

Сибирский ботанический вестник

ISSN 1993-4955

ЭЛЕКТРОННЫЙ ЖУРНАЛ // JOURNAL.CSBG.RU

том 1. выпуск 1. декабрь 2006



О журнале

Учредителем журнала является
Центральный сибирский ботанический
сад СО РАН.

«Сибирский ботанический вестник:
электронный журнал» (journal.csbg.ru)
публикует результаты исследований
в различных областях современной
ботаники: теоретические и обзорные
статьи, сообщения, систематические
обзоры, описания новых таксонов,
интересных флористических
находок, типологии и классификации
растительности, геоботанического
картографирования и ГИС-технологий,
состава и содержания природных
соединений, популяционной ботаники,
интродукции, а также микологии,
бриологии, альгологии и лишенологии.

Адрес редакции

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, ул. Золотодолинская, 101,
Новосибирск, Российская Федерация

Редакционный совет

- Седельников В. П.** — вед. н. с., д-р биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН — *гл. редактор*;
- Науменко Ю. В.** — вед. н. с., д-р биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН — *зам. гл. редактора*;
- Зибзеев Е. Г.** — канд. биол. наук, н. с.,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН — *отв. секретарь*;
- Агафонов А. В.** — вед. н. с., д-р биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Байкова Е. Л.** — вед. н. с., д-р биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Байков К. С.** — вед. н. с., д-р биол. наук, профессор,
Институт почвоведения СО РАН
- Высочина Г. И.** — вед. н. с., д-р биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Горбунова И. В.** — ст. н. с., канд. биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Дорогина О. В.** — вед. н. с., д-р биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Королюк А. Ю.** — вед. н. с., д-р биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Курбатская С. С.** — д-р географ. наук, профессор,
Убсунурский Международный центр биосферных исследований СО РАН
- Луферов А. Н.** — канд. биол. наук, доцент,
Московская медицинская академия им. И. М. Сеченова
- Назимова Д. И.** — вед. н. с., д-р биол. наук,
Институт леса СО РАН
- Намзалов Б. Б.** — д-р биол. наук, профессор,
Бурятский государственный университет
- Пивоварова Ж. Ф.** — д-р биол. наук, профессор,
Новосибирский государственный педагогический университет
- Писаренко О. Ю.** — ст. н. с., канд. биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Потемкин О. Н.** — вед. н. с., д-р биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Пяк А. И.** — вед. н. с., д-р биол. наук,
Томский государственный университет
- Седельникова Н. В.** — вед. н. с., д-р биол. наук, профессор,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Семихов В. Ф.** — гл. н. с., д-р биол. наук, профессор,
Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
- Терехина Т. А.** — д-р биол. наук, профессор,
Алтайский государственный университет
- Ткаченко О. Б.** — ст. н. с., д-р биол. наук,
Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
- Черемушкина В. А.** — вед. н. с., д-р биол. наук, профессор,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Шауло Д. Н.** — ст. н. с., канд. биол. наук,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
- Шмаков А. И.** — д-р биол. наук, профессор,
Алтайский государственный университет
- Salomon Björn** — PhD, профессор,
Swedish University of Agricultural Sciences

УДК 632.04.01 / .08:582.971.1

Н. В. Ветлужских
N. V. VetluzhskikhЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотолинская, 101
E-mail: dvetl@mail.ru

статья поступила 22.12.2005

Растительность последражных ландшафтов Салаирского кряжа

Vegetation of dredged landscapes in Salair Ridge

Аннотация. Представлена эколого-флористическая классификация растительности последражных ландшафтов Салаирского кряжа. Описано 6 ассоциаций, 4 из которых — впервые, 2 новых субассоциации и 5 вариантов, относящихся к 4 союзам из 4 порядков и 3 классов (*Phragmito-Magnocaricetea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Salicetea purpureae*).

Ключевые слова: последражные ландшафты, растительность, ассоциации, классификация, Салаирский кряж.

Key words: dredged landscapes, vegetation, associations, classification, Salair Ridge.

Номенклатура: Флора Сибири, 1987—1997; Weber et al., 2000.

Введение

Салаирский кряж — низкогорный массив, расположенный в северо-западной части Алтае-Саянской горной системы. Он протянулся почти на 300 км дугой с юго-востока на северо-запад, от Алтая до нижнего течения р. Ини и занимает площадь 22,5 тыс. км² (Рихтер, 1963). В административном отношении Салаир расположен на стыке Кемеровской, Новосибирской областей и Алтайского края.

Салаирский кряж имеет глыбово-складчатую структуру, образованную главным образом палеозойскими породами. Его рельеф формировался под влиянием неоднократных тектонических движений, чередующихся с периодами относительного покоя и связанной с ними интенсивностью процессов физического и химического выветривания.

Геологическая история определила набор полезных ископаемых Салаирского кряжа. Полиметаллические месторождения — основное его богатство. Вместе с тем М. Ф. Усов (1936) утверждает, что на Салаире нет, пожалуй, такого участка, где не было россыпных месторождений золота.

Климат — континентальный с холодной и продолжительной зимой и сравнительно теплым летом. Среднегодовая температура воздуха — от $-2,1^{\circ}\text{C}$ до $2,3^{\circ}\text{C}$. По теплообеспеченности район исследования относится к умеренно прохладному с суммой температур выше 10°C от 1600 до 1800 $^{\circ}\text{C}$. Среднегодовое количество осадков 500—700 мм. Устойчивый снежный покров в течение 160—180 дней покрывает почву слоем от 80 до 150 см (Агроклиматические ресурсы..., 1971).

Кряж расположен в лесостепной зоне Западной Сибири. Приподнятость рельефа над равнинными пространствами лесостепного окружения определила особенности растительного покрова кряжа. Несмотря на низкогорный рельеф, кряж оказывается конденсатором влаги, задерживая юго-западные ветры. Даже при небольших высотах четко прослеживается расчленение растительности на 2 подпооя, которые особенно резко выражены на восточном склоне.

Верхний — это подпояс осиново-пихтовых крупнотравных черневых лесов. В настоящее время они доминируют на выровненных водоразделах и пологих склонах. Нижний подпояс представлен травяными мезофильными лесами. Кроме сосновых в полосе предгорий кряжа распространены и березовые леса.

Добыча россыпного золота в Западной Сибири имеет уже более чем вековую историю, и в результате этого накопилось большое количество нарушенных этим процессом земель. Россыпные месторождения Салаирского кряжа более доступны для подвоза и монтажа техники по сравнению с другими золотоносными районами Западной Сибири, и сам характер россыпей обеспечивает широкое применение дражного способа добычи. Месторождения р. Суенга расположены в северо-западной части Салаирского кряжа. Долина этой реки и ее притоки несут на себе отпечаток всей истории золотодобычи в Сибири (Белоусов, 1936; Ламин, 1997). К ним относится самый старейший и наиболее известный Егорьевский участок. В бассейне реки можно встретить все разнообразие последражных ландшафтов.

При добыче золота дражным способом происходит изменение комплекса природных условий, а растительный и почвенный покров в контуре разработки драги подвергается полному уничтожению. В силу экологического несовершенства технологии добычи дражным способом ущерб природной среде наносится как самим процессом добычи полезного ископаемого, так и отвалами отработанных россыпей. В связи с этим необходима экологическая оценка таких территорий, которая в Западной Сибири, в частности на Салаирском кряже, никогда не проводилась.

В последние годы ощутимо снизились объемы рекультивации. В связи с этим восстановление растительности на большей части нарушенных земель происходит естественным образом. Успешность естественного восстановления растительности является одним из показателей экологического благополучия районов золотодобычи, а понимание сукцессионных процессов является основой для разработки рекультивационных мероприятий.

Изучению естественного восстановления растительного и почвенного покровов в техногенных ландшафтах, образовавшихся в результате добычи россыпного золота, и проблемам их рекультивации посвящено сравнительно немного работ (Куминова, 1964; Горчаковский и др., 1966; Прокопьев и др., 1974; Накаряков, 1977; Дегтева и др., 1991; Бородина и др., 1991; Чемезов, 1980; Миронова, 1999). Это связано с тем, что по сравнению с техногенными ландшафтами, образующимися, например, в результате добычи угля и нефти, последражные ландшафты занимают сравнительно небольшие территории. И только в золотодобывающих районах Якутии ущерб природной среде в результате добычи золота столь велик, что именно там процессы естественного восстановления растительного покрова на пострадавших территориях и вопросы их рекультивации изучены наиболее подробно (Гончаров, 1987; Миронова, 1996, 1999, 2000).

До сих пор нет четких представлений о скорости и характере восстановления растительности в последражных ландшафтах, о сукцессионных стадиях этого процесса, о возможном его конечном результате.

На эти вопросы невозможно ответить без детального изучения флоры и растительности, которая формируется при естественном зарастании нарушенных ландшафтов.

Цель данной статьи — синтаксономическая характеристика растительных сообществ последражных ландшафтов Салаирского кряжа.

Материалы и методы

Настоящее исследование выполнено в период с 1989 по 2000 гг. Маршрутной сеткой была покрыта разработанная драгой долина р. Суенга и ее притоки:

Большие, Малые (Дражные), Поперечные Тайлы, Каменка Барабановская, Кинтереп.

В обработку включены 102 описания, выполненные по стандартным методикам (Полевая геоботаника, 1964) на площадках, визуально выделяемых по формам рельефа и контурам растительности и, в основном, соответствующих 100 м². Данные по проективному покрытию видов представлены следующей шкалой: r — до 1%; + — до 5%; 1 — 6—10%; 2 — 11—25%; 3 — 26—50%; 4 — 50—75%; 5 — 75—100%.

Описания обработаны с помощью электронной базы данных «IBIS» (Зверев, 1997).

Классификация синтаксонов проведена по методике Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973). Выделение и наименование новых единиц проводилось в соответствии с «Кодексом международной фито-социологической номенклатуры» (Weber et al., 2000).

Результаты и обсуждение

Последражные ландшафты бассейна р. Суенга имеют свои границы и относятся к типу техногенных (Кураков, 1983), образованных в результате добычи золота дражным способом. Они имеют гетерогенную структуру, представляя собой комплекс из 3 типов местообитаний со своеобразными экологическими условиями (Ветлужских, 2003). Для выделения местообитаний мы учитывали увлажнение (превышение участков над межленным уровнем) и гранулометрический состав субстрата (в первую очередь — содержание в нем мелкозема).

Выделено 3 достаточно контрастных типа местообитаний.

Первый тип — котлованные формы рельефа. Для работы драги необходим водоем достаточной глубины и ширины, обеспечивающий ее свободное маневрирование. Поэтому на реке создаются запруды при помощи дамб. После отработки участка речной долины драга движется дальше. Дамбу разрушают, и в результате остаются обводненные участки долины. Одни представляют собой старое перуглубленное русло реки, связанное с основным или изолированное, другие — днище котлована со стоячей водой или сезонным затоплением. Несмотря на все разнообразие, мы объединяем их в один тип местообитаний. Отстойные пруды, техногенные русла и т. д. — это небольшие (длиной до 30 м и шириной до 15 м, неглубокие (до 0,5—1(2) м) водоемы. Их донные отложения илистые (реже каменистые) бывают обогащены тонкодисперсными взвешенными частицами, привнесенными технологическими водами при обогащении.

Второй тип — спланированные, невысокие отвалы. Практика рекультивации последражных ландшафтов предусматривает так называемый горнотехнический этап рекультивации, при котором высокие участки отвалов разравниваются (плани-

руются) бульдозером. В результате чего формируется своеобразный тип местообитаний. Подобные же местообитания формируются и в случае прохождения драгой широкого участка речной долины с более-менее пологими берегами. Нечто сходное можно наблюдать и на участках, пограничных между телом отвала и отстойными прудами или руслом реки. Превышение описываемых участков над меженью составляет 1—2 м, поэтому они хорошо увлажнены. В сложении субстрата доминирует мелко- и среднеобломочный материал. Проективное покрытие мелкозема не меньше 20 %.

Третий тип — собственно отвалы драги. Послелазные отвалы — вытянутые каменистые валы переработанного материала со сложным рельефом и высотой над меженью 1,5—7 м. На послелазных отвалах эдафические условия определяются особенностями вынесенной после промывки на поверхность гравийно-эфельной массы, в том числе содержание в ней мелкозема. Эфельная фракция представлена широким спектром частиц — от коллоидов до крупного песка — почвенного мелкозема. Отвал составлен на верхней поверхности из мелко- и среднеобломочного материала. Причем пологие склоны и эфельные наносы практически отсутствуют. Основным фактором, осложняющим как естественное восстановление растительности, так и рекультивационные мероприятия, является низкое содержание мелкозема (обычно не более 20 %).

Слагающие отвалы грунтосмеси представлены промытым речными водами аллювием и нетоксичны (Буторина, 2000; Ветлужских, 2003).

Во флоре техногенного ландшафта бассейна р. Суенга, образованного в результате добычи золота дражным способом, выявлено 403 вида высших сосудистых растений, относящихся к 226 родам и 64 семействам (Буторина, 2000), это 43 % флоры Салаирского края, в которой 948 видов (Лашинский, Лашинская, 1997). Из них всего 4 вида (*Ellodea canadensis*, *Festuca rupicola*, *Populus laurifolia*, *Potentilla intermedia*) очень редких для Салаира встречаются только в местообитаниях послелазного ландшафта (Ветлужских, 2003).

Классификация растительных сообществ послелазных ландшафтов методами эколого-флористической классификации практически не проводилась. Из наиболее близких по данному вопросу работ можно назвать работы С. И. Мироновой (1996; 1999). В результате выявления закономерностей формирования антропогенной растительности после открытой разработки золота и алмазов в Западной и Южной Якутии она пришла к выводу, что растительность отвалов — это типичный пример континуальной «серой зоны» с низкой классифицируемостью.

Результатом нашей работы является идентификация 2 известных и описание 4 новых ассоциаций.

Продромус

Класс *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941

Порядок *Phragmitetalia* W. Koch 1926

Союз *Phragmition communis* W. Koch 1926

Асс. *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931

Асс. *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973

Класс *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937

Порядок *Molinietalia* W. Koch 1926

Союз ???

Асс. *Rumici conferti-Epilobietum adenocaulon* ass. nov.

Субасс. *Rumici conferti-Epilobietum adenocaulon typicum* subass. nov.

Субасс. *Rumici conferti-Epilobietum adenocaulon scutellarietosum galericulatae* subass. nov.

Порядок *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931

Союз *Festucion pratensis* Sipaylova et al. 1985

Асс. *Tussilago farfarae-Phleetum pratensis* ass. nov.

Вар. *Arctium tomentosum*

Вар. *Crepis tectorum*

Вар. *Phalaroides arundinaceae*

Вар. *Verbascum thapsus*

Вар. *Pinus sylvestris*

Класс *Salicetea purpureae* Moor 1958

Порядок *Salicetalia purpureae* Moor 1958

Союз *Salicion triandrea* Müller et Gürs 1958

Асс. *Carici atherodes-Salicetum dasyclados* ass. nov.

Асс. *Bromopsio inermis-Salicetum viminalis* ass. nov.

Асс. *Equisetetum fluviatilis* Steffen 1931 (Klotz, Kock, 1984) (табл. 1, оп. 1—7)

Таблица 1. Ассоциации *Equisetum fluviatilis* Steffen 1931 (a) и *Typhetum latifoliae* G. Lang 1973 (b)

Синтаксон	a							b							П	
	40	80	50	80	40	80	40	20	50	25	55	25	25	20		
Проективное покрытие, %	32	20	48	16	38	68	16	51	26	43	62	29	29	21		
Число видов	32	20	48	16	38	68	16	51	26	43	62	29	29	21		
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	a	b
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Диагностические виды асс. <i>Equisetum fluviatilis</i>																
<i>Equisetum fluviatile</i> P-M, P	2	5	3	4	2	5	2	+	.	+	+	.	+	.	V	III
Диагностические виды асс. <i>Typhetum latifoliae</i>																
<i>Typha latifolia</i> P.c.	+	+	+	.	+	+	.	3	2	2	2	1	1	2	IV	V
Диагностические виды класса <i>Phragmito-Magnocaricetea</i> и порядка <i>Phragmitetalia</i>																
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	V
<i>Carex acuta</i>	+	+	.	+	.	+	1	+	+	+	.	+	.	.	IV	III
<i>C. atherodes</i>	+	+	.	.	+	.	.	+	+	+	+	.	.	+	II	IV
<i>Mentha arvensis</i> S.p., B.t.	+	.	+	.	+	+	+	.	+	+	IV	I
<i>Scutellaria galericulata</i>	.	.	+	.	+	+	.	+	+	+	.	+	.	.	II	III
<i>Sparganium erectum</i>	.	.	+	+	1	.	.	.	+	+	II	I
<i>Phalaroides arundinacea</i> S.p.	.	.	+	.	+	+	.	.	+	.	+	.	.	.	II	I
Диагностические виды класса <i>Lemnetea</i>																
<i>Lemna minor</i>	4	.	.	+	4	.	+	+	+	+	+	.	.	2	III	IV
Диагностические виды класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>																
<i>Agrostis gigantea</i>	+	+	+	.	1	+	.	+	+	+	+	+	+	.	IV	IV
<i>Phleum pratense</i>	+	.	+	.	.	+	+	.	.	.	II	I
<i>Achillea millefolium</i> A.v.	+	.	+	.	+	+	.	III	III
<i>Trifolium repens</i>	.	.	+	.	+	+	.	.	+	II	I
Диагностические виды класса <i>Salicetea purpureae</i>																
<i>Urtica dioica</i> A.v.	+	+	.	+	+	+	+	.	I	IV
<i>Salix viminalis</i>	.	+	.	+	.	+	.	+	.	.	+	.	+	+	II	III
<i>S. triandra</i>	+	+	.	+	+	.	+	.	II	I
<i>Geum rivale</i>	+	.	.	.	+	+	+	.	+	.	II	I
<i>Poa palustris</i>	+	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	+	.	I	II
<i>P. trivialis</i>	+	.	+	.	.	+	.	+	.	I	II
Диагностические виды класса <i>Artemisietea vulgaris</i>																
<i>Artemisia vulgaris</i>	.	.	+	+	.	+	.	+	.	.	+	+	.	.	I	II
<i>Cirsium vulgare</i>	+	.	+	+	.	.	.	+	+	.	I	II
Диагностические виды класса <i>Bidentetea tripartita</i>																
<i>Bidens tripartita</i>	.	+	+	.	+	.	.	+	+	+	.	1	+	+	II	IV
Диагностические виды класса <i>Chenopodietea</i>																
<i>Cirsium setosum</i>	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	.	I	III
<i>Matricaria perforata</i>	.	+	+	+	.	+	.	+	+	.	I	III
<i>Sonchus arvensis</i>	.	.	+	+	.	+	.	+	.	.	I	II
Прочие виды																
<i>Agrostis stolonifera</i>	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	I	III
<i>Angelica decurrens</i>	+	+	.	+	.	+	+	.	.	.	II	II
<i>A. sylvestris</i>	+	.	+	.	+	+	.	.	.	I	II
<i>Bidens cernua</i>	+	.	+	.	+	+	+	.	I	I
<i>Callitriche palustris</i>	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	I	I
<i>Caltha palustris</i>	.	.	+	+	.	+	.	+	+	+	.	.	.	+	III	III
<i>Carex rhynchophylla</i>	+	+	.	+	1	+	1	.	.	+	I	IV
<i>Carum carvi</i>	+	.	+	.	+	I	I
<i>Carum carvi</i>	+	+	+	.	.	I	I
<i>Eleocharis austriaca</i>	+	.	+	.	+	.	+	+	.	.	+	+	+	.	III	III
<i>Epilobium adenocaulon</i>	+	+	+	+	.	+	.	1	+	1	.	1	1	.	IV	IV
<i>Equisetum arvense</i>	+	+	1	.	.	+	.	+	+	+	+	.	.	.	III	III
<i>Eq. hyemale</i>	+	+	.	.	.	+	.	.	.	+	I	I
<i>Eq. palustre</i>	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	I	I
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	.	.	.	+	+	.	+	.	+	+	.	.	.	II	II
<i>Glyceria triflora</i>	.	.	+	+	+	.	.	+	+	.	II	I
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+	.	.	.	+	I	I
<i>Persicaria lapathifolia</i>	+	+	I	I
<i>Prunella vulgaris</i>	+	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	II	I
<i>Ranunculus repens</i>	+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	IV	V
<i>Rorippa palustris</i>	+	+	+	.	+	+	.	+	.	+	+	+	.	.	IV	III
<i>Rumex confertus</i>	+	+	.	.	+	+	.	+	+	+	+	1	1	+	III	V

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>R. pseudonatronatus</i>	.	.	+	+	.	.	.	+	1	.	I	II
<i>Salix caprea</i>	+	.	.	+	+	.	+	.	.	+	I	III
<i>S. dasyclados</i>	+	+	.	.	+	+	+	.	.	.	I	II
<i>Scirpus sylvaticus</i>	2	+	+	+	1	+	+	+	1	.	+	+	+	+	V	IV
<i>Tanacetum vulgare</i>	+	.	+	.	.	.	+	+	.	I	II
<i>Tussilago farfara</i>	+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	.	.	IV	IV
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	.	.	+	+	+	.	.	+	.	+	II	I
<i>V. beccabunga</i>	.	+	+	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	.	II	II

Примечание. Единично отмечены: *Achillea millefolium* (6), *Aconitum volubile* (6), *Agrimonia pilosa* (11), *Alchemilla murbeckiana* (5), *Alopecurus aequalis* (12, 13), *A. pratensis* (3, 11), *Androsace filiformis* (3, 9), *A. lactiflora* (2), *Anthriscus sylvestris* (6), *Arctium tomentosum* (3, 6), *Barbarea stricta* (3, 8), *Betula pendula* (11, 14), *B. pubescens* (6, 4), *Bistorta major* (8, 14), *Bupleurum longifolium* (11), *Cacalia hastata* (6), *Calamagrostis langsdorffii* (4), *Cardamine impatiens* (6, 8), *Carex canescens* (10), *C. elongata* (10, 14), *C. ovalis* (9), *C. riparia* (11), *Ceratophyllum demersum* (7), *C. holsteoides* (8, 11), *Chamerion angustifolium* (6, 11), *Chenopodium album* (9), *C. glaucum* (3, 9), *Crepis sibirica* (5), *Dactylorhiza incarnata* (5, 6), *Echinochloa crusgalli* (3), *Elodea canadensis* (7), *Elytrigia repens* (3, 6, 8), *Epilobium hirsutum* (10), *E. palustre* (8, 10), *Festuca gigantea* (6), *F. pratensis* (6, 11), *Fragaria vesca* (8), *Galeopsis bifida* (6), *Galium mollugo* (11), *G. uliginosum* (1, 6), *Geranium pratense* (11), *Geum allepicum* (12), *Glechoma hederacea* (6), *Heracleum dissectum* (11), *Impatiens noli-tangere* (6), *Juncus compressus* (9), *J. filiformis* (14), *J. ranarius* (3, 9), *Lamium album* (6), *Limosella aquatica* (3), *Lonicera xylosteum* (6), *Melilotoides platicarpus* (11), *Myosotis nemorosa* (5, 6), *Naumburgia thyrsoiflora* (7), *Nuphar lutea* (5, 6), *Padus avium* (6), *Persicaria hydropiper* (12, 13), *P. scabra* (12, 13), *Plantago depressa* (8, 10), *P. major* (9, 11), *Poa pratensis* (9, 11), *P. supina* (9), *Polygonum aviculare* (13), *Populus tremula* (11, 14), *Potamogeton alpinus* (8), *P. berchtoldii* (9, 11), *P. lucens* (11), *Ribes nigrum* (8), *Sagina saginoides* (11), *Salix cinerea* (11), *Sanguisorba officinalis* (11), *Stellaria graminea* (10, 11), *Taraxacum officinale* (8, 11), *Thalictrum minus* (11), *Trifolium hybridum* (10), *T. pratense* (10), *Typha angustifolia* (8, 10), *Veronica longifolia* (11, 14), *V. serpyllifolia* (11), *Vicia sepium* (11). Синтаксоны: **P-M** — класс **Phragmito-Magnocaricetea**, **P** — порядок **Phragmitetalia**, **P.c.** — союз **Phragmition communis**, **S.p.** — класс **Salicetea purpureae**, **B.t.** — класс **Bidentetea tripartiti**, **A.v.** — класс **Artemisietea vulgaris**. **П** — постоянство.

Диагностический вид — *Equisetum fluviatile*. Доминирование *Equisetum fluviatile* обусловлено особенностями его биологии и экологии. Расселение вида происходит в основном за счет частей корневищ, целых растений или даже клонов, приносимых течением от растущих выше по течению хвощевых зарослей, а способность к вегетативному размножению позволяет успешно закрепиться на новом месте, долго удерживать захваченную территорию и успешно конкурировать с другими растениями.

Основу травостоя образуют виды класса **Phragmito-Magnocaricetea** и порядка **Phragmitetalia**. Заметно участие видов класса **Salicetea purpureae** (*Salix viminalis*, *Geum rivale*, *Salix triandra*, *Mentha arvensis*). Незначительно участие видов лугового класса **Molinio-Arrhenatheretea**.

Число видов варьирует от 16 до 68 (в среднем — 34). Общее проективное покрытие травостоя 40—80 %.

Сообщества формируются в первом типе местообитаний. Обычно разработанные участки речной долины, в которых формируются эти сообщества, переувлажнены из-за непосредственной связи с основным руслом реки.

Распространены сообщества ассоциации в последражном ландшафте всего бассейна р. Суенга.

Формируются рассматриваемые сообщества через 2—3 года после окончания золотодобычи и сохраняются в этих условиях длительное время или, по нашему предположению, сменяются влажными лугами, а затем ивовыми кустарниками.

Асс. **Typhetum latifoliae** G. Lang 1973 (табл. 1, оп. 8—14).

Диагностический вид — *Typha latifolia*. Этот вид относится к числу воздушно-водных гидрофитов (Леонова, 1982). Он хорошо переносит колебания уровня воды, но не выносит длительного пересыхания грунта.

Травостой в основном формируют виды класса **Phragmito-Magnocaricetea** и порядка **Phragmitetalia**. Заметно участие видов класса **Salicetea purpureae** (*Salix viminalis*, *Urtica dioica*, *Poa palustris*, *P. trivialis*). Присутствуют виды «рудеральных» классов **Artemisietea vulgaris** Lohm., Prsg. Et Tx. In Tx. 1950 (*Artemisia vulgaris*, *Cirsium vulgare*), **Chenopodietea** Br.-Bl. 1951 em. Lohm. J. et Tx. ex Matuezkiewicz 1962 (*Cirsium setosum*, *Matricaria perforata*, *Sonchus arvensis*), **Bidentetea tripartiti** Tx., Lohm. et Prag. in Tx. 1950 (*Bidens tripartita*).

Число видов варьирует от 21 до 62 (в среднем — 37). Общее проективное покрытие 20—55 %.

Сообщества этой ассоциации формируются в местообитаниях первого типа — обычно стоячих водоемах, не связанных с руслом реки.

Представлены сообщества ассоциации в последражном ландшафте всего бассейна р. Суенга. Наиболее часто их можно встретить в долинах рек Большие и Дрожные Тайлы.

Рогозовые заросли формируются на второй-пятый год после окончания золотодобычи и сохраняются длительное время или, предположительно, сменяются влажными луговыми сообществами, а затем ивняками.

Таблица 2. Ассоциация *Rumici conferti-Epilobietum adenocaulon* ass. nov

Синтаксон	a							b							П	
	50	15	15	15	25	45	30	65	65	90	60	50	30	60		
Проективное покрытие, %	63	42	40	66	41	45	44	40	41	34	39	39	54	39		
Число видов	63	42	40	66	41	45	44	40	41	34	39	39	54	39		
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7*	8	9	10	11	12	13*	14	a	b
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Диагностические виды асс. <i>Rumici conferti-Epilobietum adenocaulon</i>																
<i>Epilobium adenocaulon</i>	+	+	+	1	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	V	V
<i>Rumex confertus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	V
<i>Plantago depressa</i>	+	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	.	V	IV
Диагностические виды субасс. <i>R.c. -E.a. scutellarietosum galericulatae</i>																
<i>Scutellaria galericulata P-M</i>	1	+	+	+	+	+	+	.	+	+	V	I
<i>Rorippa palustris</i>	+	+	+	+	+	+	1	V	
<i>Caltha palustris</i>	+	+	+	+	+	.	+	V	
Диагностические виды порядка <i>Molinietalia</i>																
<i>Ranunculus repens</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	1	V	V
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	.	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	V	V
<i>Poa palustris S.p.</i>	+	.	+	+	+	.	+	+	+	+	.	.	+	.	IV	V
<i>Carex acuta P-M</i>	+	.	+	+	.	+	+	.	+	+	IV	IV
<i>Mentha arvensis B.t., S.p., P-M</i>	+	.	.	+	+	.	.	.	+	+	.	.	.	1	II	II
<i>Sanguisorba officinalis</i>	+	+	.	.	.	+	.	+	.	I	I
<i>Potentilla anserina</i>	.	+	.	.	.	+	.	.	+	I	I
<i>Equisetum palustre</i>	+	.	.	+	+	.	.	I	I
<i>Veronica longifolia</i>	+	+	.	I	I
<i>Galium uliginosum</i>	+	+	.	+	II	I
<i>Alopecurus pratensis M-A, A</i>	.	.	+	+	.	I	I
Диагностические виды порядка <i>Carici macrourei-Crepidetalia sibiricae</i>																
<i>Angelica sylvestris</i>	+	.	+	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	+	II	II
Диагностические виды класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> и порядка <i>Arrhenatheretalia</i>																
<i>Agrostis gigantea</i>	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	1	.	1	+	V	V
<i>Taraxacum officinale</i>	+	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	V
<i>Achillea millefolium A.v.</i>	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	1	+	+	.	IV	V
<i>Festuca pratensis</i>	+	+	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	V	IV
<i>Plantago major</i>	+	+	.	+	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	III	V
<i>Trifolium repens</i>	+	+	+	+	.	+	+	+	.	.	.	+	+	.	V	III
<i>Prunella vulgaris</i>	+	+	.	+	+	.	.	+	.	+	+	.	+	+	III	IV
<i>Phleum pratense</i>	+	+	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	.	.	III	IV
<i>Trifolium pratense</i>	+	+	.	+	+	+	+	.	I	III
<i>Stellaria graminea</i>	.	.	+	+	+	.	+	+	III	I
<i>Dactylis glomerata</i>	+	.	.	+	+	.	.	+	+	.	II	I
<i>Ranunculus acris</i>	.	+	.	+	.	+	+	.	II	I
<i>Elytrigia repens</i>	+	+	.	.	+	I	I
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+	+	I	I
Диагностические виды класса <i>Phragmito-Magnocaricetea</i>																
<i>Typha latifolia</i>	+	.	+	+	.	+	1	+	+	.	+	+	+	+	IV	V
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	.	+	.	+	.	+	+	+	.	.	+	+	1	III	IV
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+	+	.	+	.	.	+	.	+	I	II
Диагностические виды класса <i>Salicetea purpureae</i>																
<i>Salix viminalis</i>	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	V	V
<i>Phalaroides arundinacea</i>	+	+	+	.	.	+	+	.	+	+	.	.	+	+	IV	III
<i>Poa trivialis</i>	.	+	.	+	+	+	.	+	.	+	.	+	+	+	III	IV
<i>Salix triandra</i>	.	+	.	+	+	+	+	+	+	.	.	.	+	.	IV	II
<i>Geum rivale</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	I	I
Диагностические виды класса <i>Bidentetea tripartita</i>																
<i>Bidens tripartita</i>	+	.	.	.	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.	III	II
Диагностические виды класса <i>Chenopodietea</i>																
<i>Cirsium setosum</i>	+	.	+	+	1	1	+	+	+	I	V
<i>Sonchus arvensis</i>	+	+	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	+	II	III
<i>Matricaria perforata</i>	+	+	1	+	+	.		III
<i>Chenopodium album</i>	.	+	+	.	.	+	II	
Диагностические виды класса <i>Artemisietea vulgaris</i>																
<i>Urtica dioica S.p.</i>	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	.	1	+	V	III
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	+	.	+	+	+	+	.	.	.	+	.	+	.	V	I
<i>Cirsium vulgare</i>	+	+	.	+	+	.	.	.	+	.	I	II

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Прочие виды																
<i>Agrostis stolonifera</i>	+	.	.	+	+	.	+	+	.	.	+	+	+	.	III	III
<i>A. tenuis</i>	.	+	.	.	+	+	.	I	I
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	I	I
<i>Androsace filiformis</i>	.	+	+	+	+	.	.	II	II
<i>Angelica decurrens</i>	+	.	+	+	1	+	+	.	+	.	.	.	+	+	V	II
<i>Betula pubescens</i>	+	.	+	+	II	II
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	+	I	I
<i>Carex atherodes</i>	+	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	II	I
<i>C. canescens</i>	+	.	+	+	II	II
<i>C. rhynchophysa</i>	+	.	.	+	+	.	.	+	+	.	II	II
<i>Cerastium holosteoides</i>	+	+	.	+	+	.	+	+	.	.	+	.	+	.	IV	I
<i>Eleocharis austriaca</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	I	I
<i>Equisetum arvense</i>	+	+	+	+	+	+	.	3	+	+	.	2	+	.	V	IV
<i>Glyceria triflora</i>	.	.	.	+	+	.	+	.	I	II
<i>Juncus compressus</i>	+	.	.	+	+	+	+	.	I	I
<i>Myosotis scorpioides</i>	+	+	+	I	IV
<i>Poa pratensis</i>	+	.	.	+	.	.	.	+	+	.	+	+	+	.	I	I
<i>P. supina</i>	+	+	.	+	+	.	.	.	+	.	II	I
<i>Polygonum aviculare</i>	.	+	+	.	+	+	.	.	+	III	I
<i>Rumex pseudonatronatus</i>	.	+	.	.	+	+	+	.	II	III
<i>Salix caprea</i>	+	.	+	+	+	+	.	+	+	.	+	.	+	.	IV	IV
<i>Scirpus sylvaticus</i>	+	.	+	1	.	.	.	+	.	+	+	1	.	+	II	I
<i>Scrophularia nodosa</i>	.	.	+	+	.	.	.	+	I	IV
<i>Tanacetum vulgare</i>	+	+	.	+	.	+	+	+	.	+	+	.	+	+	IV	IV
<i>Trifolium hybridum</i>	+	+	+	+	2	+	.	.	+	I	V
<i>Tussilago farfara</i>	1	+	+	+	+	+	1	+	1	+	+	+	1	.	V	IV
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	+	+	+	+	+	.	+	.	+	.	III	III
<i>V. beccabunga</i>	+	.	+	+	+	.	.	+	.	.	+	+	+	.	III	III
<i>V. serpyllifolia</i>	+	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	III	II

Примечание. Единично отмечены: *Abies sibirica* (1), *Aconogonon alpinum* (6), *Alchemilla murbeckiana* (13), *Anemone sylvestris* (4), *Arabis pendula* (6), *Arctium tomentosum* (6), *Armoracia rusticana* (3), *Barbarea stricta* (6, 7), *Betula pendula* (11), *Bidens cernua* (9, 11), *Bistorta major* (7), *Callitriche palustris* (7), *Capsella bursa-pastoris* (1), *Cardamine impatiens* (7), *Carex elongata* (1, 4), *C. muricata* (10, 12), *C. ovalis* (12), *Chamerion angustifolium* (13), *Chamomilla suaveolens* (5), *Chenopodium hybridum* (6), *Cirsium heterophyllum* (2), *C. setosum* (2), *C. vulgare* (6), *Dactylorhiza incarnata* (14), *Deschampsia cespitosa* (5), *Eleocharis palustris* (2), *Equisetum hyemale* (12, 13), *E. pratense* (1), *E. sylvaticum* (2, 12), *Epilobium palustre* (3, 7), *Erigeron acris* (9), *Erysimum cheiranthoides* (9), *Er. hieracifolium* (2, 14), *Euphrasia pectinata* (5), *Festuca gigantea* (4), *Fragaria vesca* (7), *Galeopsis bifida* (9), *Galium mollugo* (11), *Glechoma hederacea* (5, 14), *Glyceria triflora* (7), *Gnaphalium sylvaticum* (13), *Humulus lupulus* (14), *Juncus ranarius* (2, 3), *Leucanthemum vulgare* (12, 13), *Lysimachia vulgaris* (10), *Medicago lupulina* (14), *Persicaria lapathifolia* (7), *Petasites radiatus* (1), *Picris hieracioides* (10, 13), *Poa annua* (12), *Polemonium caeruleum* (4), *Polygonum aviculare* (5), *Populus tremula* (3, 4), *Potamogeton alpinus* (7, 10), *P. berchtoldii* (8), *Potentilla chrysantha* (13), *P. norvegica* (4), *Ranunculus acris* (7), *R. monophyllum* (4), *Ribes nigrum* (7, 14), *Salix alba* (13), *S. cinerea* (12), *S. pyrolifolia* (11), *Solanum kitagawae* (14), *Sparganium emersum* (1), *S. erectum* (1, 4), *Stachys palustris* (14), *Stellaria media* (1), *Thalictrum minus* (2, 4), *Verbascum thapsus* (4, 13), *Vicia megalotropis* (1), *V. sepium* (1). Синтаксоны: **P-M** — класс **Phragmito-Magnocaricetea**, **S.p.** — класс **Salicetea purpureae**, **B.t.** — класс **Bidentetea tripartiti**, **A.v.** — класс **Artemisietea vulgaris**, **M-A** — класс **Molinio-Arrhenatheretea**, **A** — порядок **Arrhenatheretalia**. **П** — постоянство.

Асс. **Rumici conferti-Epilobietum adenocaulon** ass. nov. hoc loco (табл. 2, оп. 1—14, номенклатурный тип — оп. 13).

Диагностические виды — *Epilobium adenocaulon*, *Rumex confertus*, *Plantago depressa*.

Травостой образуют виды класса **Molinio-Arrhenatheretea** и порядка **Molinietales**. В составе ассоциации 9 диагностических видов класса **Salicetea purpureae**, 5 — **Phragmito-Magnocaricetea** и заметное участие видов 4 «рудеральных» классов: **Bidentetea tripartiti**, **Chenopodietea**, **Artemisietea vulgaris**, **Plantaginea majoris** Tx. et Prsg. in Tx. 1950.

Число видов в сообществах от 40 до 66 (в среднем — 45). Общее проективное покрытие 15—90 %.

Сообщества ассоциации формируются в 1 типе местообитаний.

Встречаются рассматриваемые луговые сообщества в последражном ландшафте всего бассейна р. Суенга. Более распространены непосредственно в долинах рек Суенга и Кинтереп.

Сообщества асс. **Rumici conferti-Epilobietum adenocaulon** образуются в первичных местообитаниях в течение 2—4 лет после разработки долины драгой или, в среднем через 7 лет, сменяют розговые и хвощевые заросли. Мы предполагаем, что сохраняются описанные влажные луга в местообитаниях последражного ландшафта сравнительно недолго. С большой долей вероятности можно предположить, что на их месте позднее сформируются сообщества ивовых кустарников.

В структуре ассоциации выделено 2 субассоциации.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53							
<i>Diagnostические виды союза Festucion pratensis</i>																																																											
<i>Trifolium pratense M-A</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
<i>T. repens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					
<i>Poa pratensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
<i>Диagnostические виды порядка Molinietales</i>																																																											
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
<i>Poa palustris S.p.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					
<i>Ranunculus repens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					
<i>Sanguisorba officinalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>Galium uliginosum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>Veronica longifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>Alopecurus pratensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>Диagnostические виды порядка Galietales</i>																																																											
<i>Potentilla argentea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
<i>Plantago urvillei</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
<i>Myosotis imitata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
<i>Trommsdorffia maculata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
<i>Диagnostические виды порядка Carici macroiri-Crepidetalia sibiricae</i>																																																											
<i>Angelica sylvestris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Bupleurum longifolium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Carex macroira</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>C. muricata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Chamerion angustifolium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Geranium sylvaticum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euphorbia lutescens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fragaria vesca</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Heracleum dissectum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hieracium umbellatum B-B</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polygonium saeruleum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Диagnostические виды класса Molinio-Arrhenatheretea и порядка Arrhenatheretalia</i>																																																											
<i>Achillea millefolium A.v.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Agrostis gigantea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bromopsis inermis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Elytrigia repens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Geranium pratense</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Leucanthemum vulgare</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plantago media</i>	+																																																										

Примечание.

Единично отмечены: *Agrostis stolonifera* (5), *Achillea imbricaria* (47), *Aconitum vulubile* (19), *Anagalidium dichotomum* (28), *Androsace filiformis* (2, 6), *A. lactiflora* (15), *Anemone altaica* (15, 17), *A. caerulea* (15), *Anthemis subinctoria* (26), *Anthemis subinctoria* (42), *Anthriscus sylvestris* (6, 43), *Arabis sagittata* (28, 41), *Aster sibiricus* (45), *Astragalus danicus* (1), *Atriplex sagittata* (3), *Barbarea stricta* (5, 8), *Berteroa incana* (18), *Bidens cernua* (5), *Calamagrostis arundinacea* (11), *C. obtusa* (47), *Caltha palustris* (19), *Campanula altaica* (18), *Cannabis sativa* (4), *Cardamine imbricaria* (6), *Carex cespitosa* (10), *C. macrochaeta* (15, 27), *C. obtusata* (11), *C. rhynchophylla* (11), *C. riparia* (10, 13), *Carlina biebersteinii* (31), *Centaurea jacea* (19), *Chelidonium majus* (3), *Chenopodium glaucum* (1, 3), *C. hybridum* (4, 5), *Cirsium heterophyllum* (19, 22), *Crataegus sanguinea* (41, 46), *Deschampsia cespitosa* (13, 15), *Echinochloa crusgalli* (5), *Eleocharis palustris* (11), *Epipactis helleborine* (40), *E. palustris* (1), *Equisetum fluviatile* (2), *E. palustre* (13, 43), *E. pratense* (10), *E. sylvaticum* (43), *Euphorbia lutescens* (13, 15), *Euphrasia officinalis* (15), *E. stricta* (39, 45), *Fallopia convolvulus* (5), *Festuca rubra* (31), *Filipendula vulgaris* (12, 13), *Galium boreale* (14), *G. verum* (22, 30), *Geranium sibiricum* (44), *Geum rivale* (10, 19), *Glyceria triflora* (5), *Gnaphalium sylvaticum* (6), *G. uliginosum* (5), *Humulus lupulus* (27, 28), *Inula aspera* (26), *Juncus compressus* (5, 25), *Lappula squarrosa* (16), *L. consanguinea* (1, 45), *Lathyrus gmelinii* (12), *L. pisiformis* (41), *Linaria vulgaris* (1), *Lithospermum officinale* (28), *Lonicera tatarica* (44), *L. xylosteum* (40, 41), *Luzula pallidissima* (26, 39), *Lychnis chalcidonica* (47), *Matteuccia struthiopteris* (15, 47), *Medicago falcata* (3), *Myosotis arvensis* (1), *M. nemorosa* (19), *Oberna behen* (4), *Paris quadrifolia* (15), *Persicaria scabra* (6), *Pimpinella saxifraga* (1, 35), *Pinus sibirica* (16), *Populus alba* (15), *P. laurifolia* (45), *Potentilla approximata* (16), *P. fragarioides* (30), *P. norvegica* (14), *Ranunculus propinquus* (11), *R. submarginatus* (31), *Rosa majalis* (30, 40), *Rumex acetosella* (28), *Sagina procumbens* (7), *Salix alba* (43), *S. cinerea* (15, 42), *S. pyralifolia* (15, 19), *Scabiosa ochroleuca* (46), *Scirpus sylvaticus* (6, 19), *S. lacustris* (6), *Sedum aizoon* (34, 35), *Senecio erucifolius* (27, 40), *Seseli libanotis* (26), *Spergula sativa* (4), *Thlaspi arvense* (4), *Tragopogon sibiricus* (12, 16), *Trifolium lupinaster* (24, 47), *Trollium asiaticum* (14), *Typha latifolia* (5), *Veronica anagallis-aquatica* (5), *Viburnum opulus* (41), *Vicia lilacina* (42), *Viola rupestris* (47), *Viola unijuga* (46). Синонимы: **A.v.** — класс **Artemisietea vulgaris, M-A** — класс **Molinio-Arrhenatheretea, A** — порядок **Arrhenatheretalia, F.s.** — **Festucion pratensis, S.p.** — класс **Salicetea purpureae, G** — порядок **Galietaia, B-B** — класс **Brachypodio pinnati-Betuletea pendula, П** — ПОСТОЯНСТВО.

Субасс. **Rumici conferti-Epilobietum adenocaulon scutellarietosum galericulatae** subass. nov. hoc loco (табл. 2, оп. 1—7, номенклатурный тип — оп. 7).

Диагностические виды — *Scutellaria galericulata*, *Rorippa palustris*, *Caltha palustris*. Диагностические виды субассоциации не способны переносить постоянное затопление.

Число видов в сообществах варьирует от 40 до 66 (в среднем — 44). Общее проективное покрытие 15—50%.

Сообщества формируются в первом типе местообитаний на участках с периодическим затоплением (во время весеннего половодья или обильных дождей). В большинстве своем — это водоемы, не связанные с основным руслом реки.

Чаще всего сообщества субассоциации сменяют рогозовые заросли асс. **Typhetum latifoliae**.

Субасс. **Rumici conferti-Epilobietum adenocaulon typicum** subass. nov. hoc loco (табл. 2, оп. 8—14, номенклатурный тип — оп. 13).

Диагностические виды субассоциации = Диагностические виды ассоциации. Номенклатурный тип субассоциации = Номенклатурный тип ассоциации.

Число видов в сообществах варьирует от 39 до 54 (в среднем — 33). Общее проективное покрытие 50—90%.

Сообщества формируются в местообитаниях первого типа на участках с более или менее постоянным затоплением.

Образуются рассматриваемые сообщества в течении примерно 3 лет после окончания золотодобычи или позднее на месте сообществ асс. *Equisetum fluviatile*.

Асс. **Tussilago farfarae-Phleetum pratensis** ass. nov. hoc loco (табл. 3, оп. 1—47, номенклатурный тип — оп. 13).

Диагностические виды — *Picris hieracioides*, *Tussilago farfara*, *Tanacetum vulgare*, *Salix caprea*, *S. viminalis*, *Artemisia vulgaris*, *Urtica dioica*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*.

В основном травостой образуют виды класса **Molinio-Arrhenatheretea** и порядка **Arrhenatheretalia** (в том числе 17 диагностических видов).

Обращает на себя внимание участие диагностических видов «рудеральных» классов: **Chenopodietea** — 4 вида, **Artemisietea vulgaris** (3), **Plantaginetea majoris** (2).

Диагностические виды порядка **Molinietalia** (8 видов) показывают то, что рассматриваемые луговые сообщества формируются в пойменных условиях. Виды порядка **Carici macrouri-Crepidetalia sibiricae** Ermakov et al. 1999 (Ermakov et al., 1999) и союза **Crepidion sibiricae** Mirkin in Mirkin et al, 1988 (10 видов) возможно диагностируют следующую сукцессионную стадию развития сообществ. Интересным является присутствие видов порядка **Galietaia veri** Mirkin et Naum. 1986 (*Plantago urvillei*, *Potentilla*

argentea, *Trommsdorffia maculata*, *Myosotis imitata*). Этот элемент флоры остепненных лугов говорит о том, что в результате разработки долин малых рек драгами формируются местообитания, не типичные для поймы.

Число видов — от 28 до 82 (в среднем — 55). Общее проективное покрытие травостоя варьирует от 20 до 85%.

Сообщества этой ассоциации формируются в местообитаниях второго типа, на спланированных отвалах драги и реже в местообитаниях третьего типа на неспланированных высоких отвалах.

Сообщества асс. *Tussilago farfarae-Phleetum pratensis* распространены по всему бассейну р. Суенга.

Мы выделяем 5 вариантов этой ассоциации.

Вар. *Arctium tomentosum* (табл. 3, оп. 1—9).

Диагностические виды — *Erysimum cheiranthoides*, *Chamomilla suaveolens*, *Arctium tomentosum*, *Matricaria perforata*. Если внимательно рассматривать блок диагностических видов, то видно, что *Erysimum cheiranthoides*, *Matricaria perforata*, *Chamomilla suaveolens* — это однолетние растения залежей и обочин дорог, *Arctium tomentosum* — двулетнее сорное растение. Это и постоянное присутствие таких видов, как *Chenopodium album*, *Chamerion angustifolium* и др., указывает на молодость сообществ вар. *Arctium tomentosum*, даже если не известны точные сроки окончания золотодобычи на этих участках речной долины. Из древесных пород в сообществах варианта постоянно присутствуют *Salix caprea*, *S. viminalis*, а в половине описаний отмечены — *Abies sibirica*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula*. Достаточность увлажнения демонстрируют — *Poa palustris*, *Rumex confertus*, *Angelica sylvestris*.

Число видов в сообществах от 37 до 75 (в среднем — 50). Общее проективное покрытие 20—30%.

Сообщества формируются во втором типе местообитаний на молодых спланированных отвалах.

Образуются сообщества на второй год после окончания разработок и сохраняются в этих условиях примерно 10 лет, сменяясь потом сообществами следующего варианта.

Вар. *Crepis tectorum* (табл. 3, оп. 10—18).

Диагностические виды — *Carduus crispus*, *Pilosella vailantii*, *Crepis tectorum*, *Senecio nemorensis*, *Turritis glabra*. Среди диагностических видов этого варианта *Carduus crispus* и *Crepis tectorum* также являются растениями посевов и мусорных мест, однако *Pilosella vailantii* и *Senecio nemorensis* указывают своим присутствием на более позднюю стадию сукцессии.

Число видов в сообществах варианта от 52 до 82 (в среднем — 69). Общее проективное покрытие 20—60%.

Формируются сообщества в местообитаниях второго типа, обычно на месте сообществ вар. *Arctium tomentosum*.

Вар. *Phalaroides arundinaceae* (табл. 3, оп. 19—26)

Диагностические виды — *Potentilla anserina*, *Phalaroides arundinacea*, *Glechoma hederacea*.

Сообщества варианта отличаются от двух предыдущих заметным участием влаголюбивых видов (*Angelica decurrens*, *A. sylvestris*, *Equisetum arvense*).

Число видов в сообществах колеблется от 33 до 66 (в среднем — 51). Общее проективное покрытие 50—85%.

Сообщества этого варианта образуются в более увлажненных местообитаниях второго типа (на спланированных отвалах, примыкающих к водоемам).

Формирование сообществ варианта *Phalaroides arundinaceae* только к 20 годам после окончания разработки связано с тем, что в результате выравнивания до максимально возможного низкого уровня в процессе планировки происходит уплотнение субстрата тяжелой техникой, а близость водоемов создает некоторое подтопление, что затрудняет приживание растений и тормозит процесс восстановления растительных сообществ.

При наличии выпаса луговые сообщества трех описанных вариантов асс. *Tussilago farfarae-Phleetum pratensis* сохраняются на спланированных отвалах длительное время, при его отсутствии они сменяются ивовыми кустарниками.

Вар. *Verbascum thapsus* (табл. 3, оп. 27—36).

Диагностические виды — *Erysimum hieracifolium*, *Elymus sibiricus*, *Verbascum thapsus*. Эти виды обычные для обочин дорог и поэтому диагностирующие неблагоприятность условий местообитания. *Erysimum hieracifolium* одно—двулетник широкой экологии, 2 других вида — мезоксерофиты. Каменность субстрата диагностирует *Verbascum thapsus*.

Число видов в сообществах варианта от 28 до 65 (в среднем — 41). Общее проективное покрытие 20—40%.

Сообщества этого варианта формируются в местообитаниях третьего типа (неспланированные отвалы драги).

Из-за жестких условий местообитаний сообщества варианта формируются только через 18—20 лет после окончания золотодобычи.

Вар. *Pinus sylvestris* (табл. 3, оп. 37—47).

Диагностические виды — *Solidago dahurica*, *Inula salicina*, *Pinus sylvestris*, *Rhinanthus vernalis*.

Видовой состав этих сообществ показывает, что мы несомненно имеем дело с вариантом луговой ассоциации. Большой блок видов класса *Molinio-Arrhenatheretea* является подтверждением этому.

