ЮГЕ МАТЕРИКОВОЙ ЧАСТИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	148
<i>Шурова Е.А.</i> О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕКОТОРЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ВИДОВ ЯСКОЛОК НА УРАЛЕ	150

ПОДСЕКЦИЯ ФЛОРА

<i>Алиев Х.У.</i> СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ БУКОВЫХ ЛЕСОВ ДАГЕСТАНА	152
<i>Байков К.С.</i> ФИТОХОРИОНЫ ЮЖНОЙ СИБИРИ	153
<i>Болотова Я.В.</i> ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ	156
<i>Вейсберг Е.И.</i> ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОСУДИСТЫХ ГИДРОФИТОВ ВОДОЕМОВ ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ	157
<i>Виноградова Ю.К.</i> ИНВАЗИОННЫЙ КОМПОНЕНТ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ РОССИИ (ГИПОТЕЗЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ)	160
<i>Гельтман Д.В.</i> О НЕКОТОРЫХ СВЯЗЯХ ВО ФЛОРЕ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РОДА <i>EUPHORBIA</i> L. (<i>EUPHORBACEAE</i>)	162
<i>Григорьевская А.Я., Прохорова О.В.</i> СИНАНТРОПИЗАЦИЯ ФЛОРЫ ЦЕЛИННЫХ СТЕПЕЙ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ	165
<i>Еленевский А.Г., Радыгина В.И.</i> СРАВНЕНИЕ КАЛЬЦЕФИЛЬНЫХ ФЛОР СРЕДНЕРУССКОЙ И ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТЕЙ	168
<i>Золотарева Н.В.</i> ФЛОРА РЕЛИКТОВЫХ ГОРНЫХ СТЕПЕЙ УРАЛА НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ	169
<i>Куликов П.В.</i> СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОР ЮЖНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ	172
<i>Мамонтов А.К.</i> КРЫМСКО-КАВКАЗСКИЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ЮГО-ВОСТОКА БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ	176
<i>Муртазалиев Р.А.</i> ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ФЛОРЫ ДАГЕСТАНА	179
<i>Сенников А.Н., Куртто А., Лампинен Р., Утила П.</i> ОБНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПРОЕКТА ATLAS FLORAE EUROPAEAE В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ	181
<i>Сытин А.К.</i> СТРУКТУРА БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ АСТРАГАЛОВ КАВКАЗА	183
<i>Цепкова Н.Л., Бондаренко С.В., Калашникова Л.М.</i> НЕКОТОРЫЕ РЕДКИЕ И НОВЫЕ ВИДЫ ФЛОРЫ КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)	185
<i>Читанова С.М.</i> ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ КОЛХИДЫ	187
<i>Чкалов А.В.</i> К ВОПРОСУ О ПОВОЛЖСКОМ ЭНДЕМИЗМЕ РОДА МАНЖЕТКА (<i>ALCHEMILLA</i> L.)	189
<i>Шеримбетов С.Г.</i> НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ОСУШЕННОГО ДНА АРАЛЬСКОГО МОРЯ	192
<i>Шлотгауэр С.Д.</i> ЭВОЛЮЦИЯ ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ	194
<i>Юрова Э.А.</i> НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ	196