Особенностью является постоянное присутствие таких видов, как *Pinus sylvestris* (диагностический вид), *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula*, *Salix caprea*. Выражен и древесный ярус в этих сообществах. Его высота от 2 до 6 м, сомкнутость крон от 0,1 до 0,6. Общее проективное покрытие травостоя 20—60%. Число видов в сообществах от 49 до 76 (в среднем — 60).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29		
<i>Cirsium vulgare</i>								+							+															
Диагностические виды класса <i>Plantaginetea majoris</i>																														
<i>Trifolium repens</i>	+	+	+	+	.	+	+	.	+	+	III	I	
<i>Potentilla anserina</i>	.	.	+	+	.	+	+	I	II	
Прочие виды																														
<i>Aegopodium podagraria</i>	.	.	+	+	.	.	.	+	+	+	II	II	
<i>Agrimonia pilosa</i>	.	.	+	+	.	.	.	+	+	I	II	
<i>Angelica decurrens</i>	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	III		
<i>A. sylvestris</i>	+	.	+	+	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	IV		
<i>Anthriscus sylvestris</i>	+	+	I	II	
<i>Betula pendula</i>	+	.	+	+	+	.	+	+	I	III	
<i>B. pubescens</i>	+	.	+	+	.	.	+	+	I	III	
<i>Bidens tripartita</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	+	.	+	+	II		
<i>Cacalia hastata</i>	+	I	III	
<i>Calamagrostis epigeios</i>	+	.	+	+	+	+	+	.	1	+	+	.	1	.	I	IV		
<i>C. langsdofii</i>	.	.	+	+	.	.	.	+	+	1	+	.	II	III		
<i>Caltha palustris</i>	+	+	.	.	.	+	+	.	+	+	+	.	+	+	IV			
<i>Carex rhynchophylla</i>	+	+	.	+	+	.	2	.	+	+	+	III			
<i>Carum carvi</i>	+	.	+	I		
<i>Chamerion angustifolia</i>	+	.	.	+	.	+	+	II	II		
<i>Cirsium heterophyllum</i>	+			
<i>Crepis sibirica</i>	I	II	
<i>Cuscuta europaea</i>			
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	+	+	+	II		
<i>Delphinium elatum</i>	I	I	
<i>Elymus caninus</i>	+	I	III	
<i>E. mutabilis</i>	.	.	.	+	IV		
<i>E. sibiricus</i>	+	I	I	
<i>Epilobium palustre</i>	+	+	I		
<i>Equisetum arvense</i>	1	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	IV		
<i>E. hyemale</i>	+	1	+	+	+	.	+	III	II	
<i>Erysimum hieracifolium</i>	.	.	.	+	.	.	+	I		
<i>Festuca gigantea</i>	.	.	.	+	+	II	II	
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	1	2	+	.	.	.	IV	V			
<i>Galium boreale</i>	.	.	+	+	II	IV	
<i>G. mollugo</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	I	IV	
<i>G. uliginosum</i>	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	III		
<i>Geum rivale</i>	+	.	+	II	I	
<i>Glechoma hederacea</i>	.	.	+	II	V	
<i>Heracleum dissectum</i>	+	I	III	
<i>Hypericum hirsutum</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	+	I	I	
<i>Impatiens noli-tangere</i>	.	.	+	I	II	
<i>Inula salicina</i>	III	
<i>Melilotoides platycarpus</i>	+	.	+	+	III	III	
<i>Myosotis scorpioides</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	+	.	+	+	II	III		
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	.	.	.	+		
<i>Origanum vulgare</i>		
<i>Padus avium</i>	+	I	III	
<i>Pedicularis incarnata</i>	+	+	+	II	I	
<i>Petasites radiatus</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	I	I	
<i>Phlomis tuberosa</i>	I	
<i>Picris hieracioides</i>	.	.	.	+	I	IV	
<i>Plantago depressa</i>	I	I	
<i>P. urvillei</i>	I	
<i>Poa nemoralis</i>	I		
<i>P. pratensis</i>	.	.	+	+	+	II	III	
<i>Populus tremula</i>		
<i>Ranunculus repens</i>	+	+	1	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	III		
<i>Ribes atropurpureum</i>	II	
<i>R. nigrum</i>	+	.	+	+	II	II	
<i>Rorippa palustris</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	I		
<i>Rumex confertus</i>	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	II		
<i>Salix caprea</i>	+	III	III
<i>S. cinerea</i>	1	+	I	I	
<i>Sanguisorba officinalis</i>	.	.	+	+	+	+	I	IV	
<i>Scirpus sylvaticus</i>	1	2	+	+	+	+	+	+	+	1	3	+	1	+	+	V			
<i>Scrophularia nodosa</i>	+	.	+	II	III	

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
<i>Scutellaria galericul</i>	+	+	+	+	.	.	+	+	.	+	.	+	+	.	.	+	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.	III	III	
<i>Sorbus sibirica</i>	+	+	.	.	.	+	+	I	I
<i>Stellaria bungeana</i>	+	.	+	.	+	.	.	+	.	.	+	II	II
<i>S. graminea</i>	+	.	.	+	+	+	III	V	
<i>Tanacetum vulgare</i>	+	+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	V	
<i>Thalictrum simplex</i>	.	.	+	+	+	+	.	+	+	.	+	.	.	III	III	
<i>Trifolium hybridum</i>	.	.	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	.	.	+	+	+	.	+	.	+	+	III	III	
<i>Trollius asiaticus</i>	+	+	+	IV	V	
<i>Tussilago farfara</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	V		
<i>Typha latifolia</i>	+	+	.	+	.	+	II	I	
<i>Veronica beccabunga</i>	.	.	+	.	+	I	I	
<i>V. longifolia</i>	+	+	+	+	.	+	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	V		
<i>Vicia megalotropis</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+	I	I	
<i>V. sepium</i>	.	.	+	+	+	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	I	I	
<i>V. sylvatica</i>	.	.	.	+	+	+	I	I	

Примечание. Единично отмечены: *Aconitum volubile* (13, 14), *Achyrophorus maculatus* (17), *Aconitum septentriona* (16), *Adenophora lilifolia* (16), *Arabis pendula* (3), *Artemisia sieversiana* (7), *Avena fatua* (19, 21), *Bistorta major* (1), *Bupleurum longifolium* (13, 16, 18), *Calamagrostis phragmitoides* (14), *Callitriche verna* (6), *Capsella bursa-pastoris* (7), *Caragana arborescens* (6, 16), *Carduus crispus* (4), *Carex appropinquata* (4), *C. cespitosa* (1, 4), *C. elongata* (6, 8), *C. macroura* (16), *C. vesicaria* (11), *Cerastium holosteoide* (27), *Chenopodium album* (7, 15), *C. glaucum* (7), *Cirsium vulgare* (22), *Conioselinum tataricum* (26), *Crataegus sanguinea* (16), *Dactylorhiza baltica* (3, 12), *Descurainia sophia* (6), *Eleocharis austriaca* (10), *Epilobium hirsutum* (4), *Equisetum palustre* (1, 9, 26), *E. pratense* (8, 9, 27), *E. sylvaticum* (9, 25), *Euphorbia lutescens* (4, 13), *Euphrasia pectinata* (17), *Festuca rubra* (20), *Fragaria vesca* (16, 27), *Galeopsis bifida* (24), *Galium verum* (26), *Geranium sibiricum* (22), *Geum aleppicum* (10, 22, 26), *Glyceria triflora* (6), *Juncus compressus* (2), *J. filiformis* (2), *Lamium album* (10, 13), *Lathyrus gmelinii* (16), *Lemna minor* (6), *Lithospermum officina* (23), *Lonicera xylosteum* (13), *Lycopus exaltatus* (23, 24), *Matricaria perforata* (7), *Gnafalium sylvaticum* (6), *Persicaria scabra* (7), *Phragmites australis* (6), *Pimpinella saxifraga* (6), *Pinus sylvestris* (6, 17, 27), *Pleurospermum uralens* (14, 16, 23), *Poa angustifolia* (13), *Polemonium caeruleum* (3, 16), *Polygonum aviculare* (7), *Populus alba* (19), *P. nigra* (17, 19), *Potentilla chrysantha* (17), *Pyrola minor* (27), *P. rotundifolia* (6), *Ranunculus monophyllus* (13, 14), *Ranunculus submargina* (14), *Rhinanthus vernalis* (17), *Rosa majalis* (25), *Rubus idaeus* (4, 27), *Rumex pseudonatronatus* (22), *Salix pentandra* (6), *S. pyrolifolia* (5, 16), *Senecio erucifolius* (9, 20, 26), *Scirpus lacustris* (2), *Sisymbrium officinale* (7), *Solidago virgaurea* (17, 19), *Sparganium emersum* (5), *Stellaria media* (7), *Thalictrum minus* (16), *Trisetum sibiricum* (16), *Typha angustifolia* (4), *Veronica anagallis-aquatica* (5, 7, 24), *V. chamaedrys* (3, 20, 22), *V. serpyllifolia* (8), *Vicia tenuifolia* (21), *Viola hirta* (16), *V. montana* (27). Синтаксоны: **S.p.** — класс **Salicetea purpureae**, **A.v.** — класс **Artemisietea vulgaris**, **П** — постоянство.

Формируются сообщества на неспланированных отвалах драги варианта в местообитаниях третьего типа.

Наиболее часто сообщества этого варианта встречаются в долине р. Большие Тайлы.

Физиономические характеристики и присутствие видов лесных классов (**Salicetea purpureae**, **Brachypodio pinnati-Betuletea pendula** Ermakov, Korolyuk et Latchunsky, 1991) позволяет предположить дальнейшую смену этих сообществ ивовыми кустарниками или березняками.

Асс. **Carici atherodes-Salicetum dasyclados** ass. nov. hoc loco (табл. 4, оп. 1—15, номенклатурный тип — оп. 2)

Диагностические виды — *Carex acuta*, *C. atherodes*, *Epilobium adenocaulon*, *Salix dasyclados*.

Ассоциация несомненно относится к классу **Salicetea purpureae** как по внешнему облику, так и по экологии и диагностическим видам (9 диагностических видов класса и порядка **Salicetalia purpureae**, 2 союза **Salicion triandrae**). Диагностические виды *Carex atherodes*, *C. acuta* — виды заболоченных берегов водоемов. Помимо этих осок с V классом постоянства встречаются *Equisetum arvense*, *Eq. fluviatile*, *Scirpus sylvaticus*, обычны *Carex rhyncophisa*, *Equisetum hyemale*, *Caltha palustris* и другие влаголюбивые

виды. В сообществах выражен блок луговых видов (12 диагностических видов класса **Molinio-Arrhenatheretea**).

В древесном ярусе содоминируют *Salix dasyclados*, *S. triandra*, *S. viminalis*. Высота яруса от 3 до 10 м. Сомкнутость крон от 0,3 до 0,9. Проективное покрытие травостоя колеблется от 15 до 75 %. Число видов от 34 до 74 (в среднем — 52).

Сообщества ассоциации формируются в переувлажненных местообитаниях первого типа.

Ивовые сообщества рассматриваемой ассоциации распространены повсеместно на изучаемой территории и являются наиболее заметным элементом последражных ландшафтов Салаирского края.

Мы предполагаем, что ивняки образуются на месте сообществ асс. **Rumici conferti-Epilobietum adenocaulon** к 10—20 годам после окончания разработки.

Асс. **Bromopsio inermis-Salicetum viminalis** ass. nov. hoc loco (табл. 4, оп. 16—27, номенклатурный тип — оп. 18).

Диагностические виды — *Bromopsis inermis*, *Lactuca sibirica*, *Senecio nemorensis*, *Geranium sylvaticum*.

Диагностические виды этой ассоциации — многолетние растения закустаренных лугов и смешанных лесов. Ассоциация также принадлежит союзу

Salicion triandrae (2 диагностических вида) порядка *Salicetalia purpureae*, класса *Salicetea purpureae* (10 диагностических видов).

Собственно луговых видов в сообществах по-прежнему много — 13. Видов «рудеральных» классов — 5. В древесном ярусе при высоте от 6 до 15 м доминирует *Salix viminalis*. Сомкнутость крон при этом 0,4—0,7. Проективное покрытие травостоя 25—80%. Число видов в сообществах от 51 до 88 (в среднем — 65).

Сообщества формируются на спланированных отвалах в местообитаниях второго типа.

Предположительно описанные ивняки образуются на месте сообществ ассоциации *Tussilago farfarae-Phleetum pratensis* примерно через 25 лет. В связи с присутствием четырех диагностических видов класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendula* (4 вида) можно предполагать следующую сукцессионную стадию сообществ этого лесного класса.

Заключение

В результате исследования растительности последражных ландшафтов Салаирского кряжа описано 6 ассоциаций, 4 из которых — впервые, 2 новых субассоциации и 5 вариантов, относящихся к 4 союзам из 4 порядков и 3 классов (*Phragmito-Magnocaricetea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Salicetea purpureae*).

Предложенная в данной работе синтаксономическая характеристика растительности с учетом ранее выполненных анализа флоры и типологии местообитаний последражных ландшафтов Салаира (Буторина, 2000; Ветлужских, 2003), конкретных маркшейдорских данных о точных сроках окончания золотодобычи позволит в дальнейшем оценить направленность и скорость сукцессионного процесса и разработать рекомендации по рекультивации территорий, нарушенных в процессе добычи россыпного золота.

Библиографический список

Агроклиматические ресурсы. Новосибирской области. Л.: Гидрометеоздат, 1971. 155 с.

Белоусов Д. М. Пути развития золотодобычи Салаирского кряжа // Вестн. Зап.-Сиб. геол. треста. 1936. № 5. С. 17—22.

Бородин Е. В., Ворончихина Е. А., Запоров А. Ю. Естественное лесовозобновление на отвалах разработки россыпей в Иркутской области // Рукопись деп. в ВИНТИ 19.08.91, № 3489. В 91. 1991.

Буторина Н. В. Анализ флоры техногенных ландшафтов малых рек Салаирского кряжа // Флора и растительность Алтая. Барнаул, 2000. Т. 5, вып. 1. С. 5—19.

Ветлужских Н. В. Флора и растительность последражных ландшафтов Салаирского кряжа / Автореф. дис... канд. биол. наук. Новосибирск, 2003. 15 с.

Гончаров Ю. Т. Региональные особенности разработки россыпей и рекультивации нарушенных земель в условиях Южной Якутии // Проблемы техногенеза и рекультивации при разработке многолетнемерзлых россыпей. Магадан, 1987. С. 31—38.

Горчаковский П. Л., Мамаев С. А., Николаевский В. С. Закрепление растительностью отвалов золотодобывающей промышленности // Растительность и промышленные загрязнения. Свердловск, 1966. С. 111—123.

Дегтева С. В., Рубцов М. Д., Симоков Г. А. Восстановление растительности на отвалах россыпных месторождений Приполярного Урала // Экология. Л., 1991. № 2. С. 36—44.

Зверев А. А. Компьютерные информационные системы во флористических исследованиях: Тез. докл. региональной конф. «Состояние и перспективы развития Гербариев Сибири». Томск, 1997. С. 23—25.

Куминова А. В. Формирование растительного покрова на отвалах драги // Изв. СО АН СССР. Новосибирск, 1964. Сер. биол.-мед. наук. № 12, вып. 3. С. 91—95.

Кураков Л. И. Современные ландшафты и хозяйственная деятельность. М.: Просвещение, 1983. 159 с.

Ламин В. А. Золотой след Сибири. Екатеринбург, 1997. 143 с.

Лащинский Н. Н., Лащинская Н. В. Флора Салаирского кряжа. Высшие сосудистые растения. Новосибирск, 1993. 59 с.

Лащинский Н. Н., Лащинская Н. В. Флора Салаирского кряжа. Дополнения и изменения во флоре высших сосудистых растений. Новосибирск, 1997. С. 21—28.

Леонова Т. Г. Порядок рогозовые (*Typhales*) // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6 С. 462—464.

Миронова С. И. Флора и растительность техногенных ландшафтов Северо-Востока Якутии // Флора антропогенных местообитаний Севера. М.: ИГ РАН, 1996. С. 123—133.

Миронова С. И. Развитие техногенных сукцессионных систем растительности в условиях криолитозоны (на примере Западной и Южной Якутии): Автореф. дис... д-ра. биол. наук. Новосибирск, 1999. 24 с.

Миронова С. И. Техногенные сукцессионные системы растительности Якутии (на примере Западной и Южной Якутии). Новосибирск, 2000. 150 с.

Накаряков А. В. Площади отработанных россыпных месторождений как специфический объект рекультивации // Восстановление техногенных ландшафтов Сибири. Новосибирск, 1977. С. 27—42.

Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 209—300.

Прокопьев М. Н., Горшунова Л. Г., Радин Г. С. Некоторые особенности естественного возобновления леса на дражных отвалах по долинам рек Урала // Проблемы рекультивации земель в СССР. Новосибирск, 1974. С. 226—232.

Рихтер Г. Д. Рельеф и геологическое строение // Западная Сибирь. М., 1963. С. 22—69.

Усов М. А. Общий очерк геологической истории и полезных ископаемых Салаирского кряжа. Томск, 1936. С. 8—13.

Флора Сибири. Новосибирск. 1987-1997. Т. 1—12.

Чемезов В. В. Рациональная эксплуатация россыпных месторождений. М., 1980. 223 с.

Ermaikov N. B., Maltseva T. V., Makunina N. I. Classification of meadows of the Souyh Siberian Uplands and mountains // *Folia Geobotanica*. 1999. № 34. P. 221—243.

Weber H. E., Moravec J., Theurillat J. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // *J. Veg. Sci.* 2000. Vol. 11. P. 739—768.

Westhoff V., Maarel E. Van der. The Braun-Blanquet approach // *Handbook of vegetation sciences*. 1973. Vol. 5. P. 617—726.

Summary

This article is devoted to synfloristic classification of dredged landscapes in Salair Ridge.

Six associations including 4 new ones, 4 orders and 3 classes (Phragmito-Magnocaricetea, Molinio-Arrhenatheretea, Salicetea purpureae) were described.

УДК 632.04.01 / .08:582.971.1

А. В. Егорова
A. V. EgorovaЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: esasha@gorodok.net

статья поступила 10.02.2006

Использование ГИС для анализа сохранности степных экосистем предгорий Алтая

Using GIS for ecosystem analysis of Altai foothills

Аннотация. Создана геоинформационная система (ГИС) для степных экосистем предгорий Алтая, которая включает в себя космические снимки Landsat ETM+, сельскохозяйственные карты и созданные на их основе 9 векторных слоев хозяйственного использования территории. Проведен поиск сохранившихся степных массивов. Выявлено 15 наиболее крупных степных массивов.

Ключевые слова: Геоинформационные системы, степи, предгорья Алтая, сельскохозяйственные карты, космические снимки.

Key words: Geoinformation systems, steppe, Altai foothills, landuse maps, remote sensing.

Введение

Степи умеренных широт признаны всемирной комиссией МСОП по охраняемым территориям одним из наиболее пострадавших от человека и наименее защищенным биомом (Henwood, 1998). На территории России естественные экосистемы степной зоны оказались практически полностью уничтожены вследствие распашки земель. Сохранившиеся степи в значительной мере эксплуатируются человеком — как пастбища, реже как сенокосные угодья. Кроме прямого использования для выпаса и сенокосения, они подвергаются многим другим воздействиям: поджогам и палам, загрязнению ядохимикатами и удобрениями, уничтожению в результате добычи полезных ископаемых, рекреации и сбора полезных растений. Это приводит к тому, что сохранившиеся степи в значительной мере нарушены или находятся под угрозой. Несмотря на это, охрана степей в нашей стране развита очень слабо. В природных заповедниках на долю травяных экосистем приходится около 1% площади, доля федеральных особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в степных регионах вдвое меньше, чем в среднем по стране. Степи редко выступают как объект охраны (Смелянский и др., 2005), а региональные ООПТ в основном ориентированы на другие экосистемы: леса, горы, водные объекты или охрану животных.

В качестве ключевых степных территорий в России обычно рассматривают следующие регионы: степной Южный Урал (Оренбургская область, включая юг Башкирии и Челябинское Зауралье, Саратовское Заволжье с прилегающими частями Самарской и Волгоградской областей) и Предкавказский

регион (Калмыкия и прилегающая часть Ростовской области). В восточносибирско-центральноазиатском секторе степной области в качестве ключевых регионов следует рассматривать горные степные котловины Алтая, Хакасии и Тувы, степную Даурию и Бурятию, а также степные предгорья Алтая как один из важнейших регионов для сохранения степей в нашей стране (Смелянский и др., 2005). В этом районе (Корольюк и др., 2005) имеются крупные массивы разнообразных и хорошо сохранившихся степных экосистем: найдено 11 зональных вариантов степей от сухих настоящих до луговых. В рамках работ по изучению биоразнообразия предгорий Алтая отдельной задачей было построение и ведение геоинформационной системы, содержащей сведения о природных объектах и хозяйственной деятельности человека с последующим использованием данной информации для анализа состояния сохранившихся степных массивов. Структура ГИС для степных предгорий Алтая разрабатывалась для решения двух задач:

- объединение в одной базе данных информации по природным и хозяйственным компонентам;
- выделение степных массивов и оценка их природоохранной значимости.

Материалы и методы

Для построения ГИС использовались следующие программные продукты: ERDAS Imagine — для обработки изображений в растровом формате, ArcView GIS с модулями Spatial Analyst, Image Analysis — для создания и анализа цифровых векторных и растровых слоев и атрибутивных таблиц к ним, обработки космических сним-

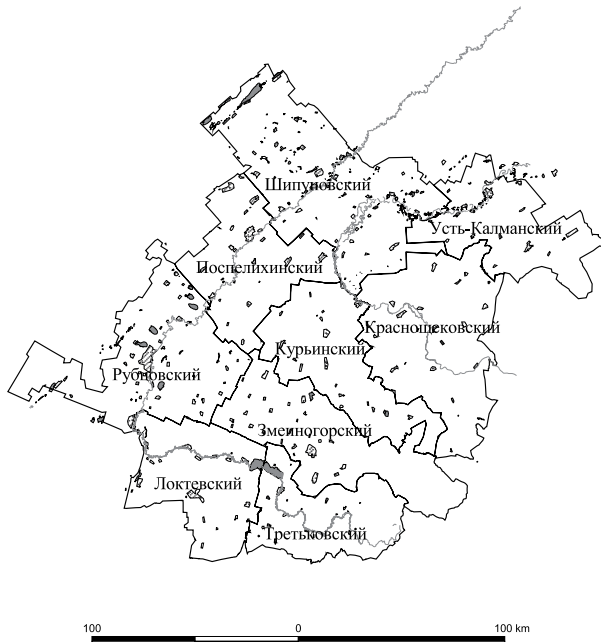


Рис. 2. Внешний вид ГИС «Предгорья Алтая»

2. Населенные пункты (полигональные объекты, 167 шт.):

- порядковый номер;
- название;
- район;
- значение (краевой, районный центр, центральная усадьба, просто поселок).

3. Хозяйства (полигональные объекты, 113 шт.):

- порядковый номер;
- название;
- район;
- форма собственности.

4. Хозяйственные объекты (точечные, 174 шт.):

- порядковый номер;
- тип (карьеры, отстойники, лагеря скота и т. д.).

5. Дорожная сеть (линейные объекты) содержит информацию о типе дорог (железные дороги, шоссе, автодороги с улучшенным покрытием, автодороги без покрытия, полевые дороги).

6. Землепользование (полигональные объекты, 6828 шт.):

- порядковый номер;
- тип угодья (застройка, пашня, сенокос, пастбище, лес и т. д.).

7. Речная сеть (линейные объекты):

- порядковый номер;
- название;
- тип (пересыхающие, постоянные).

8. Крупные водные объекты (полигональные):

- порядковый номер;
- тип (река, озеро, пруд);
- название.

9. Геоботанические описания (точечные объекты) — идентификационный номер описаний,



река

Землепользование



Рис. 3. Цифровой слой «Землепользование» (Локтевский район)

по которым ГИС обращается во внешнюю базу данных геоботанических описаний, созданных в IBIS (Зверев, 1998).

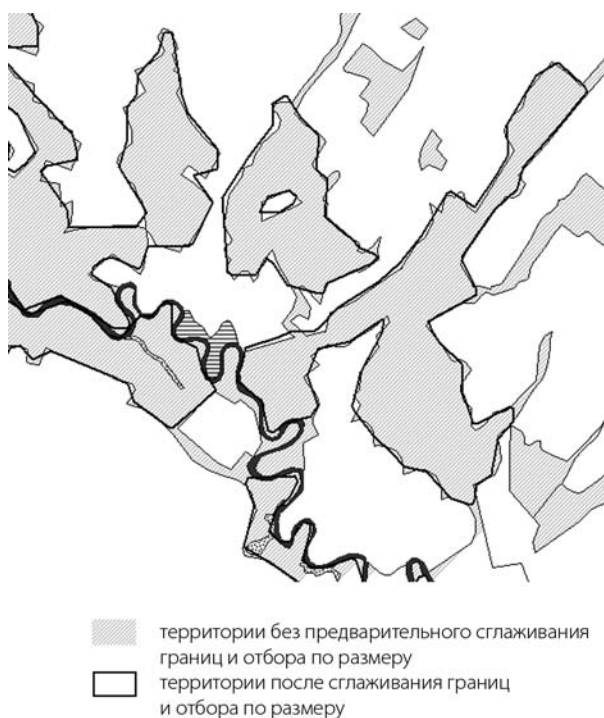
10. Находки и встречи с крупными хищными птицами (точечные объекты) — идентификационные номера, по которым ГИС обращается во внешнюю базу данных, созданную в Excel.

Данные по рельефу местности были взяты из ГИС для Алтае-Саянского экорегиона, созданного Госцентром «Природа» для WWF, они были использованы для построения растрового слоя высот над уровнем моря, размер ячейки 30 × 30 м, такой же как размер ячейки космических снимков.

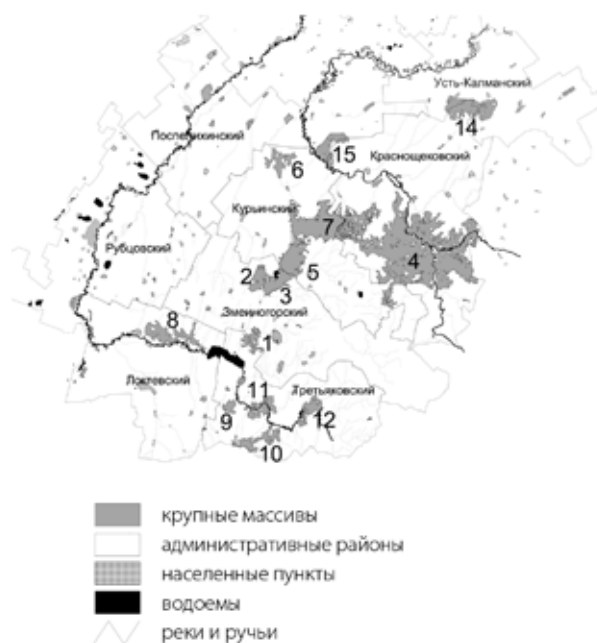
Данные по разным блокам ГИС пополнялись и уточнялись в процессе экспедиционных исследований. Разрабатываемая система является открытой, и в нее могут добавляться новые картографические материалы (растры и векторные слои), полевые данные, таблицы, фотографии, новые космические снимки и др. Она также может связываться с другими ГИС (рис. 2, 3).

Таблица 1. Крупнейшие степные массивы предгорий Алтая, Алтайский край

№	Название (дано по ближайшему населенному пункту или природному объекту)	Общая площадь, га (округленно)	Район
1	с. Лифляндка	3100	Змеиногорский
2	с. Утка — с. Саввушка	3700	Змеиногорский
3	оз. Горная Кольвань	5000	Змеиногорский
4	р. Маралиха — р. Чарыш	74000	Краснощековский — Курьинский
5	р. Усть-Таловка	8900	Курьинский
6	с. Новофирсово	4300	Курьинский
7	р. Локтевка — р. Чарыш	26000	Курьинский — Краснощековский
8	с. Устьянка	7400	Локтевский
9	сопка Мохнатая	1700	Третьяковский
10	с. Плоское	5300	Третьяковский
11	с. Екатерининское	4300	Третьяковский
12	с. Красное Раздолье	3900	Третьяковский
13	с. Огни — с. Михайловка	11000	Усть-Калманский — Краснощековский
15	с. Озерки	5700	Шипуновский — Краснощековский

**Рис. 4.** Результат сглаживания границ и отбора по размеру участков с предполагаемыми естественными экосистемами

С использованием ГИС была проведена предварительная работа по поиску и оценке сохранившихся степных массивов. Основой оценки стало хозяйственное использование территории. Каждому участку был присвоен ранг — степень предполагаемой близости к естественному степному сообществу. Пастбища имели самый высокий ранг (100), далее по убыванию: неудобья и кустарники, водные объекты (75), сенокосы, лес, улучшенные пастбища (30), улучшенные сенокосы (15), пашни (10), застройка (1). Мы предположили, что смежные территории также оказывают влияние на данный участ-

**Рис. 5.** Крупнейшие степные массивы предгорий Алтая в Алтайском крае

ток, например, на границе с пашнями естественные экосистемы более нарушены, чем в отдалении. Для учета этого соседства и сглаживания границ степных участков был применен «усредняющий фильтр» (ДеМерс, 1999). Он представляет собой плавающее окно размером 90×90 м, которое присваивает центральной ячейке ранг, равный среднеарифметическому рангу всех ячеек, попавших в данный момент в это окно, после этого оно сдвигается на 30 м и повторяет процедуру для следующей центральной ячейки. После этого мы выбрали только те территории, которые находились на высоте менее 500 м над уровнем моря. Из них были отобраны участки с рангами выше 75. Следующим шагом стало удаление узких участков, имеющих ширину меньше чем

50 м. На последнем этапе были отобраны участки площадью больше 20 га (рис. 4). Таких участков оказалось 147. Из их состава были выявлены наиболее крупные и целостные — всего 15 участков со средней площадью более 3000 га. (рис. 5, табл. 1).

С учетом полученных результатов в 2005 г. были проведены и планируются в дальнейшем экспедиционные выезды с целью обследования найденных самых крупных степных массивов, выявления наиболее ценных участков с точки зрения охраны флоры, растительности и животного мира сибирских степей.

Благодарности

Работа по изучению степных предгорий Алтая проводится при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 05-04-48212), Интеграционного проекта СО РАН «Алтайский эко-регион», совместно с МБОО «Сибирский экологический центр» при поддержке Тихоокеанского фонда охраны окружающей среды PERC и благотворительных фондов Weeden и Hewlett.

Библиографический список

ДеМерс М. Н. Географические информационные системы. М., 1999. 490 с.

Зверев А. А. Современное состояние развития информационной ботанической системы IBIS // Чтения памяти Ю. А. Львова. Томск, 1998. С. 44—45.

Королюк А. Ю., Егорова А. В., Смелянский И. Э., Филиппова Н. В. Структура растительного покрова мелкосопоников предгорий Алтая // Сиб. экол. журн. Новосибирск, 2005. № 6. С. 999—1011.

Лебедева О. А. Картографические проекции: Метод. пособие. Новосибирск, 2000. 32 с.

Лурье И. К., Косиков А. Г. Теория и практика цифровой обработки изображений // Дистанционное зондирование и геогр. информ. системы. М., 2003. 168 с.

Смелянский И. Э., Егорова А. В., Королюк А. Ю. Предгорья Рудного Алтая — ключевой степной регион международного значения // Степной бюл. Новосибирск, 2005. № 19. С. 4—12.

Henwood W. D. An overview of protected areas in the temperate grassland biome // PARKS. IUCN. 1994. Vol. 8. № 3. P. 3—8.

Summary

GIS «Steppe grasslands of Altai foothills» has been created for research of modern natural grasslands state. The Landsat 7ETM+ space images and landuse maps are the base of this GIS. 9 digital vector and raster layers was created: settlements, roads, farms, landuse and other. 15 largest steppe sites were founded by GIS analysis.

УДК 632.04.01/.08:582.971.1

Е. Г. Зибзеев
E. G. ZibzeevЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: zibzeev@mail.ru

статья поступила 15.06.2006

Новый синтаксон высокогорной растительности Западного Саяна

New Syntaxa of High Mountainous Vegetation of Western Sayan

Аннотация. В гумидных высокогорьях Западного Саяна описана новая субассоциация *Cirsio heterophylli-Stemmacantheum carthamoidis aconitoetosum sajanensis* Zibzeev subass. nov. hoc loco. Данные высокотравные сообщества распространены в нижней и средней части субальпийского пояса, где занимают достаточно увлажненные местообитания по берегам ручьев, временным водотокам. Основное ядро ценофлоры представлено видами субальпийского и горно-таежного высокотравья.

Ключевые слова: Западный Саян, субальпийский пояс, ассоциация, субассоциация.

Key words: Western Sayan, subalpine belt, association, subassociation.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Введение

В настоящее время вопросы оценки и сохранения биологического разнообразия являются приоритетным направлением современных исследований. До сих пор не закончен инвентаризационный период ценофлорного разнообразия. Особенно это касается растительного покрова высокогорий, где на небольшой территории, из-за контрастности и быстрой смены экологических условий сосредоточено огромное количество ценофлорных комплексов. Не менее важной причиной наименьшей изученности высокогорной растительности является недоступность для исследователей большей части территории, особенно центральных районов горной области. В целом, инвентаризация ценофлорного разнообразия дает возможность объективно оценить значимость Алтае-Саянской горной области для его сохранения и рационального природопользования, а также выявить основные пути и закономерности формирования растительного покрова высокогорий.

В ходе работы над проектом «Высокогорная растительность Азиатской России» в 2004—2005 гг. исследованы высокогорные районы северной части Западного Саяна: хр. Ойский и Ергаки. На территории данных хребтов нами описано новое сообщество с доминированием эндемика Западного Саяна — *Aconitum sajanense*.

Данные хребты представляют собой широтно-вытянутые поднятия высотой от 800 до 2236 м над ур. м. Сложены преимущественно легко эродирова-

емыми метаморфическими сланцами и гранитами палеозойского возраста. В их структуре преобладает гольцовый тип высокогорного ландшафта. Особенности географического положения в системе Западного Саяна обеспечивает их наибольшее увлажнение. По средним многолетним данным в районе исследования выпадает более 1188 мм осадков в год (Справочник..., 1969). Большая их часть (754 мм) приходится на май—сентябрь. Среднесуточная температура выше 10 °С устанавливается с 17 июня и продолжается примерно до 18 августа. Годовая сумма температур выше 10 °С составляет 734 °С, среднегодовая температура — 3,7 °С. Средняя температура июля составляет +12,3 °С, января — -15,7 °С.

Согласно схеме геоботанического районирования А. В. Куминовой (1971), район исследования относится к Ойско-Араданскому таежно-высокогорному округу Западного Саяна.

Материалы и методы

Исходным материалом для анализа послужили геоботанические описания, сделанные автором в высокогорьях Западного Саяна (хр. Ойский и Ергаки) в 2004—2005 гг. Классификацию описаний проводили по методике Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973) с использованием программного пакета TURBOVEG (Hennekens, 1995). Данные по проективному покрытию представлены в процентах, при этом покрытие, равное менее 1 %, показано «+».

Результаты и обсуждение

Aconitum sajanense — эндемик высокогорий гумидного сектора Западного Саяна, встречается на хребтах Куртушибинском, Араданском, Кулу-мыс, Ойском, Мирском, Борус и Ергак-Таргак-Тайга. В субальпийском поясе выступает в качестве доминанта и содоминанта высокотравных сообществ.

Фитоценозы с доминированием *Aconitum sajanense* развиваются в условиях достаточного, а в первый период вегетации избыточного увлажнения. В зимнее время, особенно в нижней части субальпийского пояса, формируется мощный снеговой покров (1,5—3 м), предохраняющий землю от промерзания. Как неоднократно отмечалось (Куминова, 1960; Седельников, 1988), субальпийский пояс является местом аккумуляции питательных веществ, сносимых с выше лежащих склонов. В данных условиях формируются лесо-луговые и субальпийские горно-луговые почвы (Смирнов, 1970). Из-за долгого стаивания снега и ранних заморозков растения, слагающие данные ценозы, имеют короткий период вегетации. Основу ценофлоры составляют бореально-монтанные и монтанные виды, что свидетельствует о тесной связи ценофлоры с доледниковой лесной растительностью. Это также подтверждается наличием группы неморальных реликтов (*Corydalis bracteata*, *Anemonoides altaica* и др.), образующих в ряде сообществ хорошо выраженную эфемероидную синузию, а также господствующим положением малакофильных травянистых многолетников (Нахуцришвили, 1974, 1981). Злаков в составе ценозов мало, вследствие чего задернованность отсутствует. Из-за быстрого перегнивания сочной фитомассы подстилка не образуется.

Все описанные нами сообщества с доминированием *Aconitum sajanense* отнесены к субассоциации *Cirsio heterophylli-Stemmacanthesum carthamoidis aconitoetosum sajanensis* (табл. 1), входящей в состав ассоциации *Cirsio heterophylli-Stemmacanthesum carthamoidis*.

Номенклатурный тип описания — 10 (табл. 1).

Диагностические виды субассоциации: *Aconitum sajanense*, *Caltha palustris*, *Pedicularis compacta*.

Сообщества субассоциации *Cirsio heterophylli-Stemmacanthesum carthamoidis aconitoetosum sajan-*

ensis являются представителем коренной растительности субальпийского пояса гумидных высокогорий Западного Саяна. Широко представлены в высотном диапазоне 1300—1550 м над ур. м. По террасам горных рек проникают ниже верхней границы леса (до 1210 м над ур. м.). Как правило, формируются по берегам ручьев, временным водотокам, пологим выровненным склонам северной и южной экспозиции, иногда по небольшим седловинам поднимаются до верхней границы субальпийского пояса. Кроме доминирующего вида, индикатором повышенного увлажнения является *Pedicularis compacta* и *Caltha palustris*, практически во всех описанных сообществах высока активность *Veratrum lobelianum*. Общее проективное покрытие сообществ 95—100%, из них на доминирующий вид приходится от 50 до 70%. Средняя видовая насыщенность — 28 видов на 100 м². Вертикальная структура двухъярусная. Первый ярус (150—200 см) образован видами субальпийского (*Aconitum sajanense*, *Stemmacantha carthamoides* и др.) и лесного высокотравья (*Bupleurum aureum*, *Heracleum dissectum*, *Saussurea latifolia* и др.). В формировании второго яруса (70—100 см) принимают участие *Geranium albiflorum*, *Bistorta major*, *Euphorbia pilosa*, *Trollius asiaticus* и др. В ряде сообществ увеличивается ценотическая роль *Aquilegia glandulosa*, ее проективное покрытие варьирует от 1 до 15%. В целом, основное ядро ценофлоры образовано: *Aconitum sajanense*, *Veratrum lobelianum*, *Ranunculus grandifolius*, *Bupleurum aureum*, *Geranium albiflorum*, *Poa sibirica*, *Aquilegia glandulosa*, *Caltha palustris*. Мохово-лишайниковый покров не выражен.

Исходя из анализа экологической приуроченности (характер увлажнения) и флористического состава, сообщества субассоциации *Cirsio heterophylli-Stemmacanthesum carthamoidis aconitoetosum sajanensis* занимают промежуточное положение в ряду сообществ субассоциаций *Cirsio-heterophylli-Stemmacanthesum carthamoidis stemmacanthesum carthamoidis* (Ermakov et al., 2000) и *Cirsio heterophylli-Stemmacanthesum carthamoidis myosotidetosum palustris* (Ermakov et al., 2000). Сообщества субассоциации *C.h.-S.c. stemmacanthesum carthamoidis* приурочены к более дренированным участкам склонов, как правило, избыточного увлажнения

Продромус

Class *Mulgedio-Aconitetea* Hadac et Klika in Klaika et Hadac 1944

Ord. *Trollio-Crepidetalia sibiricae* Guinochet ex Chytry et al. 1993

All. *Aconito pascoi-Geranion albiflori* Zhitlukhina et Onishchenko 1988

Suball. *Stemmacanthenion carthamoidis* Ermakov et al. 2000

Ass. *Cirsio heterophylli-Stemmacanthesum carthamoidis* Zhitlukhina et Onishchenko 1988

Subass. *C.h.-R.c. carthamoidis aconitoetosum sajanensis* nov. hoc loco

Таблица 1. Субассоциация *C.h.-S.c. Aconitoetosum sajanensis* nov. hoc loco

Высота над ур. м., м	1430	1435	1300	1325	1402	1370	1380	1400	1395	1500	1490	1520	Постоянство
Экспозиция склона	С	С	С	СЗ	СЗ	СЗ	Ю	Ю	Ю	С	СЗ	СЗ	
Крутизна склона	4	7	5	10	4	4	5	5	5	8	12	5	
Проективное покрытие	90	90	95	100	95	95	100	100	100	100	90	100	
Число видов	27	29	24	26	29	29	28	30	31	31	28	25	
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Диагностические виды субасс. <i>Cirsio heterophylli-Stemmacantheum carthamoidis Aconitoetosum sajanensis</i>													
<i>Aconitum sajanense</i>	60	60	60	60	60	60	60	65	60	60	50	50	V
<i>Caltha palustris</i>	4	6	6	6	1	1	1	1	1	1	1	1	V
<i>Pedicularis compacta</i>	.	.	1	1	1	1	.	1	1	1	1	.	IV
Диагностические виды субасс. <i>Cirsio heterophylli-Stemmacantheum carthamoidis myosotidetosum palustris</i>													
<i>Myosotis palustris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	IV
Диагностические виды асс. <i>Cirsio heterophylli-Stemmacantheum carthamoidis</i>													
<i>Stemmacantha carthamoides</i>	1	1	1	.	1	1	1	.	.	.	1	1	IV
<i>Anemonoides altaica</i>	+	+	.	.	+	+	.	+	+	+	.	.	III
<i>Primula pallasii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V
Диагностические виды союза <i>Aconito pascoi-Geranion albiflori</i>													
<i>Aquilegia glandulosa</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	3	3	15	15	V
<i>Carex aterrima</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	IV
<i>Viola altaica</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+	.	.	III
Диагностические виды союза <i>Trollio asiaticae-Crepidium sibiricae</i>													
<i>Saxifraga aestivalis</i>	.	+	I
<i>Cardamine macrophylla</i>	+	+	+	+	II
<i>Angelica decurrens</i>	.	1	I
Диагностические виды порядка <i>Trollio-Crepidetalia sibiricae</i>													
<i>Ranunculus grandifolius</i>	1	1	1	1	1	5	1	5	4	3	1	1	V
<i>Bupleurum aureum</i>	1	1	1	1	5	5	1	1	5	5	1	1	V
<i>Crepis lyrata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	V
<i>Euphorbia pilosa</i>	1	1	1	4	3	3	.	3	1	1	1	.	V
<i>Cirsium heterophyllum</i>	6	10	1	1	.	.	1	1	1	1	.	.	IV
<i>Thalictrum minus</i>	1	1	1	1	1	1	.	.	III
<i>Lamium album</i>	1	1	.	.	1	1	.	.	1	1	.	.	III
<i>Crepis sibirica</i>	.	.	.	+	.	+	I
<i>Pleurospermum uralense</i>	+	+	.	.	I
<i>Anthriscus sylvestris</i>	1	1	I
<i>Heracleum dissectum</i>	1	1	.	.	1	1	6	10	1	1	.	.	IV
<i>Lilium pilosiusculum</i>	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V
Диагностические виды порядка <i>Schulzio crinitae-Aquilegetalia glandulosa</i>													
<i>Doronicum altaicum</i>	1	1	I
<i>Schulzia crinita</i>	+	+	.	.	I
Диагностические виды класса <i>Mulgedio-Aconitetea</i>													
<i>Veratrum lobelianum</i>	15	15	15	10	10	10	10	10	10	10	5	5	V
<i>Geranium albiflorum</i>	1	1	2	5	5	1	5	5	5	5	15	15	V
<i>Saussurea latifolia</i>	1	1	1	1	1	1	6	1	1	1	1	1	V
<i>Rumex alpestris</i>	+	+	+	+	+	+	+	.	+	1	+	1	V
<i>Viola biflora</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	4	1	1	1	V
<i>Milium effusum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	.	1	1	1	V
<i>Delphinium elatum</i>	+	+	1	1	II
<i>Pedicularis incarnata</i>	1	.	1	1	1	1	1	1	1	6	1	1	V
<i>Bistorta major</i>	.	.	1	1	1	.	10	1	1	6	15	15	IV
<i>Solidago dahurica</i>	+	+	.	.	+	+	.	.	II
Прочие виды													
<i>Poa sibirica</i>	1	1	1	10	10	5	5	10	10	5	1	1	V
<i>Trollius asiaticus</i>	1	1	2	10	10	15	10	10	10	10	5	5	V
<i>Aegopodium alpestre</i>	.	1	.	1	I
<i>Allium microdictyon</i>	.	.	+	I
<i>Carex sabyensis</i>	+	+	I
<i>Cerastium pauciflorum</i>	.	.	+	+	.	.	+	+	+	+	.	.	III
<i>Cortusa altaica</i>	+	+	I
<i>Corydalis bracteata</i>	+	.	.	+	+	II
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	+	+	+	+	.	.	+	+	II
<i>Dracocephalum grandiflorum</i>	+	+	I
<i>Macropodium nivale</i>	+	+	I
<i>Phleum alpinum</i>	+	+	I

Примечание. Все описания сделаны автором в 2004—2005 гг., Красноярский край: описания 1—6 — хр. Ойский, 7—12 — хр. Ергаки.

не наблюдается; ценозы характеризуются богатым видовым разнообразием, ядро которого представлено видами высокотравного комплекса (характерный вид — *Stemmacantha carthamoides*). Диагностические виды *Anemonoides altaica*, *Corydalis bracteata*, *Erythronium sibiricum*, *Primula pallasii* (Ermakov et al., 2000). Для местообитания сообществ субассоциации **C.h.—S.c. myosotidetosum palustris** характерно достаточное или периодически избыточное увлажнение. В отличие от описанных нами сообществ с доминированием *Aconitum sajanense* субассоциация **C.h.-S.c. myosotidetosum palustris** более бедна флористически и отличается низкой ролью представителей высокотравного комплекса. Диагностический вид субассоциации *Myosotis palustris* (Ermakov et al., 2000).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 04-04-48357.

Библиографический список

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

Нахуцишвили Г. Ш. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Тбилиси, 1974. 193 с.

Нахуцишвили Г. Ш. Особенности структуры и ритма развития высокогорных растений // Жиз-

ненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 249—264.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 224 с.

Смирнов М. П. Почвы Западного Саяна. М., 1970. 236 с.

Справочник по климату СССР. Л., 1969. Вып. 21. Ч. 4. 284 с.

Ermakov N., Shaulo D., Maltseva T. The class Mulgedio-Aconitetea in Siberia // Phytocoenologia. Berlin; Stuttgart, 2000. Vol. 30. № 2. P. 145—192.

Hennekens S. M. Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. IBNDLO. Wageningen, 1995. 54 p.

Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation science, V. Ordination and classification of communities. The Hague. 1973. P. 617—626.

Summary

There new subassociation *Cirsio heterophylli-Stemmacanthetum carthamoidis aconitoetosum sajanensis* Zibzeev subass. nov. hoc loco has been described as a part of Western Sayan humid high mountains. These tall grasses communities can be found in the lower and middle parts of a mountains subalpine belt nearby streams where soil is humidified enough. The coenoflora's core consists of different subalpine and mountain taiga tall grasses species.

УДК 581.524

Е. А. Клещева
E. A. KleschevaЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: zhenya@ecoclub.nsu.ru

статья поступила 2.11.2005

Использование методов математической статистики для оценки современного состояния растительных сообществ

Use of statistical methods for an estimation of a modern state of plant communities

Аннотация. Предложена методика оценки современного состояния растительных сообществ по соотношению в их составе представителей различных индикаторных групп, отличающихся по реакции на антропогенные нарушения. Данные индикаторные группы сформированы из видов, обладающих наибольшим постоянством в сосновых лесах Новосибирской области. Проанализировано современное состояние сосновых лесов правобережной части Новосибирской области, выделены мало-, средне- и сильнонарушенные участки.

Ключевые слова: индикаторные группы, кластерный анализ, сосновые леса, антропогенная нарушенность сообществ.

Key words: indicator groups, cluster analysis, pine forests, human disturbance of plant communities.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Введение

Поскольку различия в растительности в значительной степени определяются различиями в условиях среды, следует ожидать, что характеристики растительного покрова и факторы среды коррелируют друг с другом. Если различия в растительности или в экологических факторах малы, выявить корреляцию с помощью качественных показателей очень трудно, и существующую связь можно установить лишь путем объективной оценки соответствующих количественных данных. Это особенно относится к тем случаям, когда совместное влияние на растительность оказывают несколько факторов, которые при этом могут быть взаимосвязанными друг с другом. В связи с этим, в настоящее время для более достоверного и удобного выявления взаимосвязи «растительность—факторы среды» применяется большой арсенал методов математической статистики.

В качестве модельного объекта были выбраны сосновые леса правобережной части Новосибирской области как сообщества, подверженные значительному антропогенному прессу. За счет образования новых дачных и коттеджных поселков растет число, и увеличивается площадь пригородных населенных пунктов, расположенных в сосновых лесах. Это приводит к более широкому использованию

лесов для рекреации, сбора грибов и ягод, выпаса скота, увеличивается замусоренность лесной территории. Кроме того, сосна интенсивно заготавливается в промышленном масштабе.

Материалы и методы

Материалом послужили 233 геоботанических описания, выполненные автором в 1998—2000 гг. по стандартной методике (Полевая геоботаника, 1964, 1972). Кроме стандартных сведений о лесных сообществах отмечались следы антропогенных нарушений: механические повреждения деревьев, пиленные пни, длина тропинок на пробной площади, следы выпаса скота, повреждения почвенного покрова. В описании также отмечалось количество сухостоя, бурелома и ветровала на пробной площади, тип насаждения (естественное или посадки сосны), следы пожара, положение в рельефе, растительность соседних участков.

Основанием для проведения статистического анализа послужило предположение, что виды, обладающие наибольшей встречаемостью в сообществах сосновых лесов, могут служить индикаторами их современного состояния. Для выявления индикаторных групп видов из множества вариантов статистической обработки материала был выбран кластер-

ный анализ как один из наиболее простых и в то же время информативных видов анализа, группирующий виды по их взаимной сопряженности. Данные геоботанических описаний в виде таблицы, отражающей встречаемость видов в зависимости от факторов нарушенности, присутствующих в определенном описании, были внесены в программу STATISTICA 5.0. То есть если фактор j присутствует в i -ом описании, то всем видам описания i ставилась единица в колонке j -ого фактора. Для уравновешения участия видов с большой и малой встречаемостью была произведена процедура «взвешивания», т. е. встречаемость вида в описании с определенным фактором была поделена на общее количество встреч вида в 233 описаниях. Статистические исследования были проведены только для видов, отмеченных более чем в 25 % описаний, так как количественные характеристики более редких видов имеют малый диапазон значений, и проведение совместного кластерного анализа является нецелесообразным. Для анализа было выделено 12 факторов, каждый из которых обладает несколькими градациями (табл. 1).

Кластеризация видов осуществлялась методом Варда по евклидовым расстояниям для 65 видов растений, которые встречаются более чем в 25 % описаний. Метод Варда относится к расширяющим пространство методам, его удобно применять для выделения групп из весьма однородного списка. Кластеры как бы «расступаются», таким образом в пространстве образуются мелкие, более «отчетливые» кластеры (Ольдендорфер, Блэшфильд, 1989).

Результаты и их обсуждение

Кластерный анализ выявил 4 неравные группы, причем пределом выделения групп послужил условно принятый уровень, равный 1,0. Более мелкое разделение общего списка на группы не представляется информативным (рис. 1).

Для интерпретации полученных результатов были посчитаны средние значения по факторам для каждой группы, т. е. значения всех видов группы i по j -ому фактору были сложены между собой и поделены на количество видов группы i . Дальнейшее сравнение позволило выявить наиболее очевидные минимумы и максимумы (условно взятое отличие более 0,3 выделено в табл. 1).

Первое разделение списка видов на две группы произошло на уровне 3,06 (отделяя 4 группу от 1, 2, 3 группы), второе на уровне 1,4 (отделяя 1 группу от 2 и 3), третье — 1,38 (разделяя 2 и 3 группы) (рис. 1).

Первая диагностическая группа содержит 7 видов. Это *Pulsatilla patens*, *Antennaria dioica*, *Chimaphila umbellata*, *Astragalus danicus*, *Viola arenaria*, *Ortilia secunda* и *Trommsdorfia maculata*. Группа встречается (см. табл. 1) в описаниях с большим количеством пиленных пней, со следами пожара, приурочена к склонам и вершинам песчаных грив. Следова-

тельно, виды этой группы устойчивы к вырубкам и пожарам и предпочитают засушливые местообитания.

Вторая группа видов наиболее многочисленная (26 видов). Это *Maianthemum bifolium*, *Geranium sylvaticum*, *Galium boreale*, *Vicia unijuga*, *Padus avium*, *Caragana arborescens*, *Polygonatum humile*, *Fragaria vesca*, *Rosa majalis*, *Vicia sepium*, *Pulmonaria mollis*, *Geranium bifolium*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Rubus saxatilis*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Brachypodium pinnatum*, *Lathyrus vernus*, *Iris ruthenica*, *Calamagrostis arundinacea*, *Polygonatum odoratum*, *Lathyrus humilis*, *Lathyrus pisiformis*, *Vaccinium vitisidaea*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*. Это преимущественно лесолуговые и лесные виды с широкой экологической амплитудой. Данные виды формируют основное флористическое ядро сообществ сосновых лесов, что проявляется в их относительной индифферентности к антропогенному воздействию. Представители данной группы встречаются практически во всех геоботанических описаниях, т. е. как в ненарушенных местообитаниях, так и в местообитаниях с различной (но не очень сильной) степенью нарушения.

Третья группа состоит из 14 видов растений, которые редко встречаются в местах с интенсивной дорожно-тропиночной сетью и большим количеством пиленных пней, однако это виды, которые в своем распространении приурочены ко вторичным местообитаниям, таким как посадки сосны, а также встречаются в сообществах с большой (>0,5) сомкнутостью древесного яруса. Это *Equisetum hyemale*, *Inula salicina*, *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Angelica sylvestris*, *Lathyrus pratensis*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Kadenia dubia*, *Vicia megalotropis*, *Hieracium umbellatum*, *Lilium pilosiusculum*, *Vicia sylvatica*, *Bupleurum longifolium*, *Pleurospermum uralense*. Скорее всего, эта группа, среди представителей которой присутствуют виды, часто встречающиеся как в сосновых, так и в березовых лесах, является индикатором вторичности местообитания.

Четвертая группа из 18 видов растений — *Equisetum pratense*, *Agrimonia pilosa*, *Dactylis glomerata*, *Melica nutans*, *Sorbus sibirica*, *Viola hirta*, *Carex macroura*, *Aegopodium podagraria*, *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum minus*, *Urtica dioica*, *Viburnum opulus*, *Dryopteris carthusiana*, *Pteridium aquilinum*, *Silene nutans*, *Viola canina*, *Achillea millefolium*, *Glechoma hederacea*. По данным табл. 1, это виды, приуроченные к наиболее нарушенным местообитаниям. Они чаще всего встречаются в местах скопления тропинок, в замусоренных местообитаниях, возле дорог, проспектов, населенных пунктов.

Возможно, что подобное раннее отделение четвертой группы от основного списка видов обусловлено тем, что в первую очередь выделились виды растений, менее характерные для современных малонарушенных сосновых лесов, так как они

Таблица 1. Средние значения по факторам антропогенной нарушенности для выделенных групп видов

Факторы нарушенности	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
1. Механические повреждения древостоя				
1а. Подсочка	0,164	0,172	0,170	0,168
1б. Следы волоков	0,109	0,105	0,124	0,065
1в. Нет повреждений	0,747	0,750	0,734	0,786
2. Пиленые пни				
2а. Много (> 10)	0,288	0,222	0,175	0,212
2б. Единично (< 10)	0,587	0,565	0,572	0,552
2в. Отсутствуют	0,124	0,212	0,253	0,236
3. Сухостой				
3а. Много (> 10)	0,290	0,251	0,286	0,195
3б. Единично (< 10)	0,606	0,637	0,579	0,684
3в. Отсутствует	0,104	0,112	0,135	0,121
4. Бурелом и ветровал				
4а. Много (> 10)	0,297	0,295	0,341	0,208
4б. Единично (< 10)	0,545	0,515	0,535	0,503
4в. Отсутствует	0,158	0,190	0,124	0,289
5. Тропинки				
5а. Отчетливые, можно измерить длину	0,179	0,201	0,154	0,274
5б. Еле видны	0,087	0,108	0,130	0,108
5в. Отсутствуют	0,734	0,692	0,716	0,617
6. Повреждения почвенного покрова				
6а. Воронки	0,081	0,140	0,126	0,155
6б. Бытовой мусор	0,181	0,213	0,157	0,248
6в. Отсутствуют	0,765	0,695	0,754	0,653
7. Следы выпаса скота				
7а. Есть скотобойные тропинки, повреждения травостоя, экскременты	0,066	0,080	0,046	0,131
7б. Отсутствуют	0,934	0,920	0,954	0,869
8. Тип насаждения				
8а. Посадки	0,095	0,107	0,157	0,105
8б. Естественное возобновление	0,905	0,893	0,843	0,895
9. Следы пожара				
9а. Есть	0,599	0,515	0,495	0,462
9б. Отсутствуют	0,401	0,485	0,505	0,538
10. Сомкнутость древостоя				
10а. > 0,5	0,319	0,348	0,378	0,338
10б. < 0,5	0,681	0,647	0,622	0,662
11. Положение в рельефе				
11а. Ровная или слабо холмистая поверхность	0,384	0,490	0,519	0,599
11б. Склон гряды	0,320	0,271	0,238	0,236
11в. Вершина гряды	0,205	0,130	0,118	0,058
11г. Понижение между грядями	0,092	0,108	0,124	0,106
12. Окружение				
12а. Такой же тип леса	0,967	0,943	0,927	0,928
12б. Мелколиственный лес	0,251	0,288	0,311	0,280
12в. Непосредственное соседство с дорогой, населенным пунктом, просекой	0,471	0,476	0,481	0,539

Примечание. Столбцы № 1—4 — номера идентификационных групп.

связаны с теми или иными нарушениями почвенного покрова и с высокой трофностью почв. Дальнейшее разделение списка на 3 группы происходит практически одновременно: выделение первой группы видов с более узкой экологической амплитудой по фактору увлажнения, а также разделение второй и третьей групп, виды которых связаны в своем распространении с первичными (или уже достаточно хорошо восстановившимися после нарушения) и вторичными лесными сообществами.

Непосредственная оценка современного состояния изучаемых сосновых лесов проводилась с помо-

щью групповых индексов. Групповые индексы выражают степень участия группы в составе сообщества и рассчитываются по формуле:

$$G_{ij} = \frac{a_{ij}}{A_j} \cdot 100 \%,$$

где a_{ij} — количество видов из группы j в i -ом описании; A_j — общее число видов группы j . Групповые индексы позволяют элиминировать размеры идентификационных групп, в противном случае группы с большим числом видов всегда имеют большую вероятность преобладания (Грейг-Смит, 1967).

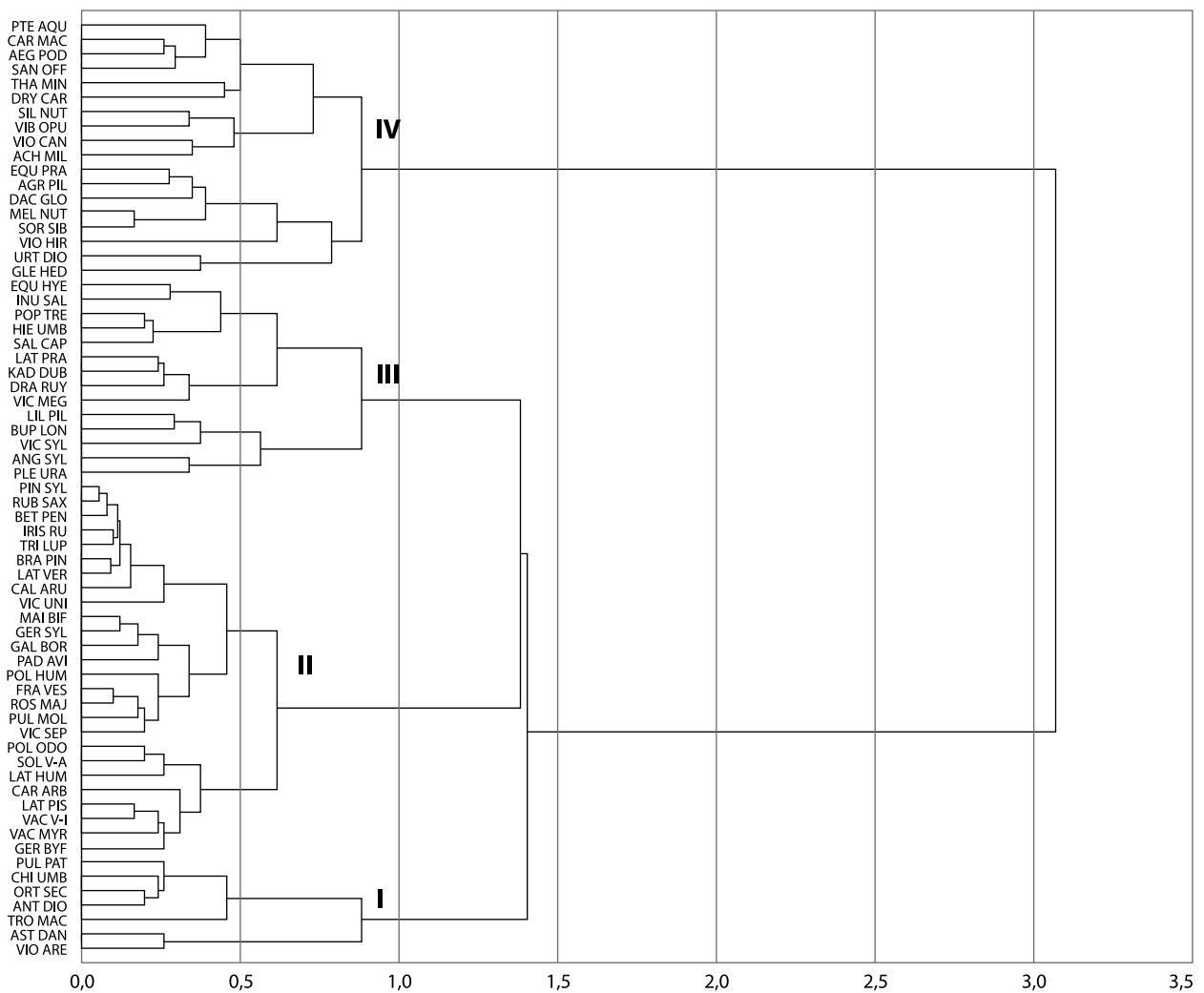


Рис. 1. Распределение видов, встречающихся более чем в 25% описаний, по факторам нарушенности

Групповые индексы по четырем выделенным группам были подсчитаны для 233 описаний (табл. 2). При этом для группы 2, виды которой являются наиболее характерными для сообществ сосновых лесов, был посчитан дополнительный индекс (№ 2''), в котором виды из группы, присутствующие в описании, относятся к общему количеству видов в описании. Эта мера позволяет сравнивать описания с большим и малым количеством видов. Состояние сообщества оценивалось по совместному спектру всех четырех групп, причем было отмечено, что важное значение имеет не только высокое значение группового индекса, но и низкое, т. е. не только присутствие видов определенной диагностической группы, но и их отсутствие.

Сообщества, в которых визуально отмечена высокая степень нарушенности, имеют, как правило, следующие закономерности группового спектра (см. табл. 2): групповые индексы № 2 и № 2'' ниже 50 и 30 соответственно, индекс группы № 3 выше 70, индекс группы № 4 — 44 и выше, спектр группы № 1 сведений о нарушенности не дает, однако по нему

можно диагностировать степень ксероморфности сообщества. Особенности спектра малонарушенных сообществ следующие: индексы группы № 2 и № 2'' выше 60 и 45 соответственно, индекс группы № 3 ниже 70, индекс группы № 4 — 33 и ниже.

Особой информативностью отличаются индексы второй и четвертой групп видов. Если индекс второй повышен, а четвертой — понижен, то сообщество является малонарушенным, если наоборот — сильнонарушенным. Если индексы этих групп одинаково велики, то, скорее всего, сообщество характеризуется средней степенью нарушения, что дополнительно можно диагностировать по увеличению спектра третьей группы видов.

По четвертой группе видов нельзя диагностировать степень нарушения сухих сосновых лесов, так как ее спектр мал в таких сообществах по естественным причинам. В таких случаях спектр первой группы видов значительно высок (55 и выше). В случае сильной степени нарушенности таких сообществ заметно снижаются индексы группы № 2 и № 2''.

Таблица 2. Распределение сообществ по степени нарушенности

№ ОП	№1	№2	№3	№4	№2"	Степень нарушенности	Сорные виды
1	2	3	4	5	6	7	8
1	29	85	21	78	38	Ср	8
2	14	62	29	61	39	Ср	3
3	29	88	71	44	42	Ср	5
4	71	85	50	33	47	М	1
5	71	81	29	28	46	М-Ср	9
6	29	96	86	44	45	М	1
7	29	85	71	17	52	М	0
8	0	73	100	44	35	Ср	5
9	29	81	79	17	47	Ср	1
10	57	73	36	6	66	М	0
11	14	58	57	22	54	М-Ср	0
12	0	85	86	44	38	Ср	8
13	57	73	64	33	42	М-Ср	3
14	14	92	64	61	43	Ср	6
15	29	65	64	33	46	М-Ср	1
16	43	69	50	22	46	М	3
17	14	81	36	67	41	М-Ср	1
18	29	77	21	78	40	Ср	9
19	0	62	14	78	34	Ср	11
20	0	58	14	67	31	С	15
21	14	69	64	56	33	М-Ср	2
22	14	69	79	39	39	Ср	3
23	29	88	79	11	58	М-Ср	0
24	57	65	57	11	45	М-Ср	5
25	71	77	64	17	45	М-Ср	0
26	71	77	57	6	54	М-Ср	0
27	0	85	79	39	48	Ср	2
28	0	46	29	67	27	С	14
29	86	73	57	33	35	Ср	9
30	86	77	57	28	43	М-Ср	3
31	43	81	64	22	43	Ср	5
32	71	92	64	22	47	М-Ср	5
33	43	77	71	22	43	М-Ср	3
34	0	73	36	72	26	Ср-С	11
35	0	62	14	67	27	С	14
36	14	96	50	56	52	М-Ср	2
37	86	69	21	17	51	М	0
38	14	62	64	78	30	М-Ср	5
39	0	69	71	56	37	Ср	5
40	0	73	43	83	34	Ср	9
41	0	92	64	72	40	Ср	8
42	14	85	7	83	43	М-Ср	5
43	0	58	36	67	32	Ср	6
44	43	92	57	56	45	Ср	3
45	0	88	36	61	45	Ср	9
46	29	69	36	67	34	Ср-С	13
47	0	62	50	67	30	Ср	7
48	0	58	36	50	32	Ср-С	7
49	0	69	36	33	36	Ср	6
50	29	69	50	33	42	М	0
51	43	73	36	39	46	М	0
52	43	81	57	28	45	М	0
53	43	73	21	6	63	М	0
54	86	77	43	28	47	М	0
55	0	69	57	44	36	Ср	2
56	14	69	57	33	38	Ср	4
57	71	81	50	17	54	М	0
58	14	73	71	50	36	Ср	3
59	86	50	36	11	42	М	1
60	14	58	29	39	37	Ср	4
61	57	42	14	28	22	С	15
62	57	65	43	22	40	М	2
63	29	58	29	28	42	М	3
64	57	50	29	28	31	М	3
65	57	46	7	28	28	С	10
66	29	77	71	67	37	Ср	5
67	14	31	21	39	19	С	16
68	86	77	21	28	57	М	0
69	0	35	21	44	30	Ср-С	7
70	71	81	64	22	49	М	0
71	100	65	29	0	52	М	0
72	86	65	57	6	44	М	0

1	2	3	4	5	6	7	8
73	14	35	7	33	30	Ср-С	12
74	71	81	14	39	47	М-Ср	6
75	71	58	64	6	47	М	0
76	71	73	57	22	46	М	1
77	71	58	0	0	65	М	0
78	86	69	14	33	45	М	3
79	57	77	29	17	59	М	0
80	86	65	36	0	59	М	0
81	71	35	29	0	41	М-Ср	0
82	71	46	50	6	46	М	0
83	29	96	64	67	41	Ср	8
84	71	88	21	33	51	М-Ср	5
85	0	73	29	67	39	М-Ср	4
86	86	54	36	44	29	Ср	10
87	86	58	29	44	35	М-Ср	3
88	86	65	43	33	41	М-Ср	1
89	57	92	57	33	55	М	2
90	86	77	7	28	48	М	6
91	0	54	0	56	31	Ср-С	19
92	86	73	14	22	53	М	0
93	29	85	7	78	41	Ср	8
94	86	88	21	61	50	Ср	2
95	86	85	29	44	46	Ср	4
96	0	77	14	72	44	Ср	5
97	71	96	50	50	51	Ср	1
98	43	69	29	83	32	Ср	11
99	14	73	64	83	33	Ср	6
100	0	65	29	72	31	Ср	5
101	29	100	50	72	40	Ср	12
102	14	88	79	56	39	Ср	7
103	43	85	43	72	36	Ср	13
104	86	77	14	39	48	М-Ср	2
105	100	81	36	33	42	М	2
106	29	65	29	78	24	С	22
107	86	58	43	17	42	М-Ср	0
108	57	77	36	17	51	М	0
109	71	88	50	44	47	М	0
110	71	73	43	22	44	М	0
111	14	62	64	61	30	Ср	3
112	57	50	36	6	45	М	0
113	100	65	50	11	45	М	0
114	29	73	79	56	37	Ср	0
115	71	88	29	39	44	М-Ср	3
116	29	77	7	72	36	Ср	16
117	14	77	43	72	26	С	18
118	14	81	50	72	30	Ср	7
119	0	46	7	72	31	Ср	9
120	0	81	43	56	37	Ср	8
121	71	85	64	61	36	Ср	7
122	100	65	29	33	39	Ср	3
123	14	73	50	78	33	Ср	4
124	100	62	43	17	40	М	1
125	0	38	14	61	24	Ср-С	7
126	0	54	29	56	32	Ср	8
127	0	58	21	78	27	Ср-С	10
128	0	58	36	56	31	Ср	5
129	0	69	43	72	29	Ср	8
130	0	54	57	39	29	Ср-С	8
131	71	73	21	28	50	М	0
132	0	69	7	39	41	Ср	8
133	0	62	7	50	34	С	15
134	0	58	64	56	29	Ср	3
135	0	69	43	56	34	Ср	3
136	86	65	57	22	37	М	5
137	14	73	43	61	32	Ср	12
138	0	58	36	61	26	С	11
139	0	54	29	56	33	Ср	7
140	29	88	64	56	38	Ср	5
141	71	88	50	44	47	М-Ср	1
142	100	73	50	61	28	Ср	9
143	0	85	14	83	42	Ср-С	7
144	0	77	50	61	36	Ср-С	8
145	14	73	7	56	41	Ср	4
146	100	50	7	11	37	М	4

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
147	57	77	29	17	54	М-Ср	3
148	57	81	29	28	54	М	0
149	86	85	36	28	47	М	2
150	29	73	21	28	40	Ср	11
151	29	81	57	33	47	М-Ср	1
152	43	35	21	0	43	М	1
153	57	50	36	0	50	М	0
154	14	62	29	28	53	М	1
155	71	50	29	22	46	М	0
156	14	15	21	0	40	М	1
157	57	35	7	0	50	М	1
158	71	73	29	28	50	М	4
159	0	54	21	39	42	Ср	7
160	29	62	43	56	33	Ср	6
161	43	81	14	39	51	Ср	7
162	100	50	21	17	42	М	0
163	29	27	21	0	50	М	0
164	43	81	14	39	50	Ср	5
165	14	77	36	61	38	Ср	6
166	14	77	29	50	41	Ср	10
167	14	54	21	67	27	С	16
168	43	50	14	50	27	Ср-С	17
169	0	50	36	50	28	Ср-С	5
170	0	42	21	61	31	Ср	6
171	29	92	29	67	48	М-Ср	5
172	14	92	43	83	38	Ср	13
173	43	85	50	50	42	Ср	6
174	86	88	21	28	53	М	1
175	43	73	14	67	31	Ср	16
176	43	73	14	28	56	М	3
177	14	73	14	11	56	М-Ср	6
178	71	62	43	28	35	Ср	7
179	43	96	71	44	45	М	1
180	0	73	50	61	33	Ср	7
181	43	77	36	72	33	С	12
182	86	81	29	50	41	Ср	8
183	29	77	64	72	39	Ср	3
184	29	88	57	61	38	Ср-С	13
185	43	77	64	56	39	Ср	5
186	43	77	86	50	38	Ср	1
187	43	77	71	39	40	Ср	2
188	57	81	71	61	43	М-Ср	2
189	14	73	29	61	42	Ср	6
190	100	50	29	22	31	М-Ср	4
191	43	88	29	33	50	М	1
192	43	54	29	50	28	С	11
193	14	54	21	50	30	С	17
194	14	69	7	61	39	Ср	7
195	0	73	14	56	38	Ср-С	7
196	0	62	14	44	31	С	7
197	0	65	50	56	33	Ср-С	10
198	14	69	43	44	41	Ср	2
199	0	73	50	72	34	Ср	12
200	100	69	43	6	50	М	0
201	100	85	71	11	48	М	0
202	86	81	71	22	48	М-Ср	0
203	86	62	43	11	46	М	0
204	43	65	36	50	29	С	16
205	43	73	71	50	31	Ср-С	9
206	100	73	79	22	37	М	2
207	86	85	71	39	39	Ср	4
208	43	77	50	11	53	М	1
209	14	46	36	44	31	Ср	4
210	86	85	71	11	48	М-Ср	3
211	71	77	57	22	50	М	1
212	86	77	57	28	49	М	0
213	43	88	71	11	58	М	1
214	14	58	21	67	27	С	20
215	14	54	21	89	24	Ср-С	7
216	0	58	21	56	31	С	11
217	71	77	86	28	39	Ср	3
218	71	69	50	28	39	М-Ср	2
219	14	23	29	6	38	Ср	2
220	0	65	50	67	29	Ср	6

1	2	3	4	5	6	7	8
221	14	65	29	50	40	Ср	5
222	43	85	36	28	59	М	1
223	57	35	43	0	43	Ср	1
224	0	35	7	17	43	М	1
225	0	54	36	89	26	Ср-С	7
226	29	77	14	67	37	Ср	8
227	0	31	14	44	21	Ср-С	7
228	14	88	50	67	33	Ср	4
229	14	85	50	44	37	Ср	1
230	0	96	57	72	35	Ср	5
231	43	88	71	50	41	Ср	5
232	71	69	14	28	29	М	6
233	0	58	21	67	23	Ср-С	5

Примечание. Столбцы № 1—4 — групповые индексы; степень нарушенности установлена по групповым индексам (М — малонарушенное, Ср — средненарушенное, С — сильнонарушенное, М-Ср, Ср-С — переходные типы).

Выводы

Окончательные результаты оценки современного состояния сосновых лесов правобережья Новосибирской области таковы: 28,2% исследованных участков леса (66 описаний) можно отнести к сообществам с малой степенью нарушения, 39,8% (92 описания) — к средненарушенным, 7,7% (18 описаний) — к сильнонарушенным. Кроме того, некоторые сообщества имеют переходный статус нарушенности: мало-средненарушенные — 15,7% (37 описаний), средне-сильнонарушенные — 8,5% (20 описаний). Полученные данные особенно интересны тем, что различные по отношению к антропогенной нагрузке группы растений сформированы только из тех видов, которые встречаются более чем в 25% описаний, т. е. обладают наибольшим постоянством в сообществах современных сосновых лесов Новосибирской области.

Библиографический список

- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 358 с.
- Ольдендорфер М. С., Блэшифильд Р. К. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. С. 139—215.
- Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. 530 с.
- Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. 336 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Summary

Nowadays pine forests of Novosibirskaya oblast are under the significant antropogeneous press. Their modern state was estimated on materials of 233 geobotanical descriptions carried out by author in 1998—2000 years. Indicator groups of species were selected by Ward's method of cluster analysis. Additionally clusterization was carried out only for 65 plant species, which were found more than in 25% of the descriptions. The cluster analysis has revealed 4 groups of species. The first group is steady to cuttings and fires and prefer dry pine forests. The second group forms basic floristical nucleus of the communities, that is shown in their indifference to antropogeneous influence. The third group, whose species are frequently found in pine as well as in birch forests, is the indicator of secondary habitats. The species of the fourth group are constant in most disturbance habitats. The modern state of investigated communities was directly estimated by means of the group indexes. The indexes of the second and fourth groups are most significant. If the index of the second group is increased, and the index of the fourth group is lowered, the community is low disturbed. On the contrary, it is high disturbed. If the indexes of these groups are equally great, then, most likely, the community is characterized by an average degree of disturbance. In this case a spectrum of the third group of species is increased as well. As a result of the research was found out that pine forests of Novosibirskaya oblast are an average disturbed and low disturbed plant communities mostly.

УДК 582.475(571.51)

М. А. Полякова
M. A. PolyakovaЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: galatella@mail.ru

статья поступила 22.01.2006

Классификация и сравнительный анализ типов сосновых лесов Национального парка «Шушенский бор»

Classification and comparative analysis the pine forest types of the National park «Shushensky Bor»

Аннотация. В настоящей работе приведены результаты классификации лесной растительности Национального парка «Шушенский бор», характеристики типов леса и их связь с ведущими экологическими факторами. Приведены диагностические виды для групп типов леса. Представлены результаты анализа эколого-флористической целостности выделенных типов леса и более высоких единиц.

Ключевые слова: сосновый лес, классификация, растительность, тип, влажность.

Key words: pine forest, classification, vegetation, type, humidity.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Введение

Шушенский бор представляет уникальный, до сих пор слабо исследованный, азональный тип растительности. Он сформирован на песчаных флювиогляциальных отложениях Минусинской котловины. Особенностью бора является его расположение в степном поясе, на песчаных почвах в окружении зональной степной и лесостепной растительности. Это обуславливает его флоро-ценотическое своеобразие и пространственно-временную организацию.

Начало систематическому ботаническому изучению и описанию флоры и растительности Абакано-Минусинской котловины, в том числе и борных лент, было положено экскурсиями, сбором коллекций и наблюдениями крупнейшего краеведа Н. М. Мартыанова (1882). В 1949 г. Л. М. Черепнин вместе с В. В. Ревердатто проводили исследования в окрестностях сел Шушенское, Ермаковское, в Лугавском бору.

Первое описание типов леса было представлено В. Л. Черепниным (1959). В ней автор в пределах Лугавского бора выделил три типа леса достаточного крупного объема, представляющих собой группы типов леса (сосняки остепненные, брусничники, травяные).

Е. И. Лапшиной (1965) проводилось описание травяных сосновых лесов и их производных на Енисейском кряже. Ей были выделены три основные ассоциации сосновых лесов: чернично-зеленомошная,

травяно-кустарничковая и травяная. Дана краткая характеристика их состава и распространения.

Э. А. Ершовой (1971) дается характеристика некоторых типов папоротниковых лесных сообществ ленточных сосновых боров Минусинского лесхоза. Ей были выделены и описаны сосновые леса с вейниково-орляковым травостоем, сосновые леса с разнотравно-орляковым покровом и сосновые леса с орляково-осоково-разнотравным покровом.

Г. А. Зверева (1971) описывает дигрессивные процессы Лугавского бора и Минусинского ключа. Ей выявлены и рассмотрены три ряда трансформации. Первый ряд трансформации описан в осочково-мелкопольной и разнотравно-крупнопольной степной растительности Минусинского ключа. Второй сукцессионный ряд выявлен в пределах степного пояса. Он обусловлен изменением светового режима леса в результате выборочных рубок на границе с центральной частью Лугавского бора, который занимают сосняки-брусничники. В третьем динамическом ряду описаны сообщества, возникшие после сплошной рубки участка Лугавского соснового бора с остепненным покровом.

А. В. Куминова (1971) приводит схемы классификации растительности правобережья Енисея. Группа формаций сосновых лесов разделена на несколько групп ассоциаций: сосновый травяной остепненный лес, сосновый бореально-травяной лес, сосновый кустарничково-зеленомошный лес, сосновый травяно-кустарничковый лес, темнохвойно-со-

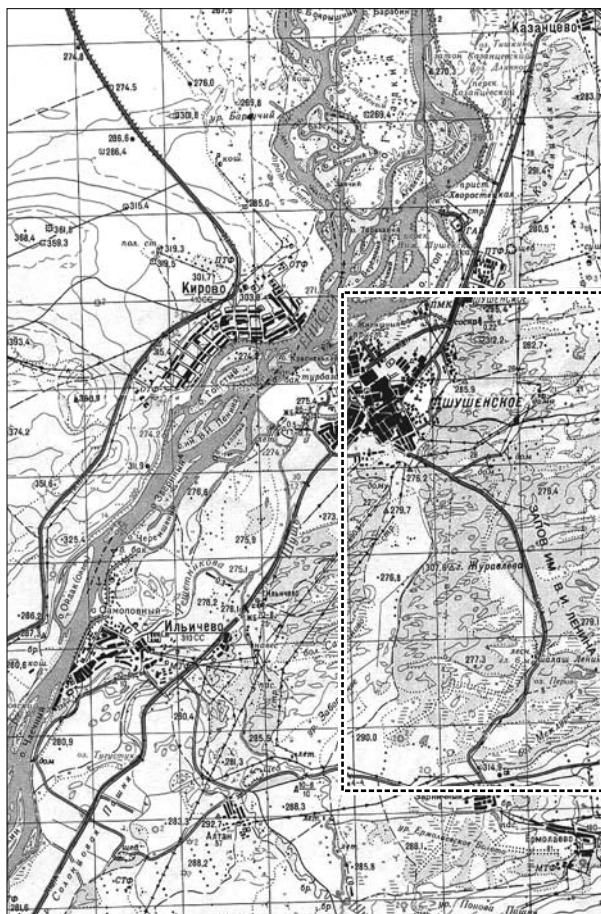


Рис. 1. Территория Национального парка «Шушенский бор»

сновый зеленомошный лес. В каждой группе ассоциаций выделены основные ассоциации (Растительность..., 1971).

Обобщенная характеристика типов сосновых лесов Минусинских боров представлена также в коллективной монографии «Типы лесов гор Южной Сибири» (1980). Дано краткое описание основных групп типов леса: сосняки зеленомошные, сосняки разнотравные, сосняки орляково-разнотравные, сосняки брусничные, сосняки кустарниковые, сосняки травяно-болотные, сосняки папоротниковые, сосняки рододендровые. Для каждой группы типов дается характеристика отдельных типов леса.

Материалы и методы

Материалом для проведения классификации послужило 40 описаний сосновых лесов, собранных на территории Национального парка «Шушенский бор».

Из всех геоботанических описаний создана база данных на основании стандартного европейского пакета TURBOVEG (Hennekens, 1996). Для характеристики «весового» участия видов в фитоценозе использовались показатели проективного покры-

тия. Классификация растительных сообществ проведена на основе эколого-фитоценотического подхода, традиционного для отечественной лесной типологии (Сукачев, 1931), с выделением групп типов и типов леса.

Для анализа эколого-флористической целостности выделенных типов леса и более высоких единиц был выполнен кластерный анализ описаний на основе программы STATISTICA 6.0.

Физико-географические условия

Шушенский бор располагается на территории Минусинской котловины (ее правобережной части). Сама котловина расположена в южной части Красноярского края, между 52–56° с. ш. и 89–94° в. д., имея общие размеры 280 × 120 км. (Никольская, 1968; Природные..., 1961).

Шушенская боровая лента расположена в Шушенском лесостепном округе, общая площадь которого около 3,5 тыс. км². Западной границей округа является река Енисей. На юго-западе переходная полоса между северным фасом Западного Саяна и Минусинской котловиной очень узкая и лесостепь соприкасается с подтаежным округом. Восточная граница идет почти по прямой линии с юга на север к р. Тубе (рис. 1) (Природные..., 1954). Рельеф местности равнинный со средними высотами в пределах 400–500 м над ур. м. и небольшим повышением плоских водораздельных пространств над широкими долинами рек. Современная гидрографическая сеть негустая. Притоки Енисея, кроме реки Ои, имеют небольшую протяженность и мощность и начинаются из болотных массивов в пределах округа или недалеко за его границами. Климат района континентальный. Годовая амплитуда температуры 40 °С, среднее годовое количество осадков 350–400 мм, повышающееся к южной и восточной окраинам округа. Почвенный покров Шушенского бора, расположенного в долине Енисея, образован следующими почвами: супесчаные дерново-подзолистые почвы разной степени оподзоленности под сосновым лесом на дюнах и буграх; дерново-подзолисто-глеевые, лугово-болотные, лугово-болотно-солончаковые, перегнойно-глеевые и торфяно-глеевые почвы в междюнных заболоченных понижениях, под редкой сосново-лиственной растительностью; легкосуглинистые и супесчаные маломощные слабовыщелочные черноземы на периферии сосновых массивов, сильно изреженных рубками (Почвенные..., 1976).

По данным предыдущих исследований, пески имеют озерно-речное происхождение (Коляго, 1954). Возраст их недостаточно изучен. Известно лишь, что они отложились до образования современной впадины. Выходы песков на поверхность приурочены к местам эрозионного расчленения кайнозойской толщи реками древней (ранне-четвертичной) и современной гидрографической сети. До фазы заложения современных долин рек возник-



Рис. 2. Эмпирическое распределение типов леса в пространстве осей ведущих экологических факторов

шие тогда водотоки успели размыть лишь верхние суглинистые и глинистые слои нижнечетвертичных озерно-речных отложений, обнажив глубже лежащие пески и супеси.

После перестройки гидрографической сети и осушения древних долин обнаженные в них пески и супеси подвергались эоловому перевеванию. Возникший дюнно-бугристый рельеф закрепился растительностью, в том числе и сосновым лесом (Природные..., 1954).

Результаты и обсуждение

При проведении классификации на основе анализа описаний было выделено 9 типов леса, отнесенных к трем группам типов.

Группа типов: сосновые зеленомошные леса.

- Сосновый кустарниково-разнотравно-зеленомошный лес.
- Березово-сосновый разнотравно-зеленомошный лес.
- Березово-сосновый осоково-зеленомошный лес.
- Сосновый разнотравно-зеленомошно-лишайниковый лес.
- Мелколиственно-сосновый бруснично-осоково-разнотравно-зеленомошный лес.

Группа типов: сосновые разнотравные леса.

- Сосновый разнотравно-зеленомошный лес.
- Сосновый кустарниково-осоково-разнотравный лес.
- Березово-сосновый разнотравно-зеленомошно-лишайниковый лес.

Группа типов: сосновые остепненно-разнотравные леса.

- Сосновый осоково-разнотравно-ритидиевый остепненный лес.

Местообитание группы типов сосновых зеленомошных лесов характеризуется умеренно влажными, олиготрофными почвами (рис. 2). В пределах дюн-

ного ландшафта данные сообщества располагаются на плоских днищах междюнных понижений, в нижних и средних частях пологих склонов дюн. Сосна образует древостой с небольшой примесью *Betula pendula*. В травяном ярусе присутствуют виды, приуроченные к наиболее влажным местообитаниям и представленные ксеромезофитами и мезофитами. Мохово-лишайниковый ярус хорошо развит. В данной группе выделено пять типов леса.

Сосновый кустарниково-разнотравно-зеленомошный лес. Сообщества в пределах дюнного ландшафта располагаются на плоских днищах междюнных понижений. Сомкнутость древесного яруса из *Pinus sylvestris* 0,5—0,65. Кустарниковый ярус с покрытием 10—30% образуют высокие кустарники: *Cotoneaster melanocarpus*, *Spiraea media*, *Caragana arborescens*. В травяном покрове преобладают кустарнички и мезофитные травы: *Equisetum hyemale*, *Rubus saxatilis*, *Vaccinium vitis-idea*, *Goodyera repens*, *Calamagrostis arundinacea*, *Pyrola incarnata*. Моховый ярус хорошо развит, проективное покрытие 60—100%. Представлен: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*. Видовая насыщенность в среднем составляет 43 вида на 200 м².

Березово-сосновый разнотравно-зеленомошный лес. Сообщества занимают нижние части пологих склонов вблизи днищ междюнных депрессий. Почвы умеренно увлажненные, по характеру питания — бедные. Древостой из сосны с небольшой примесью березы средней сомкнутости — 0,5—0,55. Кустарниковый ярус отсутствует. Разнотравье представлено мезофитами (покрытие 70%): *Brachypodium pinnatum*, *Rubus saxatilis*, *Agrimonia pilosa*, *Artemisia gmelinii*, *Pulsatilla patens*. Моховый ярус имеет проективное покрытие 20%, и представлен *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Видовая насыщенность — 52 вида на 200 м².

Березово-сосновый осоково-зеленомошный лес занимает пологие или плоские широкие междюнные понижения. Почвы увлажненные, супесчаные, обедненные, слабо-кислые. Древостой из сосны и березы хорошо развит, сомкнутость 0,45—0,65. Кустарниковый ярус не развит и представлен единичными видами *Cotoneaster melanocarpus* и *Rosa majalis*, их покрытие не превышает 2—7%. В травяном ярусе преобладают мезофильные виды осок, разнотравья и кустарничков: *Carex macrourea*, *Cimicifuga foetida*, *Brachypodium pinnatum*, *Pyrola incarnata*, *Lathyrus frolovii*. Проективное покрытие 70—75% и высокая видовая насыщенность (63 вида на 200 м²). Моховый ярус умеренно развит, в основном представлен *Pleurozium schreberi*, его покрытие не превышает 10%.

Сосновый разнотравно-зеленомошно-лишайниковый лес. Сообщество приурочено к средним частям небольших дюн и его местообитание отличается бедными и кислыми песчаными почвами. Древесный ярус состоит из *Pinus sylvestris* (сомкну-

тость 0,5—0,6). Кустарниковый ярус отсутствует. Травяной ярус имеет проективное покрытие до 50 %, представлен низкорослыми кустарничками и травянистыми видами, произрастающими на кислых почвах: *Antennaria dioica*, *Vaccinium vitis-idea*, *Goodyera repens*. В мохово-лишайниковом ярусе в основном встречаются *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, проективное покрытие составляет 40—70 %. Видовая насыщенность в пределах 24 видов на 200 м².

Мелколиственно-сосновый бруснично-осоково-разнотравно-зеленомошный лес формируется в нижних частях пологих склонов. Почвы хорошо увлажненные, бедные питательными элементами, кислые. Древесный ярус из сосны с небольшой примесью березы и осины, сомкнутость 0,5—0,65. Кустарниковый ярус отсутствует, встречаются единичные кустарники *Rosa majalis*, покрытие 3—8 %. В травяном ярусе преобладают мезофитные виды (покрытие 25 %): *Vaccinium vitis-idea*, *Carex macroura*, *Brachypodium pinnatum*, *Geranium pseudosibiricum*, *Thalictrum minus*, *Cypripedium guttatum*, *Fragaria vesca*, *Maianthemum bifolium*, *Antennaria dioica*. Моховый ярус хорошо развит (80—100 %) и представлен влаголюбивыми видами: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Rhytidodelphus triquetrus*. Видовая насыщенность 60 видов на 200 м².

Группа типов сосновых разнотравных лесов характерна для местообитаний с влажными, умеренно влажными и с более богатыми, чем в сосновых зеленомошных лесах, почвами. Они встречаются преимущественно в местах со слабо выраженным дюнным рельефом, где занимают пологие склоны или выровненные участки, а также широкие незаболоченные междюнные понижения. Древесный ярус образуют *Pinus sylvestris*, *Betula pendula* и *Populus tremula*. Основу травостоя образуют ксеромезофитные виды. Мохово-лишайниковый ярус хорошо развит. К данной группе было отнесено три типа леса.

Сосновый разнотравно-зеленомошно-лишайниковый лес приурочен к средним и вершинным частям дюн, почвы слабоувлажненные, маломощные, супесчаные. Древесный ярус представлен *Pinus sylvestris* (сомкнутость 0,4—0,65). Кустарниковый ярус отсутствует. Кустарники встречаются редко (1—3 %) — *Cotoneaster melanocarpus*. Покрытие травяного яруса значительно варьируется (от 15 до 50 %): *Antennaria dioica*, *Vaccinium vitis-idea*, *Oxytropis campamulata*, *Vicia amoena*, *Pyrola chlorantha*. Мохово-лишайниковый ярус разнообразен, покрытие до 70 %: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*. Видовая насыщенность в пределах 24 видов на 200 м².

Сосновый кустарниково-осоково-разнотравный лес занимает средние и привершинные части дюн, почвы средне- и слабоувлажненные, бедные. Древостой из сосны с сомкнутостью 0,45—0,65. Кустар-

никовый ярус представлен *Cotoneaster melanocarpus* (10%). В травяном ярусе наблюдается тенденция к увеличению роли более сухолюбивых видов, хотя мезофитные виды еще преобладают. Проективное покрытие 10—15 % и видовая насыщенность 24 вида: *Oxytropis campamulata*, *Vicia amoena*, *Pyrola chlorantha*, *Iris ruthenica*. Моховый ярус не развит. *Rhytidium rugosum* и *Abietinella abietina* встречаются редкими куртинами, проективное покрытие не более 1 %.

Березово-сосновый разнотравно-зеленомошно-лишайниковый лес. Располагается по невысоким дюнам и выпуклым участкам междюнных понижений. Из всех выделенных типов характеризуемый тип располагается на наиболее кислых, хорошо увлажненных почвах. Древостой из *Pinus sylvestris* с небольшой примесью *Betula pendula* имеет сомкнутость 0,5—0,65. Кустарниковый ярус отсутствует. Травяной ярус имеет проективное покрытие 25—40 % и состоит из мезофитных видов, индицирующих высокую кислотность почв: *Antennaria dioica*, *Ortilia secunda*, *Pyrola chlorantha*, *Chimaphila umbellata*. Мохово-лишайниковый ярус покрывает от 45 до 60 % и состоит из *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Cladonia amaurocraea*, *C. rangiferina*. Видовая насыщенность в среднем 32 вида на 200 м².

Группа типов сосновых остепненно-разнотравных лесов представлена одним типом леса.

Сосновый осоково-разнотравно-рутидиевый остепненный лес в пределах дюнного рельефа располагается в верхней части высоких дюн, гранича с зональными луговыми степями. Древесный ярус с сомкнутостью 0,5 представлен *Pinus sylvestris*. Кустарниковый ярус не развит. Влияние зональной степной растительности достаточно сильное, и поэтому в ярусе преобладают ксерофиты и ксеромезофиты, характерные для луговых степей, а влияние леса значительно уменьшается (покрытие 20—30 %): *Oxytropis campamulata*, *Veronica incana*, *Carex korshinskiyi*, *Kitagawia baicalensis*, *Bupleurum scorzoniferifolium*, *Dianthus versicolor*. Моховый ярус развит слабо и встречается на более влажных участках в виде небольших островков из *Rhytidium rugosum*. Видовая насыщенность 31 вид на 200 м².

На основе проведенной классификации были выделены диагностические виды для групп типов леса (табл. 1). Группа типов сосновых зеленомошных лесов индицируется видами таежной эколого-ценотической группы (*Vaccinium vitis-idea*, *Pyrola rotundifolia*, *Goodyera repens*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhodobryum roseum*, *Ptilium crista-castrensis*). Группа сосновых разнотравных лесов включает в себя виды гемибореальной эколого-ценотической группы (*Rubus saxatilis*, *Maianthemum bifolium*, *Cimicifuga foetida*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Iris ruthenica*, *Antennaria dioica*, *Pyrola incarnata*, *Rhytidium rugosum*). Группа типов сосновых остепненно-разнотравных лесов индицируется группой видов лесостепной

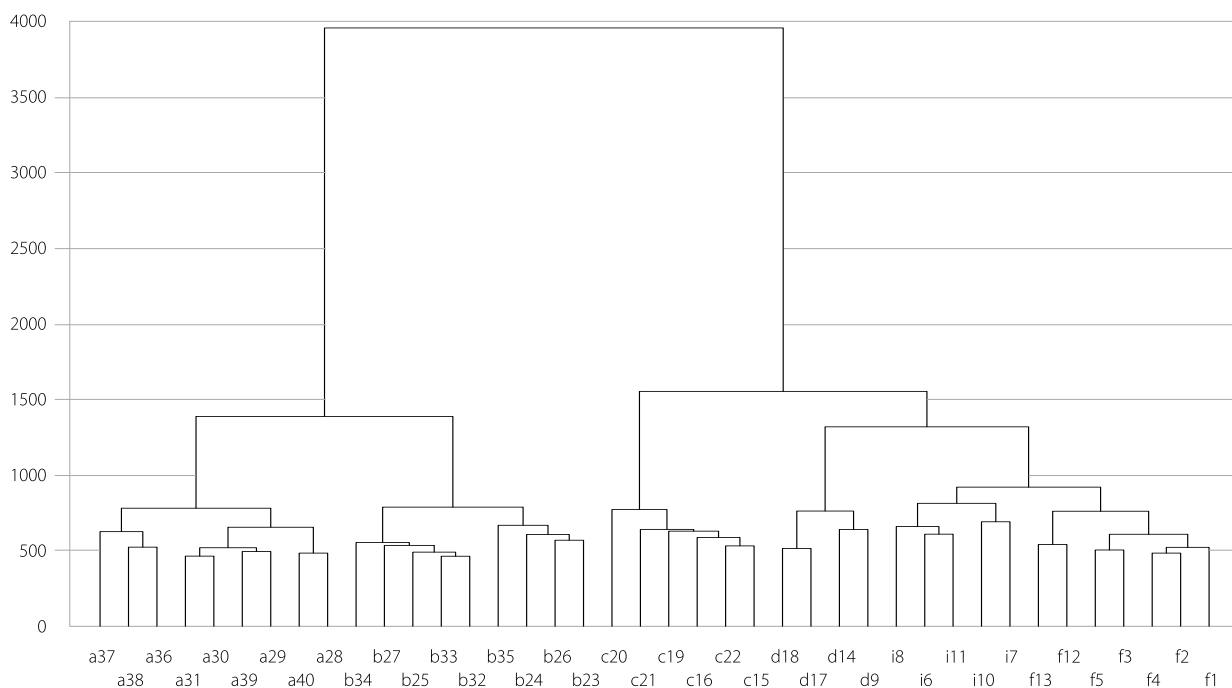


Рис. 3. Кластерный анализ типов леса. Ward's method Euclidean distances. a28—a31, a36—a40 — группа мезотрофных сосновых осоково-разнотравно-ритидиево-остепненных лесов; b23—b27, b32—b35 — группа олиготрофных сосново-березовых разнотравно-зеленомошно-лишайниковых лесов; c15—c16, c19—c22 — группа мезофильных мезотрофных сосново-березовых бруснично-осоково-разнотравно-зеленомошных лесов; d14, d17—d18, d29 — группа мезофильных мезотрофных сосновых разнотравно-зеленомошных лесов; i6—i8, i10—i11 — группа мезофильных олиготрофных сосново-березовых разнотравно-зеленомошных лесов; f1—f5, f12—f13 — группа мезофильных олиготрофных сосновых кустарниково-разнотравно-зеленомошных лесов

и степной эколого-ценотической группы (*Poa angustifolia*, *Festuca ovina*, *Carex korshinskyi*, *Veronica incana*, *Kitagawia baicalensis*, *Pulsatilla turczaninowii*, *Bupleurum scorzonerifolium*, *Oxytropis campanulata*, *Abietinella abietina*).

При проведении кластерного анализа (рис. 3) было выделено два блока описаний, отражающих различие степени влажности местообитаний. В первом блоке представлена группа описаний сосновых остепненно-разнотравных лесов. Второй блок объединил в себе описания мезофильных сосновых зеленомошных и сосновых разнотравных лесов. На следующем уровне кластеризации первый блок описаний разделился на две группы. Их составляют описания олиготрофных березово-сосновых разнотравно-зеленомошно-лишайниковых и мезотрофных сосновых осоково-разнотравно-ритидиево-остепненных лесов. Второй блок описаний разделился на четыре группы описаний типов леса: мезофильных мезотрофных березово-сосновых бруснично-осоково-разнотравно-зеленомошных и сосновых разнотравно-зеленомошных лесов, мезофильных олиготрофных березово-сосновых разнотравно-зеленомошных и сосновых кустарниково-разнотравно-зеленомошных лесов. Не выделявшийся при кластеризации сосновый разнотравно-зеленомошно-лишайниковый тип леса вошел в группу березово-сосновых разнотравно-зеленомошных лесов. Сосновый

разнотравно-зеленомошно-лишайниковый тип вошел в группу березово-сосновых разнотравно-зеленомошно-лишайниковых лесов. Сосновый кустарниково-осоково-разнотравный тип входит в группу сосновых осоково-разнотравно-ритидиево-остепненных лесов. Эти типы леса являются переходными и при кластеризации входят в состав основных кластерных групп.

Выводы

Таким образом, проведение классификации сосновых лесов показало, что их распределение в пространстве зависит от двух основных экологических факторов: влажности и богатства почв. Постепенное изменение этих факторов, связанное с дюнным мезорельефом, обуславливает образование переходных типов леса. На территории национального парка «Шушенский бор» выявлено 9 типов коренных лесов, от мезофильных до ксерофильных, с переходными вариантами. Выявленные типы леса замещают друг друга по элементам дюнного рельефа в связи с четко выраженными градиентами ведущих факторов. Растительные типы первой группы (смешанные мелколиственно-сосновые леса) приурочены к днищам междюнных пространств и нижним частям песчаных дюн с разной степенью увлажненности и проточности, а также к средним частям

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41										
<i>Thalictrum minus</i>	+	+	1	.	1	1	1	.	1	1	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	2	.	.	.	r								
<i>Maianthemum bifolium</i>	1	3	3	2	2	3	+	+	+	3	1	1	1	1	1	+	1	2	2	2	2	1	1	+						
<i>Cimicifuga foetida</i>	3	3	2	2	2	3	+	3	+	1	1	1	1	3	2	3	3	3	2	2	1	2					
<i>Euphorbia species</i>	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					
<i>Aconitum barbatum</i>	+	2	+	+	2	1	1	1	+	1	+	r	+	+	+	+	r	r	+	+	1	1				
<i>Brachypodium pinnatum</i>	+	.	.	3	3	1	+	.	3	1	3	3	1	1	3	3	4	4				
<i>Crepis praemorsa</i>	1	.	+	+	2	1	1	2	+	2	1	1	1	3	3	2	1	1	+	+	1	2	+				
<i>Geranium pseudosibiricum</i>	+	.	+	+	+	1	1	.	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	r	+				
<i>Artemisia tanacetifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>Cypripedium guttatum</i>	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
<i>Campanula glomerata</i>	r	.	r	+	4	1	+	+	+	1	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Trommsdorffia maculata</i>	+	+	2	+	+	1	+	1	1	1	1	1	1	.	2	+	+	+		
<i>Agrimonia pilosa</i>	+	.	+	+	2	1	.	.	+	+	+	+	+	3	+	+	+	+	
<i>Lathyrus humilis</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Achillea asiatica</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Aquilegia sibirica</i>	+	.	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Pleurospermum uralense</i>	1	.	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Aconitum volubile</i>	+	1	.	+	+	+	.	.	2	.	+	+	1	1	1	
<i>Thalictrum foetidum</i>	+	.	.	+	+	+	.	.	.	+	+	1	1	
<i>Vicia cracca</i>	+	+	+	.	r	.	+	+	+	
<i>Artemisia gmelinii</i>	+	+	+	2	+	+	.	.	.	1	.	r	+
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	+	+	+	+	+	+	r	
<i>Cirsium serratuloides</i>	1	.	+	+	+	+	+	.	.	+	.	.	.	1
<i>Viola uniflora</i>	.	+	.	.	1	+	+	+	.	.	2	1	.	1
<i>Hemerocallis minor</i>	+	+	1	+	+
<i>Pulsatilla patens</i>	+	r	.	+	.	1	1	+	+	+	+	+	+
<i>Neottianthe cucullata</i>	+	.	r	.	+	.	r	r	+	+
<i>Lupinus pentaphyllus</i>	+	+	.	1	+	+	.	.	1	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Vicia amoena</i>	+	2	+	+	1	+	1	+	+	2	+
<i>Equisetum hyemale</i>	+	+	+	+	1	3	.	+	+
<i>Orthilia secunda</i>	+	.	+	+	+	3	+	.	+	3	.	3	
<i>Hieracium umbellatum</i>	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Vicia unijuga</i>	1	+	2	+	1	3	3	2	3	3	1	1	1	3	3	3	3	1	2	2	+	+	2	
<i>Pyrola incarnata</i>	4	3	1	+	+	3	.	1	+	+	4	3	4	.	+	+	+	+	3	3	3	1	+	
<i>Calamagrostis arundinac</i>	3	3	4	3	3	1	+	.	3	1	1	1	1	3	3	3	+	3	3	3	3	3	+	
<i>Fragaria vesca</i>	1	1	2	2	3	3	3	2	3	3	1	1	3	2	3	2	3	3	1	2	2	2	+
<i>Iris ruthenica</i>	1	1	2	2	1	3	3	2	3	2	3	1	1	3	2	2	3	3	1	2	2	2	+	
<i>Polygonatum odoratum</i>	3	2	2	1	+	1	3	3	2	+	3	3	1	.	1	2	1	+	
<i>Viola arenaria</i>	+	+	+	+	r	+	.	.	.	r	.	+
<i>Adenophora lamackii</i>	+	+	+	+	
<i>Veratrum nigrum</i>
<i>Silene repens</i>
<i>Lathyrus frolovii</i>	.</																																																	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41												
<i>Seseli libanotis</i>	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+										
<i>Inula salicina</i>	+	+	+									
<i>Saussurea contraversa</i>	.	+								
<i>Pteridium aquilinum</i>							
<i>Phlomis tuberosa</i>							
<i>Platimicra imbricaria</i>							
<i>Kadenia dubia</i>						
<i>Artemisia integrifolia</i>					
<i>Glechoma hederacea</i>					
<i>Dianthus superbus</i>				
<i>Serratula coronata</i>			
<i>Thalictrum simplex</i>		
<i>Origani simplex</i>		
<i>Gentiana macrophylla</i>		
<i>Malaxis monophyllos</i>		
<i>Tragopogon orientalis</i>	
<i>Scorzonera radiata</i>

Примечание.

Типы леса: **a** — сосновый кустарниково-разнотравно-зеленомошный лес; **b** — березово-сосновый разнотравно-зеленомошный лес; **c** — березово-сосновый осоково-зеленомошный лес; **d** — основной разнотравно-зеленомошно-лишайниковый лес; **e** — сосново-мелколиственный бруснично-осоково-разнотравно-зеленомошный лес; **f** — сосновый разноотравно-зеленомошный лес; **g** — сосновый кустарниково-осоково-разнотравный лес; **h** — березово-мелколиственный бруснично-осоково-разнотравно-зеленомошно-лишайниковый лес; **i** — сосновый разноотравно-зеленомошно-лишайниковый лес. Единичные виды: *Urtica dioica* — 17(t), *Cirsium setosum* — 21(+), *Moehringia lateriflora* — 17(1), 18(+), *Salix bebbiana* — 13(t), *Peltigera species* — 27(+), *Cladonia stellaris* — 25(+), 27(+), 32(+), *Carex ericetorum* — 25(3), 27(+), 35(2), *Cladonia arbuscula* — 32(1), 34(+), 39(+), *Medicago falcate* — 8(+), 36(t), *Fragaria veridis* — 7(+), 29(+), *Poa angustifolia* — 8(+), *Festuca valesiaca* — 8(t), *Schizonepeta multifida* — 7(t), 8(t), *Potentilla longifolia* — 30(+), 38(+), *Gypsophila altissima* — 38(+), *Euphrasia parviflora* — 38(t), *Anagallidium dichotomum* — 36(+), 38(+), 40(+), *Erigeron squarrosa* — 36(t), 38(+), 40 (t), *Alyssum obovatum* — 29(t), 37(+), 39(+), *Allium strictum* — 7(t), 23(+), *Orbanche species* — 23(+), 29(1), *Vupleium multinerve* — 12(t), 13(t), 16(t), 21(+), 34(t), *Elymus gmelinii* — 37(+), *Rumex acetosella* — 25(t), 37(+), 38(+), *Silene species* — 29(+), 37(+), *Astragalus adsurgens* — 31(t), 40(+), *Artemisia vulgaris* — 8(+), 14(+), 17(+), *Helictotrichon schellianum* — 36(t), *Sedum aizoon* — 8(1), 34(+), *Elymus species* — 23(+), 25(+), *Festuca pratensis* — 18(+), 20(+), *Helictotrichon pubescens* — 6(+), 9(+), *Viola dissecta* — 23(t), 26(t), *Lithospermum officinalis* — 17(+), 18(t), *Astragalus pendulinus* — 9(+), 20(+), *Chamaenerion angustifolia* — 5(t), *Primula cortusoides* — 11(+), 19(t), 20(+), *Helictotrichon pubescens* — 13(t), *Geranium pratense* — 19(t), 21(+), 22(+), *Galium species* — 20(+), 21(+), *Melica nutans* — 20(+), *Potentilla flagellaris* — 10(+), *Hieracium species* — 34(+), *Elytrigia repens* — 17(+), 18(+), 21(+), *Poa pratensis* — 14(1), 15(+), 20(+), *Carex caryophyllea* — 16(+), *Lathyrus pratensis* — 16(+), 19(t), 20(+), 21(t), *Gymnocarpium dryopteris* — 21(1), 13(+), 22(+), *Tanacetum vulgare* — 18(t), *Elymus kotsarovi* — 20(+), *Oberna behen* — 21(+), *Euphorbia pilosa* — 17(t), *Leucanthemum vulgares* — 21(t), *Ranunculus repens* — 13(t), *Poa sibirica* — 19(+), *Platanthera bifolia* — 34(+), *Stellaria biflora* — 20(+), *Hieracium umbellatum* — 20(+), *Casalia hastata* — 3(t), *Lysimachia vulgaris* — 20(t), *Filipendula stepposa* — 9(+), *Mellilotus officinalis* — 8(t), *Armoria repens* — 13(t), *Polypodium vulgare* — 17(t).

невысоких дюн. Вторая группа типов характеризуется более богатым флористическим составом, сообщества располагаются преимущественно в средних частях дюн. Третью группу образуют ксерофитные сосновые леса, занимающие вершины песчаных грив и территории, граничащие со степями. Проведение кластерного анализа также показало зависимость распределения растительных сообществ от влажности и богатства почв. Широкий спектр типов леса по отношению к условиям увлажнения обусловлен азональным положением сосновых лесов в степной зоне котловины. Результаты классификации и кластерного анализа подтверждают и дополняют друг друга, расширяя представление о распределении растительного покрова в зависимости от различных сочетаний факторов среды в дюнном рельефе.

Библиографический список

- Никольская Л. А.* Хакасия. Красноярск, 1968. 23 с.
- Почвенные факторы продуктивности сосняков (на примере ленточных боров Красноярского края).* Красноярск, 1976. 237 с.
- Природные условия правобережной части Минусинской впадины // Почвы Минусинской впадины.* М., 1954.
- Природные условия Красноярского Края.* М., 1961. 248 с.

Растительность правобережья Енисея. Новосибирск, 1971. 378 с.

Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск, 1980. 336 с.

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

Черепнин Л. М. История исследования растительного покрова южной части Красноярского края. Красноярск, 1954. 79 с

Hennekens S. M. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. Lancaster: University of Lancaster, 1996. 59 p.

Summary

The contribution represents the results of classification and cluster analysis of pine forest of National park «Shushensky pinery». As a result, 9 types and 3 groups of types of forests have been described. Leading environmental factors of forest types formation and plant species distribution humidity and fertility of soils. Dependence of plants distribution and locations of described forest types have been related with features of dune relief. Diagnostic species groups are represented for each group forest types.