СЕКЦИЯ ПАЛЕОБОТАНИКА

<i>Алексеев П.И.</i> СОСТАВ ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ ФЛОРЫ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ АНТИБЕС (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)	199
<i>Афонин М.А., Блохина Н.И.</i> ИСКОПАЕМЫЕ ДРЕВЕСИНЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ <i>QSEQUOIOIDEAE</i> (<i>CUPRESSACEAE</i>) ИЗ МЕЛОВЫХ И ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	201
<i>Блохина Н.И., Афонин М.А., Бондаренко О.В.</i> ИСКОПАЕМАЯ КЕТЕЛЕЕРИЯ (СОСНОВЫЕ) НА РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ	203
<i>Головнёва Л.Б.</i> ОБРАЗОВАНИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ БОРЕАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЦВЕТКОВЫХ В СЕВЕРНОЙ АЗИИ	206
<i>Маслова Н.П.</i> РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПЛАТАНОИДНЫХ РАСТЕНИЙ ПО ЛИСТЬЯМ И РЕПРОДУКТИВНЫМ ОРГАНАМ: ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ НАХОДОК	209
<i>Носова Н.В.</i> МЕЗОЗОЙСКИЙ РОД <i>PODOCARPOPHYLLUM</i> GOMOLITZKY (<i>CONIFERALES</i>)	211
<i>Озеров И.А., Жинкина Н.А., Мачс Э. М., Украинцева В.В., Родионов А.В.</i> РЕАКЦИЯ ФЁЛЬГЕНА КАК НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП ИССЛЕДОВАНИЯ ДНК-СОДЕРЖАЩИХ СТРУКТУР В ТКАНЯХ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ	213
<i>Попова С.С.</i> АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ <i>VITACEAE</i>	214
<i>Тропина П.Д.</i> О СЕМЕНАХ <i>Lysimachia</i> и <i>Naumburgia</i> (<i>Primulaceae</i>) ИЗ ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РОССИИ (РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ)	215
<i>Чухина И.Г., Шилов М.В.</i> РАЗНООБРАЗИЕ ДИКОРАСТУЩИХ И КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ В ОКРЕСТНОСТЯХ СРЕДНЕВЕКОВОЙ ЛАДОГИ (ПО КАРПОЛОГИЧЕСКИМ НАХОДКАМ)	218

СЕКЦИЯ КУЛЬТУРНЫЕ И СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ

<i>Абдуллатипов Р.А.</i> ИНТРОДУКЦИОННЫЙ АНАЛИЗ КОЛОННОВИДНЫХ СОРТОВ ЯБЛОНИ В УСЛОВИЯХ ГОРНОГО ДАГЕСТАНА	223
<i>Ахматова З.П., Карданов А.Р.</i> АБРИКОС – ПЕРСПЕКТИВНАЯ ПЛОДОВАЯ КУЛЬТУРА В ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА	225
<i>Белова Т.А.</i> РОЛЬ БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ИЗМЕНЕНИИ КОНКУРЕНТНЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ВНУТРИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ПРИМЕРЕ МОНОКУЛЬТУРЫ <i>GLYCINE MAX</i> (L.) MERR.	228
<i>Вержук В.Г., Бурмистров Л.А., Мурашев С.В., Белова А.Ю.</i> РАЗРАБОТКА ТЕХНОЛОГИЙ ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ И ПОЛУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИ ЧИСТОГО РАСТИТЕЛЬНОГО СЫРЬЯ	230
<i>Газиев М. А., Асадулаев З. М.</i> НОВЫЙ МЕТОД ИНТРОДУКЦИОННОГО ИЗУЧЕНИЯ СОРТОВ ЯБЛОНИ И ГРУШИ	232
<i>Дзюбенко Н.И., Смекалова Т.Н., Чухина И.Г., Дзюбенко Е.А., Малышев Л.Л.</i> СОЗДАНИЕ АРЕАЛОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ В ЭЛЕКТРОННОМ АТЛАСЕ ЭКОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ РАСТЕНИЙ И ВРЕДНЫХ ОБЪЕКТОВ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ	234
<i>Дибиров М.Д., Анатов Д.М.</i> ИТОГИ ИНТРОДУКЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ СОРТОВ ТРИТИКАЛЕ ВДОЛЬ МЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЙ ВЫСОТНОГО ГРАДИЕНТА	236
<i>Жуманиязов А., Раззаков К.</i> МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ИНТРОДУЦИРУЕМЫХ СОРТОВ ХЛОПЧАТНИКА В УСЛОВИЯХ ХОРЕЗМСКОГО ОАЗИСА	238
<i>Жуманиязова М.П., Сафарова Н.К., Аннамуратова Д.Р.</i> РОСТ, РАЗВИТИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ НЕТРАДИЦИОННЫХ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР В УЗБЕКИСТАНЕ	240
<i>Киру С.Д.</i> ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ КУЛЬТУРНОГО ВИДА КАРТОФЕЛЯ <i>SOLANUM ANDIGENUM</i> JUZ. ET VUK. ПО ФЕНОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ	243
<i>Крылова Е.А., Овчинникова А.Б., Смекалова Т.Н., Гавриленко Т.А., Новикова Л.Ю.</i> АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОБРАЗЦОВ КУЛЬТУРНЫХ И БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ДИКИХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВНИИР ИМ. Н.И. ВАВИЛОВА	245
<i>Немова Е.М.</i> НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИСТОРИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ И РАЗВИТИЯ РОДОВ <i>LAUROCERASUS</i> MILL. И <i>PADUS</i> MILL. ПОДСЕМЕЙСТВА <i>PRUNOIDEAE</i> ФОСКЕ	247
<i>Смекалова Т. Н.</i> СИСТЕМАТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ СОХРАНЕНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ	250
<i>Тихонова О.А., Смекалова Т.Н.</i> ДИКОРАСТУЩИЕ ВИДЫ СМОРОДИНЫ В ЭЛЕКТРОННОМ АТЛАСЕ ЭКОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ РАСТЕНИЙ И ВРЕДНЫХ ОБЪЕКТОВ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ	253