УДК 632.04.01/.08:582.971.1

Р. Е. Романов
R. E. RomanovЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: root@botgard.nsk.su

статья поступила 17.02.2006

Сезонная динамика таксономического состава фитопланктона рек Барнаулка и Большая Лосиха (бассейн Верхней Оби)

Seasonal dynamics of rivers Barnaulka and Bolshaya Losikha (Upper Ob Basin) phytoplankton taxonomic composition

Аннотация. Сезонная динамика числа одновременно вегетирующих видов, разновидностей и форм фитопланктона сходна в нижнем течении рек Барнаулка и Большая Лосиха (бассейн Верхней Оби) и, по-видимому, характерна для равнинных рек. Наименьшие значения этого показателя отмечены в зимнюю межень и половодье, максимум — в летне-осеннюю межень при наибольшей температуре вод, наиболее существенное увеличение — на спаде половодья — в начале летне-осенней межени. Это отражает как наиболее значительные резкие изменения условий окружающей среды, так и смену регистрируемой стадии сукцессии фитопланктона. Оценка «одномоментного» видового разнообразия, а также его динамика будет меньше зависеть от субъективных факторов при условии одинаковой репрезентативности сравниваемых значений, что можно обеспечить через стандартизацию числа просмотренных индивидов. Однако при таком подходе динамика разнообразия будет свидетельствовать об изменении относительного обилия отдельных видов.

Ключевые слова: равнинные реки, фитопланктон, число одновременно вегетирующих видов, разновидностей и форм, сезонная динамика.

Key words: lowland rivers, phytoplankton, simultaneously vegetating species, varieties and forms number, seasonal dynamics.

Номенклатура: Киселев, 1954; Кондратьева, 1958; Скабичевский, 1960.

Введение

Фитопланктон — удобный объект для выявления закономерностей сукцессии из-за короткого жизненного цикла его компонентов (Huszar, Reynolds, 1997), что обуславливает, в частности, относительно быстрый «отклик» структуры этого альгоценоза на изменения условий окружающей среды.

Динамика числа компонентов альгоценозов, в частности таксономических, так же, как и скорость насыщения их состава в течение вегетационного периода, характеризует особенности сезонной сукцессии исследуемых сообществ. Детальный анализ этих характеристик может помочь формированию представлений о закономерностях сукцессии сложных многовидовых сообществ.

Цель данной работы — выявить динамику числа одновременно вегетирующих видов, разновидностей и форм фитопланктона нижнего течения рек Барнаулка и Большая Лосиха и оценить возможность использования этого показателя для харак-

теристики сезонной сукцессии альгоценоза водной толщи.

В 2001—2003 гг. были исследованы реки Барнаулка и Большая Лосиха (далее — Б. Лосиха) в их нижнем течении, т. е. на участках, где процессы формирования потамофитопланктона как ценоза уже завершились (Охапкин, 1997).

Река Барнаулка впадает слева в р. Обь в черте Барнаула, в соответствии с классификацией Л. М. Корытного (2001), относится по длине (~ 200 км) и площади бассейна (5,7 тыс. км²) к средним, по расходу воды — соответствует категории «малая». Расход воды у Барнаула в 2000 г. колебался от 0,4 (14 марта) до 7,3 м³/с (12 апреля), скорость течения — от 0,3 (5 октября) до 0,9 м/с (12 апреля) (Темерев и др., 2001). Минерализация воды в летне-осеннюю межень на различных участках водотока изменяется от 0,16 до 0,90 г/дм³, концентрации неорганических соединений фосфора и азота значительны и увеличиваются вниз по течению. Вода и донные отложения реки существенно загрязнены тяжелыми металлами

и органическими веществами в среднем и нижнем течении (Михайлов и др., 2000; Третьякова, 2000), о чем свидетельствуют структурные и функциональные характеристики зоопланктона, зообентоса и ихтиоценозов, пигментные характеристики фитопланктона (Силантьева и др., 1998; Жихарева, Кириллова, 2000; Савоськин, Журавлев, 2000; Безматерных, Эйдукайтене, 2003).

Река Б. Лосиха впадает в правобережную протоку р. Оби у Барнаула, по длине (150 км) — средняя, по площади водосбора (1,5 тыс. км²) — малая. Скорость течения в приустьевом участке этого водотока в летне-осеннюю межень 2002 г. изменялась от 0,5 до 0,7 м/с. Минерализация воды р. Б. Лосиха в половодье — 0,1—0,2 мг/дм³, летом увеличивается до 0,5—0,6 г/дм³.

Ранее был выявлен таксономический состав альгоценозов р. Барнаулка (Левадная, 1972; Куксн и др., 1972; Силантьева и др., 1998; Романов, Соловьева, 2000). Литературные сведения о водорослях р. Б. Лосиха отсутствуют.

Материалы и методы

Пробы фитопланктона отбирали в нижнем течении рек Барнаулка (1,0 км от устья) с ноября 2001 г. по февраль 2003, Б. Лосиха (6,5 км от устья) с декабря 2001 г. по декабрь 2002 г. с интервалом 10—15 суток. Всего проанализировано по общепринятым методикам (Водоросли, 1989) 58 проб: р. Барнаулка — 32, р. Б. Лосиха — 26. Для более полного выявления таксономического состава просматривали нефиксированный материал. Диатомовые водоросли определяли в постоянных препаратах, неколонизальные виды центрических диатомовых учитывали как *Stephanodiscus* spp. et *Cyclotella* spp. Встречаемость таксона — отношение числа проб, в которых он присутствует, к общему их числу, которое принимали за 100 %. Встречаемость во времени, или, точнее, постоянство (Баканов, 1987), была вычислена для идентичных по объему массивов проб фитопланктона (26 проб для каждой реки) за один и тот же период (декабрь 2001 г. — декабрь 2002 г.).

Коэффициент корреляции Пирсона применяли для выявления связи числа одновременно вегетирующих таксонов с температурой воды, численностями клеток и индивидов, биомассой фитопланктона.

Результаты и обсуждения

В планктоне р. Барнаулка обнаружены 383 вида (436 видов, разновидностей и форм, далее — ВРФ) водорослей из 138 родов, 63 семейств и 9 отделов. Близкое таксономическое разнообразие фитопланктона выявлено в р. Б. Лосиха — 362 вида (409 ВРФ) из 128 родов, 55 семейств и 8 отделов.

Число одновременно вегетирующих ВРФ существенно варьировало в нижнем течении р. Барнаулка

в течение 2002 г. (23—90 ВРФ) и демонстрировало тенденцию к повышению в летне-осеннюю межень (рис. 1). Минимальные значения этой характеристики (менее 43 ВРФ) наблюдали в середине зимней межени 2001—2002 гг., начале половодья и первой половине зимней межени 2002—2003 гг. На спаде половодья этот показатель увеличивался параллельно росту температуры воды и достигал максимума в середине летне-осенней межени (17 июля) при наибольшей температуре (22,0 °С). Динамика температуры и числа одновременно вегетирующих ВРФ практически совпадали в р. Барнаулка лишь в период максимальных температур воды и не коррелировали между собой большую часть года (рис. 1).

Основу таксономического разнообразия фитопланктона нижнего течения р. Барнаулка в ноябре 2001 г. — феврале 2003 г. составляли зеленые, диатомовые и эвгленовые водоросли при незначительном участии остальных отделов (рис. 2). Эвгленовые водоросли были наиболее представительны в период открытой воды. Роль зеленых водорослей (за счет хлорококковых) возростала в летнюю межень. Разнообразии синезеленых было максимальным с середины июля до середины ноября. Наибольшее число одновременно вегетирующих ВРФ золотистых водорослей отмечено в середине мая (10.05—20.05) и в середине декабря (17.12).

Число одновременно вегетирующих в планктоне нижнего течения р. Б. Лосиха таксонов водорослей варьировало в пределах 11—127 ВРФ с минимумом на пике половодья и максимумом в летнюю межень (рис. 1, 2). В период ледостава (30 декабря 2001 г. — 24 февраля 2002 г.) значения этого показателя варьировало от 17 до 54. На спаде половодья параллельно с повышением температуры воды они увеличивались и достигали максимума (не менее 90 ВРФ) в летнюю межень при температуре воды выше 15 °С (рис. 1, 2). Период наибольшего таксономического разнообразия водорослей планктона нижнего течения р. Б. Лосиха (15 июня — 24 августа 2002 г.) соответствовал периоду максимальной температуры речных вод. В целом, динамика числа ВРФ, одновременно вегетирующих в планктоне рассматриваемой реки, и температуры воды в период открытой воды были очень близки. Примечательно, что на спаде половодья увеличение таксономического разнообразия фитопланктона и температуры воды происходили параллельно, тогда как во второй половине летне-осенней межени при уменьшении второго показателя число одновременно вегетирующих ВРФ снижалось медленнее.

Основу таксономического состава фитопланктона нижнего течения р. Б. Лосиха (2002 г.) составляли зеленые водоросли. Именно они создавали выраженный летне-осенний пик видового разнообразия (рис. 3). Роль диатомовых была гораздо ниже, они преобладали над зелеными водорослями или были равнозначны с ними лишь в зимнюю межень

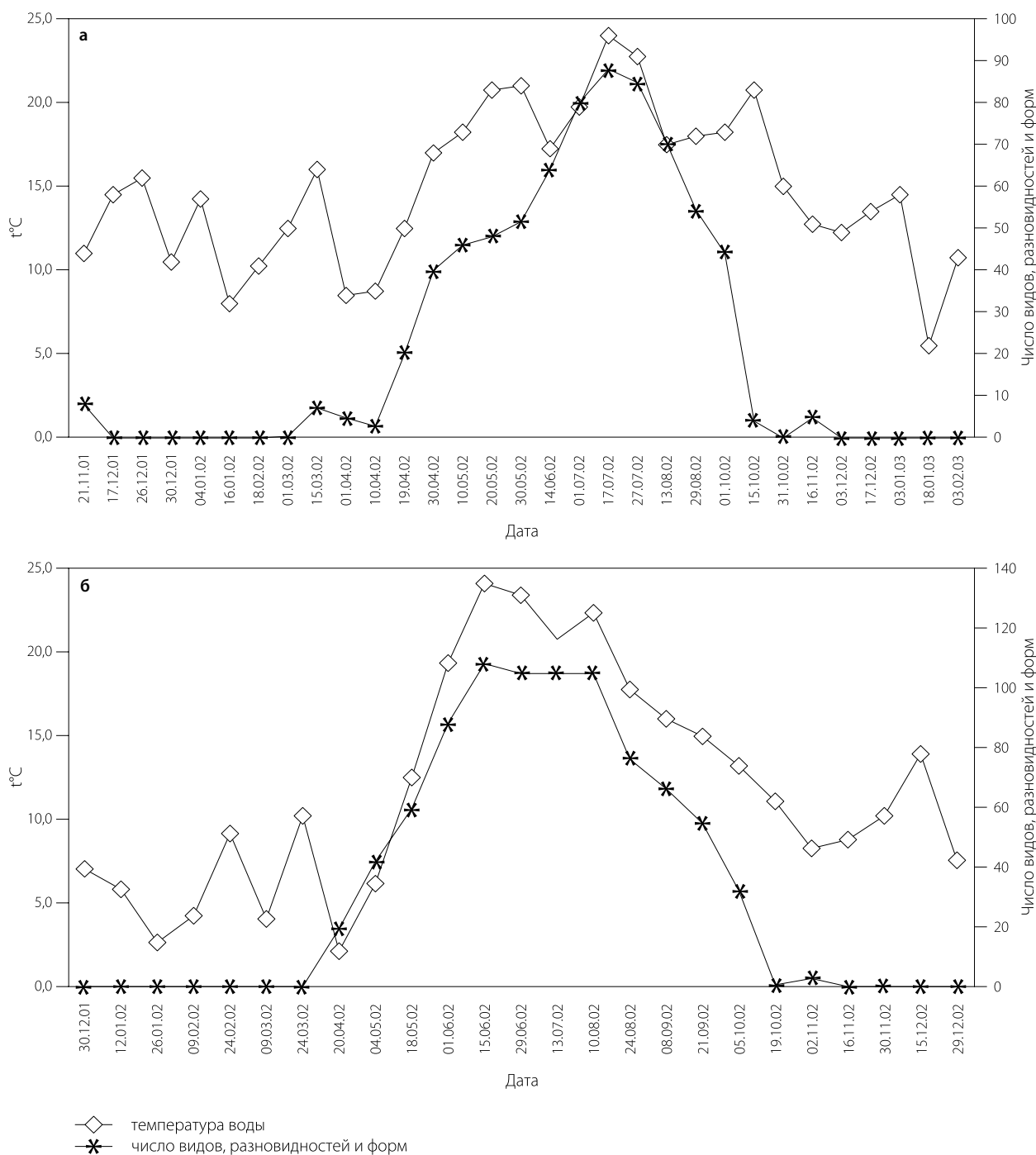


Рис. 1. Динамика температуры воды и числа одновременно вегетирующих видов, разновидностей и форм фитопланктона нижнего течения рек Барнаулка (а) и Большая Лосиха (б) в 2002 г.

или половодье. На спаде половодья и вплоть до ледостава зеленые водоросли оставались ведущими в группировках планктона. Среди остальных отделов в фитопланктоне р. Б. Лосиха более заметны эвгленовые, наибольшее разнообразие которых наблюдали в летне-осеннюю межень (рис. 3). Золотистые водоросли были представительнее синезеленых также в этот период. Максимальное разнообразие первых зарегистрировали в начале межени (15 мая — 15 июня). Число видов синезеленых водо-

рослей мало изменялось с окончания ледостава до конца наблюдений и было минимальным зимой 2001—2002 гг.

В р. Барнаулка наблюдали более частые и резкие колебания числа одновременно вегетирующих ВРФ, чем в р. Б. Лосиха при существенно меньшей общей амплитуде (21—94 и 11—129 ВРФ в пробе соответственно). Сезонная динамика этого показателя фитопланктона и температуры воды р. Б. Лосиха была схожа с временной неоднородностью темпера-

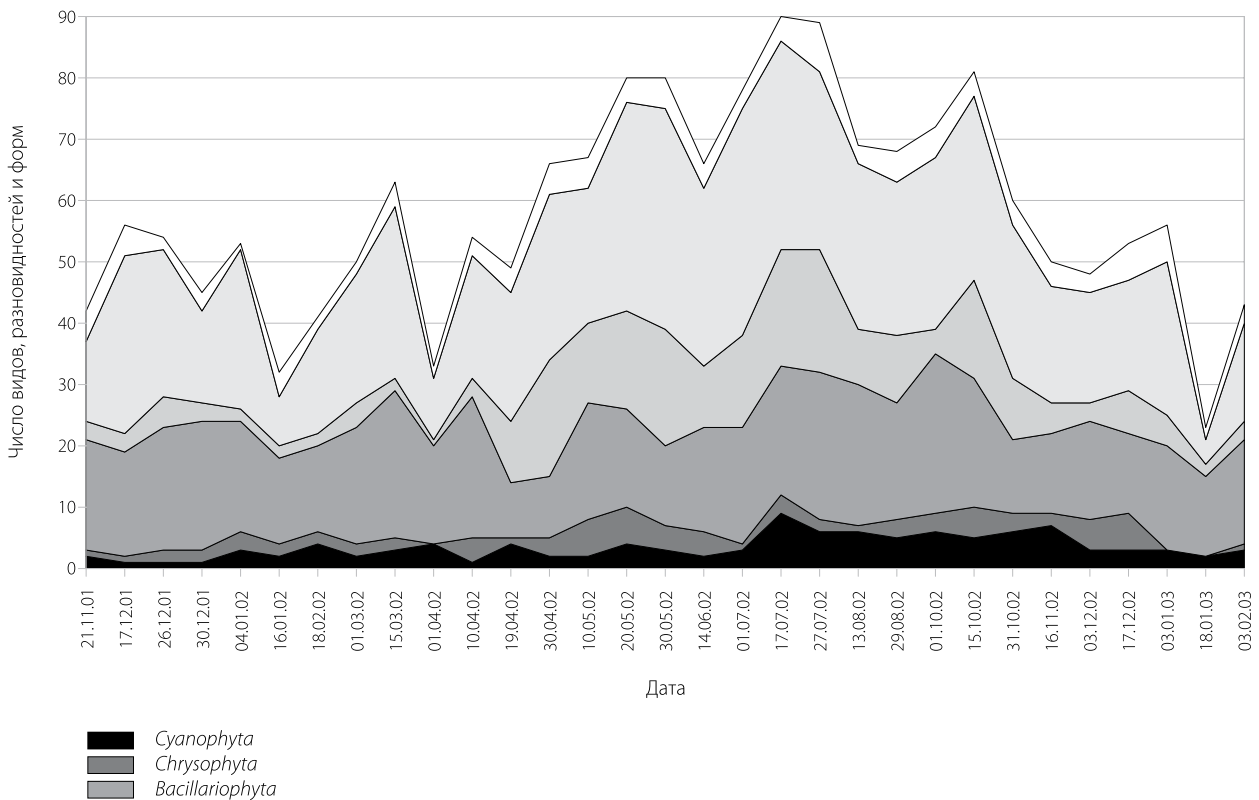


Рис. 2. Динамика числа одновременно вегетирующих видов, разновидностей и форм водорослей планктона нижнего течения р. Барнаулка в ноябре 2001 — феврале 2003 г.

туры воды, в р. Барнаулка параллельное изменение этих характеристик наблюдали лишь в период максимальных температур водной толщи. В зимнюю межень и половодье число одновременно вегетирующих ВРФ водорослей планктона исследованных рек были близки и меньше, чем в летне-осеннюю межень. Пик видового разнообразия за счет зеленых водорослей (порядок хлорококковые) в летнюю межень, хорошо выраженный в р. Б. Лосиха, в р. Барнаулка неотчетлив (рис. 2). В обеих реках эвгленовые водоросли были наиболее представительны в период открытой воды, роль зеленых водорослей (за счет порядка хлорококковых) возрастала в летнюю межень, в течение которой зарегистрировано максимальное разнообразие синезеленых. Распределение числа одновременно вегетирующих ВРФ зеленых водорослей планктона р. Барнаулка в течение года заметно равномернее такового в р. Б. Лосиха; роль эвгленовых существенно выше в первом водотоке.

Значительное таксономическое разнообразие фитопланктона нижнего течения рассматриваемых водотоков (67—127 одновременно вегетирующих ВРФ) наблюдали в периоды относительно стабильного гидрологического режима (летне-осенняя межень). Число одновременно вегетирующих ВРФ составило до 21 % в р. Барнаулка и до 31 % в р. Б. Лосиха от общего числа ВРФ, зарегистрированных

во все фазы водного режима реки. Динамика этой характеристики планктона нижнего течения сходна в обеих исследованных реках (низкие значения во время зимней межени и половодья, рост параллельно подъему температуры воды, максимум в летне-осеннюю межень при наибольшей температуре воды).

Корреляционный анализ не выявил достоверной (по критерию Стьюдента) линейной зависимости числа одновременно вегетирующих ВРФ водорослей планктона реки Б. Лосиха от температуры, численностей клеток и индивидов фитопланктона (планктонных форм и планктона в целом). Достоверная линейная корреляция ($p < 0,001$) выявлена лишь для числа одновременно вегетирующих видов с биомассой водорослей планктона в целом и планктонных форм в частности ($r = 0,56$ и $0,54$ соответственно), числа одновременно вегетирующих ВРФ с биомассой планктонных форм водорослей ($r = 0,60$). В р. Барнаулка обнаружена низкая достоверная линейная корреляция ($-0,23 \leq r \leq 0,14$, $p < 0,05$) числа одновременно вегетирующих видов, а также ВРФ с численностями клеток и индивидов, биомассой фитопланктона (планктонных форм и планктона в целом).

Встречаемость представителей отделов в целом соответствует рассмотренной ранее их роли в таксономическом составе фитопланктона исследованных рек. С постоянством равным или более 50 % в водной толще р. Барнаулка встречены 23, р. Б. Ло-

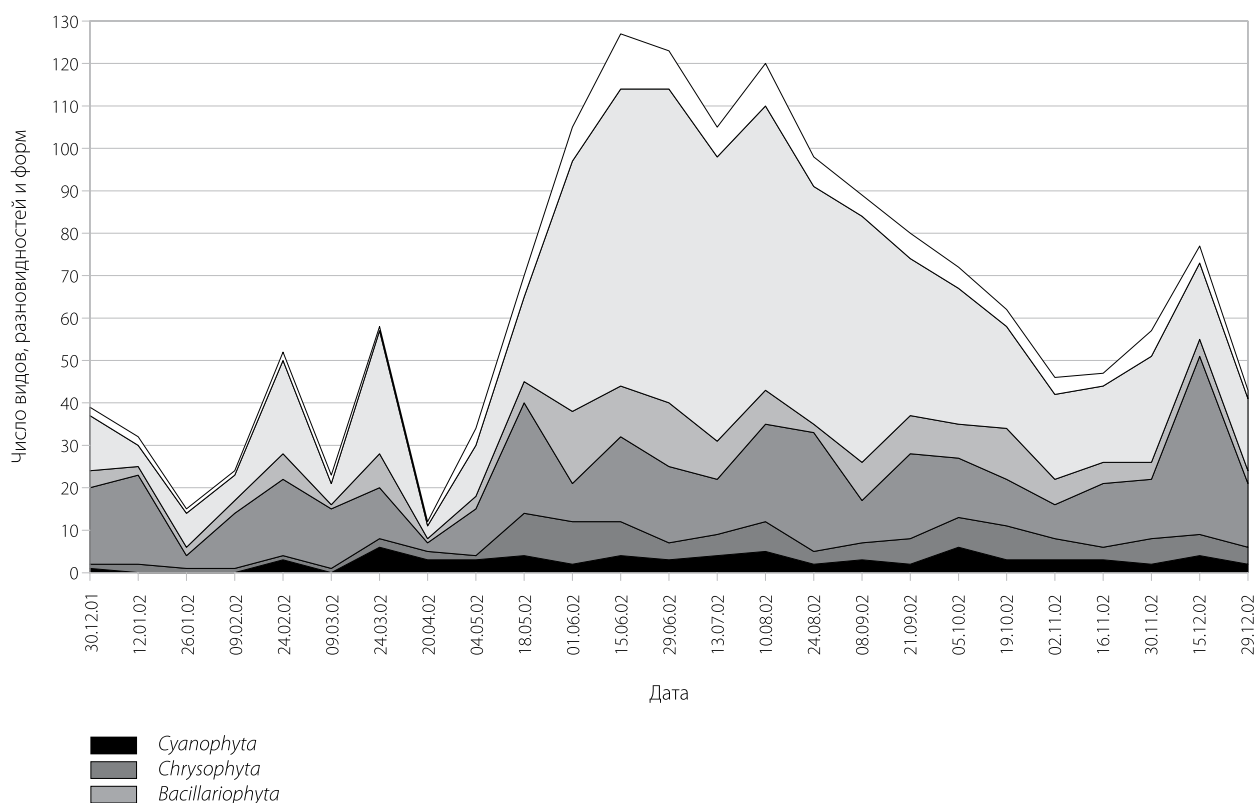


Рис. 3. Динамика числа одновременно вегетирующих видов, разновидностей и форм водорослей планктона нижнего течения р. Большая Лосиха в декабре 2001 — декабре 2002 г.

сиха — 22 вида и формы. В рассматриваемый период практически одинаково часто в планктоне исследованных рек были встречены *Nitzschia acicularis*, *Fragilaria ulna* s.l., *Gymnodinium* spp., *Chlamydomonas* spp., *Didymocystis inconspicua*, *Koliella* sp., *Monoraphidium contortum*, *Monoraphidium griffithii*, *Scenedesmus acutus*, *Scenedesmus sempervirens* (табл. 1). В р. Барнаулка *Stephanodiscus* spp. et *Cyclotella* spp., *Chlamydomonas* spp., *Monoraphidium contortum* встречались постоянно, в р. Б. Лосихе не обнаружены ВРФ водорослей с максимальным из возможных значением встречаемости (100%). Наиболее часто в планктоне последней реки встречены *Nitzschia acicularis*, *Chlamydomonas* spp. и *Monoraphidium contortum*, существенно большую роль по встречаемости по сравнению с р. Барнаулка играли *Cymatopleura solea* s.l., *Crucigenia tetrapedia*, *Scenedesmus falcatus*, *Scherffelia* sp. и др. (табл. 1). В планктоне р. Барнаулка по сравнению с р. Б. Лосихой чаще встречены *Diatoma vulgare*, *Melosira varians*, *Surirella minuta*, *Scenedesmus helveticus* и др.

Высокое таксономическое разнообразие водорослей планктона исследованных водотоков свидетельствует об их значительном биотическом потенциале, биотопической неоднородности, возможности перестройки структуры фитопланктона при смене условий. Разнообразие видов, как и разнообразие сообществ, обеспечивает множество альтернативных

путей, посредством которых вещества и энергия могут двигаться через экосистему (Patrick, 1988).

В период ледостава обнаружили от 17 до 54 одновременно вегетирующих ВРФ, что несколько выше, чем в других реках. В частности, в подледном фитопланктоне р. Иртыш у Омска зарегистрировано от 7 до 19 облигатно и факультативно планктонных форм одновременно, представленных, большей частью, единичными экземплярами. Эти виды вымывались из залежей планктонных водорослей в подвижных грунтах реки и играли заметную роль в альгоценозах водной толщи летом предыдущего года (Скабичевский, 1957). В подледном фитопланктоне Средней Оби у Колпашево обнаружено 5—14 одновременно вегетирующих видов (Науменко, 1992), р. Белая у Уфы — 10—14 видов и разновидностей (Шкундина, 1993), притоках Каневского и Кременчугского водохранилищ на р. Днепр — от 6 до 32 видов (Клоченко, Митьковская, 1993).

В фитопланктоне нижнего течения рек Барнаулка и Б. Лосиха в ледостав практически отсутствовали специфичные для этого периода ВРФ, таксономический состав сообществ фототрофных оксигенных организмов водной толщи представлял большей частью, как и в р. Иртыш у Омска, Нижнем Иртыше, Средней Оби у Колпашево, р. Белая у Уфы «остатки планктона прошлого периода» (Скабичевский, 1957; Валеева, 1975; Науменко, 1992; Шкундина, 1993).

Таблица 1. Встречаемость таксонов водорослей в планктоне нижнего течения рек Барнаулка и Б. Лосиха

Таксоны	Барнаулка	Б. Лосиха
<i>Chrysophyta</i>	–	–
<i>Chrysooccus rufescens</i> f. <i>tripora</i> J. Lund	69	85
<i>Pseudokephyrion entzii</i> f. <i>granulata</i> Bourr	–	50
<i>Bacillariophyta</i>	–	–
<i>Aulacoseira</i> cf. <i>alpigena</i> (Grun.) Krammer	–	50
<i>Stephanodiscus</i> spp. et <i>Cyclotella</i> spp.	100	88
<i>Cymatopleura solea</i> (Bréb.) W.Sm. s.l.	–	65
<i>Diatoma vulgare</i> Bory	61	–
<i>Fragilaria ulna</i> (Nitzsch) Lange–Bertalot s.l.	61	61
<i>Melosira varians</i> Ag.	88	–
<i>Navicula capitata</i> Ehr.	54	–
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kütz.) W.Sm.	92	92
<i>Surirella minuta</i> Bréb.	73	–
<i>Cryptophyta</i>	–	–
<i>Cryptomonas</i> spp.	92	54
<i>Dinophyta</i>	–	–
<i>Gymnodinium</i> spp.	85	88
<i>Euglenophyta</i>	–	–
<i>Euglena acus</i> Ehr.	50	–
<i>Chlorophyta</i>	–	–
<i>Chlamydomonas</i> spp.	100	96
<i>Scherffelia</i> sp.	–	58
<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchn.) W. et G.S. West	–	65
<i>Didymocystis inconspicua</i> Korsch.	58	65
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korsch.) Hind.	58	–
<i>M. contortum</i> (Thur.) Kom.–Legn.	100	96
<i>M. griffithii</i> (Berk.) Kom.–Legn.	61	50
<i>M. intermedium</i> Hind.	58	–
<i>Raphidocelis</i> cf. <i>van-goorei</i> Nyg., Komárek, Kristiansen et Skulberg	65	88
<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen	61	69
<i>S. falcatus</i> Chod.	–	58
<i>S. helveticus</i> Chod.	77	–
<i>S. opoliensis</i> P.Richt.	–	50
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Bréb.	54	–
<i>S. sempervirens</i> Chod.	58	50
<i>Tetrastrum staurigeniaeforme</i> (Schröd.) Lemm.	–	50
<i>Koliella</i> sp.	58	54

Примечание. Учтены виды и формы с встречаемостью $\geq 50\%$. Spp. — представители этих родов не определены достоверно при низком обилии или без использования специфичных методик; ОПП — общее проективное покрытие

Среднее удельное видовое богатство фитопланктона нижнего течения рек Барнаулка и Б. Лосиха в период открытой воды (вегетационный период) существенно выше, чем в большинстве разнотипных водотоков бассейна Средней Волги (табл. 2). По этому показателю исследованные реки близки к гипертрофной р. Клязьма (длина 686 км) с зарегулированным в верхнем течении стоком, в фитопланктоне которой также зарегистрирована сравнительно большая вариабельность числа одновременно вегетирующих ВРФ (Охапкин, 2000а).

Большое число одновременно вегетирующих видов, ВРФ водорослей планктона нижнего течения рек Барнаулка и Б. Лосиха (до 90 и 127 видов, 96 и 137 ВРФ соответственно), по-видимому, не является исключительным и предельным для речных экосистем. В планктоне среднего течения малой реки Большая Черемшанка (приток Верхней Оби) в первой половине летне-осенней межени зарегистрировано 85 одновременно вегетирующих ВРФ водорослей

(оригинальные данные). До мелиорации в водотоках бассейна реки Припять с заболоченными водосборами одновременно отмечено до 60—90 (в среднем 74; в р. Припяти — до 100) ВРФ водорослей в планктоне (Крашмальский, 1990). В планктоне нижнего течения р. Моравы — притока р. Дунай в летнюю межень обнаружено до 100 одновременно вегетирующих видов водорослей (Гетеша, Марван, 1987). В фитопланктоне рек бассейна Средней Волги при тщательном флористическом анализе насчитывали до 100—120 ВРФ одновременно вегетирующих зеленых водорослей (Охапкин, 2001). В единственной пробе сетевого планктона нижнего течения р. Нива (Кольский полуостров; бассейн Белого моря) А. А. Коршиков (1941) обнаружил 202 ВРФ водорослей, причем список, по мнению автора, не являлся исчерпывающим.

Сезонная динамика числа одновременно вегетирующих ВРФ фитопланктона нижнего течения р. Б. Лосиха в 2002 г. была очень сходна с динамикой

Таблица 2. Среднее за период открытой воды удельное видовое богатство фитопланктона водотоков бассейна Средней Волги (Охапкин, 1997, 2000а) и Верхней Оби

Реки		Удельное видовое богатство
Малые	Везлома	35,0 ± 1,8
	Санда	48,9 ± 1,5
	Сейма	22,2 ± 1,1
Средние	Линда	35,4 ± 2,3
	Узола	29,3 ± 1,7
	Кудьма	34,0 ± 2,1
	Пьяна	27,1 ± 1,0
	Барнаулка	66,6 ± 3,3
Большие	Б. Лосиха	75,8 ± 8,4
	Волга	32,5 ± 1,6
	Ока	35,3 ± 1,8
	Клязьма	61,0 ± 4,0

числа видов фитопланктона устья р. Ока, которая в многоводном 1978 г. описывалась одновершинной кривой с максимумом в середине лета (Охапкин, 1981). Последний, по-видимому, характерен для равнинных рек (Охапкин, 2000б), и в р. Ока определялся наибольшим видовым разнообразием зеленых водорослей, совпадая с периодом наибольшего прогрева воды (до 19—22 °С в августе) (Охапкин, 1981). Весной и осенью таксономический состав фитопланктона был намного беднее. В сравниваемых реках (Ока, Барнаулка и Б. Лосиха) наиболее резко изменялся видовой состав зеленых водорослей. В реках области замкнутого стока юга Обь-Иртышского междуречья наиболее разнообразный таксономический состав фитопланктона, напротив, наблюдали в начале июня (Шауло, 2001).

Динамика числа видов диатомовых водорослей планктона р. Б. Невки по ежедекадным непрерывным сборам в течение трех лет не обнаружила какого-либо постоянства (Порецкий, 1931). Как и в планктоне р. Барнаулка здесь наблюдали значительные резкие колебания числа одновременно зарегистрированных ВРФ. Минимумы и максимумы не были приурочены к определенным сезонам и фазам гидрологического цикла этой реки. Более выровненной была кривая числа облигатно планктонных диатомовых, которая не демонстрировала резких скачков и имела лишь общую тенденцию к повышению летом и осенью и понижению зимой. При анализе этих данных необходимо принять во внимание, что таксономический состав и структуру фитопланктона р. Нева во многом определяет Ладожское озеро, воды которого практически полностью (на 98 %) формируют сток реки (Петрова, 1996).

На полученных данных, безусловно, отразились и субъективные, «внешние» по отношению к водорослям, факторы, роль которых может быть особенно значима в исследованиях микроскопических организмов, что показано, в частности, для свободноживущих гетеротрофных жгутиконосцев (Lee, Patterson, 2000). Действительное число одновре-

менно вегетирующих видов выше указанного, так как таксономическая принадлежность некоторых организмов, встреченных в небольшом количестве, осталась неизвестной. Точное определение многих групп водорослей (как правило, мелкие формы; синезеленые, некоторые диатомовые и хлорококковые) возможно лишь после просмотра большого количества материала, находящегося в нужной стадии развития, и позволяющего выявить диапазон изменчивости ряда признаков (Кондратьева, 1968; Кондратьева та in., 1984; Царенко, 1990; Krammer, Lange-Bertalot, 1988; Komarek, Anagnostidis, 1998), использовать специфичные для ряда групп методики (Киселев, 1954; Starmach, 1968а и др.) или выделить чистую культуру (Царенко, 1990).

Лишь небольшое число видов характеризовалось высоким постоянством в альгоценозах водной толщи исследованных рек (табл. 1) и только 14 видов и форм в р. Барнаулка и 20 в Б. Лосихея составили не менее 5 % общей численности индивидов фитопланктона за период наблюдений. Это свидетельствует о значительной неравномерности распределения обилия видов водорослей планктона исследованных рек. По-видимому, достигающие значительного развития и (или) характеризующиеся высоким постоянством виды водорослей являются элементами альгоценоза, через которые проходит большая часть потока вещества и энергии. Можно предположить, что в фитопланктоне исследованных рек их состав, в основном, выявлен. Оценить же, насколько полученный список видов с низким обилием, находки которых преимущественно случайны, отражает их действительное разнообразие, т. е. биотический потенциал рассматриваемых водотоков, не представляется возможным. Из-за случайного характера находок малообильных видов индексы видового сходства, вероятно, не могут достигать теоретически возможных максимальных значений даже между продублированными пробами.

В таксономически богатых сообществах распределение обилий видов обычно описывается логариф-

мически нормальной кривой, что означает, в частности, что большинство видов имеют низкое обилие (Мэггаран, 1992). Это особенно верно для речного фитопланктона, в котором, в отличие от озерного, нередко можно обнаружить больше спорадических видов. Возможно, это свидетельствует о том, что потамопланктон имеет большую «экологическую память» и отражает наличие представителей трех генетических элементов в речном планктоне (Reynolds, цит. по: Охалкин, 20006). Последнее определяет высокая гидродинамическая активность водотоков — фактор, формирующий структурные особенности сообществ их водной толщи (Охалкин, 1997). При взаимодействии с пойменными водоемами в половодье река выступает одновременно как реципиент и донор видов — элементов «экологической памяти» в понимании Дж. Падисака (Zalokar de Domitrovic, 2003). Можно утверждать, что это происходит и в остальные фазы водного режима, но пространственный масштаб такого взаимобмена компонентами планктона реки и других альгоценозов ее русла и придаточных водоемов, по-видимому, существенно меньше.

Рассматривая зависимость количества видов от числа особей, А. П. Левич (цит. по: Баканов, 1987) обнаружил, что у планктонных организмов в любой выборке существуют виды с очень низким обилием, т. е. рассматривая эту функцию, можно прийти к выводу, что она строго возрастает. Это свойство он назвал «правилом экологической неаддитивности». Согласно ему, не существует естественного сообщества, являющегося просто суммой отдельных частей. Вместе с ростом числа просмотренных организмов должны появиться новые виды. С увеличением числа просмотренных клеток до нескольких сотен число видов гетеротрофных жгутиконосцев строматолитов и донных отложений залива Шак-Бей (Западная Австралия) постоянно возрастало (Al-Qasab et al., 2004). Насыщение их списка при увеличении объема выборки не отмечено, однако рост числа видов при этом постепенно замедлялся.

Можно предположить, что при увеличении числа просмотренных организмов речного фитопланктона возрастает вероятность того, что таксономический состав растет преимущественно за счет аллохтонных для данного сообщества видов и, следовательно, все сильнее отражает состав альгоценозов водотока или речной системы в целом. Это особенно верно для такого альгоценоза, как потамофитопланктон, так как места размножения, роста и обнаружения таких преимущественно микроскопических и часто не прикрепленных к субстрату живых организмов как водоросли в динамичных условиях речного потока часто не совпадают.

Однако использовать такой показатель, как число одновременно вегетирующих ВРФ, без оценки его репрезентативности не представляется возможным, так как не вполне корректно утверждать, что полу-

ченные данные в большей степени определяют объективные, а не субъективные факторы. Полученная динамика может отражать преимущественно «внешние» по отношению к объектам исследования факторы, связанные в частности с методикой отбора и обработки проб. Относительная «бедность» таксономического состава фитопланктона исследованных рек в зимнюю межень и половодье скорее связана с меньшим объемом выборки. Это обусловлено низкой численностью водорослей, а также наличием большого числа взвешенных частиц в половодье. Следовательно, выраженная временная неоднородность числа одновременно вегетирующих ВРФ в данном случае, возможно, является артефактом. Поэтому большую амплитуду значений этой характеристики нижнего течения р. Б. Лосиха по сравнению с р. Барнаулка, вероятно, можно связать со значительно большей внутригодовой амплитудой обилия фитопланктона в этом водотоке (0,02—108,5 млн. кл./дм³, 0,01—57,8 млн. инд./дм³, 0,01—18,8 г/м³ и 0,18—35,1 млн. кл./дм³, 0,13—4,8 млн. инд./дм³, 0,08—4,6 г/м³ соответственно). По-видимому, эта возможная субъективно обусловленная зависимость не линейна.

Сравнимость полученных оценок «одномоментного» таксономического разнообразия можно обеспечить, стандартизируя число просмотренных организмов, причем при разных объемах выборки возможен пересчет на одно и то же число индивидов (Мэггаран, 1992). Полученное таким образом видовое разнообразие будет сопоставимым, так как разные пробы будут обладать одинаковой репрезентативностью в отношении видового состава, однако динамика этой характеристики будет свидетельствовать об изменении относительного обилия ВРФ.

Наиболее существенное увеличение числа одновременно вегетирующих ВРФ, а также численности и биомассы, пополнение таксономического состава, перестройки структуры фитопланктона нижнего течения рек Барнаулка и Б. Лосиха наблюдали на спаде половодья — в начале летне-осенней межени. Это отражает наиболее значительные резкие изменения условий окружающей среды. В первом водотоке перестройки структуры фитопланктона отмечены на месяц раньше, что, возможно, как и меньшая внутригодовая амплитуда обилия фитопланктона, обусловлено особенностями гидрологического режима, связанными с присутствием проточных озер в верхнем течении этой реки.

Сезонные изменения структуры альгоценоза водной толщи, обнаруженные на конкретном участке реки, являются суперпозицией трех различных процессов: во-первых, сезонной сукцессии фитопланктона реки в целом (Трифоновна, 1986), во-вторых — его сукцессии вдоль по течению, в-третьих — внешнего водообмена, интенсивность которого характеризует в частности время пребывания воды в речном русле.

Выводы

1. Внутригодовая динамика структурных характеристик фитопланктона нижнего течения рек Барнаулка и Б. Лосиха имеет хорошо выраженный сезонный характер, что, по литературным данным, характерно для средних и больших рек умеренных широт. Значительное таксономическое разнообразие этого альгоценоза (67—127 одновременно вегетирующих ВРФ) наблюдали в период относительно стабильного гидрологического режима (летне-осенняя межень).

2. Сезонная динамика числа одновременно вегетирующих ВРФ водорослей планктона рек Барнаулка и Б. Лосиха сходна и, по-видимому, характерна для равнинных водотоков.

3. В исследованных реках не обнаружена значимая линейная зависимость числа одновременно вегетирующих видов, а также ВРФ от температуры, численности клеток и индивидов фитопланктона.

4. Наиболее существенное увеличение числа одновременно вегетирующих ВРФ фитопланктона нижнего течения рек Барнаулка и Б. Лосиха наблюдали на спаде половодья — в начале летне-осенней межени. Это отражает как наиболее значительные резкие изменения условий окружающей среды, так и смену регистрируемой стадии сукцессии фитопланктона.

5. Оценка «одномоментного» видового разнообразия, а также его динамика будет меньше зависеть от субъективных факторов при условии одинаковой репрезентативности сравниваемых значений, что можно обеспечить через стандартизацию числа просмотренных индивидов. Однако при таком подходе изменение разнообразия будет свидетельствовать об изменении относительного обилия отдельных видов.

Библиографический список

Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок, 1987. Деп. в ВИНТИ 08.12.1987. № 8593-И87. 63 с.

Безматерных Д. М., Эйдукайтене О. В. Фауна и экология водных беспозвоночных реки Барнаулка (бассейн Верхней Оби) // Биология внутренних вод. 2003. № 3. С. 28—33.

Валеева Э. И. Флора планктонных водорослей нижнего течения Иртыша: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 18 с.

Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли: Справочник. Киев, 1989. 608 с.

Гетеша И., Марван П. Фитопланктон водотоков нижней части бассейна р. Моравы // Гидробиологические исследования Дуная и придунайских водоемов. Киев, 1987. С. 57—73.

Жихарева О. Н., Кириллова Т. В. Пигментные и продукционные характеристики фитопланктона //

Река Барнаулка: экология, флора и фауна бассейна. Барнаул, 2000. С. 209—222.

Киселев И. А. Пирофитовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1954. Вып. 6. 212 с.

Клоченко П. Д., Митьковская Т. И. Фитопланктон некоторых притоков Каневского и Кременчутского водохранилищ (Украина) // Альгология. Киев, 1993. Т. 3. № 2. С. 53—60.

Кондратьева Н. В. Синьо-зелені водорості — *Cyanophyta* / Клас гормогонієві — *Hormogoniophyceae* // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ, 1968. Вып. 1. Ч. 2. 524 с.

Кондратьева Н. В., Коваленко О. В., Приходькова Л. П. Синьозелені водорості — *Cyanophyta* Загальна характеристика синьозелених водоростей — *Cyanophyta* / Клас хроококкові — *Chroococophyceae*. Клас хамесифонові — *Chamaesiphonophyceae* // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ, 1984. Вып. 1, Ч. 1. 388 с.

Коршиков А. А. Материалы к флоре водорослей Кольского полуострова // Уч. зап. Харьк. держ. ун-ту. 1941. Кн. 22. Т. 4. С. 53—89.

Корытный Л. М. Бассейновая концепция в природопользовании. Иркутск, 2001. 163 с.

Крахмальний А. Ф. Фитопланктон Припяти и ее притоков в условиях крупномасштабной мелиорации региона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев 1990. 24 с.

Кукси М. С., Левадная Г. Д., Попова Т. Г., Сафонова Т. А. Водоросли Оби и ее поймы // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1972. С. 3—44.

Левадная Г. Д. Заметки о некоторых видах диатомовых водорослей Верхней Оби и Новосибирского водохранилища // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1972. С. 45—50.

Михайлов С. А., Папина Т. С., Третьякова Е. И., Яковченко С. Г. Оценка загрязнения р. Барнаулки: гидрохимические исследования и модель неточечных источников // Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов на рубеже третьего тысячелетия: Материалы Международ. науч. конф. Томск, 2000. С. 150—154.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 184 с.

Науменко Ю. В. Зимний фитопланктон р. Оби у г. Колпашево // Сиб. биол. журн. 1992. Вып. 2. С. 63—66.

Охалкин А. Г. Фитопланктон Оки в 1978 г. // Биология внутренних вод. Инф. бюл. 1981. № 49. С. 11—15.

Охалкин А. Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 48 с.

Охалкин А. Г. Динамика видовой структуры потамофитопланктона в водотоках разного типа // Биология внутренних вод. 2000а. № 1. С. 53—61.

Оханкин А. Г. История и основные проблемы исследований речного фитопланктона // Ботан. журн. 20006. Т. 85. № 10. С. 1—14.

Оханкин А. Г. Состав и экология доминирующих видов фитопланктона водотоков и водоемов бассейна Средней Волги: зеленые, эвгленовые, криптофитовые, динофитовые, золотистые и синезеленые водоросли // Биология внутренних вод. 2001. № 2. С. 70—76.

Петрова Н. А. Фитопланктон в истоке реки Невы (данные ежедневных наблюдений) // Ботан. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 36—42.

Порецкий В. С. Наблюдения над диатомовыми планктона р. Б. Невки в 1923—1926 гг. // Тр. Ботан. сада АН СССР. 1931. Т. 44. С. 245—352.

Романов П. Е., Соловьева М. В. Водоросли // Река Барнаулка: экология, флора и фауна бассейна. Барнаул, 2000. С. 31—37.

Савоськина А. В., Журавлев В. Б. Ихтиофауна и некоторые биологические показатели фоновых видов рыб // Река Барнаулка: экология, флора и фауна бассейна. Барнаул, 2000. С. 157—170.

Силантьева М. М., Жихарева О. Н., Кириллова Т. В. и др. К анализу современного состояния экосистемы бассейна Барнаулки // Известия АлтГУ. 1998. № 4 (9). С. 139—144.

Скабичевский А. П. Фитопланктон // Санитарная характеристика реки Иртыша в районе г. Омска по данным физико-химических, бактериологических и биологических исследований. Омск, 1957. С. 64—105.

Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. Систематика, экология и распространение. М., 1960. 352 с.

Темерев С. В., Галахов В. П., Плотникова Ю. Е. Формирование и распределение химического стока реки Барнаулки // Известия АлтГУ. 2001. № 3 (21). С. 32—37.

Третьякова Е. И. Особенности распределения тяжелых металлов по компонентам экосистемы различной минерализации: Автореф. дис. ... канд. хим. наук. Барнаул, 2000. 21 с.

Трифонов И. С. Сезонная и основная сукцессия озерного фитопланктона // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 3. С. 21—28.

Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев, 1990. 208 с.

Шауло С. П. Состав и таксономическая структура фитопланктона рек Карасук, Каргат и Чулым // Сиб. экол. журн. 2001. № 4. С. 389—395.

Шкундина Ф. Б. Фитопланктон рек СНГ. Уфа, 1993. 219 с.

Al-Qassab S., Lee W. J., Murray Sh. et al. Flagellates from stromatolites and surrounding sediments in Shark Bay, Western Australia // Acta Protozoologica. 2004. № 41. P. 91—144.

Huszar V. L. de M., Reynolds C. S. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian

flood-plain lake (Lago Batata, ParA, Brazil): responses to gradual environmental change // Hydrobiologia, 1997. Vol. 346. P. 169—181.

Komarek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. Heidelberg; Berlin. 1998. 584 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Stuttgart; N. Y., 1988. 596 p.

Lee W. J., Patterson D. J. Geographic distribution and diversity of free-living heterotrophic flagellates // The Flagellates: Unity, Diversity and Evolution / Ed. by B. S. C. Leadbeater, J. C. Green. L.; N. Y., 2000. P. 267—287.

Patrick R. Importance of diversity in the functioning and structure of riverine communities // Limnology and Oceanography. 1988. Vol. 33. № 6. Part 1. P. 1304—1307.

Zalokar de Domitrovic Y. Effect of fluctuation in water level on phytoplankton development in three lakes of the Parana river floodplain (Argentina) // Hydrobiologia. 2003. Vol. 510. P. 175—193.

Summary

On basis of observations during all phases of water regime with 10—15 days interval seasonal dynamics of phytoplankton simultaneously vegetating species, varieties and forms number («simultaneous» species richness) in lower parts of lowland Rivers Barnaulka and Bolshaya Losicha (Upper Ob basin) in 2002 year was considered. It was similar in studied rivers and probably is typical for lowland rivers.

Minimal «simultaneous» species richness was registered in winter low water and flood (11—54 species, varieties and forms), maximal — in summer-autumn low water under highest water temperature (up to 90—129 species, varieties and forms), the most considerable increase — in flood decline and summer-autumn low water period beginning. The latter reflects both most significant environmental changes and registered succession stage alteration.

Significant linear dependence of «simultaneous» species richness (species only and species, varieties and forms) from water temperature, cell and individuals densities was not found in studied rivers.

The more frequent and abrupt «simultaneous» species richness changes under significantly lower general amplitude were registered in River Barnaulka in comparison with River Bolshaya Losicha (21—94 and 11—129 species, varieties and forms accordingly). This apparent temporal heterogeneity of discussed characteristic was determined rather by subjective, «external» to algae factors, which are related with sampling and samples processing.

The «simultaneous» species richness values and its dynamics at equal representativeness of compared values will be less depend on subjective factors. It may attain through standard organism number examination, but that is unachievable for algae. In discussed approach «simultaneous» species richness change will reflect species relative abundance change.

УДК 581.15:582.542

Н. К. Бадмаева*, Е. С. Яблонская**,
А. В. Агафонов**N. K. Badmayeva, H. S. Yablonskaya,
A. V. Agafonov* Институт общей
и экспериментальной биологии СО РАН
Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6.
E-mail: badmayevan@mail.ru** Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: agalex@csbg.nsc.ru

статья поступила 10.02.2006

Изменчивость диагностических признаков в сибирских популяциях комплекса *Leymus ramosus* — *L. chinensis*

Variation of diagnostic characters in Siberian populations of the complex *Leymus ramosus* — *L. chinensis*

Аннотация. Изучалось распределение морфологических признаков, имеющих диагностическое значение, в 39 сибирских популяциях *Leymus ramosus* и *L. chinensis*. Регистрировались пределы изменчивости и средние значения длины колосьев, а также наличие колосьев со сдвоенными колосками. Показано отсутствие выраженного разрыва в распределении диагностических признаков. Полученные данные дают основание рассматривать два вида как единый комплекс *Leymus ramosus* — *L. chinensis* с неуставленным характером внутренней дифференциации.

Ключевые слова: *Leymus*, *L. chinensis*, *L. ramosus*, вид, популяция, изменчивость, морфологические признаки.

Key words: *Leymus*, *L. chinensis*, *L. ramosus*, species, population, variation, morphological characters.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Введение

Leymus ramosus (Trin.) Tzvel. был впервые описан на основе сборов Ледебера с берегов р. Иртыш вблизи Семипалатинска Триниусом в 1829 г. как *Triticum ramosum* Trin. in Ledeb. Fl. Alt. 1 (1829) 114. Вид, как и большинство таксонов рода *Leymus*, много раз переименовывался: *Agropyron ramosum* (Trin.) K. Richt. in Pl. Eur. 1 (1890) 126. — *Aneurolepidium ramosum* (Trin.) Nevski во Фл. СССР, 2 (1934) 710. — *Elymus ramosus* (Trin.) Filat. в Илл. опред. раст. Казахст. 1 (1969) 129, comb. invalid. — *Elymus trinii* Meld. in Rech. F. Fl. Iran. 70 (1970) 225. — *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvel. Бот. мат. герб. Бот. ин-та (Ленинград), 20 (1960) 430 (цит. по Цвелеву, 1976).

По классификации Г. А. Пешковой (2001) *L. ramosus* является собственно-степным видом с европейско-западно-центрально-азиатским ареалом. Это экологически пластичный вид, произрастает в степях, солонцеватых остепненных лугах, галечниках, у дорог, в населенных пунктах, распространен до нижнего горного пояса.

Leymus chinensis (Trin.) Tzvel. был впервые описан также Триниусом со сборов Бунге из Северного Китая как *Triticum chinense* Trin. in Mem. Sav. Etr. Petersb. 2 (1835) 146. В дальнейшем вид также много раз пересматривался и переименовывался систематиками: *T. pseudoagropyrum* Trin. ex Griseb. in Ledeb.

Fl. Ross. 4 (1852) 343. — *Elymus pseudoagropyrum* (Trin. ex Griseb.) Turcz. in Bull. Soc. Natur. Moscou, 29 (1856) 63. — *E. regelii* Roshev. в Изв. Ботан. сада АН СССР, 30 (1932) 781. — *Elymus chinensis* (Trin.) Keng in Sunyatsenia, 6, 1 (1941) 66. — *Agropyron pseudoagropyrum* (Trin.) Franch. in Pl. David., 1 (1884) 340. — *A. uninerve* Candargy in Archiv. Biol. Veg. Athenes 1 (1901) 23, 43. — *A. berezovcanum* Prodan in Contr. Bot. Cluj, 1, 17 (1930) 2. — *Aneurolepidium regelii* (Roshev.) Nevski во Фл. СССР, 2 (1934) 709. — *A. pseudoagropyrum* (Trin. ex Griseb.) Nevski, l. c. 710 — *A. chinense* (Trin.) Kitag. In Rept. Inst. Sci. Res. Manchoukuo, 2 (1938) 281. — *Leymus pseudoagropyrum* (Trin. ex Griseb.) Tzvel. в Ботан. мат. герб. ботан. ин-та (Ленинград), 20 (1960) 430. — *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. в Раст. Центр. Азии, 4 (1968) 205 (цит. по Цвелеву, 1976).

Н. Н. Цвелев (1968), не обнаружив существенных различий между типами *Triticum chinense* Trin., *T. pseudoagropyrum* Trin. ex Griseb. и *Elymus regelii* Roshev., принял все эти названия за синонимы одного вида *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. При этом здесь же Цвелев отмечает, что можно выделить разновидность *L. chinensis* var. *pumilus* (Meld) Tzvel. (= *Elymus chinensis* var. *pumilus* Meld., описанному по экземпляру из Восточной Гоби), отличающуюся размерами, короткими, но густо волосистыми влагалищами и пластинками нижних листьев. Позже Цвелев (1976) отнес *Elymus regelii* Roshev. к синониму *L. divaricatus* (Drob.) Tzvel.

По классификации Г. А. Пешковой (2001) *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. является лугово-степным видом с восточно-азиатским ареалом. Вид также очень экологически пластичен и произрастает в степях, солонцеватых остепненных лугах, галечниках, у дорог, в населенных пунктах, распространен до нижнего горного пояса.

По Цвелеву (1976) виды отличаются друг от друга колосковыми чешуями и строением листовых пластинок: у *Leymus chinensis* колосковые чешуи с чуть намечающимися боковыми жилками, наряду с центральной и слабо выраженными жилками листовых пластинок, а для *L. ramosus* характерна одна жилка по спинке колосковой чешуи и хорошо выраженные жилки и жесткое опушение из шипиков у листовой пластинки.

Г. А. Пешкова (1990) различает виды по способу роста, кущения и направленности побегов (тезы-антитезы): «Стебли отходят пучками от вертикальной части корневища и направлены косо вверх» (с. 44) — *L. ramosus*; «Стебли отходят поочередно или по несколько от горизонтального корневища, вначале восходящие, затем направлены прямо вверх» (с. 44) — *L. chinensis*. Кроме того, виды отличаются: длиной колоса; тем, что у *L. chinensis* колоски могут быть по два на уступе в средней части колоса, в то время как у *L. ramosus* колоски всегда одиночные; листовые пластинки (ЛП) голые или иногда с длинными волосками у *L. chinensis*, ЛП шероховатые сверху и с длинными волосками — у *L. ramosus*. При этом Г. А. Пешкова указывает, что у обоих видов жилки листовых пластинок толстые.

L. chinensis и *L. ramosus* являются длиннокорневищными явнополицентрическими видами. Наличие или отсутствие вертикального корневища у длиннокорневищных злаков зависит от глубины залегания корневища (Серебрякова, 1971), а также от экологических условий. Молодые корневища *L. chinensis*, отходящие от материнского парциального куста, в текущий сезон большей частью дают по одному укороченному побегу, который уже в будущем году образует систему побегов из пазушных почек, расположенных в укороченных междоузлиях, и в свою очередь образуют парциальный куст (Бадмаева, 1998). Поэтому нельзя считать отличительным признаком «стебли отходят пучками..., стебли отходят поочередно или по несколько», так как это зависит от возрастного состояния парциального куста — ювенильного или средне-возрастного генеративного куста.

Морфологические и анатомические изменения в ходе онтогенеза у *L. chinensis* наблюдаются и в подземной системе. Молодые корневища-отбеги и старые, коммуникационные корневища, отличаются между собой функционально: корневища-отбеги, удаляясь от материнской парциали (особи), не только захватывают новые территории, но, выходя на дневную поверхность, становятся цент-

рами образования новых парциалей. В зависимости от возраста изменяется цвет корневищ: от белого до темно-бурого. Кроме того, молодые корневища текущего года всегда бывают толще в диаметре в два раза, чем более старые корневища, так как у молодых корневищ еще сохраняется кора, которая с возрастом отмирает (слущивается), и корневище становится более тонким (Бадмаева, 1999).

Просмотр многих гербарных образцов с территорий респ. Алтай, Тува и Бурятия, а также популяционных выборок показал, что, как у *L. chinensis*, так и у *L. ramosus* имеются вертикальные корневища. В отношении других признаков, как вегетативных, так и генеративных органов (опущение листовых пластинок, число колосков на уступе, форма колосковых чешуй и выраженность жилок), обнаружилась широкая изменчивость и, что самое главное, все возможные комбинации разных признаков. Эти данные были подтверждены наблюдениями за развитием растений, выращиваемых на экспериментальном участке ЦСБС СО РАН из семян шести природных популяций этих видов.

Таким образом, нами не обнаружено четких морфологических признаков, которые могли бы бесспорно разграничить эти виды. В действительности, хорошо различимыми и легко диагностируемыми как виды могут быть только крайние формы, сочетающие те или иные признаки. Так, на территории респ. Тува отмечен ряд популяций с очень короткими колосьями, в то время как восточнее, на территории респ. Бурятия, чаще обнаруживаются популяции, состоящие из высоких растений с относительно длинными колосьями. Но при этом не ясно, куда следует отнести растения из популяций, образованных преимущественно особями с промежуточными значениями признаков, или, к примеру, популяции, полностью состоящие из особей с относительно длинными колосьями, несущими исключительно одиночные колоски.

Следует отметить также расплывчатость и противоречивость географического критерия. Так, если следовать И. Х. Блюменталю и Л. А. Кириковой (1960), таксон, соответствующий современному *L. ramosus*, не встречается в Туве, южных районах Хакасии и Красноярского края, а также в Иркутской области и западной Бурятии. Согласно Г. А. Пешковой (1990), в этих районах вид произрастает и, более того, здесь его ареал совпадает с таковым у *L. chinensis*. По Блюменталю и Кириковой, последний не продвигается на запад до Горного Алтая, в то время как Пешкова указывает *L. chinensis* для нескольких точек Алтая, где он совместно произрастает с *L. ramosus*.

Все эти противоречия не позволяют нам однозначно классифицировать до вида большинство природных образцов. Поэтому ниже два таксона именуется как «комплекс *L. ramosus* — *L. chinensis*». Основным морфологическим отличием расте-

ний комплекса являются гладкие нижние цветковые чешуи и мелко-шиповатые членики оси колоска.

Целью данной работы являлось изучение изменчивости в популяциях комплекса по двум признакам, входящих в группу диагностических: длина колоса и число колосков на уступе.

Материалы и методы

Растительный материал комплекса *Leymus chinensis* — *L. ramosus* большей частью был собран авторами в разных районах Сибири (табл. 1). Образцы из Новосибирской области (окрестности оз. Хорошее) были любезно предоставлены сотрудником ЦСБС

СО РАН д-ром биол. наук А. Ю. Королюком. Морфометрический анализ проводили на выборках зрелых колосьев, собранных в локальных популяциях. Поскольку для большинства видов *Leymus* характерно сочетание семенного и вегетативного (корневищного) размножения, сбор колосьев производили на расстоянии не менее 1 м для уменьшения вероятности сбора колосьев с одного вегетативного клона. Измеряли длину колосьев и фиксировали наличие двоянных колосков на уступах. По суммарным данным крайних (предельных) и средних значений был построен график распределения длин колосьев в популяциях с помощью компьютерной программы Microsoft Excel XP.

Таблица 1. Изменчивость по признаку «длина колосьев» в популяциях комплекса *L. ramosus* – *L. chinensis*

Популяция	Место и дата сбора	n	M	r
1	Граница Красноярского края и Хакасии, степенный луг рядом с автотрассой Красноярск — Абакан. N 55° 04,815'; E 89° 48,305'. 01.08.05.	97	5,9	4,5—8,4
2	Хакасия, Орджоникидзовский р-н, дол. р. Чулым. N 54° 54,982'; E 89° 50,745'. 02.08.05	108	3,4	1,8—6,0
3	Тува, Пий-Хемский р-н, 5 км восточнее пос. Суш. N 52° 04,498'; E 94° 11,016'. 06.08.05	85	7,2	5,2—10,4
4	Тува, Тес-Хемский р-н, дол. р. Шуурмак, луг, речная терраса. N 50° 44,323'; E 95° 18,799'. 15.08.05.	77	5,3	3,7—8,6
5	Тува, 15 км юго-западнее Турана. N 52° 08,417'; E 93° 45,294'. 16.08.05	121	5,7	4,0—17,2
6	Красноярский кр., берег оз.Шира, окр. пос. Жемчужный. N 54° 29,968'; E 90° 09,670'. 18.08.05	44	5,7	4,4—7,9
7	Тува, окр. г. Туран, степенный луг. 05.08.05	21	8,2	7,3—10,3
8	Тува, Эрзинский р-н, пойма р. Тес-Хем. N 50° 12,370'; E 95° 08,323'. 14.08.05	38	8,9	6,7—11,6
9	Хакасия, Абакан. N 54° 42,481'; E 89° 51,302'. 02.08.05	40	4,7	3,0—7,9
10	Тува, Пий-Хемский р-н, дол. р. Енисей, степенный луг у устья р. Уюк. N 52° 04,571'; E 94° 21,526'. 06.08.05	39	5,5	4,6—7,0
11	Бурятия, Тункинский р-н, луг, р. Улан-Горхон. N 51° 41,369'; E 102° 30,723'. 01.09.05	7	8,3	5,7—12,0
12	Бурятия, Окинский р-н, окр. с. Саяны. N 52° 43,135'; E 99° 38,150'. 05.09.05	14	6,3	4,5—8,6
13	Бурятия, Тункинский р-н, окр. с. Монды, дол. р. Иркут, степенный луг. N 51° 40,818'; E 100° 57,335'. 02.09.05	56	7,8	5,0—11,5
14	Бурятия, Селенгинский р-н, окр. ст. Гусиное озеро. 14.07.05	2	7,2	6,5—7,9
15	Бурятия, Селенгинский р-н, степной склон у обочины автотрассы Гусиноозерск — Новоселенгинск. 14.07.05	7	9,0	6,3—14,2
16	Бурятия, Прибайкальский р-н, окр. с. Степной дворец. 20.07.05	17	10,9	5,0—15,2
17	Новосибирская обл., Карасукский р-н, степь вокруг оз. Хорошее. 21.09.04	31	4,5	3,4—6,5
18	Бурятия, Прибайкальский р-н, склон холмов. 31.08.04	39	10,6	8,4—15,0
19	Бурятия, Мухоршибирский р-н, окр. оз. Олонь-Шибирь. 06.08.03	30	8,7	5,5—10,7
20	Бурятия, Кижингинский р-н, окр. с. Ортовское. 18.08.04	51	7,7	3,5—10,7
21	Бурятия, Хоринский р-н, 192 км Хоринского тракта. Популяция 1. 20.08.04	23	7,8	6,2—9,5
22	Бурятия, Кижингинский р-н, окр. оз. Куорка. 20.08.04	47	7,0	4,2—10,0
23	Бурятия, окр. с. Леоновка, засоленный луг. 19.08.04	47	8,1	3,2—11,0
24	Бурятия, Хоринский р-н, 192 км Хоринского тракта. Популяция 2. 20.08.04	14	8,0	4,2—10,9
25	Бурятия, Иволгинский р-н, окр. с. Гурульба, вострцовая степь. 20.08.95	23	9,9	6,8—12,3
26	Бурятия, окр. Улан-Удэ, вострцовая степь. 30.08.04	33	9,6	6,6—13,4
27	Иркутская обл., о. Ольхон, у переправы. 13.08.04	60	8,3	5,2—11,8
28	Иркутская обл., о. Ольхон, злаково-разнотравная степь. 13.08.04	72	6,3	3,0—9,2
29	Иркутская обл., Ольхонский р-н, Тажеранская степь. 12.08.04	10	8,3	6,7—10,0
30	Иркутская обл., о. Ольхон, окр. с. Хужир. Популяция 1. 12.08.04	26	9,2	5,2—11,6
31	Иркутская обл., о. Ольхон, окр. с. Хужир. Популяция 2. 12.08.04	33	8,0	4,6—11,5
32	Бурятия, Иркутская обл., о. Ольхон, окр. с. Маломорец. 13.08.04	41	7,7	4,5—10,8
33	Иркутская обл., Ольхонский р-н, окр. уроч. Елга. 13.08.04	32	10,3	5,1—14,0
34	Иркутская обл., о.Ольхон, окр. с. Хужир, пески. 12.08.04	33	7,1	4,3—11,3
35	Бурятия, Еравнинский р-н, окр. оз. Хаймисан. Популяция 1. 20.08.04	45	11,6	8,0—14,5
36	Бурятия, Еравнинский р-н, окр. оз. Хаймисан. Популяция 2. 20.08.04	18	13,8	9,5—18,0
37	Бурятия, Еравнинский р-н, окр. оз.Хаймисан. Популяция 3. 20.08.04	31	7,9	5,6—11,8
38	Бурятия, Хоринский р-н, 192 км Хоринского тракта. Популяция 3. 20.08.04	49	7,6	5,2—9,7
39	Иркутская обл., Усть-Ордынский Бурятский АО, окр. пос. Усть-Орда. 13.08.04	25	8,4	5,3—11,8

Примечание. n — число проанализированных колосьев; M — средние значения длин колосьев в популяциях в см; r — пределы изменчивости длин колосьев.

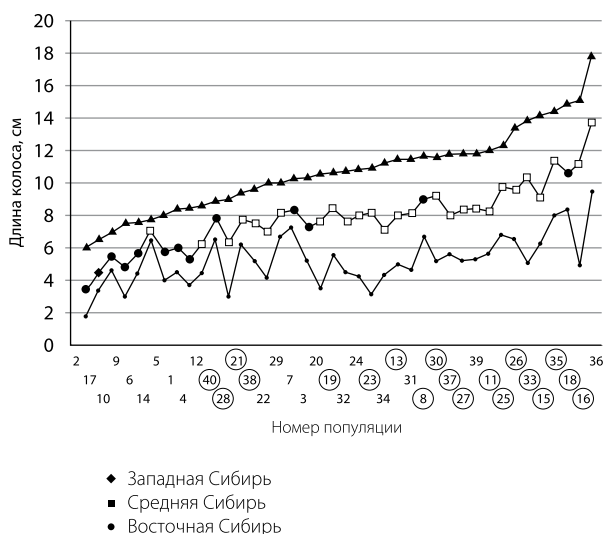


Рис. 1. Изменчивость признаков «длина колоса» и «число колосков на уступе» в популяциях комплекса *L. chinensis* — *L. ramosus*. Ранжирование проведено по наивысшим значениям признака «длина колоса». Кругами выделены популяции, содержащие особи со сдвоенными колосками

Результаты и обсуждение

Основные результаты исследования представлены на рис. 1. Из него следует, что в пределах Средней и юга Восточной Сибири в популяциях *L. chinensis* — *L. ramosus* отсутствует сколько-нибудь выраженный хиатус в распределении признака «длина колоса».

Из полученных данных можно сделать некоторые выводы, носящие характер тенденций:

1. Средние значения длины колосьев в популяциях увеличиваются от Средней Сибири (Хакасия и Тува) в восточном направлении (Иркутская обл. и Бурятия).

2. Популяции с двуколосковыми особями обнаружены только в Восточной Сибири, за исключением популяции № 8 из Тувы. Вместе с тем, популяция № 36 с наивысшими величинами длины колосьев, расположенная также в Восточной Сибири, характеризуется исключительно одноколосковыми особями.

3. Почти в половине среднесибирских популяций (4 из 9) отмечены особи с колосьями длиной более

8 см, что по Пешковой (1990) не должно соответствовать диагнозу *L. ramosus* (колосья длиной 3–8 см). Еще в трех популяционных выборках максимальные длины колосьев составляют 7,9–8,0 см. В целом, длины колосьев большинства популяций перекрываются по своим выборочным значениям.

4. Число колосьев со сдвоенными колосками варьируется от 7,7% в популяции № 30 до 100% в популяциях № 8 и № 15 (табл. 2). Отмечены также колосья с тройными колосками на уступах (популяции № 8 и № 33), а также колосья, где колоски находятся на очень сближенных уступах, что производит впечатление сдвоенных колосков.

Если для количественного признака «длина колоса» выявлена изменчивость, близкая к непрерывной, то для дискретного признака «число колосков на уступе» изменчивость проявилась в варьировании числа колосьев со сдвоенными колосками. В пределах комплекса *L. chinensis* — *L. ramosus* можно предположить наличие достаточно простой генетической системы, контролирующей этот признак (один или несколько генов), которая распределена в разных популяциях с разной частотой встречаемости. Кроме того, эта система в фенотипической экспрессии может быть подвержена влияниям внутренней генотипической и внешней среды.

Тогда основной вопрос заключается в том, какую совокупность особей и по каким признакам следует считать самостоятельными видами *L. chinensis* и *L. ramosus*? В частности, следует ли относить к виду *L. ramosus* особи с относительно длинными колосьями, но с одиночным расположением колосков? Если предположить, что некоторые популяции образованы двумя разными видами, то возникает другой вопрос: каковы репродуктивные отношения между видами в смешанных популяциях, если формой размножения таксонов комплекса является сочетание вегетативного и семенного с перекрестным опылением? По всей видимости, не случайно М. Г. Попов (1957) рассматривал острец ложнопырейный (*L. chinensis*) как расу остреца ветвистого (*L. ramosus*), отмечая, что резкой разницы в морфологии и экологии этих видов нет.

В случаях, если эколого-географические характеристики совпадают, а морфологические — перекрываются, то теоретически значимым остается только

Таблица 2. Относительное число двуколосковых колосьев в популяциях

Популяция	Двуколосковые колосья, %	Популяция	Двуколосковые колосья, %	Популяция	Двуколосковые колосья, %
8	100	19	6,7	28	8,3
11	28,8	21	78,3	30	7,7
13	92,9	23	48,9	33	28,1
15	100	25	56,5	35	22,9
16	42,9	26	75,8	37	9,7
18	69,2	27	38,3	38	26,5

критерий репродуктивной изоляции. Тогда необходимым этапом для ответа на вопрос о видовой самостоятельности *L. chinensis* и *L. ramosus* должно стать изучение систем размножения и поиск изолирующих механизмов, если таковые имеют место.

Другой путь заключается в детальном исследовании генетической дифференциации с использованием современных цитологических и молекулярных методов. Иными словами, необходимо использование широкого арсенала методов биосистематики для построения более или менее адекватной картины филогенетических отношений между всеми таксонами секции *Anisopyrum*, включающей, кроме названных видов, *Leymus multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel., *L. buriaticus* Peschkova и *L. tuvonicus* Peschkova.

Выводы

В популяциях *Leymus ramosus* и *L. chinensis* в пределах Средней и юга Восточной Сибири отсутствует разрыв в распределении диагностически различительных признаков. Для количественного признака «длина колоса» выявлена изменчивость, близкая к непрерывной, для дискретного признака «число колосков на уступе колоса» изменчивость проявилась в варьировании относительного числа колосьев со сдвоенными колосками в популяциях. Полученные данные дают основание рассматривать два вида как единый комплекс *Leymus ramosus* — *L. chinensis* до получения более глубоких сведений о характере микроэволюционной дифференциации и филогенетических отношений внутри комплекса.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 04-04-48720.

Библиографический список

- Бадмаева Н. К. Онтогенез *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. // Вестн. БГУ. 1998. № 1. С. 94—101.
- Бадмаева Н. К. Популяционная структура востречов в Забайкалье (на примере *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. и *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. subsp. *crassinervius* (Kar. et Kir.) Tzvel.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 1999. 16 с.
- Блюменталь И. Х., Курикова Л. А. Геоботанический очерк формации остреца ложнопырейного *Agropyrum pseudoagropyrum* (Trin.) Nevski // Учен. зап. Ленингр. ун-та. Серия биол. наук. 1960. Вып. 18. С. 42—125.
- Пешикова Г. А. Род Колосняк — *Leymus* // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 41—53.
- Пешикова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Понов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. 555 с.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез растений и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
- Цвелев Н. Н. Растения Центральной Азии // Злаки. Л.: Наука, 1968. Вып. 4. 247 с.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Summary

The distribution of morphological characters having diagnostic significance was studied in 39 Siberian populations of *Leymus ramosus* and *L. chinensis*. The limits of variation and average value of length of spikes, and also availability of spikes with double spikelets were registered. The absence of the expressed hiatus in distribution of the diagnostic characters was shown. The obtained data give the basis to consider two species as a unified complex *Leymus ramosus* — *L. chinensis* with unstated properties of internal differentiation.

УДК 632.04.01/.08:582.971.1

Д. Е. Герус*, А. В. Агафонов**
D. E. Gerus, A. V. AgafonovЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: *gerus@csbg.nsc.ru,
**agalex@csbg.nsc.ru

статья поступила 15.12.2005

Биосистематический анализ происхождения некоторых таксонов и морфологически отклоняющихся форм, близких к *Elymus caninus* и *E. mutabilis*

Biosystematic analysis of origin of some taxa and morphologically deviating forms close related with *Elymus caninus* and *E. mutabilis*

Аннотация. Методами морфологического, электрофоретического и гибридологического анализа проводили исследование происхождения разновидности *Elymus caninus* var. *muticus*, сибирских морфологически отклоняющихся форм (МОФ), близких к *E. caninus* и *E. mutabilis*, и некоторых половых гибридов в поколениях. Полученные данные свидетельствуют о том, что *E. caninus* var. *muticus* имеет полифилетическое происхождение. В Скандинавии эта разновидность, вероятнее всего, имеет гибридное происхождение от *E. caninus* и *E. mutabilis*. Сибирские морфологически отклоняющиеся формы *E. caninus*, некоторые из которых также могут быть причислены к разновидности *muticus*, происходят от *E. caninus*, *E. mutabilis* и, возможно, *E. fibrosus*.

Ключевые слова: биосистематика, *Elymus caninus*, *E. caninus* var. *muticus*, *E. mutabilis*, морфологически отклоняющиеся формы, интрогрессия.

Key words: biosystematics, *Elymus caninus*, *E. caninus* var. *muticus*, *E. mutabilis*, morphologically deviating forms, introgression.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Введение

Elymus caninus (L.) L. — один из самых распространенных StH-геномных видов *Elymus* на территории Северной Евразии. Его ареал охватывает всю Европу от Исландии и Средиземноморья до Урала, почти всю палеарктическую часть Сибири, а также некоторые районы Центральной Азии (Цвелев, 1976; Hultén, Fries, 1986). В северном регионе Европы распространен повсеместно в Швеции и Дании, несколько реже в северной части Норвегии. В отличие от Европы, в Азии севернее 60-й широты обнаруживаются только отдельные редкие популяции вида (Пешкова, 1990). По устоявшимся представлениям *Elymus caninus* L. характеризуется относительной морфологической однородностью и небольшим числом таксонов подвидового ранга по сравнению со многими видами *Elymus*. В Северной Европе весьма распространена короткоостая или безостая форма *E. caninus* var. *muticus*. Эта разновидность (*Agropyron caninum* f. *muticum* Holmberg — *Agropyron caninum* ssp. *muticum* (Holmberg) Herd — *Roegneria canina* f. *mutica* (Holmberg) Meld. ap. Nyl. — *Elymus caninus* var.

muticus (Holmb.) Karlsson) всегда обращала на себя внимание морфологов из-за заметного признака отсутствия остей НЦЧ.

Сравнительное изучение живого материала из разных точек евразийского ареала показало, что вид обладает широким диапазоном изменчивости не только по полиморфным системам гистона H1 и запасных белков эндосперма, но и по многим морфологическим характеристикам (Агафонов, Костина, 2003). В наших коллекционных сборах из разных районов Южной Сибири обнаружен целый ряд морфологически отклоняющихся форм *E. caninus*, некоторые из которых можно отнести к разновидности *E. caninus* var. *muticus*. В природных условиях предположительными донорами признаков, не характерных для *E. caninus*, могут быть некоторые виды StH-геномной группы, имеющие общие фрагменты ареалов по меньшей мере в некоторых географических районах.

Целью данной работы было изучение возможных путей происхождения таксона *Elymus caninus* var. *muticus* и некоторых морфологически отклоняющихся форм *Elymus caninus*.

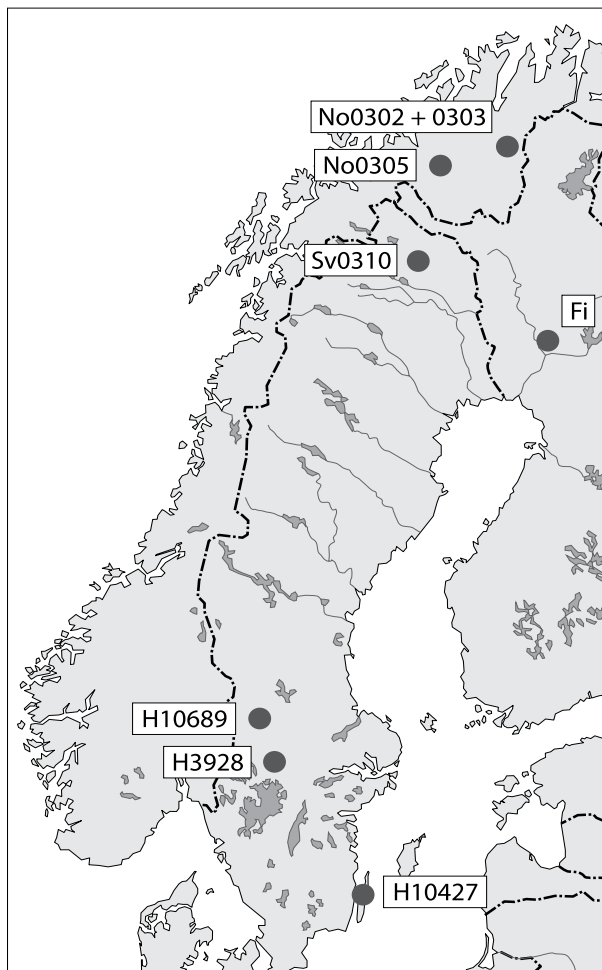


Рис. 1. Места сбора скандинавского материала

Материалы и методы

Анализировались скандинавские и сибирские образцы *E. caninus* s. str., *E. caninus* var. *muticus*, *E. mutabilis*, сибирские морфологически отклоняющиеся формы (МОФ) и некоторые половые гибриды в поколениях. Определение скандинавских образцов, собранных в Норвегии, Швеции и Финляндии, проводил шведский ботаник Б. Саломон (B. Salomon), сибирские виды и МОФ (за исключением TUV-9936) собраны и определены нами. Места сбора скандинавских образцов показаны на рис. 1. Точки сбора и морфологические характеристики сибирских МОФ, близких к *E. caninus* и *E. mutabilis*, приведены в табл. 1.

Растения с обозначением Fi (*E. mutabilis* H10340 и *E. caninus* H10338) произрастали в составе обширной смешанной популяции; дистанция между особями образцов H3928 и H3954 около 5 км; расстояние между сайтами No0302 и No0303 составляло 18 км.

Электрофорез запасных белков проводили в SDS-системе с модификациями для анализа многолетних пшеницевых злаков, как описано ранее (Агафонов, Агафопова, 1992).

Построение матриц проводили по наличию (1) или отсутствию (0) компонента для каждого из изученных образцов. Данные подвергались кластерному анализу по методам Уорда (Ward's method) и «полной связи» (complete link) с использованием коэффициента Манхэттенское расстояние (Manhattan distance). Расчеты выполнялись с использованием компьютерной программы STATISTICA (version 6.0).

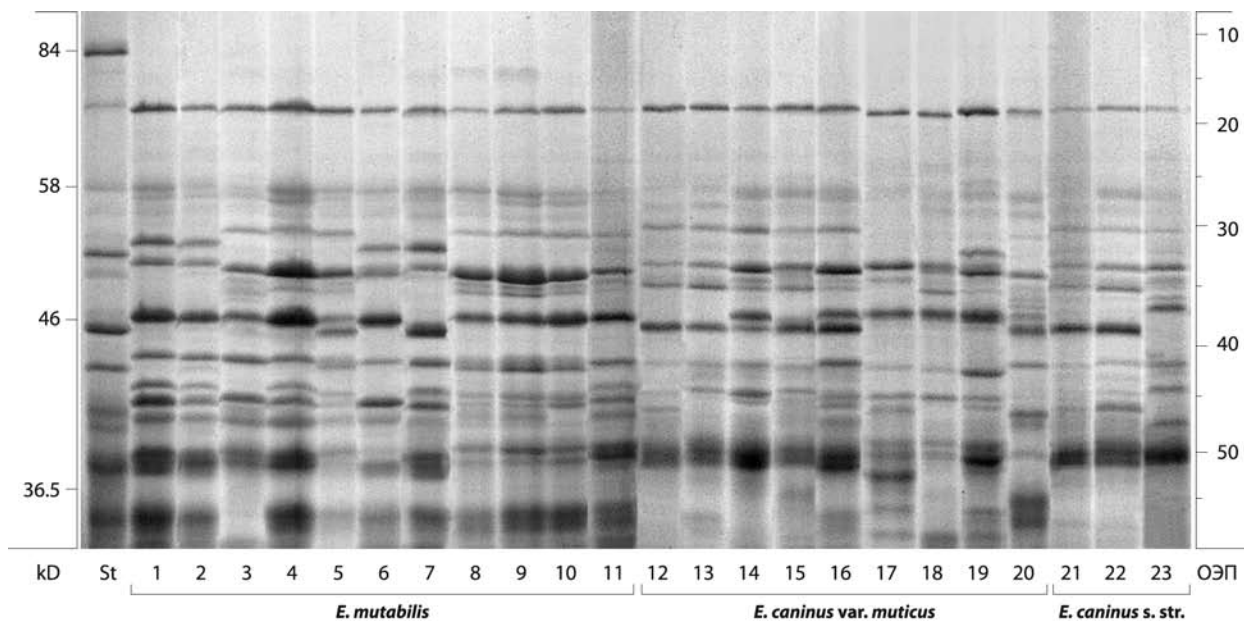


Рис. 2. SDS-электрофореграммы белков эндосперма скандинавских образцов *E. mutabilis*, *E. caninus* s. str., *E. caninus* var. *muticus*. Вариант +Me. *E. mutabilis*: 1 — No0302-03; 2 — No0302-14; 3 — No0302-49; 4 — No0302-51; 5 — No0302-53; 6 — No0302-59; 7 — No0302-57; 8 — No0305-01; 9 — No0305-10; 10 — No0305-20; 11 — No0310; *E. mutabilis* var. *muticus*: 12 — No0302-12; 13 — No0302-39; 14 — No0302-44; 15 — No0302-54; 16 — No0302-58; 17 — H 3954; 18 — H10689; 19 — H3928; 20 — No0303-02; *E. caninus* s. str.: 21 — No0302-17; 22 — No0302-47; 23 — No0305-44; St — *Elymus sibiricus* ALT-8401; kD — ориентировочная шкала молекулярных масс; ОЭП — шкала относительной электрофоретической подвижности

Таблица 1. Происхождение и морфологические особенности сибирских отклоняющихся форм (образцов)

Код образца	Происхождение	Особенности морфологии колоса
ALP-9734	Алтайский край, Чарышский р-н, лесная поляна в окрестностях с. Покровка	Острия нижних цветковых чешуй (НЦЧ) не более 2 мм
BEL-9308	Алтайский край, Смоленский р-н, галечник вдоль р. Белокуриха	Длинно-волосистые НЦЧ
SON-9904	Респ. Хакасия, Таштыпский р-н, 252 км автотрассы Абаза – Ак-Довурак, пойма р. Она	Ости НЦЧ до 12 мм, жестко-шиповатые НЦЧ
TUV-9936	Респ. Тува, Тоджинский р-н, дол. р. Бий-Хем, Тос-Булукские мели (автор сбора Д. Шауло)	Ости НЦЧ до 4 мм

Генетический анализ наследования признаков проводили на выборках растений F_2 , выращенных на открытом коллекционном участке ЦСБС, наблюдаемое расщепление по фенотипам проверяли по критерию χ^2 (хи-квадрат) (Лобашов, 1969) на соответствие менделевскому типу расщепления (моногибридному или дигибридному).

Результаты и обсуждение

1. Электрофоретический и гибридологический анализ происхождения скандинавского таксона *E. caninus* var. *muticus*.

Электрофоретический анализ скандинавских образцов *E. mutabilis* выявил значительную изменчивость по полипептидным спектрам запасных белков эндосперма. Здесь необходимо отметить, что скандинавские популяции вида считаются генетически однородными. Результаты исследования 6 ферментных систем показали полное отсутствие внутривидовой аллозимной изменчивости у *E. mutabilis* в пределах Швеции и Финляндии (Díaz et al., 1999). Эти данные еще раз подчеркивают более высокую разрешающую способность метода анализа запасных белков для изучения внутривидовой дифференциации и популяционных процессов.

Образцы *E. mutabilis* с сайта No0302 показали несколько большую полипептидную вариабельность по сравнению с образцами с сайта No0305 (рис. 2.) и сайта No0303. Единственный образец с сайта Sv0310 также проявил общее сходство по спектру с другими норвежскими растениями *E. mutabilis*.

Образцы *E. caninus* с двух норвежских сайтов показали сходство по ВМС в области 18 ед. ОЭП и по компонентам в зоне 31, 34, 42, 50 ед. ОЭП.

Изученные образцы *E. caninus* var. *muticus* с сайта 0302 показали относительно невысокий уровень полиморфизма. При этом наблюдалось частичное перекрывание по полипептидным компонентам образцов этого сайта с образцами *E. caninus* var. *muticus* из других мест произрастания в области 33, 37, 45, 50 ед. ОЭП. Особый интерес представляет происхождение субъединицы высокомолекулярного глютелина (ВМС) в области 18 ед. ОЭП, которая совпадала у всех видов, за исключением образцов var. *muticus* H3954 и H10689 шведского происхождения. Близкая

по величине ОЭП субъединица была нами отмечена ранее у ряда скандинавских образцов *E. fibrosus*.

В целом, большее сходство по компонентам проявили образцы var. *muticus* с *E. caninus* s.str. из общего сайта No0302. Это, безусловно, подчеркивает общее и близкое происхождение генотипов. Так, у образцов var. *muticus* с этого сайта обнаружены общие компоненты с *E. caninus* в области 30, 34, 34—35, 38, 42 ед. ОЭП. Тем не менее, идентичные или близкие по ОЭП компоненты var. *muticus* были найдены и в образцах *E. mutabilis* в зонах 37, 42, 50 ед.

Наличие в полипептидных спектрах таксонов большого числа общих компонентов проламинов и субъединиц глютелина позволило провести количественный анализ сходства. На дендрограмме, построенной по методу полной связи, выявилось три крупных кластера (рис. 3а). Один из них составляли все образцы *E. mutabilis* с сайта 0302 и один образец с сайта 0310. Во втором кластере объединились образцы var. *muticus* и *E. caninus* s. str. с сайта 0302. В третьем кластере с большим уровнем различий внутри были объединены шведские образцы *E. caninus* var. *muticus* и норвежские *E. mutabilis* с сайта 0305. Сюда же поместился образец 0303-02. В целом, уровень сходства между *E. caninus* s. str. var. *muticus* был больше, чем между var. *muticus* и *E. mutabilis*.

На дендрограмме по методу Уорда все образцы *E. mutabilis* были объединены в один кластер, хотя внутри него образцы с сайтов 0302 и 0303 были объединены в два более мелких кластера (рис. 3б). Исключение составили два образца *E. mutabilis* с сайта 0310 и один из образцов с сайта 0302, которые вошли в состав более крупного кластера с разновидностью *muticus* и типичными *E. caninus* из других мест произрастания.

Для проверки уровня репродуктивной совместимости скандинавских биотипов *E. caninus* var. *muticus* и *E. caninus* s.str. были созданы гибриды H3928 × H10427. Кроме резко укороченных остей НЦЧ, материнский биотип H3928 обладал ярко окрашенными влагилицно-пластинчатыми сочленениями (ВПС), а особенностью отцовского биотипа H10427 были опушенные листовые влагилицы (ЛВ). У гибридных растений F_1 было отмечено некоторое снижение величины семенной фертиль-

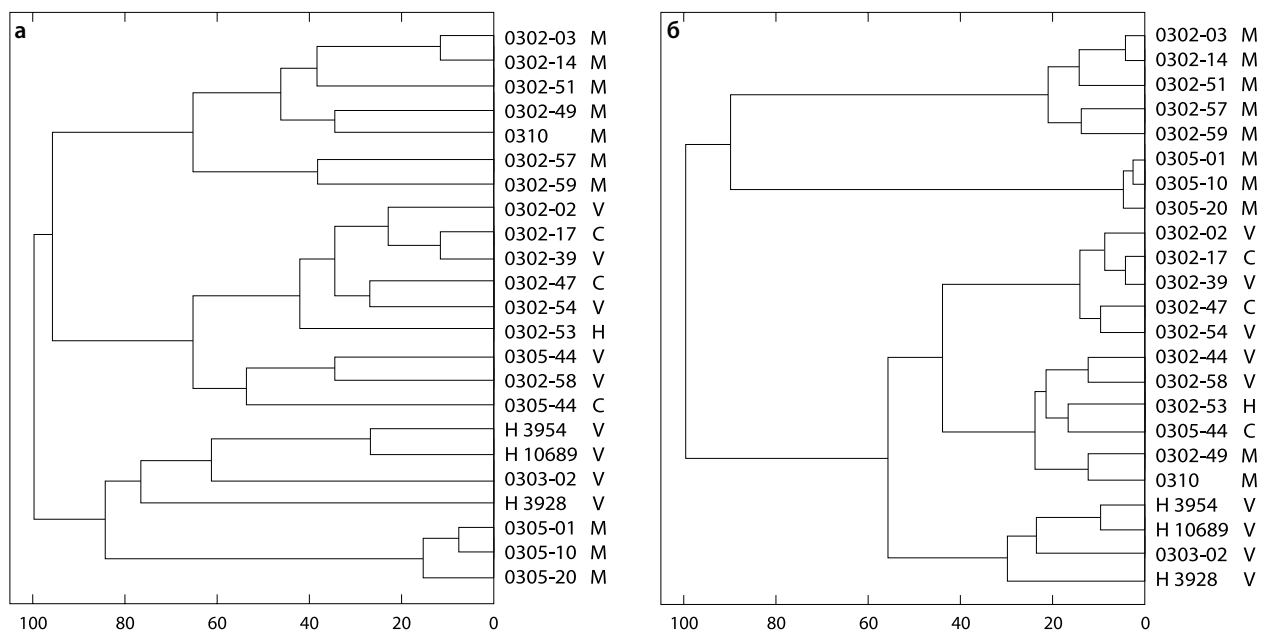


Рис. 3. Дендрогаммы, построенные на основе данных по проламинам и субъединицам глютелина скандинавских образцов *E. mutabilis* (M), *E. caninus* s. str. (C), *E. caninus* var. *muticus* (V).
а — по методам complete linkage; б — Ward's method с использованием коэффициента Manhattan distance

ности (СФ) до 23,5%, что свидетельствует о достаточно высокой совместимости родительских биотипов на уровне $\alpha 2$.

Анализировали выборку 21 растение F_2 , выращенную в полевых условиях. Кроме морфологических признаков, у растений регистрировали состояние пыльников и СФ. Результаты приведены в табл. 2. В графе «Опушенность ЛВ» одним или двумя знаками «+» отражали субъективную оценку степени опушения.

В этом поколении у 19 растений пыльники были открыты, но два растения были абсолютно стерильны с закрытыми пыльниками. Очевидно, это связано с тем, что в комбинации скрещивания участвовал биотип var. *muticus*, который имел интрогрессивное происхождение. Однако у большинства растений была отмечена достаточно высокая семенная фертильность. Наивысшее значение СФ в поколении составило 87%.

Растения выборки отчетливо делились на дискретные фенотипические классы. По признакам окраски влагалищно-пластинчатых сочленений и опушенности листовых влагалищ выявилось по два фенотипических класса, по признаку длины остей нижних цветковых чешуй — три. Численные соотношения между разными фенотипами показаны ниже:

- неокрашенные ВПС — 5;
- окрашенные ВПС — 16;
- безостые — 7;
- промежуточные — 10;
- остистые — 4;
- гладкие ЛВ — 8;
- опушенные ЛВ — 13.

По результатам анализа растительного материала выборки и данных табл. 2 можно сделать следующие выводы и предположения.

1. Признаки отчетливо дискретны и наследственно детерминированы;
2. Каждый признак, вероятнее всего, контролируется парой аллелей одного гена с неполным доминированием;
3. Биотипы *E. caninus* s. str. и *E. caninus* var. *muticus* объединяют близкие филогенетические связи.

Одним из путей происхождения *E. caninus* var. *muticus* в Скандинавии может быть интрогрессия признака коротких остей НЦЧ от *E. mutabilis*. Для проверки этого предположения нами было создано два гибридных растения между финскими биотипами *E. mutabilis* H10340 и *E. caninus* H10338, родительские особи которых были собраны в пределах одной смешанной популяции. Поскольку перекрестное опыление у видов *Elymus* в норме предотвращается особенностями цветения факультативно, а не абсолютно, образование межвидовых гибридов в природных условиях имеет место с некоторой частотой. Полученные нами гибриды обладали частично открытыми пыльниками и пониженной семенной фертильностью (от 0 до 12 зерновок на колос), что значительно ниже, чем в варианте скрещивания *E. caninus* s. str. и *E. caninus* var. *muticus*. Такой уровень фертильности, безусловно, снижает конкурентноспособность в естественных условиях, но вероятность образования потомков, тем не менее, существует. В условиях открытого грунта была выращена выборка 12 растений F_2 . Морфологические и репродуктивные характеристики особей выборки приведены в табл. 3.

Таблица 2. Расщепление по морфологическим признакам и семенной фертильности (СФ) в поколении F₂ гибрида Н 3928 (*E. caninus* var. *muticus*) × Н10427 (*E. caninus* s. str.)

№ п/п	Антоциановая окраска ВПС	Опушенность ЛВ	Остистость НЦЧ	Состояние пыльников	СФ, %
1	Окрашены	Опушенные +	Промежуточные	Открытые	41,9
2	Не окрашены	Голые	Остистые	Закрытые	0,0
3	Не окрашены	Голые	Остистые	Открытые	33,3
4	Окрашены	Голые	Промежуточные	Открытые	59,8
5	Окрашены	Опушенные +	Промежуточные	Открытые	42,5
6	Окрашены	Опушенные +	Промежуточные	Открытые	72,0
7	Окрашены	Опушенные ++	Безостые	Частично открытые	12,6
8	Не окрашены	Опушенные +	Остистые	Открытые	39,9
9	Окрашены	Голые	Безостые	Открытые	62,3
10	Окрашены	Опушенные +	Безостые	Открытые	68,3
11	Окрашены	Голые	Безостые	Открытые	54,6
12	Окрашены	Опушенные ++	Безостые	Открытые	87,0
13	Окрашены	Опушенные +	Остистые	Открытые	17,9
14	Не окрашены	Опушенные +	Промежуточные	Открытые	45,2
15	Окрашены	Голые	Безостые	Открытые	64,9
16	Окрашены	Опушенные +	Промежуточные	Частично открытые	8,2
17	Не окрашены	Опушенные ++	Промежуточные	Открытые	6,4
18	Не окрашены	Опушенные +	Промежуточные	Открытые	28,6
19	Окрашены	Голые	Промежуточные	Частично открытые	10,5
20	Окрашены	Опушенные ++	Безостые	Закрытые	0,0
21	Окрашены	Голые	Промежуточные	Открытые	60,3

Примечание. Промежуточные — длина остей до 6 мм; «+» и «++» — степень опушения ЛВ.

Таблица 3. Характеристики растений F₂ гибрида *E. mutabilis* Н10340 × *E. caninus* Н10338)

№	Колос, [длина]	Кол. чеш. (к), [ости]	Мембраны, [кол. чеш.]	НЦЧ	Ости НЦЧ	Пыльники [СФ, %]
1	прямой, [10—14 см]	0,5—0,6 [до 1 мм]	широкие	гладкие	1—2 мм	открытые [56,2]
2	наклонный [до 22 см]	0,7—0,8 [1—2 мм]	ср. ширины, [варьируют]	волосистые	до 8 мм	открытые [82,4]
3	прямой [до 20 см]	0,5—0,7 [до 1 мм]	неширокие	оч. редко шиповатые	до 6 мм	открытые [85,8]
4	прямой [до 12 см]	0,6—0,7 [до 1 мм]	широкие	редко шиповатые	до 4 мм	закрытые [стер.]
5	слабо наклонный [до 15 см]	0,5—0,6 [до 3 мм]	широкие	гладкие	до 12 мм	открытые [88,0]
6	прямой [до 12 см]	0,5—0,6 [до 3 мм]	очень широкие	шиповатые	до 10 мм	открытые [75,5]
7	слабо наклонный [до 17 см]	0,5—0,6 [1—2 мм]	широкие	гладкие	до 15 мм	открытые [91,9]
8	прямой [до 12 см]	0,5—0,5 [до 1 мм]	неширокие	гладкие	до 8 мм	закрытые [6,5]
9	слабо наклонный [до 20 см]	0,7—0,8 [3—4 мм]	широкие	длинношиповатые	до 12 мм	открытые [94,0]
10	прямой [до 22 см]	0,6—0,7 [1—2 мм]	широкие	шиповатые	до 8 мм	открытые [48,1]
11	слабо наклонный [до 15 см]	0,5—0,6 [1—2 мм]	неширокие	оч. редко шиповатые	до 15 мм	открытые [61,4]
12	слабо наклонный [до 15 см]	0,5—0,6 [1—2 мм]	ср. ширины, [варьируют]	короткошиповатые в верхней части	до 4 мм	открытые [16,8]

Примечание. Пром. — длина остей до 6 мм, стер. — стерильное.

Как следует из таблицы, полностью стерильным было только одно растение 4. Все остальные, кроме растения 8, обладали относительно высокой семенной фертильностью, достаточной для воспроизводства в следующих поколениях. Обращает на себя внимание широкий размах изменчивости по всем морфологическим признакам. Это согласуется с данными о более высокой изменчивости в скандинавских популяциях, где совместно произрастают два или более видов *Elymus* (Díaz et. al., 1998. 2000; Sun et al., 1999).

2. Электрофоретический и гибридологический анализ сибирских морфологически отклоняющихся форм.

Изучалась способность к генетической рекомбинации между двумя сибирскими морфологически отклоняющимися формами (МОФ), близкими к *E. caninus* и *E. mutabilis*. В гибридизацию были включены две МОФ (SON-9904 и TUV-9936), которые, вероятно, имели гибридное происхождение от *E. mutabilis* и *E. caninus* и сочетали в себе признаки обоих видов (рис. 4).

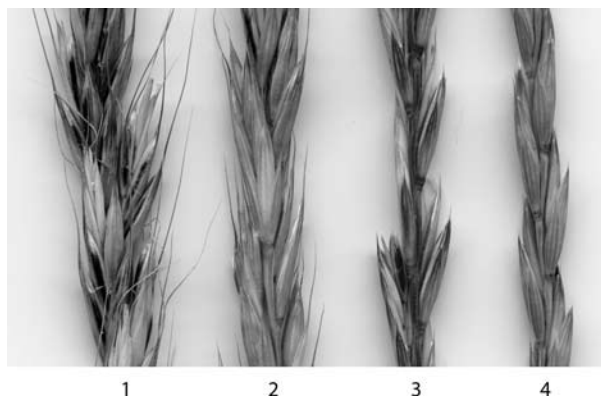


Рис. 4. Типичная (1) и морфологически отклоняющиеся формы *E. caninus*: 1 — SON-9950; 2 — SON-9904; 3 — TUV-9936; 4 — *E. caninus* var. *muticus* H 3928

Оба образца произрастали в составе локальных популяций, особи каждой из которых имели сходные фенотипы. Растения образца SON-9904 имели голые листовые пластинки (ЛП) и длинно-шиповатые нижние цветковые чешуи (НЦЧ) с остями до 12 мм. Растения TUV-9936 обладали более рыхлым и тонким колосом, опушенными ЛП и гладкими НЦЧ с остями до 4 мм. Морфологически особи этого образца были сходны со скандинавскими растениями *E. caninus* var. *muticus* H3928. Гибриды SON-9904 × TUV-9936

обладали промежуточной выраженностью по всем вышеназванным признакам и нормальной семенной фертильностью 55,6%.

Электрофоретический анализ семян типичных видовых форм (ТФ), природных МОФ, а также родительских биотипов SON-9904 и TUV-9936 и гибридных семян F_2 (рис. 5) показал следующие результаты.

В выборке семян F_2 наблюдалась свободная рекомбинация белковых компонентов, характерных для обоих из родителей. Вместе с данными о высокой фертильности гибридных растений это свидетельствует о принадлежности родительских биотипов к единому рекомбинационному генпулу (РГП) (Агафонов, 1997; Агафонов, 2003). Близкие по значениям ОЭП компоненты были обнаружены у типичных форм трех видов (*E. transbaicalensis*, *E. mutabilis*, *E. caninus*) и МОФ из смешанной популяции SON-99. Это может косвенно свидетельствовать о протекании интрогрессивных процессов между таксонами при длительном совместном произрастании. Так, у образца *E. mutabilis* SON-9955 были обнаружены сходные по ОЭП компоненты с таковыми у изученных образцов *E. caninus*. Морфологически отклоняющаяся форма TUV-9936 показала сходство с образцом *E. mutabilis* TUA 0002 из близкого места сбора.

На дендрограмме, построенной по методу полной связи, выявилось два крупных кластера (рис. 6а).

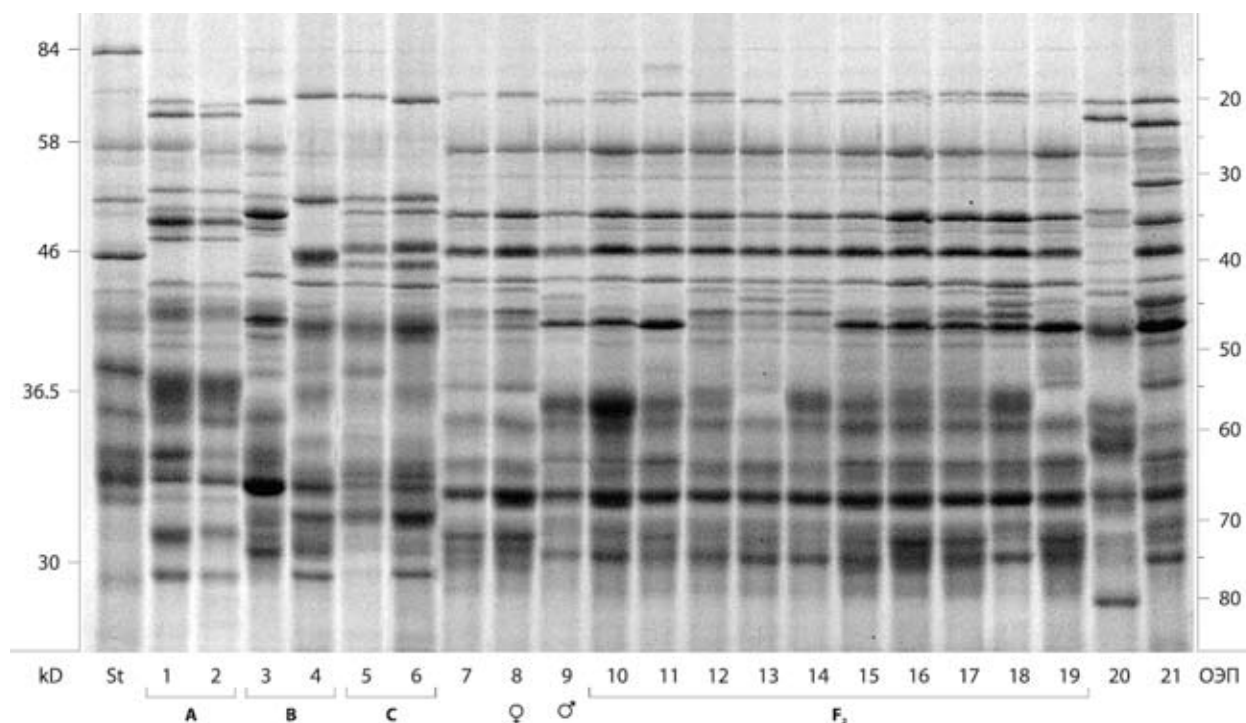


Рис. 5. SDS-электрофореграмма белков эндосперма сибирских образцов *E. transbaicalensis* (A), *E. mutabilis* (B), *E. caninus* (C), МОФ SON-9956, SON-9904 и TUV-9936 и семян F_2 гибрида SON-9904 × TUV-9936. Вариант +Me. *E. transbaicalensis*: 1 — SON-9937; 2 — SON-9947; *E. mutabilis*: 3 — SON-9953; 4 — SON-9955; 20 — TUA-0001; 21 — TUA-0002; *E. caninus*: 5 — SON-9949; 6 — SON-9950; 7 — МОФ SON-9956; 8 — Материнская форма SON-9904; 9 — Отцовская форма TUV-9936; 10—19 — зерновки F_2 SON-9904 × TUV-9936

Таблица 4. Менделевское расщепление в поколении F₂ гибрида SON-9904×TUV-9936

Опушенность НЦЧ. Моногенное наследование 1:2:1				Длина остей НЦЧ. Моногенное наследование 1:2:1			
Фенотип НЦЧ	Наблюдаемое число особей	Ожидаемое число особей	χ ² , P	Фенотип НЦЧ	Наблюдаемое число особей	Ожидаемое число особей	χ ² , P
ГВ	19	20,5	χ ² = 0,2194 P > 0,99	10—12 мм	16	20,5	χ ² = 3,145 0,50 > P > 0,20
ШИП	41	41		5—9 мм	49	41	
ГЛ	22	20,5		до 4 мм	17	20,5	

Примечание. ГВ — густоволосистые; ШИП — шиповатые; ГЛ — гладкие.

Один из них объединял образцы *E. transbaicalensis*, *E. mutabilis*, *E. caninus* и МОФ SON-9947, в другой — кластер, объединяющий родительские формы, гибриды поколения F₂, были включены морфологически отклоняющаяся форма SON-9956, которая была почти полностью идентична одной из родительских форм, а также образец TUA-0002. При этом уровень сходства последнего с другими образцами из этого кластера был самым низким.

Дендрограмма, построенная по методу Уорда, была почти идентична дендрограмме по методу полной связи (рис. 6б). Отличие показал только образец TUA-0002, который был включен в один кластер с другими образцами *E. transbaicalensis*, *E. mutabilis*, *E. caninus*, но и здесь у этого образца уровень сходства был меньше, чем между другими образцами.

Была проведена оценка характера наследования двух признаков в варианте скрещивания SON-9904×TUV-9936. Как отмечалось выше, растения SON-9904 имели длинношиповатые НЦЧ с ос-

тями до 12 мм, а растения TUV-9936 — гладкие НЦЧ с остями до 4 мм.

Гибридные растения имели промежуточный фенотип по различительным признакам и обладали семенной фертильностью выше 55 %, что свидетельствует о принадлежности родительских биотипов к единому РГП. От одного из этих гибридов была выращена и проанализирована выборка 82 растений F₂. По длине остей НЦЧ легко идентифицировались три фенотипических класса:

- длинные ости НЦЧ (до 12 мм) — 16;
- укороченные (6—9 мм) — 49;
- короткие (до 2—4 мм) — 17.

С очевидностью было предположено моногенное наследование признака остистости с неполным доминированием одного из генов.

Для признаков «длинношиповатые — гладкие НЦЧ» в поколении F₂ нами фиксировались три фенотипа:

- густо волосистые — 19;
- шиповатые НЦЧ — 41;
- гладкие НЦЧ — 22.