Турсумбекова Г. Ш. СЕГЕТАЛЬНАЯ ФЛОРА АГРОФИТОЦЕНОЗОВ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР И ЕЕ ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО ЗАУРАЛЬЯ И КАЗАХСТАНА	256
Шитилина Л.Ю. ДИКОРАСТУЩИЕ РОДИЧИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ	258

СЕКЦИЯ БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ И ФАРМАКОГНОЗИЯ

Анциупова Т.П., Павлова Е.П. СЫРЬЕВЫЕ РЕСУРСЫ ШИПОВНИКА НА ТЕРРИТОРИИ БУРЯТИИ	263
Бадритдинов Р.А. НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА <i>FESTUCA ARUNDINACEA</i> (РОАСЕАЕ), ВЫРАЩИВАЕМОЙ В НОВОСИБИРСКЕ	263
Борисова Н.И. РЕСУРСНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ БРУСНИКИ В ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ	266
Бутина Н.А. ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ЗАПАСНЫХ ВЕЩЕСТВ У <i>ULMUS PUMILA</i> L. И <i>U. MACROCARPA HANCE</i>	268
Ветчинникова Л.В., Кузнецова Т.Ю. КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА: СОСТОЯНИЕ РЕСУРСОВ И ИХ ОХРАНА	270
Гилева М.В. СЫРЬЕВАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ОСОБЕЙ <i>PHLOJODICARPUS SIBIRICUS</i> (STERN. EX SPRENG.) К.-POL. (СЕМ. <i>APIACEAE</i>) В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ	273
Гравель И.В., Яковлев Г.П. ОЦЕНКА СОДЕРЖАНИЯ ЭКОТОКСИКАНТОВ В СЫРЬЕ КРАПИВЫ ДВУДОМНОЙ	275
Егошина Т.Л. ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ И РЕСУРСЫ <i>SORBUS AUCUPARIA</i> В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ	277
Зизн Т.Т. Нго, Жохова Е.В., Буданцев А.Л. ИЗУЧЕНИЕ ТЕРПЕНОИДНЫХ СОЕДИНЕНИЙ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ПУСТЫРНИКА ЯПОНСКОГО	280
Илюшечкина Н.В. БИОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>VERONICA LONGIFOLIA</i> L.	283
Исаева Л.Г. УРОЖАЙНОСТЬ <i>EMPETRUM HERMAPHRODITUM</i> HAGER. В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ	286
Кулакова Ю.Ю., Зайко Л.Н. МОНИТОРИНГ РЕСУРСОВ ВИДОВ Р. <i>THYMUS</i> НА ТЕРРИТОРИИ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ	288
Костина Л.И. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ <i>SOLANUM TUBEROSUM</i> L. SUBSP. <i>CHILOENSE</i> (A.DC.) KOSTINA (АБОРИНЕННЫЕ СОРТА ЧИЛИ)	291
Куркин В.А., Правдивцева О.Е. СРАВНИТЕЛЬНОЕ ФИТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЫРЬЯ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ <i>HYPERICUM</i> L.	292
Нечаев А.А., Тагильцев Ю.Г., Колесникова Р.Д. ПИЩЕВЫЕ И ЛЕКАРСТВЕННЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ОСВОЕНИЕ	294
Никитина Е.В., Стрельцина С.А., Конарев А.В., Дзюбенко Н.И. СОДЕРЖАНИЕ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ У ЛЮЦЕРНЫ ПОСЕВНОЙ (<i>MEDICAGO SATIVA</i> L.)	297
Ткаченко К.Т., Ткачев А.В. О КОМПОНЕНТНОМ СОСТАВЕ ЭФИРНЫХ МАСЕЛ <i>DRACOCERHALUM MULTICOLOR</i> , <i>MYRICA TOMENTOSA</i> И <i>PANZERINA LANATA</i>	300
Токарев П.Н., Антипин В.К. ГЕОИНФОРМАЦИОННЫЕ ТЕХНОЛОГИИ В БОТАНИЧЕСКОМ РЕСУРСОВЕДЕНИИ КАРЕЛИИ	301
Тухватуллина Л.А. БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ ДИКОРАСТУЩИХ ЛУКОВ БАШКОРТОСТАНА В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ	304
Шарыгина Ю.М. ПРИМЕНЕНИЕ БИОГУМУСА В ПЛАНТАЦИОННОЙ КУЛЬТУРЕ <i>RHODIOLA ROSEA</i> L. В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ	306
Шеленга Т.В., Леонова С.В., Конарев А.В., Лоскутов И.Г., Карлосон А., Стим С. СОДЕРЖАНИЕ МАСЛА В ОБРАЗЦАХ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ ОВСА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР ИМ. Н.И. ВАВИЛОВА И ЕГО КАЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА	308