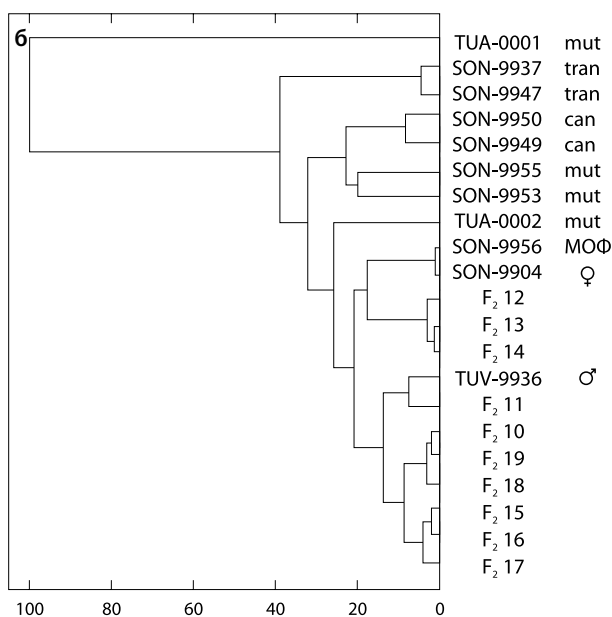
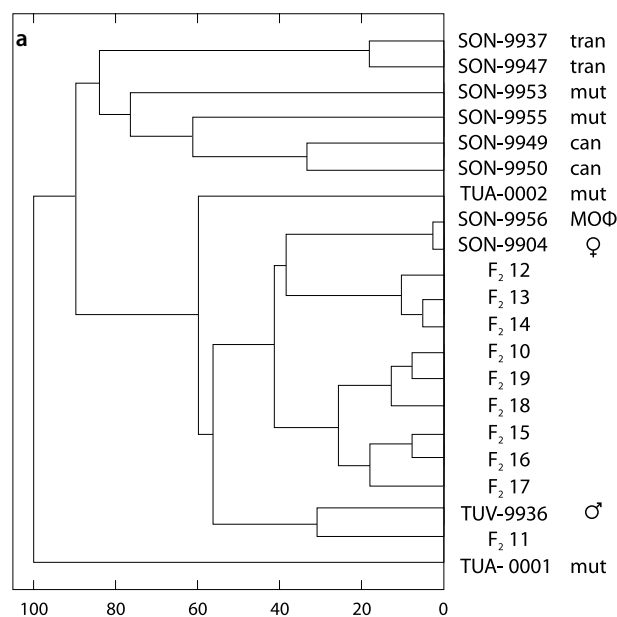


Рис. 6. Уровень различий на основе данных по проламинам и субъединицам глютелина сибирских образцов *E. transbaicalensis*, *E. mutabilis*, *E. caninus* и семян гибрида SON-9904×TUV-9936. а — по методам complete linkage; б — Ward's method с использованием коэффициента Manhattan distance

Таблица 5. Менделевское расщепление в поколении F₂ гибрида ALP-9734 x BEL-9308

Моногибридное расщепление 1:2:1				Дигибридное расщепление 9:3:3:1			
Фенотип	Наблюдаемое число особей	Ожидаемое число особей	χ^2 , P	Фенотип	Наблюдаемое число особей	Ожидаемое число особей	χ^2 , P
ВОЛ ШИП ГОЛ	20 39 18	19,25 38,5 19,25	$\chi^2 = 0,38$ $P < 0,95$ (0,95 > P > 0,8)	ОП/ОСТ ОП/БЕЗ	51 8	43,31 14,44	$\chi^2 = 4,94$ $P < 0,20$ (0,2 > P > 0,05)
ДЛН КОР БЕЗ	26 40 11	19,25 38,5 19,25		ГОЛ/ОСТ ГОЛ/БЕЗ	15 3	14,44 4,81	

Примечание. ВОЛ — волосистые; ШИП — шиповатые; ГОЛ — голые; ДЛН — длинноостые; КОР — короткоостые; БЕЗ — безостые; ОП — опушенные; ОСТ — остистые.

Наблюдаемое расщепление по фенотипам проверяли по критерию χ^2 на соответствие моногенным типам 1:2:1 для признаков опушения НЦЧ и длины остей НЦЧ. Из табл. 4 с достаточно высокой вероятностью следует, что в данной комбинации скрещивания каждый из морфологических признаков «шиповатость НЦЧ» и «длина остей НЦЧ» наследуется по моногенному типу с неполным доминированием. Небольшие размеры выборки не позво-

лили сделать достоверную оценку сцепления между признаками. Тем не менее, по всем ярким морфологическим признакам (опушенность листовой пластинки, плотность колоса, остистость и опушенность нижних цветковых чешуй) в выборке F₂ отмечена рекомбинация родительских фенотипов. По разным комбинациям признаков были идентифицированы фенотипы, идентичные родительским, а также особи, которые могли быть причислены к типичным

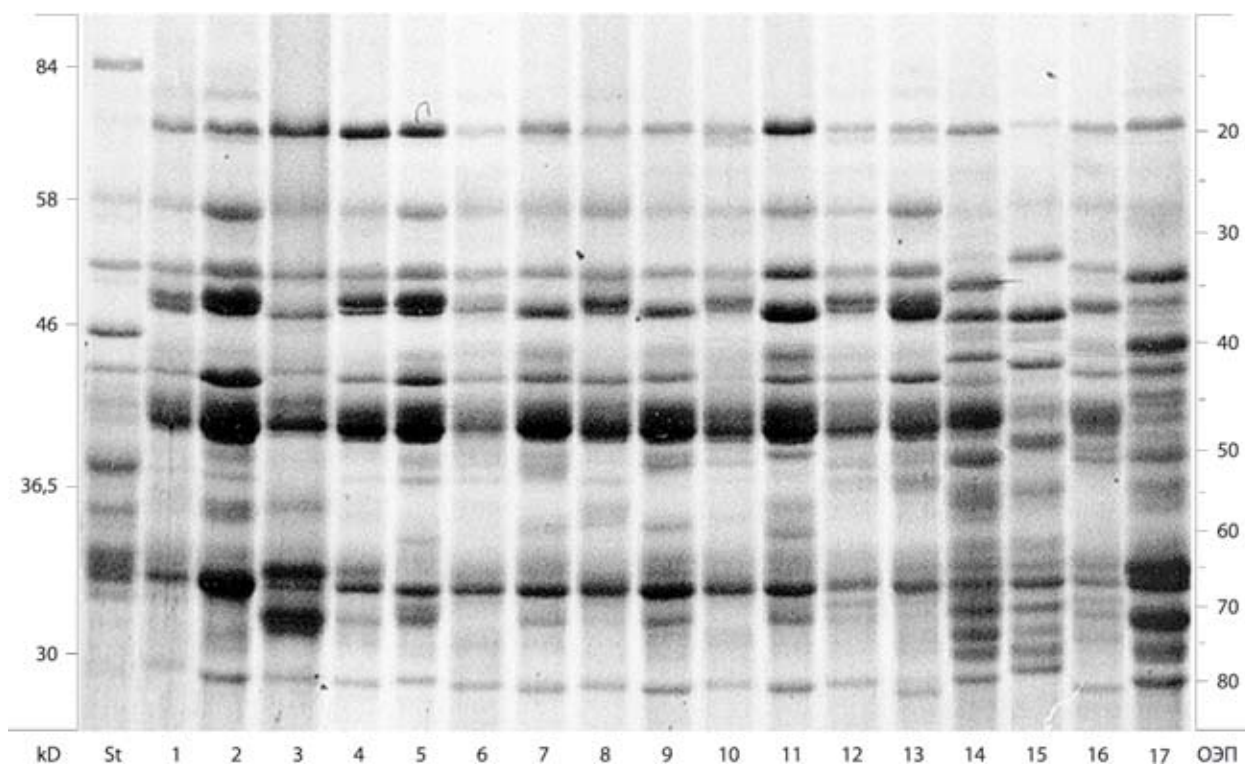


Рис. 7. SDS-электрофореграммы белков эндосперма МОФ ALP-9734 (14) в сравнении с выборочными биотипами *E. fibrosus* и *E. caninus*. Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me. *E. fibrosus*: 1 — VLA-8627 (Владивосток); 2 — CHI-9609 (Чита); 3 — IRC-8101 (Иркутская обл.); 4 — SLU-9701 (Слюдянка); 5 — SHA-9504 (Хакасия); 6 — UPA-9506 (Красноярский край); 7 — NSK-8917 (Новосибирская обл.); 8 — ACD-8705 (Новосибирск); 9 — ELC-9501 (Новосибирск); 10 — OMS-8701 (Омск); 11 — TRO-9003 (Алтайский край); 12 — BSK-9302 (Бийск); 13 — GAA-8915 (респ. Алтай); 14 — МОФ ALP-9734 (Алтайский край); 15 — ALP-9723 (Алтайский край); 16 — H 10339 (Финляндия); *E. caninus*: 14 — МОФ ALP-9734 (Алтайский край); 15 — ALP-9723 (Алтайский край); 17 — H 10338 (Финляндия)

формам *E. mutabilis* (короткоостые с шиповатыми спинками НЦЧ) или *E. caninus* (остистые с гладкими НЦЧ).

Морфологически отклоняющаяся форма ALP-9734 первоначально была определена как локальный биотип *E. fibrosus*. Типичные особи видов *E. caninus* и *E. fibrosus* имеют достаточно четкие морфологические различия по ширине и опушенности листовых пластинок (ЛП), архитектонике колоса и длине остей нижних цветковых чешуй (НЦЧ). Подробное изучение морфологии живых растений ALP-9734 показало, что они имеют опушенные листовые пластинки более широкие, чем у *E. fibrosus*, а также 5—6 цветковые колоски. Поскольку *E. fibrosus* был ранее нами охарактеризован как вид с невысоким уровнем полиморфизма по спектрам запасных белков эндосперма (Герус, Агафонов, 2003), был проведен опыт по сравнению образца ALP-9734 с рядом биотипов *E. fibrosus* (рис. 7).

Результаты опыта подтвердили, что полипептидные спектры *E. fibrosus* характеризуются незначительным уровнем полиморфизма в обоих электрофоретических вариантах. Даже у географически отдаленного финского образца Н 10339 характер спектра мало отличался от сибирских и дальневосточных. Но зерновки ALP-9734 показали более высокое сходство с зерновками типичной формы *E. caninus* ALP-9723, материнские растения которых произрастали в составе одной популяции. Это позволило классифицировать биотип ALP-9734 как безостую форму *E. caninus*, т. е. как сибирский аналог скандинавского таксона var. *muticus*.

В комбинации скрещивания ALP-9734 × BEL-9308 использовали МОФ *E. caninus*, отличающиеся от типичных форм по диагностическим признакам. Отцовский биотип BEL-9308 отличался волосистыми сверху НЦЧ. Гибридные растения F₁ показали половую совместимость родителей на α1-уровне, что позволило провести достаточно корректный генетический анализ. На выборке 77 растений F₂, выращенных в условиях открытого грунта, изучали характер наследования двух важных диагностических признаков «опушенность нижних цветковых чешуй (НЦЧ)» и «длина остей НЦЧ».

Особь с волосистыми и шиповатыми чешуями как генотипы AA и Aa, объединили в фенотипический класс «опушенные чешуи» (ОП), тогда соотношение особей ОП:ГОЛ (где ГОЛ — гладкие чешуи — рецессивный генотип aa) должно составлять 3:1. Длинноостые и короткоостые растения, которые могут быть представлены как генотипы BB и Bb, объединили в класс остистых (ОСТ) в противоположность рецессивным гомозиготам bb, включающим безостые особи (БЕЗ). Проверялась гипотеза независимого (несцепленного) наследования двух пар признаков, при котором расщепление в поколении F₂ должно соответствовать теоретически ожидаемому соотношению 9:3:3:1.

Результаты применения критерия χ^2 при анализе расщепления по признакам «длинные — короткие ости НЦЧ» не противоречат гипотезе о его моногенном наследовании, хотя и находятся близко от граничного значения вероятности P=0,05, ниже которого гипотеза отвергается (табл. 5). Для альтернативной пары признаков «волосистые — голые НЦЧ» гипотеза моногенного наследования подтвердилась с высокой вероятностью P>80. Близко к пределу допустимой вероятности подтвердилась гипотеза о независимом наследовании двух пар признаков.

Выводы

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что *E. caninus* var. *muticus* имеет полифилетическое происхождение. В Скандинавии таксон, вероятнее всего, имеет гибридное (интрогрессивное) происхождение от *E. caninus* и *E. mutabilis*. Сибирские морфологически отклоняющиеся формы *E. caninus*, некоторые из которых могут быть причислены к разновидности *muticus*, также происходят от *E. caninus* и *E. mutabilis*, но при этом не исключена возможность происхождения других неидентифицированных природных образцов и популяций путем взаимной генетической интрогрессии между *E. caninus* и *E. fibrosus* (Gerus, Agafonov, 2005).

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность шведскому ботанику и цитогенетику Dr. B. Salomon за любезно предоставленный семенной материал и критическое обсуждение рукописи, ведущему инженеру ЦСБС СО РАН С. В. Лукьянчикову за неоценимую техническую помощь в выполнении исследований. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 04-04-48720.

Библиографический список

- Агафонов А. В., Агафопова О. В. SDS-электрофорез белков эндосперма у представителей рода пырейник (*Elymus* L.) различной геномной структурой // Сиб. биол. журн. 1992. Вып. 3. С. 7—12.
- Агафонов А. В. Принцип рекомбинационных (РГП) и интрогрессивных (ИГП) генпулов в биосистематике рода Пырейник (*Elymus* L.) Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 1997. Т. IV. № 1. С. 81—89.
- Агафонов А. В. Модель генпулов SH-геномных видов рода *Elymus* L. (*Triticeae: Poaceae*) Северной Евразии // Материалы XI съезда РБО. Барнаул, 2003. Т. 1. С. 231—233.
- Герус Д. Е., Агафонов А. В. Изменчивость *Elymus fibrosus* (*Triticeae: Poaceae*) по полипептидным спектрам белков эндосперма, выявляемая SDS-элект-

рофорезом, в сравнении с данными по *E. caninus* // Материалы 2 междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2003. С. 25—29.

Лобашов М. Е. Генетика. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. С. 132—135.

Пешкова Г. А. *Elymus* L. — Пырейник // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 2. С. 17—32.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

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

Díaz O., Salomon B., Bothmer R. von. Description of isozyme polymorphisms in *Elymus* species using starch gel electrophoresis // Triticeae III / Ed. A. A. Jaradat. Enfield; New Hampshire: Science Publishers, 1998. P. 199—208.

Díaz O., Salomon B., Bothmer R. von. Absence of genetic variation in Scandinavian populations of *Elymus*

mutabilis (Drob.) Tzvel. (*Poaceae*) // Hereditas. 1999. Vol. 131. № 1. P. 83—86.

Díaz O., Sun G. L., Salomon B., Bothmer von R. Levels and distribution of allozyme and RAPD variation in populations of *Elymus fibrosus* (*Poaceae*) // Genetic Resources and Crop Evolution. 2000. Vol. 47. P. 11—24.

Gerus D. E., Agafonov A. V. Introgression between *Elymus caninus* and *E. fibrosus* as revealed by morphology and one-dimensional SDS-electrophoresis // Czech J. Genet. Plant Breed. 2005 (Special Issue). Vol. 41. P. 74—78.

Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants North of the tropic of Cancer. 1. Introduction. Königstein: Koeltz Sci. Books, 1986. 997 p.

Sun G.-L., Diaz O., Salomon B., Bothmer R. von. Genetic diversity in *Elymus caninus* as revealed by isozyme RAPD and microsatellite markers // Genome. 1999. Vol. 42. № 3. P. 420—431.

УДК 582.542.11 (571)

А. С. Липин
A. S. LipinЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: aslipin@mail.ru

статья поступила 27.02.2006

Род Колосняк (*Leymus*: *Poaceae*) в азиатской России

Genus *Leymus* (*Poaceae*) in Asian Russia

Аннотация. Род включает около 50 видов, которые распределены на несколько секций, распространены во внетропических странах Северного полушария, а также в горных районах Южной Америки, особенно многочисленны виды рода в горах Средней Азии и Северной Америки. На территории азиатской России встречаются 22 вида и 2 подвида. Распространение видов дано только для территории азиатской России, по принципу административного деления.

Ключевые слова: синонимика, систематика, Леймус, азиатская Россия.

Key words: synonyms, taxonomy, *Leymus*, Asian Russia.

Номенклатура: Васильев, 1940; Пешкова, 1990; Пробатова, 1985; Пробатова, Харкевич, 1983; Цвелев, 1972.

Виды и подвиды рода Колосняк (*Leymus*) азиатской России

1. Колосковые чешуи ланцетные, с (1) 2—3 (5) жилками, 1,5—3 мм шир., на верхушке постепенно суженные, безостые или с короткой остью, не превышающей трети длины чешуи (секция *Leymus*).....2
- + Колосковые чешуи линейно-шиловидные или из узколанцетного основания шиловидные, с 1(3) жилками, до 1—1,5(2) мм шир., на верхушке переходящие в ость, составляющую более трети ее длины.....7
2. Крупные (более 1 м выс.) растения с толстыми голыми и гладкими под колосом стеблями. Колосья 10—30 см дл., ось их только по ребрам с шипиками или волосками. Колосковые чешуи голые и гладкие, обычно длиннее прилегающего цветка.....3
- + Стебли обычно менее 1 м выс., тонкие, под колосом на большем или меньшем протяжении покрыты волосками или шипиками. Колосья 5—10 см дл., ось их коротко- и густоволосистая. Колосковые чешуи по спинке волосистые, короче, равны или немного длиннее прилегающего цветка.....4
3. Верхние цветковые чешуи голые и гладкие. Колосковые чешуи с 1—3 жилками. Колосья довольно широкие, с колосками по 2—4 на уступе.....5. *L. racemosus* subsp. *crassinervius*
- + Верхние цветковые чешуи в верхней части килей с многочисленными короткими шипиками. Колосковые чешуи с 1 жилкой. Колосья узкие, с колосками, расположенными по 2—3 на уступе.....6. *L. racemosus* subsp. *klokovii*
4. Опушение цветковых чешуй мягковолосистое, густое. Растения с тонким корневищем (менее 4 мм толщиной).....5
- + Опушение цветковых чешуй более редкое (не мягковолосистые), колосковые чешуи и ось колоска редковолосистые. Растение с толстым корневищем (более 4 мм толщиной).....4. *L. mollis*
5. Колосковые чешуи 5—12 мм дл., кожисто-перепончатые, короче или равны нижнему цветку...6
- + Колосковые чешуи 12—22 мм дл., тонкокожистые, равны или длиннее нижнего цветка.....3. *L. vilossissimus*
6. Колосья густые. Колоски расположены плотно друг к другу, одиночные. Колосковые чешуи ланцетные. Листовые пластинки обычно сворачивающиеся краями, без заметно выдающихся сверху ребер.....1. *L. interior*
- + Колосья очень рыхлые. Колоски значительно расставленные друг от друга на оси и обычно расположены в узлах по 2, редко одиночные. Колосковые чешуи почти шиловидные. Листовые пластинки плоские, без заметно выдающихся сверху ребер. Пыльники 4,3—4,5 мм дл.....2. *L. ajanensis*
7. Ось колоска густо и более или менее длинноволосистая. Каллус нижних цветковых чешуй при основании с волосками более 0,3 мм дл. Обычно коротко-корневищные и дерновинные растения.....8
- + Ось колоска голая или покрыта негустыми короткими шипиковидными волосками. Каллус нижних цветковых чешуй голый или при основании с волосками менее 0,3 мм дл., редко волоски более длинные. Длинно- и ползуче-корневищные, редко дерновинные (*L. ordensis*) растения.....22

8. Колосковые чешуи по средней жилке и краям голые и гладкие, обычно превышающие нижние цветки в колоске. Нижние цветковые чешуи безостые или заканчиваются коротким толстым острием.....3
- + Колосковые чешуи по средней жилке и краям, по крайней мере в верхней половине, усажены короткими шипиками или ресничками, равными нижним цветкам в колоске, слегка длиннее или заметно их короче. Нижние цветковые чешуи, хотя бы у нижних цветков, с остью не менее 1 мм дл.....9
9. Колосковые чешуи из узколанцетного основания шиловидные.....10
- + Колосковые чешуи линейно-шиловидные.....18
10. Колосковые чешуи при основании немного налегают друг на друга и прикрывают основание нижней цветковой чешуи.....11
- + Колосковые чешуи обычно не налегают друг на друга, между их основаниями хорошо видно основание нижней цветковой чешуи.....15
11. Колосковые чешуи равной длины, более-менее равные нижнему цветку, по спинке голые, лишь по средней жилке в верхней части и по краям с немногими короткими шипиками. Нижние цветковые чешуи длинноволосистые, реже голые. Верхние цветковые чешуи по киям при основании или по всей длине голые, иногда в верхней части с ресничками или редкими шипиками...13
- + Колосковые чешуи обычно несколько неравной длины и превышают нижний цветок, часто не только по средней жилке, но и по спинке шероховатые или коротковолосистые. Нижние цветковые чешуи усажены короткими прижатыми волосками, верхние по всей длине с очень короткими частыми шипиками.....12
12. Нижние цветковые чешуи 7—11 (12) мм дл. (не считая ости), не имеют сизого налета.....8. *L. angustus*
- + Нижние цветковые чешуи 11—15 (18) мм дл. (не считая ости), обычно с сизым налетом.....7. *L. karelinii*
13. Крупные (50—100 см) растения, грубые, жесткие, относительно толстые стебли. Ось колоса по выпуклой поверхности голая или почти голая, лишь по ребрам с длинными жесткими ресничками. Под уступами колоса развита полоска густых и длинных (до 1,5 мм) волосков. Верхние цветковые чешуи по киям голые или с немногими короткими шипиками близ верхушки. Эндемик побережья оз. Байкал.....9. *L. secalinus*
- + Растения 35—90 см выс., стебель относительно мягкий. Ось колоса по выпуклой поверхности шероховатая или более-менее волосистая. Полоска волосков под уступами колоса неявно выражена, волоски ее сравнительно короткие. Верхние цветковые чешуи по киям с шипиками или ресничками, редко почти голые.....14
14. Менее крупные, желтовато- или буровато-зеленые растения с короткими (7—12 см) колосьями, слегка утолщенными в средней части. Нижние цветковые чешуи мельче, на верхушке круто суженные в острие или ость 1—3 мм дл. Колосковые чешуи заметно короче нижнего цветка.....12. *L. dasystachys*
- + Крупные сизовато-зеленые растения с длинными (10—20 см) цилиндрическими колосьями, слегка суженными к верхушке. Нижние цветковые чешуи крупные, ланцетные, постепенно заостренные, безостые (лишь у самых нижних цветков с короткой остью 1—2 мм дл.) колосковые чешуи более-менее равные нижнему цветку.....11. *L. jennisseiensis*
15. Нижние цветковые чешуи почти всех цветков в колоске с остью 1—4 мм. Ости покрыты шипиками.....16
- + Нижние цветковые чешуи безостые или только у самых нижних цветков в колоске с остью не более 1—2 мм дл. Ости голые.....17
16. Колосья обычно буроватые, нередко с фиолетовым оттенком, иногда желтовато-зеленые, удлиненно-цилиндрические, не утолщенные в средней части. Нижние цветковые чешуи более-менее волосистые, со слабо выступающими жилками. Колосковые чешуи с 1 жилкой.....12. *L. dasystachys*
- + Колосья зеленые или желтовато-зеленые, продолговато-обратнояйцевидные, нередко сильно расширенные в средней части. Нижние цветковые чешуи негусто опушенные или голые, с хорошо заметными (особенно в верхней части) 5—7 жилками. Колосковые чешуи с 1 срединной и иногда с 2 боковыми слабо заметными жилками.....13. *L. ovatus*
17. Цветковые чешуи кверху оголяющиеся, широколанцетные. Колосковые чешуи не соприкасающиеся при основании.....10. *L. pubescens*
- + Колосковые чешуи из узколанцетного основания шиловидные, часто соприкасающиеся при основании, по спинке шероховатые или голые, по краю с узкой перепончатой каймой, ось их густоопушенная. Нижние цветковые чешуи в нижней части негусто волосистые, к верхушке оголяющиеся.....19. *L. sphacelatus*
18. Нижние цветковые чешуи почти всех цветков в колоске с остью 1—4 мм дл.....19
- + Нижние цветковые чешуи безостые или только у самых нижних цветков в колоске с остью не более 1—2 мм дл.....20
19. Нижние цветковые чешуи покрыты сизым стирающимся налетом (реже без него, буроватые). Листья сизовато-зеленые, с нижней стороны голые, гладкие. Все волоски прижаты к оси колоса. Колосья довольно узкие (1—1,5 мм), равномерной шир. по всей длине или слегка сужены к верхушке.....14. *L. littoralis*

- + Нижние цветковые чешуи желтовато-зеленые или бурые, очень редко с сизым налетом. Листья желтовато или серовато-зеленые, с нижней стороны часто с мельчайшими негустыми шипиками, отчего слегка шероховатые. Нижние колоски отклоненные, а верхние прижатые к оси колоса. Колосья крупные, при основании широкие (до 2,5 см), к верхушке резко сужающиеся.....15. *L. chakassicus*
20. Колосковые чешуи шило- или игловидные, при основании широко расставленные, так что виден каллус нижнего цветка, по спинке часто голые, лишь по краям едва шероховатые, резко неравной длины между собой и не менее чем на $\frac{1}{3}$, а нередко и вдвое короче нижнего цветка.....16. *L. ordensis*
- + Колосковые чешуи равны между собой при основании и прикрывают каллус (но не основание) нижнего в колоске цветка, по спинке шероховатые или более-менее волосистые, почти равные нижнему цветку или не более чем на $\frac{1}{4}$ его короче.....21
21. Колосковые чешуи узкие, линейно-шиловидные, по всей поверхности спинки шероховатые или волосистые, по краю без ресничек и без перепончатой каймы. Нижние цветковые чешуи мохнато-волосистые от густых белых волосков.....18. *L. paboanus*
- + Нижние цветковые чешуи голые или почти голые (с расставленными короткими шипиками по бокам и спинке).....17. *L. akmolinsensis*
22. Стебли отходят пучками от вертикальной части корневища и направлены косо вверх.....23
- + Стебли отходят поочередно или по несколько от горизонтального корневища, вначале восходящие, затем направлены прямо вверх.....25
23. Ось колоска усажена негустыми короткими волосками или шипиками. Нижние цветковые чешуи рассеянно-волосистые или голые. Колоски в средней части колоса или по всей длине сидят по 2—3 на уступе.....24
- + Ось колоска голая или с мельчайшими, заметными лишь при увеличении шипиками. Нижние цветковые чешуи голые. Колоски всегда одиночные.....20. *L. ramosus*
24. Колоски по всей длине колоса сидят по 2—3 на уступе. Колосковые чешуи шиловидные, по средней жилке, краям, а также изнутри усажены короткими шипиками или волосками. Нижние цветковые чешуи голые, туповатые, быстро суженные в ость 1—4 мм дл.....21. *L. multicaulis*
- + Колоски в средней части колоса сидят по 2 на уступе. Колосковые чешуи линейно-ланцетные, голые как снаружи, так и изнутри. Нижние цветковые чешуи более-менее рассеянно-волосистые или голые, постепенно суженные в короткую ость.....22. *L. tuvinicus*

25. Ось колоска усажена короткими негустыми волосками. Нижние цветковые чешуи обычно рассеянно-волосистые.....24. *L. buriaticus*
- + Ось колоска голая или с короткими, слабо заметными шипиками. Нижние цветковые чешуи голые.....23. *L. chinensis*

Род Колосняк — *Leymus* Hochst.

Род Колосняк — *Leymus* Hochst., 1848, Flora, 7: 118, in adnot.; Цвелев, 1968, Раст. Центр. Аз., 4: 203; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 176.

Типус: *L. arenarius* (L.) Hochst.

Многолетние растения 20—130 см выс., стебли прямостоячие, с ползучими подземными побегами или без них, и тогда образующие густые дерновины; листовые пластинки линейные, 3—8(15) мм шир., плоские или вдоль свернутые; влагалища листьев почти до основания расщепленные, на верхушке с ланцетными серповидными ушками; язычки до 1, редко (у *L. racemosus*) до 3—4 мм дл., кожисто-перепончатые, по краю обычно б.-м. реснитчатые. Общее соцветие — линейные, реже продолговатые, прямостоячие колосья, (3) 5—20 (30) см дл., с нераспадающейся при плодах остью; колоски расположены на оси колосьев правильными рядами по (1) 2—3 (5), реже одиночные, сидячие или почти сидячие, все одинаковые, (6) 8—18 (25) мм дл., с (2) 3—7 (12) обопольными цветками; ось колоса шероховатая или коротковолосистая, с сочленениями под каждым цветком; колосковые чешуи смещенные на одну сторону колоска и сближенные основаниями, более-менее шероховатые или коротковолосистые, реже голые и гладкие, от линейно-ланцетных с 1—3 (5) слабыми жилками до почти щетиновидных, часто килеватые, 1—25 мм дл. (включая ости); нижние цветковые чешуи (4) 5—17 (20) мм дл., ланцетные, реже ланцетно-яйцевидные, кожистые, более-менее волосистые, шероховатые или гладкие, с 5—7 жилками, без кия, на верхушке острые, с острием или остью до 4 мм дл.; каллус тупотреугольный или закругленный, голый или с волосками до 1,5 мм дл.; верхние цветковые чешуи почти равные нижним, по киям коротковолосистые; тычинок 3, с пыльниками 2,5—5 (7) мм дл. Зерновки 2,5—9 мм дл., более-менее слипающиеся с цветковой чешуей.

Sectio 1. *Leymus*

Leymus; Цвелев, 1968, Раст. Центр. Аз., 4: 203; он же, 1973, Новости сист. высш. раст., 10: 48; он же, 1976, Зл. СССР: 180. — *Elymus* auct. non L.: Невский, 1934, Фл. СССР, 2: 694.

Типус: тип рода.

1. *L. interior* (Hulten) Tzvelev, 1964, в Аркт. фл. СССР, 2: 253; Пробатова, 1985, в Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост., 1: 134; Пешкова, 1990, во Фл. Сиб. 2: 47. — *Elymus interior* Hulten, 1942, Fl. Alaska a. Yukon, 2: 270. — *Elymus mollis* subsp. *interior* (Hulten) Bowden,

1957, Can. Journ. Bot., 35: 951. — *Elymus vilosissimus* auct. non Tzvelev; Толмачев, 1932, в Фл. Тайм. 1: 101; Караваев, 1958, в Консп. фл. Як.: 61, р. р. — *L. ajanensis* auct.: Цвелев, 1976, Злаки СССР: 180, р. max. р., excl. тип. — **К. материковый.**

Icones: Bowden, 1957, Can. Journ. Bot., 35: 951, fig. 11.

Описан: Вост. Таймыр, юго-вост. побережье Таймырского озера.

Дерновинные короткокорневищные растения с ползучими, затем восходящими побегами. Стебли до 80 см выс., в нижней части голые, в верхней, особенно под колосом и по оси колоса, густо опушенные короткими волосками. Листья плоские или свернутые, на верхней стороне с тонкими, более-менее шероховатыми жилками. Колосья 5—10 см дл. Колоски 10—18 мм дл., часто буровато-фиолетовые. Колосковые чешуи кожисто-перепончатые, обычно короче нижнего цветка, реже равны ему, ланцетные, с 3 жилками, из них средняя выступает, боковые слабо заметны, по спинке мягковолосистые. Нижние цветковые чешуи ланцетные, безостые, мохнато-волосистые. Верхние цветковые чешуи заканчиваются 2 длинными зубчиками.

На приречных песках и галечниках, на вулканических шлаках, на лугах и в зарослях пойменных кустарников; до верхнего горного пояса.

Распространение: Красноярский край, Якутия. Дальний Восток: Чукотка, Корякский округ, Анюйский, Анадырско-Пенжинский, Колымский, Охотский, Камчатский, Амгунский р-ны.

2. *L. ajanensis* (V. Vassil.) Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст. 9: 59, р. min. р., quoad. тип. — *Asperella ajanensis* (Roshev.) V. Vassil. 1940, в Ботан. мат. (Ленинград), 8, 12: 216. — x *Leymotrix ajanensis* (V. Vassil.) Charkev. et Probat. 1983, Ботан. журн. 6, 10: 1408; Пробатова, 1985, в Сосуд. раст. Сов. Дальнего Востока, 1: 134. — *Elymus ajanensis* Roshev., nomen nudum (in sched. Herb. Bot. Acad. Sci. URSS). — *E. mollis* Trin. x *Asperella sibirica* Trautv.; Nevski in Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. — **К. аянский.**

Типус: «Prope Ajan, leg. Tiling» (типус et 2 isotipi — LE).

Дерновинные короткокорневищные растения с ползучими, затем восходящими побегами. Стебель 30—50 см выс. Листья плоские, без выдающихся сверху жилок, шероховатые. Колосья рыхлые, 5—10 см дл., с далеко отставленными друг от друга на оси колоса колосками, по (1)2 в узле. Колосковые чешуи почти шиловидные, с 1—3 жилками. Цветковые чешуи густовойлочноопушенные, заканчиваются 2 зубчиками. Пыльники 4,3—4,5 мм дл.

Произрастает на известняках.

Распространение: Хабаровский край (с. Аян; р. Луктур). Эндемик. Возможно, эоценовый реликт.

Вид был описан В. Н. Васильевым (1940) по гербарному материалу (который Р. Ю. Рожевиц описал и наметил к определению на гербарных этикетках как *Elimus ajanensis* Roshev) и отнесен к роду *Asperella*

Humb. Н. Н. Цвелев (1972) включил в его состав *L. interior* на правах синонима, тем самым расширил его границы. Я поддерживаю мнение Н. С. Пробатовой и С. С. Харкевича (Пробатова, Харкевич, 1983; Пробатова, 1985) о том, что эти виды самостоятельные, отличаются устойчивыми морфологическими признаками (колосковые чешуи почти шиловидные, листья плоские, без выдающихся сверху жилок, шероховатые, колосья рыхлые, 5—10 см дл., с далеко отставленными друг от друга на оси колоса колосками, по (1)2 в узле), распространением и особенностями мест обитания. Для *L. ajanensis* характерен узкий ареал, ограниченный побережьем Охотского моря. Дальнейшее изучение этого вида в природной обстановке, анализ диагностических признаков позволит уточнить его статус.

3. *L. villosissimus* (Scribner) Tzvelev, 1960, Ботан. мат. (Ленинград), 20: 429; Цвелев, 1964, в Аркт. Фл. СССР, 2: 252, карта 84. — *Elymus villosissimus* Scribner, 1899, in Bull. U. S. Dept. Arg., Div. Agrost., 17: 326; Невский, 1934, во Фл. СССР, 2: 694. — *E. mollis* subsp. *villosissimus* (Scribner) A. Love, 1950, in Bot. Not. (Lund), 1950: 33. — *Leymus arenarius* auct. р. р. — **К. мохнатый.**

Icones: Scribner, 1899, in Bull. U. S. Dept. Arg., Div. Agrost. 17: 326, fig. 622.

Описан с о. Святого Павла (Берингово море).

Тонкокорневищные растения, 25—60 см выс. Стебли под колосом мягковолосистые. Листья сизые, плоские (3—8 мм шир.) или с завернутыми краями, сверху по относительно тонким жилкам слегка шероховатые. Колосья 5—10 см дл., с коротко опушенной остью. Колоски 14—25 мм дл., часто буровато-фиолетовые. Колосковые чешуи 12—22 мм дл., обычно длиннее прилегающего нижнего цветка, ланцетные, кожисто-перепончатые, со слабо заметными жилками, более-менее волосистые. Нижние цветковые чешуи широколанцетные, мохнато-волосистые, безостые. Верхние цветковые чешуи на верхушке с 2 длинными зубчиками.

На приморских песках и галечниках, иногда заходит в низовья крупных рек.

Распространение: Якутия — Арктический флористический р-н (низовья рек Лена и Колыма). Дальний Восток: Чукотский, Корякский, Камчатский, Командорский р-ны, Курильские о-ва.

4. *L. mollis* (Trin.) Hara, 1938, in Bot. Mag. Tokyo, 52: 232; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 180; Пробатова, 1985, в Сосуд. раст. Сов. Дальнего Востока, 1: 135. — *Elymus mollis* Trin., 1821, in Spreng., Neue Entdeck., 2: 72. — *E. cladostachys* Turcz., 1856, in Bull. Soc. Nat. Moscou, 29, 1: 64. — *E. arenarius* subsp. *mollis* (Trin.) Hulten, 1927, Fl. Kamtch., 1: 153. — *Leymus arenarius* subsp. *mollis* (Trin.) Tzvelev, 1966, Ботан. журн., 51, 8: 7011. — **К. мягкий.**

Типус: Алеутские о-ва, «Unalashka, leg. Langsdorf», (isotypus LE).

Растения 50—130 (150) см выс., с толстыми корневищами, обычно голубоватые или сизоватые от воскового налета. Стебли толстые, под колосом опушенные. Листья (5) 10—20 (30) мм шир., толстые, плоские, но при подсыхании всегда вдоль сворачивающиеся, сверху резко ребристые и шероховатые, снизу голые, гладкие, довольно жесткие. Колосья (13) 15—20 (30) см дл. и до 2 см шир., густые, с волосистой остью. Колоски 15—20 мм дл., с 3—7 цветками. Колосковые чешуи широколанцетные или ланцетные, к верхушке постепенно сужающиеся, острые, длинно рассеянно-волосистые (после цветения нередко почти голые), превышают по длине прилегающие к ним чешуи. Нижние цветковые чешуи 11—14 мм дл., с 7 жилками, овально-ланцетовидные, острые, безостые, по всей поверхности коротковолосистые. Верхние цветковые чешуи почти равны по длине нижним. Пыльники (4) 6—7,5 мм дл.

На приморских береговых валах, песках и галечниках, на приморских лугах, а также по склонам морских террас.

Распространение: Дальний Восток: (Анадырско-Пенжинский, Корякский, Камчатский, Охотский, Командорский, Северо-Сахалинский, Северо-Курильский, Буреинский (близ Комсомольска и ниже по Амуру), Амгунский, Удской, Уссурийский, Южно-Сахалинский, Южно-Курильский р-ны).

5. *L. racemosus* (Lam.) Tzvelev subsp. *crassinervius* (Kar. et Kir.) Tzvelev, 1971, Новости сист. высш. раст., 8: 65. — *Elymus giganteus* Vahl., (1794), Symbolae Botan., III: 10; Griseb. 1852, in Ledeb. Fl. Ross., IV: 332. — *Elymus giganteus* var. *crassinervius* Kar. et Kir., 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14: 868. — *E. giganteus* auct. non Vahl.: Невский, 1934, во Фл. СССР, 2: 696, р. р. — **К. толстожилковый.**

Типус: Восточный Казахстан: «In sabulosis prope Semipalatinsk, 1840, n° 1126, leg. Karelin et Kirilov» (LE, и 2 isotypi LE).

Многолетние длиннокорневищные растения. Стебли 50—100 см выс., крепкие, толстые, под колосом голые и гладкие. Листья плоские или свернутые, на верхней стороне с толстыми сильно шероховатыми жилками, на нижней голые. Колосья обычно крупные (15—30 см дл., 1—2 см шир.), толстые, постепенно суженные к верхушке, колоски по 3—5 на уступе. Ось колоса по краям реснитчатая, в остальной части голая, в том числе и под уступами колоса. Колосковые чешуи ланцетно-шиловидные, по спинке и краям голые и гладкие, равны или длиннее нижнего цветка. Нижние цветковые чешуи с 5—7 заметными жилками, безостые или с коротким (до 1 мм) толстым острием, в нижней части более-менее длинно- и густоволосистые, к верхушке оголяющиеся. Верхние цветковые чешуи по килям голые и гладкие, очень редко шероховатые в верхней четверти от немногих очень коротких шипиков.

На приречных песках, в песчаных степях и полупустынях, до нижнего горного пояса.

Распространение: Тюменская обл. (окр. Тобольска), Курганская обл. (д. Язева Куртамышского р-на), Алтайский край, Красноярский край — Хакасия, Тыва (оз. Тере-Холь, р. Хемчик), Бурятия (урочище Улетуй в Кяхтинском р-не, гора Кумын у оз. Черное в басс. р. Кудары).

6. *L. racemosus* (Lam.) Tzvelev subsp. *klokovii* Tzvelev, 1971, Новости сист. высш. раст. 8: 65. — *Elymus giganteus* var. *cylindraceus* Roshev., s. str., 1828, в Тр. Питерб. ботан. сада, 40, 2: 253 — **К. Клокова.**

Описан с южного Урала — Типус: «Ural, Gubernlinsk, 1833, n° 385, leg. Lessing» (LE).

Многолетние длиннокорневищные растения. Стебли 50—100 см выс., крепкие, толстые, под колосом голые и гладкие. Листья плоские или свернутые, на верхней стороне с толстыми сильно шероховатыми жилками, на нижней голые. Колосья относительно тонкие, рыхлые. Колоски по 2—3 на уступе. Ось колоса по краям реснитчатая, в остальной части голая, в том числе и под уступами колоса. Колосковые чешуи ланцетно-шиловидные, по спинке и краям голые и гладкие, 1,5—2,8 см дл., равны или длиннее нижнего цветка. Нижние цветковые чешуи с 5—7 заметными жилками, безостые или с коротким (до 1 мм) толстым острием, в нижней части более-менее длинно- и густоволосистые, к верхушке оголяющиеся. Верхние цветковые чешуи по килям в верхней части усажены короткими шипиками.

На приречных песках и в песчаных степях.

Распространение: Курганская обл., Красноярский край.

Sectio 2. *Aphanoneuron* (Nevski) Tzvelev

Aphanoneuron (Nevski) Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст., 9: 62. — *Aneurolepidium* sect. *Aphanoneuron* Nevski, 1934, во Фл. СССР, 2: 699; Невский, 1936, в Тр. Ботан. инст. АН СССР, 2: 69.

Типус: *L. kopetdaghensis* (Roshev. ex Nevski) Tzvelev

7. *L. karelinii* (Turcz.) Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст., 9: 59 — *Elymus karelinii* Turcz. 1856, in Bull. Soc. Nat. Moscou, 29, 1: 64. — *E. turgaicus* Roshev., 1910, в Тр. Почв.-Ботан. эксп., 2, 7: 259; он же, 1928, в Тр. Петерб. Ботан. сада, 40, 2: 253. — *E. kirghisorum* Drob., 1915, в Тр. Ботан. муз. Акад. наук, 14: 135; Никиф., 1967, Ботан. мат., (Ташкент), 18: 43; он же, 1968, в Опред. раст. Средн. Азии, 1: 191. — *Aneurolepidium angustum* (Trin.) Nevski, 1934, в Фл. СССР, 2: 700, р. р. — *A. karelinii* (Turcz.) Nevski, 1936, в Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. 1, 2: 70, quoad nom. — *Elymus kugalensis* E. Nikit., 1950, во Фл. Кирг. ССР, 2: 218, descr. ross. — *E. angustiformis* Pavl. 1952, Вестн. АН Каз. ССР, 5: 86, non Drob. 1941. — *E. kuznetzovii* Pavl. 1956, во Фл. Казахст., 1: 322. — *Leymus kuznetzovii* (Pavl.) Tzvelev, 1960, Ботан. мат. (Ленинград), 20: 429. — *L. kugalensis* [E. Nikit.] Tzvelev, 1960, Ботан. мат. (Ленинград), 20: 429, nom. nud. — *L. angustus* var. *kirghisorum* (Drob.) Tzvelev, 1968, Раст. Центр. Азии, 4: 205. — **К. Карелина.**

Описан с юго-западного Казахстана: «E Turcomannia Attulit Karelin» (изотип — LE).

Растения с длинными ползучими корневищами, обычно не образуют дерновин. Высокие (40—100 см), сизовато-зеленые. Стебли голые, гладкие, лишь под колосом иногда слегка шероховатые от шипиков. Колосья довольно узкие, 8—25 см дл., с колосками, расположенными по 2—3. Колосковые чешуи из узколанцетного основания шиловидные, с заметными боковыми жилками, немного перекрывающие друг друга краями и прикрывающие основание нижней цветковой чешуи.

На солонцеватых лугах, в степях, на приречных песках и галечниках; до среднего горного пояса.

Распространение: Курганская, Омская, Новосибирская, Кемеровская обл., Алтайский край.

8. *L. angustus* (Trin.) Pilger, 1947, in Bot. Jahrb., 74: 6; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 183. — *Elymus angustus* Trin. 1829, in Ledeb. Fl. Alt., 1: 119; Griseb., 1852, in Ledeb. Fl. Ross., 4: 334. — *Aneurolepidium angustum* (Trin.) Nevski, 1934, во Фл. СССР, 2: 700, р. р. — **К. узкий.**

Типус: «Altai, in apricis ad fl. Tschuja, VII 1826, leg. Bunge» (тип и 3 изотипа — LE).

Дерновинные, сизовато-зеленые, высокие (до 100 см) растения, с многочисленными прикорневыми свернутыми, реже плоскими листьями, на верхней стороне более-менее шероховатыми. Стебли, крепкие, голые, гладкие, лишь под колосом слегка шероховатые. Колосья 8—25 (30) см дл., узкие, прямые, с прижатыми колосками, расположенными по 2—3 на уступе колоса. Колосковые чешуи в нижней части перекрывают краями друг друга и основание нижнего в колоске цветка, ланцетные, неравнобокие, постепенно суженные в острие, голые или слегка шероховатые, почти равные по длине колоску. Нижние цветковые чешуи 7—10 (12) мм дл., негусто покрытые короткими жестковатыми волосками, на верхушке коротко заостренные. Верхние цветковые чешуи по киям с густыми короткими шипиками или волосками.

На солонцеватых лугах, в степях, на песках и галечниках речных и озерных долин; до верхнего горного пояса.

Распространение: Омская (окр. Омска), Новосибирская (оз. Бол. Чаны) обл., Алтайский край, Горный Алтай, Тыва.

9. *L. secalinus* (Georgi) Tzvelev, 1968, Раст. Центр. Азии, 4: 209, quoad typ.; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 183, quoad typ. — *Triticum secalinum* Georgi, 1775, Bemerk. Reise, 1: 198. — *Elymus secalinus* (Georgi) Bobr., s. str. 1960, Ботан. мат. (Ленинград), 20: 9 — *Elymus giganteus* auct. non Vahl. : М. Попов, 1957, во Фл. Средн. Сиб. 1: 118, р. min. p.; Сергиевская, 1969, Фл. Забайк., 2: 129 (222), р. р. — *Leymus racemosus* auct. non Tzvelev: Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1: 137, р. р. — **К. ржаной.**

Icones: Gmelin, 1747, Flora Sibirica, T. 1, Tab. XXV.

Типус: «In insula lacus Baikalis, Olchon dicta, ad litus», Gmelin, 1747, Flora Sibirica, T. 1, Tab. XXV.

Корневища ползучие, длинные. Стебли 50—10 см выс., грубые, жесткие, относительно толстые. Листья сизовато-зеленые, плоские или с завернутыми краями, толстобороздчатые и жесткоопушенные на верхней стороне, на нижней голые, гладкие, блестящие. Колосья 6—15 см дл., плотные, толстоватые (0,7—1,5—2 см), ось их по бокам жестко опушена, под уступами с полоской длинных (до 2 мм) густых волосков, в остальной части голая, или едва шероховатая, сизая. Колоски по 2—4 на уступе. Колосковые чешуи слегка налегающие друг на друга, из ланцетного основания шиловидные, почти без перепончатой каймы, при основании голые и гладкие, в верхней части по краям шероховатые, почти равные нижнему цветку. Нижние цветковые чешуи покрыты сизым налетом, негусто опушены, кверху оголяющиеся, коротко заостренные, без ости, лишь нижние в колоске с коротким (до 1,5 мм) острием. Верхние цветковые чешуи по киям голые, почти гладкие, лишь в верхней четверти шероховатые от очень коротких шипиков.

На сухих прибрежных песках по берегам оз. Байкал, сосновые леса с песчаной почвой.

Распространение: Иркутская обл., сев. Бурятия. Эндемик.

10. *L. pubescens* (O. Fedtsch.) Ikonn., 1979, Опред. высш. раст. Бадах.: 61. — *Elymus dasystachys* var. *pubescens* O. Fedtsch., 1903, Тр. Петерб. Ботан. сада, 21, 3: 435. — *Leymus secalinus* var. *pubescens* (O. Fedtsch.) Tzvelev, 1968, в Раст. Центр. Азии, 4: 209. — *L. secalinus* subsp. *pubescens* (O. Fedtsch.), Tzvelev 1972, Новости сист. высш. раст., 9: 59. — **К. пушистолистный.**

Лектотип: Памир, «Ак-Байтал, 08.08.1901, n°2, Федченко» (LE).

Растение с длинными ползучими корневищами, 30—100 см выс. Лист с обеих сторон очень коротко, но густоволосистый, 2—7 мм шир., плоские или вдоль свернутые. Колосья 5—16 см дл., в очертании более-менее цилиндрические. Ось колосьев не только по ребрам, но и по спинке члеников (хотя бы в их верхней части) коротковолосистые, колоски на уступе расположены по 2—3; 1,8—1,9 см дл. Колосковые чешуи из ланцетно-линейного основания шиловидные, по спинке более-менее шероховатые, но по очень узкоперепончатому краю обычно более-менее реснитчатые. Нижние цветковые чешуи 7—11 мм дл., буровато-зеленые, более-менее волосистые (до почти голых), на верхушке с острием или остью до 1,5 мм дл.

На каменистых и мелкоземистых склонах, солонцеватых лужайках и галечниках; в верхнем горном поясе.

Распространение: Республика Алтай.

11. *L. jennisseiensis* (Turcz.) Tzvelev, 1973 Новости сист. Высш. Раст. 10: 51, Пешкова, 1990, во Флора

Сибири, 2: 47; — *Elymus jenisseiensis* Turcz. 1856, in Bull. Soc. Nat. Moscou, 29, 1: 64. — **К. енисейский.**

Описан с Красноярского края, р. Енисей.

Многолетние короткокорневищные серовато-зеленые растения, образующие небольшие рыхлые дерновины. Стебли 50—100 см выс., под колосом шероховатые или голые. Листья плоские, иногда с завернутыми краями, с верхней стороны густо шероховатые, с нижней голые или почти голые. Колосья 10—20 см дл., густые, удлинённые, почти равномерной ширины или слегка суженные к верхушке. Колосковые чешуи из ланцетного основания шиловидные, при основании слегка налегающие друг на друга, более-менее равные нижним цветкам, по краям реснитчатые, по спинке шероховатые. Ось колоса шероховатая или волосистая, со слабо обособленной полоской волосков под уступом. Нижние цветковые чешуи более-менее волосистые, иногда почти голые, постепенно суженные в короткое острие или (у самых нижних цветков) ость до 1,5 мм дл. Кили верхних цветковых чешуй в верхней половине с расставленными ресничками или шипиками.

На песчаных степях, перевеваемых песках, в тополевых рощах и по долинам рек.

Распространение: Республика Алтай (с. Акташ в Кош-Агачском р-не); Хакасия, Тыва (оз. Тере-Холь, пос. Бай-Хаак); Бурятия (урочище Убур-Дзокой у с. Усть-Кяхта). Эндемик.

12. *L. dasystachys* (Trin.) Pilger, 1947 in Engler, Bot. Jahrb., 74: 6; Пешкова, 1990, во Флора Сибири, 2: 47. — *Elymus dasystachys* Trin., 1829, in Ledeb. Fl. Alt., 1: 120; Griseb., 1852, in Ledeb. Fl. Ross., 4: 333, p. p. — *Aneurolepidium dasystachys* (Trin.) Nevski, 1934, во Фл. СССР, 2: 706, p. p. — *Leymus secalinus* auct. p. p. — **К. пушистоколосый.**

Typus: Altai, in agrilloso-salsis ad fl. Tschuja, 1826, leg. Bunge (LE).

Короткокорневищные рыхлодерновинные растения. Стебли 35—80 см выс., тонкие, голые или под колосом мелко опушенные. Прикорневые листья обычно многочисленные, свернутые или плоские, серовато-зеленые, на верхней стороне коротко- и густоволосистые, на нижней все или по крайней мере самые нижние в дернине коротко- и густошероховатые или бархатисто-волосистые. Ось колоса шероховатая или более-менее густо- и длинноволосистая. Колосья буровато-фиолетовые, темно-бурые или реже желтовато-зеленые, обычно с отставленными нижними колосками, неплотные, цилиндрические или слегка суженные к верхушке. Колосковые чешуи линейно-шиловидные или из ланцетного основания круто переходящие в шиловидное остроконечие, иногда слегка перекрывающие друг друга, нередко при переходе чешуи в ость с длинными ресничками, в верхней части, по краям и спинке шероховатые от коротких шипиков. Нижние цветковые чешуи более-менее волосистые, иногда почти голые, на верхушке быстро суженные в ость 1—4 мм дл.,

у верхних в колоске цветков часто ость не развита, по спинке со слабо заметными 5—7 жилками. Верхние цветковые чешуи по киям с разновеликими шипиками или короткими ресничками.

На песках и галечниках по долинам рек, в песчаных и каменистых степях до 2000 м над ур. м.

Распространение: Республика Алтай; Тыва; Южная Бурятия (с. Монды и пос. Хужир).

13. *L. ovatus* (Trin.) Tzvelev, 1960 Ботан. мат. (Ленинград) 20: 230. — *Elymus ovatus* Trin. 1829, in Ledeb. Fl. Alt., 1: 121; Griseb., 1852, in Ledeb. Fl. Ross., 4: 334. — *Aneurolepidium ovatum* (Trin.) Nevski, 1934, во Фл. СССР, 2: 707. — *Leymus secalinus* subsp. *ovatus* (Trin.) Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст. 9: 59. — **К. яйцевидноколосый.**

Typus: «In sabulosis ad. fl. Tschulyschman, leg. Bunge» (LE).

Корневища тонкие, ползучие. Стебли 20—100 см выс., относительно тонкие, под колосом нередко шероховатые или коротковолосистые. Прикорневые листья 3—7 мм шир., обычно многочисленные, плоские или с завернутыми краями, как правило, с обеих сторон, так же как и влагалища листьев, коротко- и густоволосистые. Ось колоска густоволосистая. Колосья обычно недлинные (5—10 (15) см), но широкие (0,7—2 см), желтовато-зеленые. Колоски в средней части по 3—4 на уступе, поэтому колос в средней части утолщенный, суживающийся к обоим концам. Колосковые чешуи из узколанцетного основания шиловидные, с 1—3 слабо заметными жилками, по краям и спинке с короткими шипиками, шероховатые. Нижние цветковые чешуи ланцетные, постепенно суженные в короткое острие или ость 0,5—2 мм дл., с хорошо заметными, особенно в верхней части, 5—7 жилками, голые или негустоволосистые, по краям нередко с широкой перепончатой каймой. Верхние цветковые чешуи по киям с расставленными шипиками или ресничками.

На песках и галечниках по долинам горных рек в среднем и нижнем течении (до выс. 1600 м над ур. м.), в равнинных степях и полупустынях, заходит под полог долинных лесов, изредка на каменистых южных склонах.

Распространение: Республика Алтай, Тыва.

14. *L. littoralis* (Griseb.) Peschkova, 1988, Новости сист. высш. раст., 24: 23. — *Elymus dasystachys* var. *littoralis* Griseb., 1852, in Ledeb. Fl. Ross., 4: 333; Рожевиц, 1929, во Фл. Забайкалья, 1: 103. — *Elymus secalinus* (Georgi) Bobr., 1960, Ботан. мат. (Ленинград), 20: 9, p. p. — *Leymus secalinus* (Georgi) Tzvelev, 1968, Раст. Центр. Азии, 4: 209, p. p.; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 183, p. p. — *Aneurolepidium dasystachys* auct. non Trin.: Невский, 1934, во Фл. СССР, 2: 706, p. p.; Караваев, 1958, в Консп. фл. Якут.: 61. — *Elymus dasystachys* auct. non Trin.: М. Попов, 1957, во Фл. Средн. Сиб., 1: 118, p. p.; Сергиевская, 1969, во Фл. Забайкалья, 2: 130 (223). — **К. прибрежный.**

Typus: «In arenosis ad Baikalem prope Possolskoi, 1829, Turczaninow» (LE).

Корневища тонкие, ползучие. Стебли 50—100 см выс., голые или под колосом волосистые. Листья плоские, реже свернутые, серовато или сизовато-зеленые, сверху короткощетинистые, иногда с примесью длинных отстоящих волосков, снизу голые, гладкие. Колосья 6—10 (15) см дл., 0,7—1,3 (1,5) см шир., серовато-зеленые или бурые, относительно негустые, обычно с расставленными нижними колосками. Колоски по 2—3 на уступе. Ось колоса на выпуклой стороне по ребрам более-менее реснитчатая, под уступом колоса с полоской более густых и длинных волосков. Колосковые чешуи из линейного или узколанцетовидного основания шиловидные, длинно заостренные, равные прилегающим нижним цветкам, по краям и средней жилке почти от основания с короткими шипиками и ресничками, с очень узкой перепончатой каймой или без нее. Нижние цветковые чешуи более-менее длинноволосистые, постепенно суженные в ость 0,5—4 мм дл. (лишь самые верхние в колоске часто безостые). Верхние цветковые чешуи по килям почти от основания усажены шипиками или ресничками.

На прибрежных песках, в солонцеватых и песчаных степях, по сорным местам, в борах на песках.

Распространение: Иркутская обл., Бурятия, Якутия.

15. *L. chakassicus* Peschkova, 1990, во Фл. Сиб., 2: 45. — *Elymus dasystachys* auct. non Trin. — *E. ovatus* auct. non Trin., quod pl. chakassia. — К. хакасский.

Typus: Chakassia regio autonoma, distr. Altaisk, vicinitas pagi Letnik, vallis Jenissei, pratum inundatum. 28 VI 1967, E. Jerschova, T. Lamanova (NS).

Длиннокорневищные растения, 50—130 см выс., с голыми, лишь под колосом волосистыми стеблями. Листья желтовато- или буровато-зеленые, плоские, реже свернутые, сверху короткощетинистые, иногда с редкими длинными волосками, снизу голые или рассеянно щетинистые. Колосья обычно крупные (5—20 см дл.), во время цветения широкие (2—2,5 см у основания), позднее узкие (около 1,5 см). Ось колоса волосистая или щетинистая. Колоски многоцветковые, густые, нижние отклонены в сторону, верхние прижаты. Колосковые чешуи линейно-шиловидные, по краям и средней жилке реснитчатые или шероховатые, слегка расставленные, немного короче, равны или длиннее нижнего цветка. Нижние цветковые чешуи желто-зеленые или оливково-бурые, ланцетные, постепенно заостренные в короткое острие или ость 0,5—2 мм дл., более-менее волосистые. Верхние цветковые чешуи по килям с расставленными ресничками, иногда развитыми лишь в верхней части.

На солонцеватых лугах и остепненных лугах по долинам рек и степным склонам к ним.

Распространение: Красноярский край, Хакасия, Тыва (оз. Кара-Коль в Бай-Тайгинском р-не). Эндемик.

16. *L. ordensis* Peschkova, 1985, Ботан. журн., 70, 11: 1554. — К. ордынский.

Typus: Иркутская обл., Эхирит-Булагатский р-н, долина р. Куды близ Усть-Орды, солончаки, 2 VII 1957, Г. Пешкова (LE, изотип-NS).

Дерновинные сизовато-зеленые растения. Стебли 50—90 см (и более) выс., крепкие, голые, лишь под колосом слегка щетинистые или коротковолосистые. Листья свернутые или плоские, голые, гладкие, иногда с верхней стороны слегка щетинистые по толстым жилкам. Колосья относительно негустые, с легко опадающими колосками; дольше всего сохраняются колосковые чешуи и между ними стерженек оси колоска самого нижнего цветка. Колоски по 1—3 на уступе колоса, иногда все одиночные. Колосковые чешуи обычно неравной длины (2—6 мм), реже равные, часто голые, очень узкие, линейно-шиловидные, почти вдвое короче нижнего цветка, иногда одна из них сильно редуцирована (около 1—2 мм дл.). Нижние цветковые чешуи 8—10 мм дл., широколанцетные, к верхушке быстро суженные в короткое остроконечие или ость 0,5—2 мм дл., более-менее волосистые, нередко со слегка оголенной спинкой чешуи или совсем голые. Верхние цветковые чешуи по килям с короткими и более-менее разновеликими частыми шипиками.

На солончаковых лугах и степях.

Распространение: Республика Алтай, Красноярский край, Хакасия, Тыва, Иркутская обл.

17. *L. akmolinsensis* (Drobov) Tzvelev, 1960, Ботан. мат. (Ленинград), 20:430. — *Elymus akmolinsensis* Drobov, 1915, в Тр. Ботан. муз. Акад. наук, 14: 133. — *E. dasystachys* f. *glaber* Korsh., 1898, Tent. Fl. Ross. Or.: 491, excl. syn. — *Aneurolepidium akmolinsense* (Drobov) Nevski, 1934, во Фл. СССР, 2: 708. — *Leymus paboanus* subsp. *akmolinsensis* (Drob.) Tzvelev, 1971, Новости сист. высш. раст., 8: 66. — *L. paboanus* subsp. *korshinskyi* Tzvelev, 1971, Новости сист. высш. раст., 8: 65. — К. акмолинский.

Описан с Казахстана — «Акмолинская обл. у солончака близ аула Брай, 19 VI 1913, n° 561, В. Дробов» (Лектотип и изотип — LE).

Сизовато-зеленые дерновинные растения с голыми и гладкими стеблями до 80 см выс. Листья жесткие, свернутые, иногда плоские, с чередующимися толстыми и тонкими жилками и по ним более-менее щетинистые. Колосья неширокие, колоски по 2 на уступе колоса. Колосковые чешуи очень узкие, линейно-шиловидные, с одной слабо заметной жилкой, по краям и спинке в верхней части шероховатые, без пленчатой каймы, между собой равной дл., равны или немного короче прилегающего нижнего цветка. Нижние цветковые чешуи широколанцетные, голые и гладкие, иногда по бокам коротковолосистые, к верхушке заостренные или с короткой (0,5—2 мм дл.) остью. Верхние цветковые чешуи по килям с густыми и разновеликими шипи-

ками. Ось колоска коротковолосистая. Каллус голый, при основании с венчиком коротких волосков.

На солончаковых и солонцеватых лугах, галечниках; до нижнего горного пояса.

Распространение: Новосибирская обл. (пос. Евсино Черепановского р-на), Республика Алтай (с. Кулада Онгудайского р-на), Тыва (с. Эрзин; пос. Чадан и Салчур в Овюрском р-не).

18. *L. paboanus* (Claus) Pilger, 1947, in Bot. Jahrb., 74: 7. — *Elimus paboanus* Claus, 1851, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich., 8: 170. — *E. dasystachys* г. *salsuginosus* Griseb. 1852, in Ledeb. Fl. Ross., 4: 333. — *E. glaucus* var. *planifolius* Regel, 1870, in A. Н. P.: 585. — *Aneurolepidium paboanum* (Claus) Nevski, 1934, в Фл. СССР, 2: 707. — **К. Пабо.**

Тyпуc: «Ad fl. Kinel, 26 VI 1848, leg. Pabo» (LE и 5 isotypis LE).

Сизоватые дерновинные растения, с голыми и гладкими (иногда под колосом волосистыми или шероховатыми) стеблями 45—90 см выс. Листья грубые, плоские или с завернутыми краями, с резко выраженными жилками, на верхней стороне шероховатые или почти гладкие, 0,3—0,6 см шир. Колосья удлинённые, неширокие, густые, 7—12 см дл., 0,5—1,1 (1,3) см дл. Колоски беловато-серовато-зелёные, 0,8—1,3 см дл., 3—5 цветковые, сидящие на оси колоса по 2 или 3. Колосковые чешуи 0,6—0,9 см дл., шиловидно-линейные, с одной слабо заметной жилкой, по краю без ясной пленочной каймы, по спинке обычно волосистые или шероховатые, очень редко почти голые, равные между собой и почти равны (иногда слегка длиннее) прилегающему нижнему цветку. Нижние цветковые чешуи 0,6—0,85 см дл., широколанцетные, быстро суженные к верхушке в короткое остроконечие или ость до 1,5 мм дл., густо-беловолосистые. Верхние цветковые чешуи по киям с частыми и очень короткими шипиками.

На солончаковых лугах, солонцах, галечниках; до среднего горного пояса.

Распространение: Тюменская, Курганская, Омская, Новосибирская, Кемеровская обл., Алтайский край, Республика Алтай, Тыва, Бурятия (оз. Соленое у ст. Сульфат; между оз. Гусиным и Соленым; р. Загустай).

19. *L. sphacelatus* Peschkova, 1985, Ботан. журн., 70,11: 1955. — *Leymus dasystachys* (Trin.) Pilger. х *L. paboanus* (Claus) Pilger. — **К. опаленный.**

Тyпуc: Тувинская АССР, хр. Восточный Танну-Ола, долина р. Элегест, окр. дер. Огнева, степь, 51°14' с. ш., 93°40' в. д., 13 VIII 1945, К. А. Соболевская и А. А. Хорькова (NS, изотип — LE).

Плотнoderновинные растения. Стебли 60—90 см выс., тонкие, крепкие, высоко облиственные, голые или под колосом слегка щетинистые. Прикорневые листья многочисленные, длинные и длиннозаостренные, свернутые, реже плоские, серовато-зелёные, на верхней стороне коротко- и грубовато-шероховатые, на нижней обычно голые. Коло-

сья 5—13 см дл., около 1 см шир., плотные. Ось колоса более-менее волосистая, с неясной полоской более густых и длинных волосков под уступами. Колосковые чешуи из линейного или узколанцетного основания шиловидные, обычно короче нижнего цветка, по краям с шипиками или ресничками, по спинке, а не только по средней жилке, с рассеянными короткими шипиками или волосками. Нижние цветковые чешуи притупленные, у верхних цветков часто безостые, у нижних с короткой (не более 2 мм) остью, в нижней части б.-м. волосистые, к верхушке оголяющиеся и по бокам коричнево окрашенные (как бы опаленные). Верхние цветковые чешуи по киям в верхней части также коричнево окрашенные и с короткими частыми шипиками, обычно несколько длиннее нижней цветковой чешуи (без ости).

На засоленных лугах и в солонцеватых степях.

Распространение: Тыва. Эндемик.

Sectio 3. *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvelev

Anisopyrum (Griseb.) Tzvelev, 1972, цит. соч.: 63. — *Triticum* sect. *Anisopyrum* Griseb. 1852, in Ledeb. Fl. Ross., 4: 343. — *Aneurolepidium* Nevski, 1934, цит. соч.: 697, p. min. p.

Тyпуc: *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvelev

20. *L. ramosus* (Trin.) Tzvelev, 1960 Ботан. мат. (Ленинград), 20: 230. — *Agropyron ramosum* (Trin.) K. Richter, 1890, Pl. Eur., 1: 126. — *Aneurolepidium ramosum* (Trin.) Nevski, 1934, во Флоре СССР, 1: 710. — *Elymus ramosus* (Trin.) Filat., 1969, в Илл. опред. раст. Казахст., 1: 129. comb. invalid., non Desf., 1829. — *E. trinii* Meld., 1970, in Rech. f. Fl. Iran., 70: 225. — *E. divaricatus* auct. non Drob.: Никифоров, 1968, в Опред. раст. Средн. Азии, 1: 191. — **К. ветвистый.**

Описан из Казахстана, р. Иртыш в Семипалатинской обл. Тyпуc: «Altai, 1826, n° 109, leg. Ledebour» (LE).

Корневища длинные, тонкие, ползучие. Стебли густыми пучками выходят из вертикальной части корневища и направлены косо вверх, 20—45 см выс., гладкие и голые. Листья сизо-зелёные, 2—6 мм шир., плоские или свернутые, к верхушке постепенно заостренные, снизу голые, сверху по толстым жилкам нередко шероховатые и иногда с негустыми отстоящими волосками. Колосья тонкие, относительно короткие (3—8 см); колоски по 1 на уступе колоса. Колосковые чешуи линейно-шиловидные, обычно неравной дл., с 1 неясной жилкой, голые. Нижние цветковые чешуи голые, гладкие, широколанцетные, у нижних цветков в колоске иногда остистые, у верхних обычно безостые или с очень коротким остевидным окончанием. Ось колоска почти голая, с кратчайшими, заметными лишь при большом увеличении шипиками.

В равнинных, обычно солонцеватых степях, на солончаковых лугах, по засоленным долинам рек, степным склонам.

Распространение: Омская обл. (с. Павлоградское, оз. Камышлово у пос. Элита), Алтайский край,

Красноярский край, Хакасия, Тыва, Иркутская обл., южная Бурятия (на востоке до долины р. Иркут).

21. *L. multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvelev, 1960 Ботан. мат. (Ленинград), 20:430. — *Elymus multicaulis* Kar. et Kir., 1841, in Bull. Soc. Nat. Moscou, 14: 868; Griseb., 1852, in Ledeb. Fl. Ross., 4: 331. — *E. aralensis* Regel, 1868, in Bull. Soc. Nat. Moscou, 41, 2: 285; id. — *Aneurolepidium multicaule* (Kar. et Kir.) Nevski, 1934, во Фл. СССР, 2: 708. — **К. многостебельный.**

Описан с Горного Алтая, Тарбагатай. Турпус: «Altai, n° 509, Karelin et Kirilov» (тип и изотип LE).

Корневища длинные, тонкие, ползучие. Стебли 50—100 см выс., голые, гладкие, лишь под колосом щетинистые. Листья 3—8 мм шир., плоские или с завернутыми краями, с верхней стороны (а иногда и с нижней) шершавые. Колосья 5—12 см выс., 0,6—1,3 см шир., линейные, густые, или в нижней части с отставленными колосками. Ось колоса по ребрам с прижатыми волосками. Колоски 0,8—1,4 см дл., (2) 3—6 цветковые, по 2—3 на уступе, зеленые или с фиолетовым оттенком. Колосковые чешуи 4—7(8) мм дл., 0,25—0,3 мм шир., шиловидные, тонко заостренные, с 1 жилкой, по спинке и краям с короткими шипиками или щетинистые, равны или немного короче или длиннее нижнего цветка. Нижние цветковые чешуи, 4—6 мм дл., широколанцетные, голые, блестящие, круто суженные в короткую (1—3 мм) ость; верхние по килям коротко- и тонкореснитчатые.

На солонцеватых лугах, солончаках, галечниках, в тугаях, у дорог, на сорных местах; до нижнего горного пояса.

Распространение: Республика Алтай (бассейн р. Чуя). Эндемик.

22. *L. tuvunicus* Peschkova, 1985, Ботан. журн., 70,11: 1557. — *L. ramosus* (Trin.) Tzvelev x *L. dasystachys* (Trin.) Pilger, — **К. тувинский.**

Турпус: Тувинская АССР, окр. Кызыла, в 13 км по дороге на Сарыг-Сеп, 1-ая надпойменная терраса, на песке, 2.07.1974, И. Красноборов, В. Ханминчун, М. Ломоносова (NS, изотип — LE).

Корневища длинные, тонкие, ползучие. Стебли голые или под колосом слегка волосистые, отходят густыми пучками от вертикально восходящей части корневища и направлены косо вверх. Листья плоские, с относительно тонкими жилками, на верхней стороне шершавые или покрытые очень короткими волосками, иногда с примесью длинных отстоящих. Колосья относительно тонкие. Колоски обычно по 1, в средней части по 2 на уступе. Ось колоска шероховатая, нередко под уступом с полоской более густых и длинных волосков. Колосковые чешуи линейно-ланцетные, постепенно длинно заостренные, голые, по краям щетинистые. Нижние цветковые чешуи ланцетные, постепенно суженные в ость 1—4 мм дл., по спинке б.-м. волосистые, шероховатые или почти голые. Верхние цветковые чешуи по килям с реснич-

ками. Каллус в большей части голый, по бокам с немногими короткими волосками.

На засоленных остепненных лугах с супесчаными почвами в долинах рек.

Распространение: Алтайский край (с. Георгиевка Бурлинского р-на), Республика Алтай (нижнее течение р. Чулышман). Красноярский край, Хакасия, Тыва, южная Бурятия (пос. Хужир, устье р. Обтой).

23. *L. chinensis* (Trin.) Tzvelev, 1968, в Раст. Центр. Азии, 4: 205. — *Triticum chinense* Trin., 1835, in Mem. Sav. Etr. Petersb., 2: 146. — *T. pseudoagropyrum* Trin. ex Griseb., 1852, in Ledeb. Fl. Ross., IV: 343. — *Elymus pseudoagropyrum* (Trin. ex Griseb.) Turcz., 1856, in Bull. Soc. Nat. Moscou, 29, 1: 63; Turcz., 1838, in Bull. Soc. Nat. Moscou, 11, 1: 105, nom. nud. — *Agropyron pseudoagropyrum* (Trin. ex Griseb.) Franchet, 1884, Pl. David., 1: 340. — *A. uninerve* Candargy, 1901, in Archiv. Biol. Veg. Athenes, 1: 23, 43. — ? *A. berezovcanum* Prodan, 1930, Contribut. Bot. De Cluj; 1, excl. var. — *Aneurolepidium pseudoagropyrum* (Trin. ex Griseb.) Nevski, 1934, в Фл. СССР, 2: 710. — *Agropyron chinense* (Trin.) Ohwi, 1937, in Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 6: 150. — *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag., 1938, in Report Inst. Sci. Res. Manchoukuo, 2: 281. — *Elymus chinensis* (Trin.) Keng, 1941, in Sunyatsenia, 6, 1: 66. — *Leymus pseudoagropyrum* (Trin. ex Griseb.) Tzvelev, 1960, Ботан. мат. (Ленинград), 20: 430. — **К. китайский.**

Описан из Китая, «E China, leg. Bunge» (LE).

Корневища длинные, ползучие, шнуровидные. Стебли 40—80 см выс., отходят по одному или пучками от горизонтального корневища, вначале восходящие, затем направлены прямо вверх, гладкие и голые. Листья 2—6 мм шир., плоские или б.-м. свернутые, к верхушке постепенно заостренные, сверху с толстыми сизыми жилками, усаженными длинными отстоящими волосками, реже голыми или почти голыми. Колосья удлинненные, 6—15(20) см дл., в нижней части прерывистые; колоски одиночные, или в середине по 2 на уступе колоса, 1,1—1,5(1,7) см дл., (4)5—7(9) цветковые. Колосковые чешуи 5—8(9) мм дл., линейно-шило-видные, с одной жилкой, голые. Нижние цветковые чешуи 6—8 мм дл., ланцетные, постепенно суженные к верхушке в короткое острие или ость 0,5—1,5 мм дл., голые, гладкие. Ось колоска почти голая, усажена кратчайшими, слабо заметными шипиками.

На солонцеватых лугах, галечниках, по прирусловым валам, остепненным склонам, в степях, по сорным местам; до нижнего горного пояса.

Распространение: Алтайский край (Онгудайский р-н), Красноярский край, Хакасия. Тыва (совхоз Целинный, пос. Эрзин). Иркутская обл., Бурятия, Читинская обл., Якутия (окрестности Якутска, с. Чилимах на р. Амга). Дальний Восток: Даурский, Верхне-Зейский, Нижне-Зейский, Буреинский, Уссурийский р-ны.

24. *L. buriaticus* Peschkova, 1985, Ботан. журн., 70, 11: 1556. — *L. chinensis* (Trin.) Tzvelev x *L. litoralis* (Griseb.) Peschkova. — **К. бурятский.**

Турпу: Бурятия, окр. ст. Гусиное озеро, берег озера, степь, 23.06.1965, № 1376, Г. Пешкова, Л. Скуденкова (LE).

Корневища длинные, несколько толстоватые, горизонтальные, ползучие, от них поочередно отходят одиночные голые стебли 35—90 см выс. Листья плоские, реже свернутые, обычно отклоненные от стебля, с относительно тонкими жилками, густо покрытые короткими волосками, иногда с примесью длинных отстоящих. Колосья с более-менее скученными колосками, сидящими по 2 на уступе, особенно в средней части. Колосковые чешуи из ланцетного основания шиловидные, голые, по краям с шипиками. Нижние цветковые чешуи рассеянно-волосистые, иногда почти голые, постепенно суженные в короткое острие или ость. Ось колоса голая, по ребрам жесткореснитчатая, иногда с полоской волосков под уступом колоска. Ось колоска с негустыми короткими волосками. Каллус по бокам волосистый.

По степным песчаным склонам, остепненным долинам рек на супесчаных солонцеватых почвах.

Распространение: Иркутская обл. (с. Усть-Анга в Ольхонском р-не), северная Бурятия (села Душелан, Амалат), южная Бурятия, Якутия (окр. Якутска, пос. Сангар). Эндемик.

Исследование выполнено на основе гербарных материалов, хранящихся в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (NS, NSK), Биолого-почвенном институте ДВО РАН (VLA) и гербарии им. Крылова (Томский государственный университет). На основе этих данных, а также собственных сборов автора в Красноярском крае и Республике Тыва в 2005 г. уточнены видовой состав и диагностические признаки, экологическая приуроченность и распространение таксона по регионам азиатской России. Выявлено, что род *Leymus* в азиатской России представлен 22 видами и двумя видами из трех секций. Для территории азиатской России на основе данных по Сибири (Пешкова, 1990) и Советского Д. Вост. (Пробатова, 1985) выявлены новые виды *L. karelinii* (Turcz.) Tzvelev и *L. pubescens* (O. Fedtsch.) Kohn. Уточнен статус *L. ajanensis* (V. Vassil.) Tzvelev, принимаемый Н. Н. Цвелевым (1972) как синоним *L. interior* (Hulten) Tzvelev.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 04-04-48720.

Библиографический список

Васильев В. Н. Новые виды злаков с Охотского побережья // Ботан. материалы, 1940. Т. 8. № 12. С. 214—217.

Караваев М. Н. Конспект флоры Якутии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 189 с.

Невский С. А. Флора СССР. Л., 1934. Т. 2.

Определитель высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974. 543 с.

Пешикова Г. А. Новые виды рода *Leymus* (*Poaceae*) из Сибири // Ботан. журн. Л., 1985. Т. 70. № 11. С. 1554—1557.

Пешикова Г. А. О *Leymus secalinus* s.l. (Georgi) Tzvelev (*Poaceae*) // Новости сист. высш. раст. Л., 1987. Т. 24. С. 21—26.

Пешикова Г. А. Колосняк — *Leymus* Hochst. // Флора Сибири / *Poaceae* (*Graminaceae*). Новосибирск: Наука, 1990. Т. 2. С. 41—53.

Пробатова Н. С. Новые таксоны *Poaceae* из Хабаровского края // Ботан. журн. Л., 1983. Т. 68. № 10. С. 1408—1409.

Пробатова Н. С. Колосняк — *Leymus* Hochst. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 132—136.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. полярной комиссии АН СССР, Л., 1932. Вып. 8. 126 с.; Вып. 13. С. 5—75; 1935; Вып. 25. С. 5—80.

Цвелев Н. Н. Род *Leymus* Hochst. — Волоснец, Колосняк // Арктическая флора СССР. Л., Наука, 1964. Вып. 2. С. 249—255.

Цвелев Н. Н. Злаки // Растения Центральной Азии. Л.: Наука, 1968. Вып. 4. 246 с.

Цвелев Н. Н. Заметки о злаках флоры СССР // Новости сист. высш. раст. 1971. Т. 8. С. 65—66.

Цвелев Н. Н. Новые таксоны злаков (*Poaceae*) флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Л., 1971. Т. 9. С. 65—66.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., Наука, 1976. 788 с.

Цвелев Н. Н. О геномном критерии родов у высших растений // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 1225—1234.

Цвелев Н. Н. О некоторых новых и мало известных видах Памира // Ботан. материалы. 1960. Т. 20. С. 427—431.

Цвелев Н. Н. Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. (*Poaceae*) во флоре СССР // Нов. сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 19—59.

Gmelin G. Flora Sibirica. St.-Peterburg, 1747. Т. 1. P. 119—121.

Hulten E. Flora of Alaska and Neighboring Territories. Stanford: Stanford University Press, 1974. 1008 p.

Summary

Revised data on the number of species and distribution of the genus *Leymus* Hochst. in Asian Russia are presented. It is found out that the genus *Leymus* in Siberia and Far East of Russia is presented by 22 species and two subspecies of three sections. The key on identification of species is compiled. Synonyms, morphologic description, habitats and areas are defined. Types of taxa are presented.

УДК 582.757.2

И. В. Хан
I. V. KhanЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101

статья поступила 31.01.2006

Моделирование основных направлений морфологических преобразований соцветий молочаев (*Euphorbia* L.) внетропической Азии с помощью метода SYNAP

Modelling of the main directions of morphological transformations of inflorescence in the genus *Euphorbia* L. of extratropical Asia using method SYNAP

Аннотация. Для 108 видов из 13 секций 3 подродов рода *Euphorbia* проведен филогенетический анализ по признакам соцветий с помощью метода SYNAP. На основании исследований морфологии соцветий составлены 20 элементарных эволюционных векторов. Крупные секции проанализированы отдельно, составлены филогенетические схемы. Для анализа филогенетических связей между секциями взяты модельные виды из разных секций. Основные направления морфологической эволюции соцветий молочаев внетропической Евразии связаны с редукцией главной оси и лучей соцветия, стабилизацией числа лучей зонтика, редукцией тычиночных и пестичного цветков, брактеолей, придатков нектарников, стабилизацией числа нектарников и образованием нектарников различной формы.

Ключевые слова: *Euphorbia* L., морфология соцветий, филогенез, SYNAP.

Key words: *Euphorbia* L., inflorescence morphology, phylogeny, SYNAP.

Номенклатура: Проханов, 1949; Проханов, 1964.

Введение

Род Молочай (*Euphorbia* L.) — крупнейший в семействе *Euphorbiaceae*. По современным оценкам он насчитывает около 2000 видов (Willis, 1980; Webster, 1994). Общее соцветие молочаев состоит из циатиев — сильно конденсированных и редуцированных соцветий, имитирующих обоеполюй цветок, не встречающихся за пределами трибы *Euphorbieae* Pax et Hoffmann. Выявление особенностей строения и расположения циатиев, основных направлений морфологических преобразований может помочь установлению степени родства секций и подродов в пределах рода *Euphorbia*, родственных связей между отдельными родами в трибе *Euphorbieae* и, в конечном счете, всей трибы с другими трибами семейства *Euphorbiaceae*.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили гербарные коллекции в ЦСБС СО РАН (NS, NSK), БПИ ДВО РАН (VLA), ТГУ (ТК), МГУ (MW), БИН

РАН (LE). Пути эволюции соцветий в роде *Euphorbia* исследованы на примере 108 видов из 3 подродов. Подрод *Chamaesyce* представлен 4 видами секции *Anisophyllum*; подрод *Eremophyton* — 1 видом; подрод *Esula* — 1 видом секции *Sclerocyathium*, 12 видами секции *Holophyllum*, 1 видом секции *Helioscopia*, 21 видом секции *Tulocarpa*, 6 видами секции *Chylogala*, 9 видами секции *Paralias*, 35 видами секции *Esula*, 3 видами секции *Herpetorhiza*, 13 видами секции *Peplus*, 1 видом секции *Lathyris* и 1 видом секции *Dematra*. Исследованы сборы из Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока, Средней Азии и Монголии. Строение циатиев, кроме того, исследовано на свежем и фиксированном материале из Курганской, Новосибирской и Читинской областей, Алтайского края, Республики Алтай, Республики Тыва и Восточного Казахстана.

Анализ путей эволюции выполнен по методу SYNAP (Байков, 1996, 1999, 2004). Этот метод позволяет разработать модель филогенеза исследуемого таксона и основан на принципе синапоморфии, разработанным В. Хеннигом (1966). Апоморфия пред-

Таблица 1. Соцветия модельных видов разных секций рода *Euphorbia*. Матрица данных

Секция	Вид	Вектор																				ИПС
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
<i>Anisophyllum</i>	<i>E. pseudochamaesyce</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	9
<i>Cheirolepis</i>	<i>E. cheirolepis</i>	1	0	0	0	0	0	0	В	1	0	0	1	0	?	?	0	1	1	1	?	6
<i>Sclerocyathium</i>	<i>E. sclerocyathium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	0	0	0	1	0	2
<i>Holophyllum</i>	<i>E. fischeriana</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	В	0	0	1	1	В	10
<i>Helioscopia</i>	<i>E. helioscopia</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	В	0	0	1	1	0	7
<i>Tulocarpa</i>	<i>E. altaica</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	В	10	
	<i>E. jenseiensis</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	В	1	1	1	1	В	0	0	0	1	0	7
	<i>E. lucorum</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	В	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	7
	<i>E. lutescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	3
	<i>E. platyphyllos</i>	0	0	1	1	В	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	9
	<i>E. polychroma</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	8
	<i>E. sajanensis</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	10	
<i>E. semivillosa</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	6	
<i>Chylogala</i>	<i>E. kozlovii</i>	1	0	1	1	0	1	0	В	1	0	0	1	1	?	?	0	0	0	1	?	8
<i>Paralias</i>	<i>E. myrsinites</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	В	0	1	1	1	1	9
	<i>E. nicaeensis</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	10
<i>Esula</i>	<i>E. borealis</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	10
	<i>E. chankoana</i>	0	0	1	1	В	0	0	В	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	9
	<i>E. cyparissias</i>	0	0	1	1	0	0	0	В	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	11
	<i>E. leoncroizatii</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	10
	<i>E. rossica</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	В	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	9
	<i>E. subcordata</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	9
	<i>E. taquetii</i>	0	0	1	1	1	0	0	В	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	12
	<i>E. tschuensis</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	9
<i>E. virgata</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	В	1	0	1	1	0	9	
<i>Herpetorhiza</i>	<i>E. polytimetica</i>	1	0	1	1	0	0	0	В	1	В	1	1	1	?	?	1	0	1	1	?	10
<i>Peplus</i>	<i>E. falcata</i>	1	0	1	1	0	1	0	В	В	0	0	1	1	?	?	0	0	1	1	?	8
<i>Dematra</i>	<i>E. lanata</i>	1	0	1	0	0	1	0	В	1	0	0	1	0	?	?	0	1	1	1	?	8
<i>Lathyris</i>	<i>E. lathyris</i>	0	0	1	1	1	1	0	В	0	0	1	1	1	?	?	1	0	1	1	?	10

ставляет собой признак, производный от другого признака — плезиоморфии. Синапоморфия — это сходство таксонов по конкретной апоморфии; симплезиоморфия — сходство по плезиоморфии. Метод SYNAP позволяет проследить появление апоморфий и реверсий (возвращение к исходному состоянию признака) в ходе эволюции.

В данном анализе учтены только признаки соцветия, таким образом, полученные схемы отражают не филогенез рода *Euphorbia*, а пути эволюции соцветий в исследованной группе видов. Выбор признаков основан на исследованиях общего соцветия и циатия. Выделены пары гомологичных признаков — эволюционные векторы. Составлено 20 элементарных эволюционных векторов, из них 13 векторов относятся к общему соцветию и 7 — к циатию. На основании исследований общего строения и циатия сделано предположение, что в ходе эволюции происходит редукция главной оси и лучей соцветия, стабилизация числа лучей зонтика, редукция тычиночных и пестичного цветков, брактеолей, придатков нектарников, стабилизация числа нектарников и образование нектарников различной формы: усеченных, двурогих или гребенчатых.

Ниже представлен список использованных в анализе эволюционных векторов: исходный признак и новый, производный от него.

1. Главная ось состоит из большого числа метамеров → главная ось из небольшого числа метамеров (2—3).

2. Метамеры главной оси не укорочены → метамеры главной оси укорочены.

3. Верхние ветви очередные → верхние ветви собраны в зонтик.

4. Лучи зонтика разной длины → лучи зонтика примерно равны.

5. Число лучей зонтика различно → лучей зонтика 5.

6. Число лучей зонтика различно → лучей зонтика 2—3.

7. Число лучей зонтика различно → лучей зонтика 4.

8. Боковые лучи есть → боковых лучей нет.

9. Боковые лучи многочисленные → боковых лучей не более 5.

10. Лучи соцветия разветвленные → лучи соцветия простые.

11. Порядок ветвления неограниченный → порядок ветвления ограничен.

12. Брактеи в мутовках по 3—5 → брактеи парные.
13. Вторичные лучи развиваются неравномерно → вторичные лучи развиваются равномерно.
14. Все циатии обоеполые → есть циатии без пестичного цветка.
15. Тычиночные цветки многочисленные → тычиночных цветков не более 15.
16. Нектарники округлые или эллиптические → нектарники усеченные или двурогие.
17. Нектарники округлые или эллиптические → нектарники гребенчатые.
18. Число нектарников различно → нектарников преимущественно 4.
19. Нектарники с придатками → нектарники без придатков.
20. Брактеоли тычиночных цветков есть → брактеоли редуцированы.

В таблице признаков соцветий модельных видов исходное состояние признака отмечено нулем, производное — единицей (табл. 1). В ряде случаев для отдельных векторов признак неизвестен и отмечен вопросительным знаком. Если у полиморфного вида встречается как новый признак, так и исходный, это отмечается кодом В.

Вначале проанализированы крупные секции, затем определены связи между ними, для чего взяты модельные виды из разных секций. В каждом случае построение модели начинается с наиболее примитивных видов, которые определяются по индексу потенциальной связи (ИПС), который зависит от числа новых признаков. При выборе медианы учитывается индекс потенциальной филогенетической связи, при его равенстве медиана выбирается по минимуму реверсий. Появление нового признака отмечается кодом N, сохранение ранее появившегося нового признака — S, возвращение к исходному признаку (реверсия) — R.

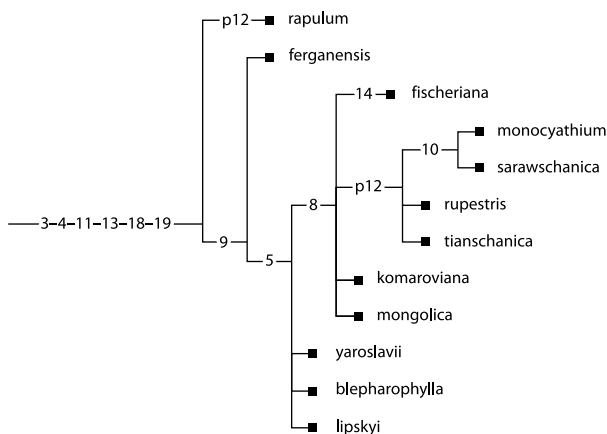


Рис. 1. Схема путей эволюции соцветий в секции *Holophyllum*. Число филогенетических событий — 13, из них уникальных — 11, параллелизмов (р) — 2

Результаты и обсуждение

Все виды секции *Holophyllum* характеризуются наличием зонтика, ограниченным ветвлением, нектарниками без придатков преимущественно в числе 4 (рис. 1). Наиболее примитивными соцветиями с нестабильным числом лучей зонтика характеризуются *E. rapulum* и *E. ferganensis*, они характеризуются также наличием боковых лучей, которые у других видов обычно отсутствуют. *E. rapulum*, *E. rupestris*, *E. tianschanica*, *E. sarawschanica* и *E. monocyathium*, как правило, имеют парные брактеи. У *E. sarawschanica* происходит редукция лучей до простых, у *E. monocyathium* они простые или часто отсутствуют.

Виды секции *Tulocarpa* отличаются большим разнообразием соцветий (рис. 2). Наиболее примитивными являются соцветия у *E. lutescens*, все лучи которых очередные, не собранные в зонтик. Значительно обособлены *E. alpina*, *E. jensiseiensis* и *E. pachyrhiza* из ряда *Alpinae*, характеризующиеся зонтиками из небольшого числа лучей различной длины. К этой группе видов примыкает *E. macrorrhiza*. Остальные виды секции характеризуются приблизительно равным развитием лучей зонтика. Далее эволюция соцветия шла по пути уменьшения числа тычиночных цветков в циатии и стабилизации числа нектарников или по пути уменьшения числа боковых лучей и стабилизации пятилучевых зонтиков. Умень-

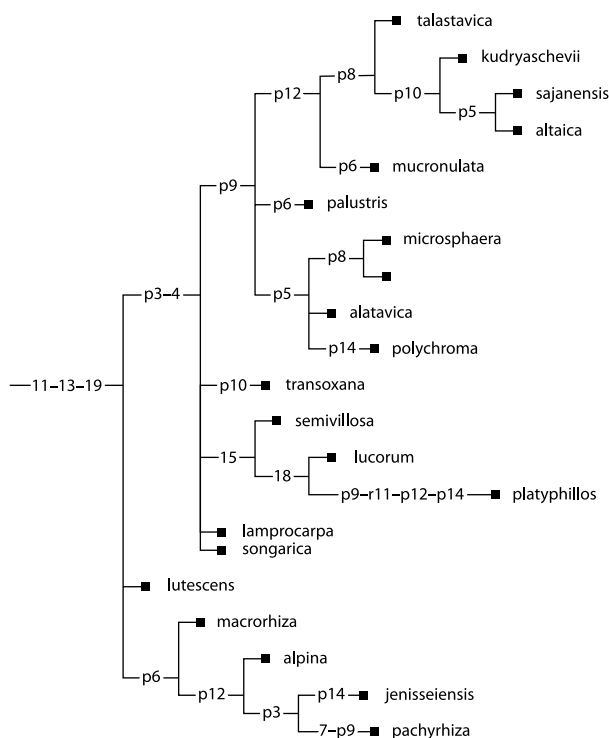


Рис. 2. Схема путей эволюции соцветий в секции *Tulocarpa*. Число филогенетических событий — 28, из них уникальных — 7, параллелизмов (р) — 20, реверсий (r) — 1

жают его с видами секции *Anisophyllum*. Соцветия *E. eremophyton* из подрода *Eremophyton* сближаются с соцветиями представителей подрода *Chamaesyce*. Секция *Demattra*, относящаяся к подроду *Esula*, по ряду признаков соцветия схожа с представителями подродов *Chamaesyce* и *Eremophyton*.

Другая группа включает виды секций *Tulocarpa*, *Holophyllum*, *Peplus*, *Chylogala*, *Paralias*, *Esula*, *Herpetorhiza* и *Lathyris*. В этой группе наиболее примитивны соцветия *E. lutescens*. Наиболее продвинуты по ряду признаков виды секции *Esula*, к ним примыкают виды секций *Herpetorhiza*, *Paralias* и *Lathyris*. Виды секций *Peplus* и *Chylogala* занимают обособленное положение. Соцветия видов секции *Tulocarpa* занимают промежуточное положение. Некоторые из них сближаются с соцветиями представителей секций *Esula* (*E. platyphyllos*), *Peplus* и *Chylogala* (*E. jeniseiensis*) или *Holophyllum* (*E. altaica*, *E. sajanensis*).

Наличие параллелизмов по многим признакам не позволяет однозначно установить пути эволюции соцветий в роде *Euphorbia*. Анализ выявленных связей показывает, что многие продвинутые признаки, такие как зонтиковидное сближение верхних ветвей соцветия, парное расположение брактеей, редукция боковых лучей, стабилизация числа лучей зонтика, происходили независимо в разных группах видов. Усеченные или двурогие нектарники представителей секций *Esula*, *Herpetorhiza*, *Paralias* и *Lathyris*, вероятно, имеют общее происхождение. Возникновение двурогих нектарников у отдельных видов секций *Chylogala* и *Peplus* произошло независимо.

Полученные филогенетические схемы имеют отличия от схем, основанных на других признаках (Байков, 1997, 2000; Байков, Байкова, Зверев, 2001), что можно объяснить использованием другого набора признаков и гетеробатмией.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 04-04-48493.

Библиографический список

Байков К. С. SYNAP — новый алгоритм филогенетических построений // Журн. общ. биол., 1996. Т. 57. № 2. С. 165—176.

Байков К. С. Реконструкция филогенеза как метод изучения биологического разнообразия // Сиб. экол. журн. 1997. № 1. С. 29—33.

Байков К. С. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. Новосибирск, 1999. 95 с.

Байков К. С. Систематика и филогения молочаев (*Euphorbia* L.) Северной и Северо-Восточной Азии // Мат. конф. молодых ученых к 100-летию М. А. Лаврентьева. Новосибирск, 2000. С. 45—48.

Байков К. С., Байкова Е. В., Зверев А. А. Моделирование филогенетических связей молочаев (*Euphorbia*) Северной и Северо-восточной Азии из секции *Tulocarpa* // Тез. Междунар. симпоз. «Информационные технологии в изучении биоразнообразия» (14—19 мая 2001 г.). СПб., 2001. С. 158—159.

Байков К. С. Разработка дивергентно-параллельной модели филогенеза полиморфного таксона, основанной на наследовании новых признаков // Сиб. экол. журн. 2004. № 5. С. 653—664.

Проханов Я. И. *Euphorbia* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 14. С. 304—495, 734—744.

Проханов Я. И. Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения // Новости сист. высш. раст., 1964. Т. 1. С. 226—237.

Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Illinois Press, 1966. 263 p.

Webster G. L. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of *Euphorbiaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard., 1994. V. 81. № 1. P. 33—144.

Willis J. C. A dictionary of flowering plants and ferns. Ed.8. Cambridge: Univ. Press, 1980. 1245 P. 22.

Summary

For 108 species of 13 sections and 3 subgenera of the genus *Euphorbia* phylogenetic analysis of inflorescences was accomplished by the method SYNAP. Using the results of morphological study of inflorescences, 20 elementary evolutionary vectors were arranged. Large sections were analyzed separately, and phylogenetic schemes were constructed. For examining of relations between sections, model species of different sections were used. Main directions of morphological evolution are concerned with reduction of main axis and rays of inflorescence, stabilization of number of rays, reduction of staminate and pistillate flowers, bracteoles, gland appendices, stabilization of number of glands and changes of gland form.

УДК 577.112:582.572.7(571/61.64)

Е. С. Черкасова, И. Ю. Селютина,
О. В. Дорогина
E. S. Cherkasova, I. Yu. Selyutina,
O. V. Dorogina

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: tinessa@csbg.nsc.ru

статья поступила 10.12.2005

Видоспецифичность запасных белков редких видов рода *Iris* L. Дальнего Востока, выявляемая методом SDS-электрофореза

SDS polyacrilamide gel electrophoresis for study of storage proteins of rare species of the genus *Iris* L. in the Russian Far East

Аннотация. Исследовали видоспецифичность запасных белков семян методом SDS-электрофореза у трех редких видов рода *Iris*: *Iris ensata* Thunb., *I. oxypetala* Bunge, *I. ventricosa* Pallas. Изучено влияние способов и типов экстракции, использования редуцирующего агента на качество электрофоретических спектров. Установлено, что использование в качестве экстрагирующего агента 2% SDS-буфера является оптимальным, а применение 2-меркаптоэтанола в качестве редуцирующего агента делает спектры *I. oxypetala* и *I. ventricosa* более качественными. В результате выявлены видоспецифичные группы белков у исследуемых видов и установлена низкая индивидуальная и внутривидовая изменчивость по данному признаку.

Ключевые слова: ирисы, редкие виды, SDS-электрофорез, запасные белки, изменчивость.

Key words: irises, rare species, SDS-electrophoresis, storage proteins, variability.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Введение

Iris ensata Thunb., *I. oxypetala* Bunge и *I. ventricosa* Pallas относят к редким, нуждающимся в изучении и охране видам рода *Iris* Дальнего Востока (Харкевич, Качура, 1981). *Iris ensata* и *I. ventricosa* занесены в Красную Книгу РСФСР (1988).

Iris ensata — Касатик мечевидный, статус 3 (R) (редкий вид). Произрастает в Якутии и на Дальнем Востоке: Амурская обл., юго-запад Хабаровского края, Приморский край, о-ва Кунашир и Сахалин, на приподнятых участках пойменных лугов, в редколесье с хорошо дренированной почвой и по разнотравно-злаковым лугам.

I. ventricosa — К. вздутый. Статус 3 (R) — редкий вид. В СССР — северная граница ареала. Обитает на юго-востоке Читинской области, на Дальнем Востоке и в Приморском крае, в Монголии и Китае по сухим каменистым склонам и западинам с солонцеватой почвой. Размножается только семенами, вегетативно происходит лишь разрастание дерновины (Редкие..., 1980).

I. oxypetala — К. остролепестковый. Основной ареал вида расположен в Китае. На Дальнем Востоке встречается небольшими популяциями только

в Хасанском районе на п-ове Посъет, где растет на открытых травянистых склонах, обочинах дорог, у моря (Сосудистые..., 1987). Основной причиной резкого сокращения популяций вышеназванных видов служит хозяйственное освоение территории.

Всякий раз практическая работа с конкретным видом требует разработки специальной стратегии из-за специфических причин, обуславливающих редкость вида. Для обеспечения генетического и экологического процветания популяции маточный материал должен быть представлен наиболее гетерозиготными растениями из популяции с наибольшими показателями полиморфизма. Поэтому для создания стратегии сохранения редких видов необходимо знание генетической структуры вида (Журавлев и др., 1999).

Белки являются продуктом экспрессии генов и поэтому могут давать информацию, отражающую структуру и состояние соответствующих участков ДНК. Преимущества использования запасных белков заключается в их значительном внутривидовом полиморфизме и независимости от условий произрастания растений. Доступность семенного материала и высокая воспроизводимость результатов электрофоретического анализа делают белки

Таблица 1. Происхождение образцов, взятых для изучения

Вид	Популяция	Дата сбора семян	Количество семян	Местонахождение	Фитоценоз
<i>I. ensata</i>	1	19.09.2004	108	Хасанский р-н, окрестности пос. Комиссарово	Заливаемый осоково-разнотравный луг
	2	18.09.2004	60	Уссурийский р-н, 15 км по дороге от с. Корфовка к Уссурийску	Дубово-леспещецево-ирисово-разнотравный лес
<i>I. oxypetala</i>	1	17.09.2004	40	Уссурийский р-н, пос. Пуцыловка	Ирисово-марево-злаковый деградированный участок
	2	17.09.2004	40	Уссурийский р-н, с. Алексее-Никольск	Злаково-полынно-ирисово-разнотравный деградированный луг
	3	17.09.2004	40	Уссурийский р-н, с. Корфовка	Деградированный луг
<i>I. ventricosa</i>	1	17.09.2004	40	Уссурийский р-н, окрестности с. Корфовка	Каменистый склон с разнотравно-ирисово-леспещецевым покровом со всходами дуба монгольского

эндосперма незаменимыми генетическими маркерами для изучения внутри- и межпопуляционной изменчивости. Известно, что белки проявляют ту или иную степень специфичности и могут указывать на принадлежность данного организма к биотипу, виду, роду и т. д.

Цель данной работы — исследование специфичности электрофоретических спектров полипептидов семян и оценка внутривидовой изменчивости запасных белков у видов *Iris ensata*, *I. ventricosa* и *I. oxypetala*.

Материалы и методы

Анализировали семена растений из двух популяций *I. ensata*, одной — *I. ventricosa* и трех — *I. oxypetala* (табл. 1), собранные канд. биол. наук. В. М. Доронькиным в Приморском крае.

Исследовали выборки из каждой популяции в количестве 40—108 семян. Перед экстракцией семена замачивали в дистиллированной воде и выдерживали в термостате в течение суток при температуре 37°C. Затем отделяли от семенной кожуры, отсекали зародыш и измельчали с помощью ручного пресса. Экстракцию проводили при комнатной температуре в течение 12—16 часов. Были изучены три способа и три типа экстракции белков с использованием различных экстрагирующих растворов: дистиллированной воды, фосфатного буфера и 2 % SDS-буфера.

Для улучшения разделения были опробованы различные концентрации ПАА геля от 12 до 16 %. Исследовались возможности и преимущества обработки белковых экстрактов редуцирующим агентом 2-меркаптэтанол. Электрофорез проводился в SDS-системе по методике Laemmli (1970) с учетом модификаций (Агафонов, Агафонова, 1992). Гели окрашивали раствором Кумасси R 250, фиксировали в 10 % ТХУ.

Для оценки молекулярной массы полипептидных фракций использовался стандартный образец ли-

нии *Elymus sibiricus* ALT-8401 — эталонный спектр, состоящий из компонентов, промаркированных белками с известными молекулярными массами. Белковые компоненты регистрировали на миллиметровой бумаге. Построение матрицы проводили по наличию или отсутствию белкового компонента для каждого из образцов.

Изменчивость по полипептидным спектрам у представителей изучаемых видов оценивалась с помощью коэффициентов сходства, вычисляемых по формуле

$$K_{сх} = [N1 / (N1 + N2)] \times 100 \%,$$

где N1 — число пар гомологичных белковых компонентов; N2 — число различающихся белковых компонентов (Ladizinsky, Hymovits, 1979).

Результаты и обсуждение

Изучалось влияние разных способов экстракции на качество электрофореграмм. Исследовали три способа приготовления белковых экстрактов.

1. Измельчение сухих семян со стеклянным порошком.

2. Получение изолированного эндосперма из размоченного семени.

3. Второй вариант плюс обезжиривание органическими растворителями (ацетоном, гексаном и хлороформом).

Максимально качественное разделение белковых компонентов было достигнуто при втором способе экстракции.

Проверялись качественные различия в экстрактивной способности 2 % SDS-буфера, дистиллированной воды и фосфатного буфера для разделения полипептидов в гелево-буферной системе. В опыте использовались семена *Iris ensata*. Экстракцию проводили на различных порциях эндосперма из отдельного семени с последующим электрофоретическим разделением в вариантах – Me, + Me. Результаты представлены на рис. 1.

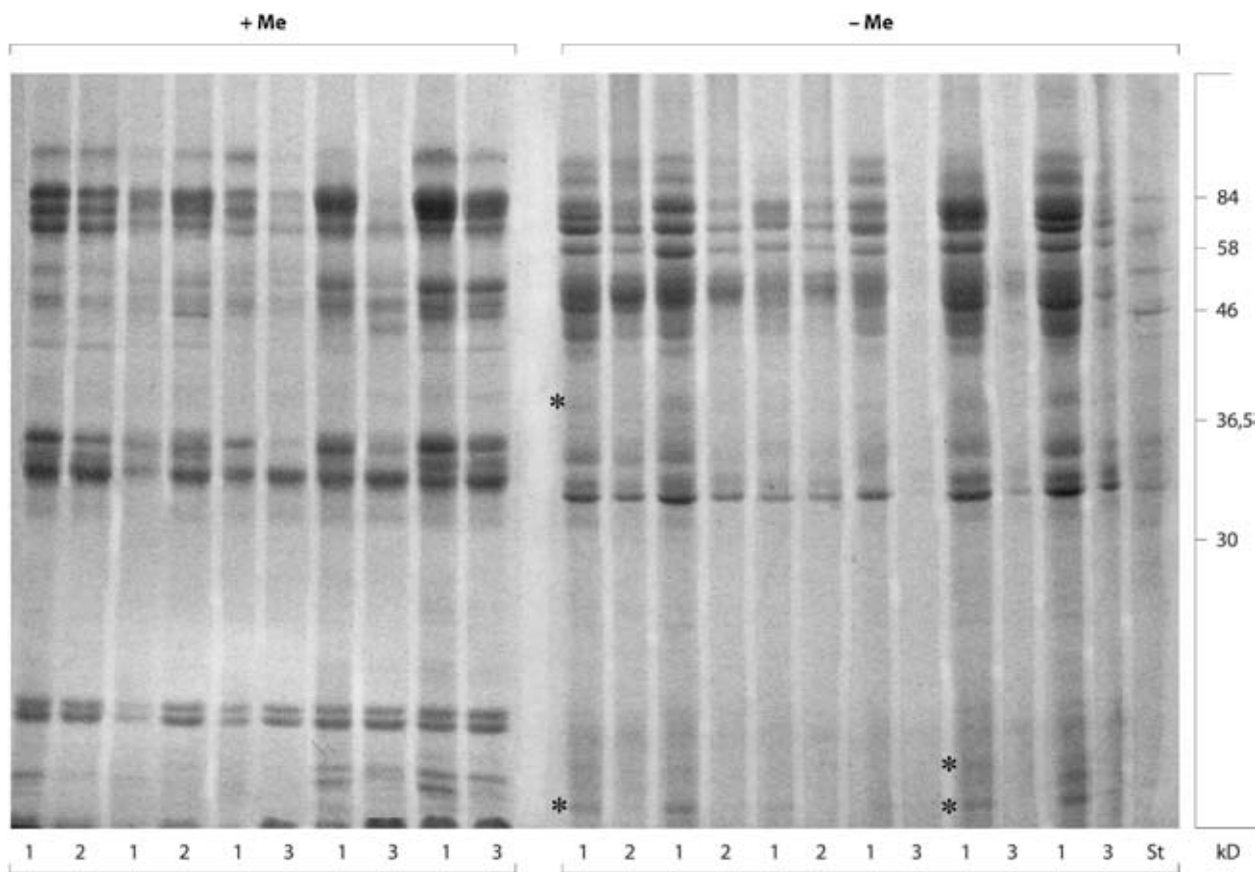


Рис. 1. Экстрактивная способность запасных белков эндосперма *Iris ensata* при использовании различных экстрагирующих агентов (варианты –Me и +Me): 1 — 2% SDS-буфер; 2 — фосфатный буфер; 3 — вода дистиллированная; kD — ориентировочная шкала молекулярных масс; St — эталонный спектр линии ALT-8401 *Elymus sibiricus*. Значком (*) отмечены отдельные компоненты, дополнительно экстрагируемые SDS-буфером по сравнению с фосфатным буфером и дистиллированной водой.

Электрофоретические спектры трех типов экстрактов в варианте –Me, где проявляются мономерные белки, имели некоторые отличия. Так, по сравнению с водой, 2% SDS-буфер дополнительно экстрагировал две легкоподвижные белковые фракции с молекулярной массой около 14 и 18 kD. В сравнении с фосфатным буфером SDS-буфер дополнительно экстрагировал 2 компонента при 14 и 40 kD.

В вариантах +Me электрофоретические спектры экстрактов (экстрагирующие агенты: SDS-буфер, дистиллированная вода и фосфатный буфер) были практически идентичны. Преимущество SDS-буфера для экстракции белков у *Iris ensata* заключалось в том, что при его использовании экстрагируется максимальное количество компонентов, спектры получают равномерными, а разделение полипептидов достаточно четким.

Также нами изучалось действие редуцирующего агента на белковые спектры семян трех видов *Iris*. Результаты представлены на рис. 2.

Полипептидные спектры *I. ensata*, состоящие из 15–18 компонентов, расположены в диапазоне молекулярных масс от 30 до 85 kD и выше. На электрофореграммах можно выделить три зоны: первая состоит из 3–4 интенсивно окрашенных компонен-

тов с молекулярными массами 15–30 kD; вторая — 30–40 kD (4–5 компонентов) и третья — 40–84 и более kD. В этой зоне у всех образцов присутствует группа из 4–6 четко выраженных компонентов.

При использовании 2-меркаптэтанола в спектре *I. ensata* наблюдаются следующие изменения: теперь компоненты спектра располагаются более равномерно. По результатам анализа электрофореграммы можно сделать вывод, что для *I. ensata* применение 2-меркаптэтанола не дает значительного улучшения разделения белкового спектра, поэтому в дальнейшей работе с этим видом мы везде использовали вариант –Me.