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Абрамова Т.И. ОБНАЖЕНИЯ МЕЛА – ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ СТЕПНОЙ ЧАСТИ НИЖНЕГО ДОНА (РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)	313
Агеева А.М., Силаева Т.Б. СТЕПНАЯ ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ДОЛИНЫ РЕКИ ПАРЦА	315
Багмет Л.В., Смекалова Т.Н. МОБИЛИЗАЦИЯ ДИКОРАСТУЩИХ РОДИЧЕЙ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ РОССИЙСКОГО КАВКАЗА В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ИХ СОХРАНЕНИЯ	316

<i>Белолобская С.Б., Данилова Н.С.</i> ОПЫТ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ В ОКРЕСТНОСТЯХ Г. ЯКУТСКА	318
<i>Беркутенко А.Н.</i> РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ: ВЗГЛЯД ЧЕРЕЗ 20 ЛЕТ	321
<i>Боронникова С.В.</i> УРОВЕНЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КАК КРИТЕРИЙ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ	323
<i>Быченко Т.М.</i> СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ОРХИДНЫХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ	326
<i>Ван В.М.</i> ОХРАНА РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В КОМСОМОЛЬСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ ..	329
<i>Владыкина Н.С., Казакова М.В.</i> К ИЗУЧЕНИЮ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ АСПЕКТОВ УЯЗВИМОСТИ ВИДОВ КРАСНОЙ КНИГИ РЯЗАНСКОЙ ОБЛАСТИ	331
<i>Гафурова М.М.</i> К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ, ПОДЛЕЖАЩИХ ОХРАНЕ, НА ОСНОВЕ ХАРАКТЕРИСТИК ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ	334
<i>Глазунов В.А.</i> НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЛЕСНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	336
<i>Горбунов Ю.Н.</i> БОТАНИЧЕСКИЕ САДЫ РОССИИ И РЕИНТРОДУКЦИЯ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ	338
<i>Гусев А.В.</i> ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ	341
<i>Игошева Н.И.</i> СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ОРХИДНЫХ В СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ	344
<i>Казакова М.В.</i> СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОХРАНЯЕМОГО КОМПОНЕНТА РЕГИОНАЛЬНЫХ ФЛОР (НА ПРИМЕРЕ 10 ОБЛАСТЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ)	437
<i>Клинкова Г.Ю., Луконина А.В.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЦИНГЕРИИ БИБЕРШТЕЙНА (<i>ZINGERIA VIEBERSTEINIANA</i> (CLAUS) P. SMIRN.) В ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ	349
<i>Конева Н.В., Сенатор С.А., Саксонов С.В.</i> РАРИТЕТНАЯ ФРАКЦИЯ САМАРСКОЙ ФЛОРЫ	352
<i>Конечная Г.Ю.</i> РОЛЬ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «СЕБЕЖСКИЙ» В СОХРАНЕНИИ ФЛОРЫ ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ	354
<i>Коркишко Р.И., Кожевникова З.В., Кожевников А.Е.</i> ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПРИМОРСКОГО КРАЯ	356
<i>Крайнюк Е.С.</i> КЛЮЧЕВЫЕ БОТАНИЧЕСКИЕ ТЕРРИТОРИИ КРЫМА	359
<i>Краснопевцева А.С., Мартусова Е.Г., Краснопевцева В.М.</i> ТУНКИНСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК – УНИКАЛЬНАЯ БОТАНИЧЕСКАЯ ТЕРРИТОРИЯ	361
<i>Крейле В.Л.</i> МЕРОПРИЯТИЯ ПО ОХРАНЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СУХИХ СУБКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ЛЕСОВ ЛАТВИИ	362
<i>Мельникова А.Б.</i> К ВОПРОСУ ОХРАНЫ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ БОЛЬШЕХЕХЦИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)	365
<i>Немчинова А.В.</i> ЛЕСА ВЫСОКОЙ ПРИРОДООХРАННОЙ ЦЕННОСТИ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ	368
<i>Нестеренко М.А., Колдаева М.Н.</i> РЕДКИЕ ВИДЫ РОДА <i>ACONITUM</i> L. В ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ФЛОРЕ	371
<i>Пересторонина О.Н., Савиных Н.П.</i> НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ ФЛОРЫ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ	374
<i>Плотникова И.А.</i> ОРХИДНЫЕ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (КОРНЕВИЩНЫЕ ВИДЫ)	376
<i>Подгаевская Е.Н.</i> СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ <i>DIANTHUS ACICULARIS</i> FISCH. EX LEDEB. И <i>OXYTROPIS PONOMAREVII</i> KNJASEV В ГОРНЫХ СТЕПЯХ УРАЛА	378
<i>Попова О.А.</i> РЕДКИЕ РАННЕЦВЕТУЩИЕ РАСТЕНИЯ ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЯ	380
<i>Рубцова Т.А., Зайцева Н.В.</i> МОНИТОРИНГ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ	383
<i>Савельева Л.И.</i> ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА ВО ВРЕМЕНИ И ПРОБЛЕМЫ ЕГО СОХРАНЕНИЯ	385
<i>Саутин Е.А.</i> <i>AEGORODIUM LATIFOLIUM</i> TURCZ. – ЭНДЕМ, РЕЛИКТ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ	386
<i>Тарасова Е.М.</i> РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТЬ ФЛОРЫ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ	388
<i>Туганав В.В., Бухарина И.Л.</i> ГЛОБАЛЬНОЕ ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА И СТРАТЕГИЯ СОХРАНЕНИЯ ФИТОРАЗНООБРАЗИЯ	391

<i>Фадеева И.А.</i> МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ, СОСТОЯНИЕ И ОХРАНА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ, НАХОДЯЩИХСЯ НА ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА, ЛИБО ЗА ЕЁ ПРЕДЕЛАМИ	393
<i>Федяева В.В., Шишлова Ж.Н., Шмараева А.Н.</i> ПОПУЛЯЦИИ ОХРАНЯЕМЫХ ОБЛИГАТНЫХ МЕЛОВИКОВ НА СРЕДНЕМ ДОНУ (РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)	395
<i>Филимонова Т.В.</i> ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ОХРАНА АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ РОДА <i>ALSCHEMILLA</i> L. В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ	398
<i>Чистякова А.А.</i> ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПРИНЦИПЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ	401
<i>Шадрин В.А.</i> ВОДОРАЗДЕЛЫ, БИОРАЗНООБРАЗИЕ, РЕЗЕРВАТЫ	402
<i>Шереметова С.А., Буко Т.Е.</i> РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ РАСТЕНИЯ ГОРНОЙ ШОРИИ	405
<i>Юрицына Н.А.</i> О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И НУЖДАЮЩИХСЯ В ОХРАНЕ ВИДАХ РАСТЕНИЙ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ	407

Научное издание

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

Материалы всероссийской конференции

ЧАСТЬ 3

МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА И БИОСИСТЕМАТИКА
ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ
ПАЛЕОБОТАНИКА
КУЛЬТУРНЫЕ И СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ
БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ И ФАРМАКОГНОЗИЯ
ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Ответственные за выпуск:

Крышень А.М.

Сысоева М.И.

Тимофеева В.В.

Фото И. Георгиевского

Рисунок на обложке *Т. Анненкова*

Сдано в печать 00.00.08 г. Формат 60x84¹/₈. Гарнитура Times New Roman.

Печать офсетная. Уч.-изд. л. 48,7. Усл. печ. л. 49,0. Тираж 400 экз.

Изд. № 107. Заказ № 738.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50