Компоненты электрофоретического спектра *I. ventricosa* расположены в диапазоне молекулярных масс 15–100 kD, число компонентов 18–23. Для удобства мы выделили две зоны, вторая зона представлена двумя доминирующими компонентами и, по-видимому, является видоспецифичной, поскольку была обнаружена у всех изученных образцов *I. ventricosa*.

Для *I. ventricosa* при сравнении вариантов +Me и –Me можно заключить, что в случае применения 2-меркаптоэтанола белковые спектры выглядят более равномерно (выделяются три зоны компо-

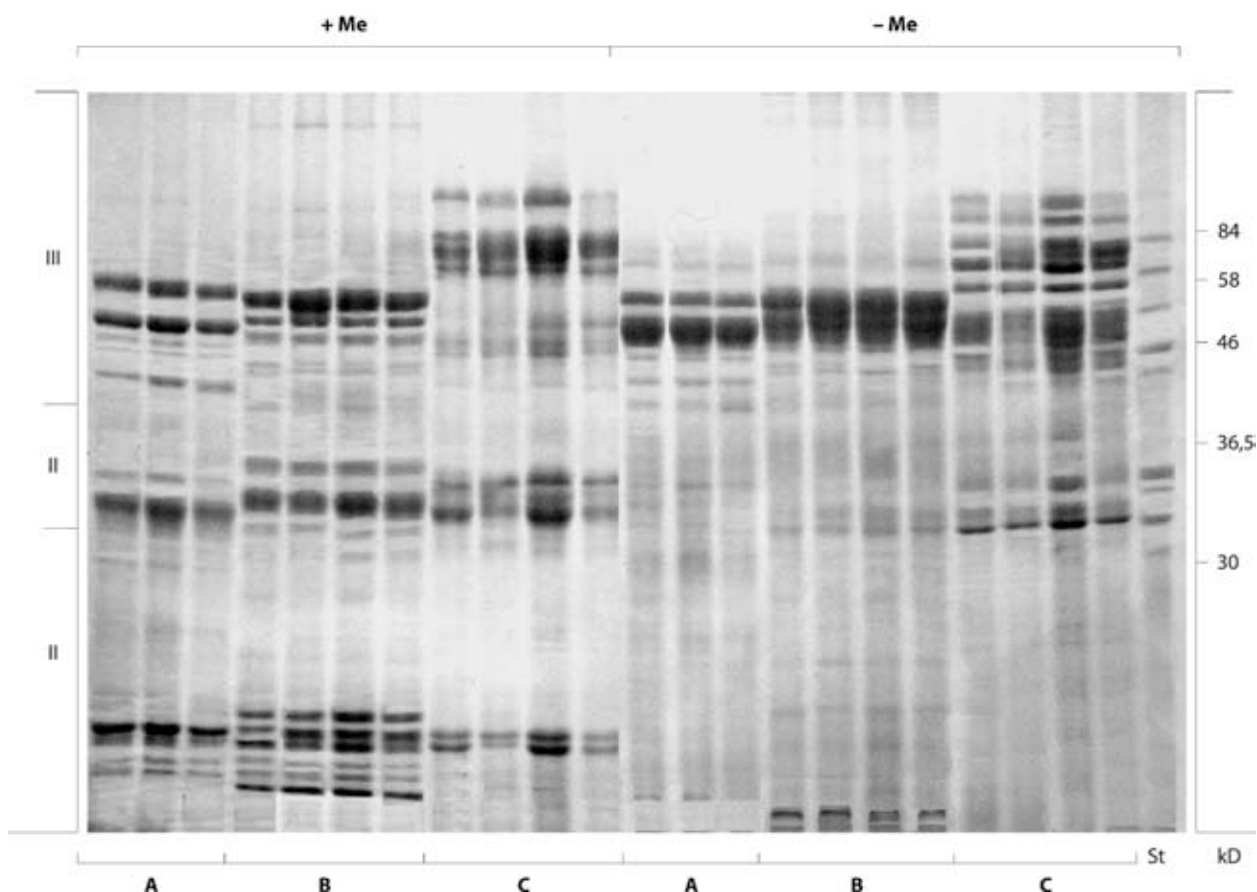


Рис. 2. SDS-электрофоретические спектры белков трех видов *Iris* в вариантах +Me и -Me: А — *I. oxypetala*; В — *I. ventricosa*; С — *I. ensata*. St — эталонный спектр линии ALT-8401 *Elymus sibiricus*

нентов), появляются дополнительные компоненты в области 15–20 kD и 36,5 kD, улучшается качество электрофореграмм.

Электрофоретические спектры *I. oxypetala* представлены в основном 14 компонентами с молекулярной массой от 15 до 100 kD. Основные компоненты находятся в области 46–58 kD. В варианте + Me в спектре выделяются три зоны: I — 15–30 kD; II — 30–36,5 kD; III — 40–58 kD. В целом, компоненты распределяются более равномерно по спектру и выглядят более четкими.

Нами было изучено влияние различной плотности (12, 14 и 16 %) ПААГ на разделение белков и установлено, что более качественное разделение происходит при плотности геля 16 %.

При сравнении электрофоретических свойств полипептидов семян представителей изученных видов отмечено, что видоспецифичная группа белков у *I. ensata* располагается в области 58–100 kD, у *I. ventricosa* — характерная группа белков расположена в пределах 46–50 kD; у *I. oxypetala* — около 46 kD.

На рис. 3 представлены электрофоретические спектры семян из популяций *I. ensata*. Нами была изучена индивидуальная изменчивость семян *I. ensata*, для чего из одной коробочки взяли 6 семян. Данные образцы характеризовались низкой измен-

чивостью, среднее значение $K_{сх} = 93,4\%$, поэтому в дальнейшем для характеристики особи мы анализировали спектры одного семени из одной коробочки растения.

У особей *I. ensata* были обнаружены отличия полипептидных спектров в зонах I и II. Тем не менее, изменчивость внутри изученных выборок из популяций *I. ensata* низкая, что подтверждается достаточно высокими значениями коэффициентов сходства: для популяции № 1 $K_{сх} = 85,8\%$; для популяции № 2 $K_{сх} = 94,3\%$. Различия между популяциями также невелики — $K_{сх} = 86,6$.

Отличия между полипептидными спектрами семян у *I. ventricosa* были обнаружены только в зоне I. Изменчивость внутри коробочки крайне низкая и коэффициент сходства составляет 99,8%. По результатам анализа среднее внутрипопуляционное значение $K_{сх} = 94,8\%$.

Изменчивость внутри изученных выборок *I. oxypetala* низкая, что подтверждается высокими средними значениями коэффициентов сходства. Для популяции № 1 $K_{сх} = 92,9\%$; № 2 $K_{сх} = 97,72\%$ и № 3 $K_{сх} = 97,43\%$. Среднее межпопуляционное значение $K_{сх} = 96\%$.

Однообразие белковых спектров может быть результатом нескольких причин и возможно свя-

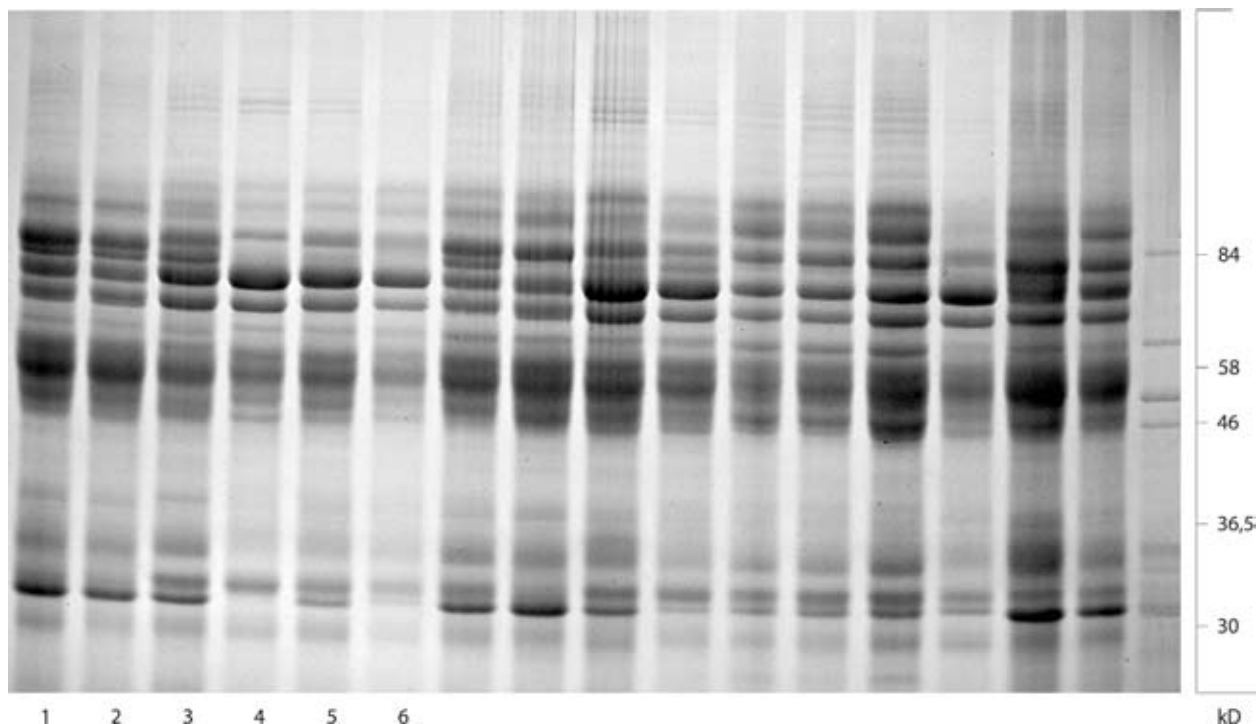


Рис. 3. SDS-электрофореграммы белков семян *I. ensata*: 1—6 — семена из одной коробочки; остальные образцы — по одному семени с растения из популяции № 1

зано с преимущественно вегетативным способом размножения вида или небольшим размером популяции. Вероятной причиной низкой изменчивости может являться сбор семян из популяций, возникших путем вегетативного размножения небольшого числа исходных растений. Многие исследователи считают, что гетерозиготность популяции и приспособленность их особей находится в тесной взаимосвязи (Семерилов, Беляев, 1995; Капралов, 2004). С точки зрения популяционной теории малые популяции с фрагментарным ареалом должны, как правило, характеризоваться низким уровнем полиморфизма и гетерозиготности, так как уровень генетической изменчивости является результатом взаимодействия мутаций, генетического дрейфа и естественного отбора (Журавлев и др., 1999).

Выводы

В результате изучения электрофоретических свойств полипептидов семян представителей исследованных видов отмечено, что видоспецифичная группа белков у *I. ensata* располагается в области 56—100 kD, у *I. ventricosa* — характерная группа белков расположена в пределах 46—50 kD; у *I. oxypetalata* — около 46 kD.

Сравнение внутривидовой изменчивости у представителей трех изученных видов показывает, что она более высокая внутри популяций *I. ensata*, для которой среднее значение коэффициента сходства составляет $K_{сх} = 85,6\%$. В то время как у *I. ventricosa*

и *I. oxypetalata* она крайне низка и составляет 94,8% и 96% соответственно.

Благодарности

Работа поддержана грантом РФФИ 04-04-49810. Авторы благодарны Д. Е. Герус за помощь в освоении методики SDS-электрофореза.

Библиографический список

- Агафонов А. В., Агафонова О. В. SDS-электрофорез белков эндосперма у представителей рода пырейник (*Elytus* L.) с различной геномной структурой // Сиб. биол. журн. 1992. Вып. 3. С. 7—12.
- Журавлев Ю. Н., Корень О. Г., Музарок Т. И. и др. Молекулярные маркеры для сохранения редких видов растений Дальнего Востока // Физиология растений. Владивосток, 1999. Т. 46. № 6. С. 953—964.
- Капралов М. В. Генотипическая изменчивость в популяциях клонообразующего растения *Saxifraga cernua* в центре и на периферии ареала // Экология. 2004. № 6. С. 460—463.
- Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 223 с.
- Семерилов В. Л., Беляев А. Ю. Аллозимный полиморфизм в природных популяциях и культурных сортах клевера лугового // Генетика. 1995. Т. 31. № 6. С. 815—819.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987. Т. 2. 445 с.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Ladizinsky G., Hymowitz T. Seed protein electrophoresis in taxonomic and evolutionary studies // *Theor. Appl. Genet.* 1979. Vol. 54. P. 145—151.

Laemmli U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage // *Nature.* 1970. Vol. 227. № 5259. P. 680—685.

Summary

The changeability of the spare albumen of the rare seeds species according to the electrophoretic spectrums has been studied. The models are the selections of the natural species. It became possible to identify species according to electrophoretic spectrums.

УДК 577.127.4:582.948.25

Ю. В. Шинкаренко, Г. И. Высочина
Yu. V. Shinkarenko, G. I. VysochinaЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: syjil@csbg.nsc.ru

статья поступила 15.12.2005

Оценка видового сходства в роде *Myosotis* L. (*Boraginaceae* Juss.) на примере полифенольных кислот

The estimation of species similarity of *Myosotis* L. genus (*Boraginaceae* Juss.) on models poliphenolic acids

Аннотация. Показана возможность применения данных о составе полифенольных кислот в таксономии рода *Myosotis* на секционном и подсекционном уровнях. В 15 видах рода *Myosotis* из секций *Alpestris*, *Sylvaticae*, *Myosotis* обнаружено одиннадцать компонентов полифенольных кислот. Методом полигональных фигур установлено, что наиболее близки между собой виды секции *Alpestris*. *M. palustris* и *M. caespitosa* (секция *Myosotis*) отличаются от видов других секций, но обнаруживают сходство в конфигурации диаграмм между собой. Наибольшую индивидуальность проявили *M. austrosibirica*, *M. decumbens*, *M. pseudovariabilis* и *M. krylovii*, являющиеся реликтами.

Ключевые слова: *Myosotis*, фенольные соединения, полифенольные кислоты, метод полигональных фигур, парные коэффициенты сходства.

Key words: *Myosotis*, phenolic compounds, poliphenolic acids, method of polygonal graphs, parent affinity index.

Номенклатура: Флора Сибири, 1997.

Фенольные соединения широко используются в хемосистематических исследованиях в качестве таксономических признаков. J. Harborne (1967) установил, что для бурачниковых (*Boraginaceae* Juss.) характерными соединениями являются флавоноиды, фенолкарбоновые кислоты: кофейная, хлорогеновая, изохлорогеновая и их производные. По данным ряда авторов полифенольные кислоты являются таксономическими признаками на уровне родов этого семейства (Harborne, 1967; Кожина и др., 1970; Збуржинский и др., 1978; Старченко, 1985).

Полифенольные кислоты в бурачниковых впервые обнаружили, изучая лекарственные свойства американского вида *Lithospermum ruderales* L. (Train et al., 1941). Затем были исследованы виды родов *Anchusa* L., *Symphytum* L., *Echium* L. и др. По качественному составу представители данных родов различались достаточно четко, однако соединения идентифицированы не были (Старченко, 1985).

Нами рассмотрен состав полифенольных кислот в 15 видах рода *Myosotis* L. из секций *Alpestris* (Т. Н. Поп.) О. Никифорова, *Sylvaticae* (М. Поп. ex Riedl) Тзвел., *Myosotis* (Никифорова, 2003) (табл. 1). Все изученные виды рода представлены многолетними травянистыми растениями, за исключением одно-двухлетнего *M. arvensis*.

Оба изученных вида секции *Myosotis* — гигромезофиты; в секции *Alpestris* все виды обладают

ксероморфными чертами (мезоксерофиты); секция *Sylvaticae*, за исключением скандинавского вида *M. decumbens*, представлена мезофитами. Анализ принадлежности видов к определенным ареалогическим группам показал, что, наряду с широко распространенными видами, голарктическим — *M. palustris* и евразийскими — *M. alpestris*, *M. arvensis*, среди исследованных видов большое количество эндемиков (Никифорова, 2003).

Литературных данных о составе фенольных соединений представителей рода мало. В. Г. Минаевой (1978) определено содержание флавоноидов в видах *M. imitata* и *M. palustris*. В. А. Бандюковой и др. (1970) исследованы фенольные соединения шести видов рода *Myosotis*: *M. alpestris*, *M. arvensis*, *M. amoena*, *M. propinqua*, *M. suaveolens*, *M. sylvatica*; в них обнаружены вещества, являющиеся гликозидами кверцетина и кемпферола. Из спиртового экстракта *M. alpestris* было выделено два вещества. Одно из них идентифицировали как 5,7,3',4'-тетра-окси-3-β-D-глюкозид кверцетина, второе охарактеризовали как глюкорамнозид кверцетина, однако строение его не было установлено. В Японии изучали антоцианы представителей семейства *Boraginaceae*. Из *M. alpestris* был выделен дельфинидин-3,5-ди-глюкозид (Ishikura, 1974).

Для выделения суммы фенольных соединений точную навеску (0,02—0,1 г) воздушно-сухого расти-

Таблица 1. Эколого-географическая характеристика и некоторые сведения о химическом составе изученных видов рода *Myosotis*

Секция	№	Вид	ЖФ	ЭГ	Ареал	Сведения о фенольных соединениях обнаруженные по литературным данным
<i>Alpestris</i>	1	<i>M. alpestris</i> F. W. Schmidt	м.-т.	мк.	Евразийский	Антоцианы: дельфинидин-3,5-диглюкозид (Ishikura, 1974); содержание суммы флавоноидов в надземной части 1,42 % (Минаева, 1978).
	2	<i>M. asiatica</i> Schischk. et Serg.	м.-т.	мк.	Циркумполярный	Содержание флавоноидов 1,75 % (Минаева и др., 1973).
	3	<i>M. austrosibirica</i> O. Nikiforova	м.-т.	мк.	Южная Сибирь и Монголия	Сведений не обнаружено.
	4,6	<i>M. imitata</i> Serg.	м.-т.	мк.	Североазиатский	6 флавоноидных гликозидов (Бандюкова и др., 1970); содержание 2,0 % (Минаева, 1978).
	5	<i>M. baicalensis</i> O. Nikiforova	м.-т.	мк.	Эндемик Восточной Сибири (оз. Байкал)	Сведений не обнаружено.
	7	<i>M. popovii</i> Dobroc.	м.-т.	мк.	Европейский	Содержание суммы флавоноидов в надземной части 2,40 % (Минаева, 1978).
	<i>Sylvaticae</i>	8	<i>M. sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.	м.-т.	м.	Европейско-Кавказский
9		<i>M. krylovii</i> Serg.	м.-т.	м.	Сибирско-Среднеазиатский	Сведений не обнаружено.
9		<i>M. austrobaicalensis</i> O. Nikiforova	м.-т.	м.	Эндемик Станового Нагорья	Сведений не обнаружено.
10		<i>M. sayanensis</i> O. Nikiforova	м.-т.	м.	Эндемик юга Сибири (Саяны)	Сведений не обнаружено.
11		<i>M. arvensis</i> (L.) Hill	о.-д.-т.	м.	Евразийский	В соцветиях обнаружено 6 гликозидов флавоноидов (Бандюкова и др., 1970).
12		<i>M. decumbens</i> Host.	м.-т.	гм.	Западноевропейский	Сведений не обнаружено.
13		<i>M. pseudovariabilis</i> M. Pop.	м.-т.	м.	Эндемик юга Восточной Сибири	Сведений не обнаружено.
<i>Myosotis</i>	14	<i>M. palustris</i> (L.) L.	м.-т.	гм.	Голарктический	Содержание флавоноидов 1,5 % (Минаева, 1978).
	15	<i>M. caespitosa</i> K. F. Schultz	м.-т.	гм.	Евразийский	Сведений не обнаружено.

Примечание. ЖФ — жизненная форма: м.-т. — многолетнее травянистое растение, о.-д.-т. — одно- двулетнее травянистое; ЭГ — экологическая группа: мк. — мезоксерофит, м. — мезофит, гм. — гигромезофит. Номера видов соответствуют обозначениям на рис. 2.

тельного материала трехкратно экстрагировали пятидесятипроцентным этанолом на водяной бане в течение 30 мин, 20 мин и 10 мин. Полученные вытяжки объединяли, охлаждали, фильтровали, выпаривали до сухого остатка, который смывали 3—5 мл пятидесятипроцентного этанола (Высочина, 1998).

Качественный состав фенольных соединений изучали двумерной хроматографией на бумаге FN15. Наносили 0,1 мл экстракта и хроматографировали в двух направлениях:

- изопропанол — муравьиная кислота — вода (в соотношении 2:5:5);
- н-бутанол — уксусная кислота — вода (в соотношении 40:12:28) (БУВ).

Полученные хроматограммы просматривали в ультрафиолетовом свете над парами аммиака до и после проявления 5% спиртовым раствором $AlCl_3$ (Харборн, Зелькель, 1968; Хроматография, 1986).

На основании окраски пятен флавоноидов в УФ-свете без проявителя и с $AlCl_3$ можно предпо-

ложить, что все обнаруженные компоненты являются гликозидами флавонолов (Бандюкова, Аванесов, 1971). Агликонов в свободном виде в экстракте не найдено. Флавоноидные профили исследованных нами видов характеризуются значительным сходством. Максимальное количество флавоноловых гликозидов обнаружено в *M. sylvaticae* (Шинкаренко, 2003). На тех же хроматограммах, помимо флавоноидов, присутствуют соединения, имеющие в ультрафиолетовом свете фиолетовую или голубую окраску, что характерно для кумаринов, халконов и дигидрохалконов, 3,5-диметоксифлавонолов и производных коричной кислоты (Харборн, Зелькель, 1968).

Отсутствие «необычных флавоноидов» (халконы, ауруны, метилированные флавоноиды) J. Harborne (1967) считал характерным для представителей семейства. Данных о наличии кумаринов в бурачниковых нет, однако встречаются сведения об обнаружении полифенольных кислот (кофейной, хлорогеновой и изохлорогеновой) (Harborne, 1967; Старченко, 1985). Учитывая эту информа-

Таблица 2. Характеристика компонентов полифенольных кислот этанольных экстрактов листьев видов рода *Myosotis*

Компоненты	Rf ₁	Rf ₂	Цвет в УФ	УФ + NH ₃	УФ + AlCl ₃	УФ + AlCl ₃ + NH ₃	Со временем
K1	0,56	0,75	фиолетовый	фиолетовый	фиолетовый	фиолетовый	тускнеет
K2	0,65	0,75	голубой	голубой	фиолетовый	голубой	тускнеет
K3	0,83	0,57	синий	синий	фиолетовый	фиолетовый	проявляется
K4	0,87	0,51	голубой	голубой	голубой	фиолетовый	проявляется
K5	0,85	0,70	зеленый	зеленый	бирюзовый	зеленый	проявляется
K6	0,71	0,50	фиолетовый	синий	голубой	фиолетовый	проявляется
K7	0,75	0,25	голубой	синий	голубой	голубой	не изменяется
K8	0,60	0,18	фиолетовый	фиолетовый	фиолетовый	фиолетовый	исчезает
K9	0,51	0,42	синий	синий	фиолетовый	фиолетовый	тускнеет
K10	0,45	0,55	голубой	голубой	голубой	голубой	исчезает
K11	0,39	0,62	фиолетовый	фиолетовый	фиолетовый	фиолетовый	исчезает

Таблица 3. Распределение компонентов полифенольных кислот в видах рода *Myosotis*

Секция	Подсекция	№	Вид	K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7	K8	K9	K10	K11	Всего	
<i>Alpestres</i>	subsect <i>Alpestres</i> ser <i>Alpestres</i>	1	<i>M. alpestris</i>	+	+	+	-	-	-	-	+	-	сл.	сл.	6	
		2	<i>M. asiatica</i>	+	+	+	-	-	-	-	+	-	сл.	сл.	6	
		3	<i>M. austrosibirica</i>	+	+	+	-	сл.	+	-	+	-	сл.	сл.	8	
	subsect <i>Alpestres</i> ser <i>Imitatae</i>	4	<i>M. imitata</i>	+	+	сл.	+	+	+	-	+	-	+	сл.	9	
		5	<i>M. baicalensis</i>	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+	сл.	7	
		6	<i>M. imitata</i> (Cayp)	+	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	5	
		7	<i>M. popovii</i>	+	+	-	+	сл.	сл.	-	-	-	сл.	сл.	7	
<i>Sylvaticae</i>	subsect <i>Sylvaticae</i>	8	<i>M. sylvatica</i>	+	+	+	-	+	+	+	+	+	сл.	сл.	10	
		9	<i>M. austrobaicalensis</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	7	
		9	<i>M. krylovii</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	7	
		10	<i>M. sajanensis</i>	+	+	+	-	-	+	+	+	-	+	+	8	
		11	<i>M. arvensis</i>	+	+	-	-	сл.	-	сл.	-	-	-	-	4	
	subsect <i>Decumbentes</i>	12	<i>M. decumbens</i>	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	сл.	9	
		13	<i>M. pseudovariabilis</i>	+	+	+	-	+	-	+	сл.	-	-	-	6	
	<i>Myosotis</i>	ser <i>Myosotis</i>	14	<i>M. palustris</i>	+	+	-	+	-	сл.	-	сл.	-	-	-	5
			15	<i>M. caespitosa</i>	+	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-

Примечание. + — компонент присутствует; сл. — компонент присутствует в следовых количествах; - — компонент отсутствует.

цию, можно считать обнаруженные на хроматограммах соединения с фиолетовой и голубой окраской полифенольными кислотами, их обозначили KN, где N — порядковый номер компонента. В исследованных образцах насчитывается одиннадцать компонентов полифенольных кислот, различающихся по расположению и Rf, по флуоресценции в УФ-свете, изменению окраски или ее исчезновению над парами NH₃ до и после проявления хроматограмм AlCl₃ (рис. 1). В результате хроматографирования экстрактов параллельно с метчиками некоторых полифенольных кислот можно предположить, что в исследованных образцах присутствуют кумаровые кислоты, а также кофейная, коричневая, галловая, хлорогеновая и изохлорогеновая кислоты.

Наибольшие значения Rf в обеих системах имеют компоненты K1 и K2 с фиолетовым и голубым свечением. Компонент K3 имеет фиолетовую окраску, но его Rf в системе 2 меньше. K4 и K6 — голубого цвета, находятся выше и ниже K3 соответственно. Наибо-

лее необычную бирюзовую окраску имеет кислота K5, кроме того, она изменяет оттенок при проявлении хроматограмм над парами аммиака. Малой подвижностью в системе БУВ характеризуются K7 и K8, различающиеся по цвету: K7 обладает голубым свечением, а K8 — фиолетовым. В системе I низко располагаются фиолетовые K9 и K11, различающиеся как между собой, так и с синей K10 по значению Rf в системе 2 (табл. 2, рис. 1).

Для выяснения возможности применения комплекса полифенольных кислот в таксономии рода *Myosotis* рассматривали компоненты KN, обнаруженные на двумерных хроматограммах.

Чтобы избежать ошибочных выводов, учитывали типичные профили для каждого вида, имея в виду и компоненты, обнаруженные в следовых количествах, поскольку данные об отсутствии тех или иных веществ в конкретном образце не всегда надежны, так как их можно обнаружить в других образцах вида: из другого места сбора, другой стадии разви-

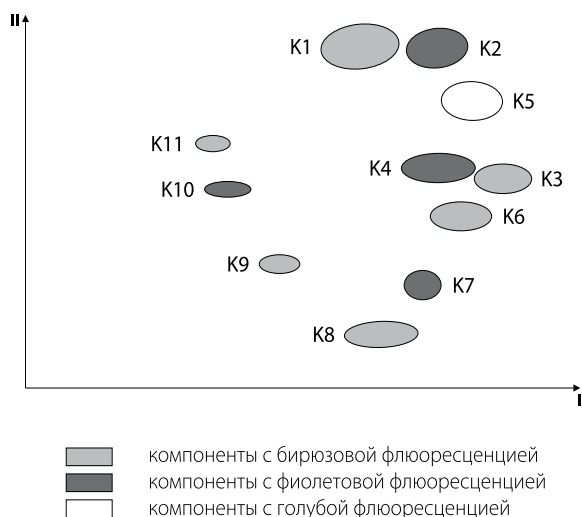


Рис. 1. Схема расположения полифенольных кислот на двумерных хроматограммах этанольных экстрактов листьев видов рода *Myosotis* L. I система — изопропанол:муравьиная кислота:вода (2:5:5); II система — н-бутанол:уксусная кислота:вода (40:12:28)

тия или в большом количестве материала (Пименов, Борисова, 1987).

Некоторые из обнаруженных компонентов встречаются во многих растениях (K1, K2, K8), но есть и менее распространенные вещества — K7 и K10 (табл. 3).

Самым малокомпонентным по составу полифенольных кислот оказался вид *M. arvensis* (№ 11 на рис. 2 и в табл. 1, 3). В нем найдены вещества K1 и K2, присутствующие во всех проанализированных образцах, а также следовые количества K5 и K7. Набор гликозидов флавоноидов в данном виде также наиболее беден. Больше всего компонентов полифенольных кислот обнаружено в *M. sylvatica* (№ 8). Исключая K4, в нем отмечены все кислоты, характерные для исследованных видов. Но доминирующим компонентом является K5, он намного превосходит по интенсивности свечения все остальные.

Полифенольные кислоты K1 и K2 обнаружены во всех исследованных видах рода *Myosotis*. Вероятно, эти компоненты являются таксономическими признаками на уровне рода или выше. Распределение кислот K3—K11 подчиняется определенным зако-

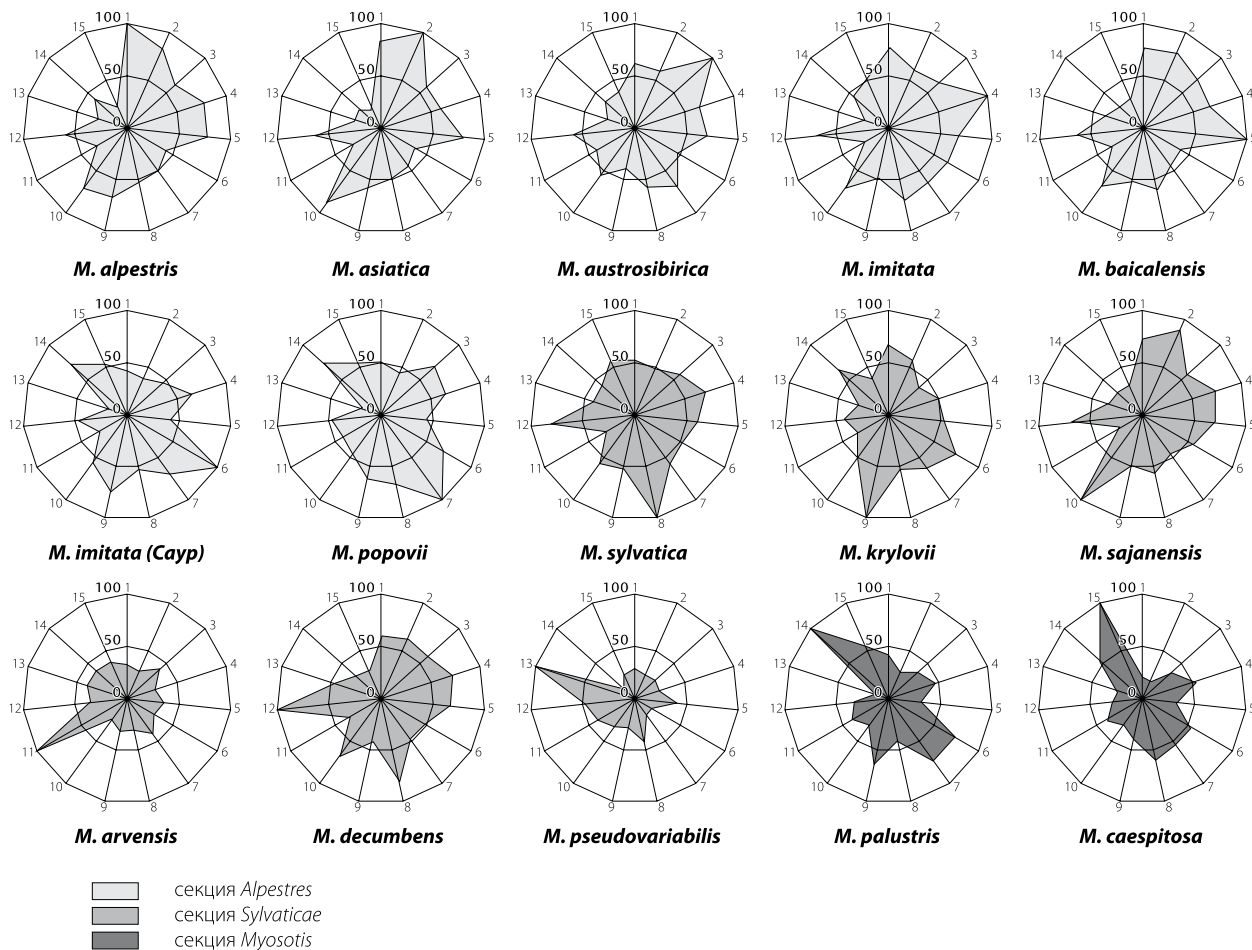


Рис. 2. Полигональные диаграммы показателей сходства профилей полифенольных кислот этанольных экстрактов листьев видов рода *Myosotis*.

номерностям. Секции *Alpestris* и *Sylvaticae* характеризует наличие К3, К5, К6, К8, К10 и К11. Секцию *Sylvaticae* также отличает наличие К7. Отмечены также различия внутри секций: в видах ser. *Alpestris*, subsect. *Alpestris*, sect. *Alpestris* нет К4 и практически отсутствует К5. В видах subsect. *Decumbentes* также нет К4, найденной в видах subsect. *Sylvaticae*. Виды ser. *Myosotis* sect. *Myosotis* — *M. palustris* и *M. caespitosa* — не содержат К3, К5, К7, К10, К11 и, таким образом, значительно отличаются от двух вышеназванных секций.

Из видов секции *Alpestris* выделяется *M. austrosibirica*. Этот вид отличается от *M. alpestris* и *M. asiatica* наличием К6. Широко распространенная кислота К8 не характерна для видов секции *Myosotis*. Но в *M. palustris* она изредка встречается, а *M. caespitosa* не содержит заметных количеств К8, что, наряду с наличием значительного количества К5, может различать данные виды между собой.

Зависимость компонентного состава фенольных соединений от систематического положения вида не всегда можно установить без математической обработки данных. Для получения сведений о сходстве и различии таксонов применяют количественное соотношение компонентов, общих для двух образцов, к сумме компонентов на обеих хроматограммах. Полученные по формуле значения, выраженные в процентах, называют парными коэффициентами сходства (ПС).

$$ПС = \frac{a}{C_{A+B}} \times 100 \%,$$

где a — пятна, общие для видов A и B ; C_{A+B} — общее число пятен в A и B .

При сравнении более 10 объектов удобно применять графическое выражение полученных с помощью метода парных коэффициентов сходства данных посредством построения «полигональных диаграмм» видов, которые сравнивают по форме и площади фигуры (Ellison et al., 1962) (рис. 2). Преимуществом такой обработки данных является возможность одновременного сравнения пар видов с точки зрения хроматографического сходства без идентификации представленных на хроматограммах веществ. Так, например, диаграмма, построенная для *M. alpestris*, наиболее близка к *M. asiatica*, *M. imitata* и *M. baicalensis*. На основании полученных диаграмм можно утверждать, что виды секции *Alpestris* с биохимической точки зрения наиболее близки между собой, однако некоторые виды этой секции — *M. asiatica*, *M. imitata* и *M. baicalensis* — оказались сходными также и с *M. sayanensis* из секции *Sylvaticae*. Нас интересовало положение в системе рода образца *M. imitata* с хребта Саур (Западный Саян), который сильно отличался от других представителей данного вида. Сравнивая полигональные фигуры, можно утверждать, что данный образец наиболее близок к *M. popovii*, однако не является идентичным ему. Виды секции *Myosotis* (*M. palustris* и *M. caespitosa*)

обнаруживают сходство в конфигурации диаграмм только между собой. Среди всех исследованных видов наибольшую индивидуальность проявили *M. austrosibirica*, *M. decumbens* и *M. pseudovariabilis*, а также *M. krylovii*. Нами рассматривался только один вид, который М. Г. Попов (1953) относил к ряду *Arvensis* — *M. arvensis* в современной системе расположен в секции *Sylvaticae* (Никифорова, 2001). Он значительно отличается от других представителей данной секции. Возможно, это связано с жизненной формой: *M. arvensis* — единственный изученный нами вид, представленный одно-двулетними травянистыми растениями, тогда как все остальные виды являются многолетними травянистыми растениями. Это объясняет малое значение парных коэффициентов сходства (менее 50%) для *M. arvensis* относительно всех рассмотренных видов.

Библиографический список

- Бандюкова В. А., Аванесов Э. Т. О вероятности обнаружения флавонов, флаванонов и изофлавоноидов в некоторых семействах высших растений // Раст. ресурсы. 1971. Т. 7. № 3. С. 321—328
- Бандюкова В. А., Джумьрко С. Ф., Сергеева Н. В., Шинкаренко А. Л. Исследование флавоноидов некоторых видов растений семейства сложноцветных, бурачниковых и бересклетовых // Тр. I Всесоюз. съезда фармацевтов. М., 1970. С. 253—259.
- Высочина Г. И. Содержание суммы и некоторых основных флавоноидов в надземной части *Polygonum aviculare* L., произрастающего в Сибири // Раст. ресурсы. 1998. № 4. С. 47—55.
- Збуржинский В. К., Поскаленко А. Н., Алимова З. И., Терентьева И. В., Кожина И. С., Шухободский Б. А. Биологическая активность водных экстрактов из *Lithospermum officinale* L. и *Pulmonaria obscura* Dum // Раст. ресурсы. 1978. Т. 14. № 1. С. 96—99.
- Кожина И. С., Шухободский Б. А., Ключникова Л. А., Дильман В. М. Исследование некоторых представителей сем. бурачниковых как источников получения физиологически-активных веществ // Раст. ресурсы. 1970. Т. 6. № 3. 345—350 с.
- Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск: Наука, 1978. 235 с.
- Никифорова О. Д. Система рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 77—86.
- Никифорова О. Д. Род *Myosotis* L. (*Boraginaceae*): морфология, систематика, филогения: Дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2003. 398 с.
- Пименов М. Г., Борисова Л. Ф. Хемосистематика // Итоги науки и техники, Ботаника. М., 1987. Т. 6. С. 3—96.
- Попов М. Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Киев: Наукова Думка, 1983. 476 с.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейс-

тва *Caprifoliaceae* — *Plantaginaceae*. Л.: Наука, 1990. 328 с.

Старченко В. М. Бурачниковые советского Дальнего Востока. Владивосток, 1985. 107 с.

Шинкаренко Ю. В. Состав и содержание флавоноидов в видах рода *Myosotis* L. из различных мест произрастания // Сиб. экол. журн. Новосибирск, 2003. № 10. С. 79—85.

Харборн Дж., Зейкель М. К. Выделение и идентификация фенольных соединений в биологических материалах // Биохимия фенольных соединений. М.: Мир, 1968. С. 34—70.

Хроматография. Практическое приложение метода. М.: Мир, 1986. 422 с.

Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1997. Т. 11. 296 с.

Ellison W. L., Alston R. E., Turner B. L. Methods of presentation of crude biochemical data reference to the genus *Vachia* (*Compositae*) // American Journal of botany, 1962. Vol. 1 (6). P. 599—604.

Harborne J. B. Comparative Biochemistry of the flavonoids // L.; N. Y.: Ac. Press, 1967. № 6. P. 84—232.

Ishikura N. Paper chromatographic survey of anthocyanins in four plants belonging to the family *Boraginaceae* // Kimamoto J. Sci., Biol. 1974. V. 12 (1). P. 17—21.

Train P., Henrichs J. R., Archer W. A. Medicinal uses of plants by Indian Tribes of Nevada. Washington DC, 1941. 102 p.

Summary

The opportunity of application of the data on composition of polyphenolic acids as markers for *Myosotis* species is shown. There are established 11 polyphenolic acids in 15 *Myosotis* species from *Alpestres*, *Sylvaticae*, *Myosotis* sections.

By methods of pair coefficients of similarity and polygonal figures it was established that species of section *Alpestres* are more close. *M. palustris*, *M. caespitosa* (section *Myosotis*) diagrams reveal closest similarity among themselves. *M. decumbens*, *M. pseudovariabilis*, *M. austrosibirica* and *M. krylovii* being relicts show the greatest individuality.

УДК 582.675

Р. В. Штенгауэр
R. V. ShtengauerЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: romstein@ngs.ru

статья поступила 10.02.2006

Закономерности пространственного разнообразия рода Лютик (*Ranunculus* L.) в Сибири

Pattern of regional diversification in genus *Ranunculus* L. in Siberia

Аннотация. На основе гербарных материалов, собственных полевых исследований и критической ревизии опубликованных данных проведен анализ распространения видов рода *Ranunculus* L. в Сибири по флористическим провинциям. Установлено, что виды этого рода сконцентрированы в южных провинциях Сибири. Их число минимально в Урало-Западно-Сибирской бореальной провинции и достигает максимума в Алтае-Енисейской горно-гемибореальной провинции. Основная тенденция уменьшения видового разнообразия выявлена в направлении с юго-запада Сибири на север и северо-восток.

Ключевые слова: лютик, флористическая провинция, эндемик, пространственное разнообразие.

Key words: buttercup, floral province, endemic, regional diversification.

Номенклатура: Луферов, 2004; Малышев, 2005.

Введение

Род Лютик — *Ranunculus* L. — один из характерных представителей бореальной флоры Евразии. Он входит в десятку ведущих родов во флоре Сибири. Вслед за рядом авторов (Луферов, 1992; Тимохина, 1993; Луферов, Бородина-Грабовская, 2001), род *Ranunculus* мы понимаем в узком смысле, без включения в него родов *Batrachium* (DC.) S. F. Gray и *Halerpestes* Greene. В Сибири он представлен 55 видами и 1 подвидом из восьми секций (Луферов, 2004).

Материалы и методы

В основу исследования положен анализ закономерностей пространственного распределения видов рода *Ranunculus* L. на территории Сибири, с выделением центров разнообразия таксонов разного ранга, а также особенности распространения эндемиков рода на данной территории. Кроме собственных данных, учтены следующие источники: «Флора СССР» (Овчинников, 1937), «Арктическая флора СССР» (Толмачев, 1971), «Флора Сибири» (Тимохина, 1993), «Конспект флоры Сибири» (Малышев, 2005). Ареалы видов дополнены по результатам ревизии гербарных материалов, в гербарии им. М. Г. Попова ЦСБС СО РАН (Новосибирск), в гербарии им. П. Н. Крылова Томского государственного уни-

верситета, гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН, а также на основе личных сборов автора. При отнесении вида к той или иной флористической провинции во внимание принималось количество пунктов сбора, представленных в данной провинции. В случае единичного пункта сбора или концентрации вдоль границы флористической провинции, вид мог быть не занесен в эту провинцию.

Результаты и обсуждения

В экологическом отношении виды *Ranunculus* обнаруживают приуроченность к хорошо увлажненным местообитаниям, часто — к избыточно увлажненным, особенно в начале вегетационного периода (Толмачев, 1971). Представители некоторых видов лютиков являются земноводными и даже водными растениями. Для выявления закономерностей распространения видов лютиков на территории Сибири согласно новому районированию (Малышев, Байков, Доронькин, 2000) был проведен анализ видового состава, который отображен в табл. 1.

Выявлено, что восемь видов рода встречаются во всех флористических провинциях Сибири: два вида из секции *Chrysanthae* — *R. repens* (более-менее равномерно по всей территории Сибири) и *R. borealis* (с концентрацией в южных регионах); два вида из секции *Xanthobatrachium* — *R. gmelinii* (равномерно по всей территории) и *R. radicans* (в север-

Таблица 1. Присутствие видов во флористических провинциях Сибири

Виды	Аркт.-Гип.	Урал.-Сиб.	Зап.-Сиб.	Алт.-Енис.	Тунг.-Лен.	Байк.	Сев.-Вост.
56 видов	26	13	27	34	18	31	22
Sect. <i>Ranunculus</i> — 23	10	1	12	14	7	12	7
<i>R. monophyllus</i> Ovcz.	+		+	+	+	+	+
<i>R. sulphureus</i> Soland.	+	+		+	+		+
<i>R. altaicus</i> Laxm.			+	+	+	+	
<i>R. affinis</i> R. Br.	+		+	+	+	+	+
<i>R. pygmaeus</i> Wahlb.	+		+	+	+	+	
<i>R. auricomus</i> L.	+		+	+			
<i>R. grayi</i> Britton	+					+	+
<i>R. silviteppaceus</i> Dubovik			+				
<i>R. fallax</i> (Wimmer et Grab.) Kerner			+				
<i>R. cassubicus</i> subsp. <i>kemerovensis</i> Kvist			+				
<i>R. lasiocarpus</i> C. A. Meyer				+			
<i>R. petroczenkoj</i> N. Vodopianova ex Timochina	+						+
<i>R. nivalis</i> L.	+						+
<i>R. sabinii</i> R. Br.	+						+
<i>R. polyrhizos</i> Steph.			+	+			
<i>R. rigescens</i> Turcz. ex Ovcz.				+		+	
<i>R. dahuricus</i> Turcz.					+	+	
<i>R. akkemensis</i> Polozhij*				+			
<i>R. sajanensis</i> M. Popov*						+	
<i>R. pulchellus</i> C. A. Meyer			+	+		+	
<i>R. pedatifidus</i> Smith.			+	+		+	
<i>R. longicaulis</i> C. A. Meyer			+	+		+	
<i>R. pseudomonophyllus</i> Timochina*	+			+	+	+	
Sect. <i>Chrysanthae</i> (Spach) L. Benson — 16	6	5	8	11	5	8	6
<i>R. smirnovii</i> Ovcz.				+		+	
<i>R. propinquus</i> C. A. Meyer	+		+	+		+	
<i>R. repens</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. borealis</i> Trautv.	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. polyanthemos</i> L.		+	+	+		+	
<i>R. glabriusculus</i> Rupr.	+	+				+	
<i>R. grandis</i> Honda			+	+	+	+	
<i>R. acris</i> L.		+	+	+			
<i>R. turneri</i> Greene	+						+
<i>R. grandifolius</i> C. A. Meyer			+	+			
<i>R. amgensis</i> Timochina					+		+
<i>R. taigaensis</i> Timochina				+	+		+
<i>R. schischkinii</i> Revuschkin*				+			
<i>R. jacuticus</i> Ovcz.*	+						+
<i>R. submarginatus</i> Ovcz.*			+	+		+	
Sect. <i>Xanthobatrachium</i> (Prantl) L. Benson — 5	3	3	2	3	3	3	4
<i>R. gmelinii</i> DC	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. radicans</i> C. A. Meyer		+	+	+	+	+	+
<i>R. natans</i> C. A. Meyer		+		+	+	+	
<i>R. hyperboreus</i> Rottb.	+						+
<i>R. samojedorum</i> Rupr.	+						+
Sect. <i>Flammula</i> (Webb) Rouy et Foucaud — 4	2	2	3	2	1	3	1
<i>R. lingua</i> L.	+	+	+	+		+	
<i>R. reptans</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. flammula</i> L.			+				
<i>R. amurensis</i> Kom.						+	
Sect. <i>Hecatonia</i> (Lour.) Ovcz. — 2	2	1	1	1	1	1	1
<i>R. sceleratus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. reptabundus</i> Rupr.	+						
Sect. <i>Chinensis</i> Luferov — 1				1		1	
<i>R. chinensis</i> Bunge				+		+	
Sect. <i>Coptidium</i> (Prantl) Ovcz. — 3	3	1	1	1	1	1	2
<i>R. lapponicus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. pallasii</i> Shlecht.	+						+
<i>R. spitzbergensis</i> Hada	+						
Sect. <i>Polyphyllus</i> (Tzvelev) Luferov et Borod.-Grabovsk — 1			1				
<i>R. polyphyllus</i> Waldst. et Kit. ex Willd.			+				

Примечание. Звездочкой (*) отмечены эндемичные виды. Обозначения провинций: Аркт.-Гип. — Сибирская арктико-гипарктическая; Урал.-Сиб. — Урало-Западно-Сибирская бореальная; Зап.-Сиб. — Западно-Сибирская гемибореальная; Алт.-Енис. — Алтае-Енисейская горно-гемибореальная; Байк. — Байкальская гемибореальная; Сев.-Вост. — Сибирская северо-восточная горно-гипарктическая; Тунг.-Лен. — Тунгусско-Ленская бореальная.

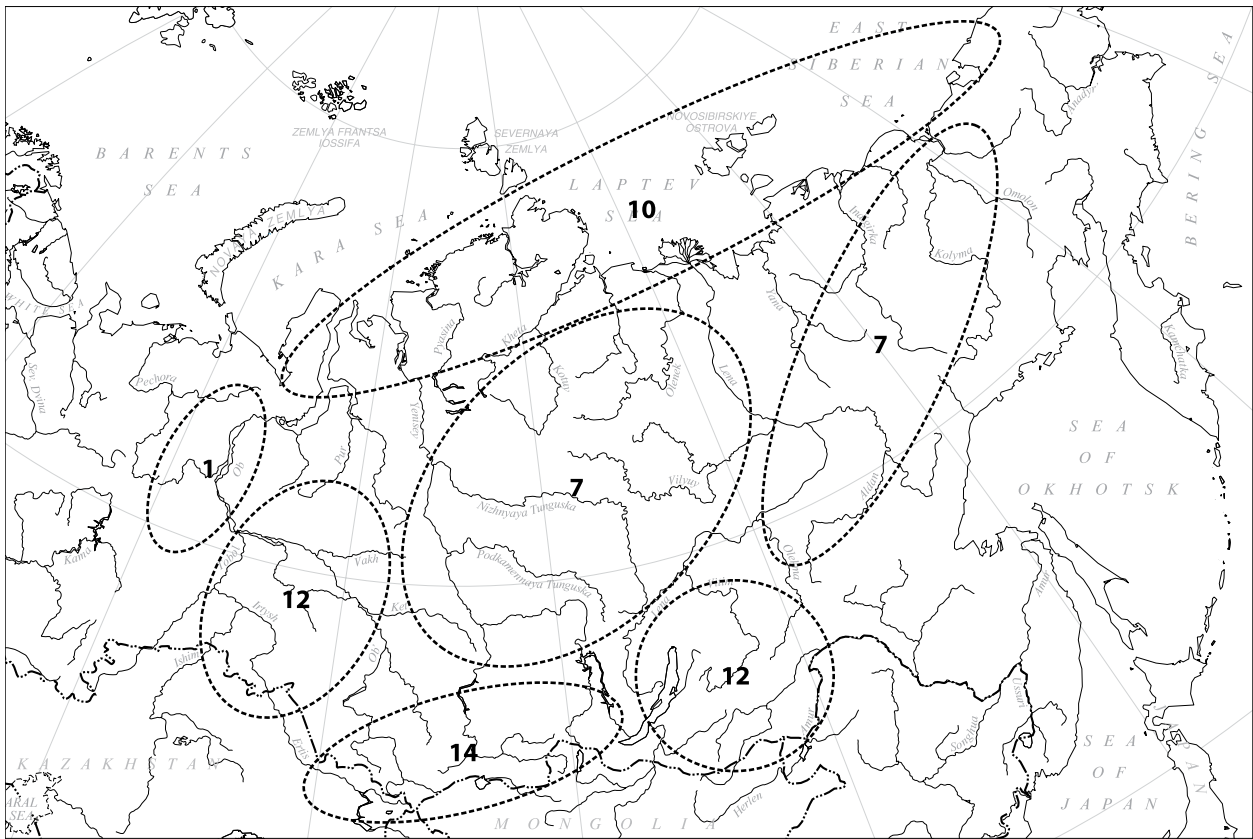


Рис. 1. Распространение видов Sect. *Ranunculus* по флористическим провинциям. Цифрами обозначено число видов в провинции. Списки видов приведены в табл. 1.

ных провинциях очень редкий); *R. reptans* из секции *Flammula* (равномерно по всей территории, без концентрации в конкретных провинциях); *R. scleratus* из секции *Hecatonia* (с концентрацией в южных регионах) и *R. lapponicus* из секции *Coptidium*. *R. monophyllus* из секции *Ranunculus* распространен почти во всех флористических провинциях, кроме Урало-Западно-Сибирской бореальной.

R. sulphureus из секции *Ranunculus* отмечен везде, кроме Западно-Сибирской гемибореальной и Байкальской гемибореальной провинций. *R. polyanthemus* (секция *Chrysanthae*) не отмечен только в Сибирской северо-восточной горно-гипарктической и в Сибирской арктико-гипарктической провинциях. *R. glabriusculus* из этой же секции приурочен к более северным территориям; он проникает в Сибирскую арктико-гипарктическую провинцию, более обычен в Урало-Западно-Сибирской бореальной провинции, но отсутствует в Западно-Сибирской гемибореальной и Алтае-Енисейской горно-гемибореальной и очень редок в Байкальской гемибореальной провинции.

Некоторые виды встречаются только в одной флористической провинции Сибири, при этом они не эндемичны для Сибири. Так, в Сибирской арктико-гипарктической провинции распространен *R. reptabundus* из секции *Hecatonia*. Только в Западно-Сибирской гемибореальной провинции

встречаются пять видов: три из секции *Ranunculus* (*R. silvesteppaceus*, *R. cassubicus* subsp. *kemerovensis* и *R. fallax*), а также *R. flammula* L. из секции *Flammula* и *R. polyphyllus* из секции *Polyphyllus*. В Алтае-Енисейскую горно-гемибореальную провинцию проникает из Сев. Монголии гемизендемичный *R. lasiocarpus* (секция *Ranunculus*). Только в Байкальской гемибореальной провинции Сибири встречается *R. amurensis* Kom. (секция *Flammula* (Webb) Rouy et Foucaud), основной ареал которого находится на Дальнем Востоке России. Во флоре Сибири не выявлены виды, распространение которых ограничено только Урало-Западно-Сибирской, Сибирской северо-восточной горно-гипарктической или Тунгусско-Ленской бореальной провинцией.

Распространение видов рода *Ranunculus* подтверждает тесные связи флористических провинций: Сибирской арктико-гипарктической и Сибирской северо-восточной горно-гипарктической провинции, в которых встречаются 8 видов: 3 вида — *R. petroczenkoi*, *R. nivalis*, *R. sabinii* — из секции *Ranunculus*; 2 вида — *R. jacuticus* и *R. turneri* — из секции *Chrysanthae*; 2 вида — *R. hyperboreus* Rottb. и *R. samojedorum* — из секции *Xanthobatrachium*; *R. pallasii* из секции *Coptidium*. Флорогенетические связи Алтае-Енисейской горно-гемибореальной и Западно-Сибирской гемибореальной провинций подтверждаются распространением *R. polyrhizos* из секции

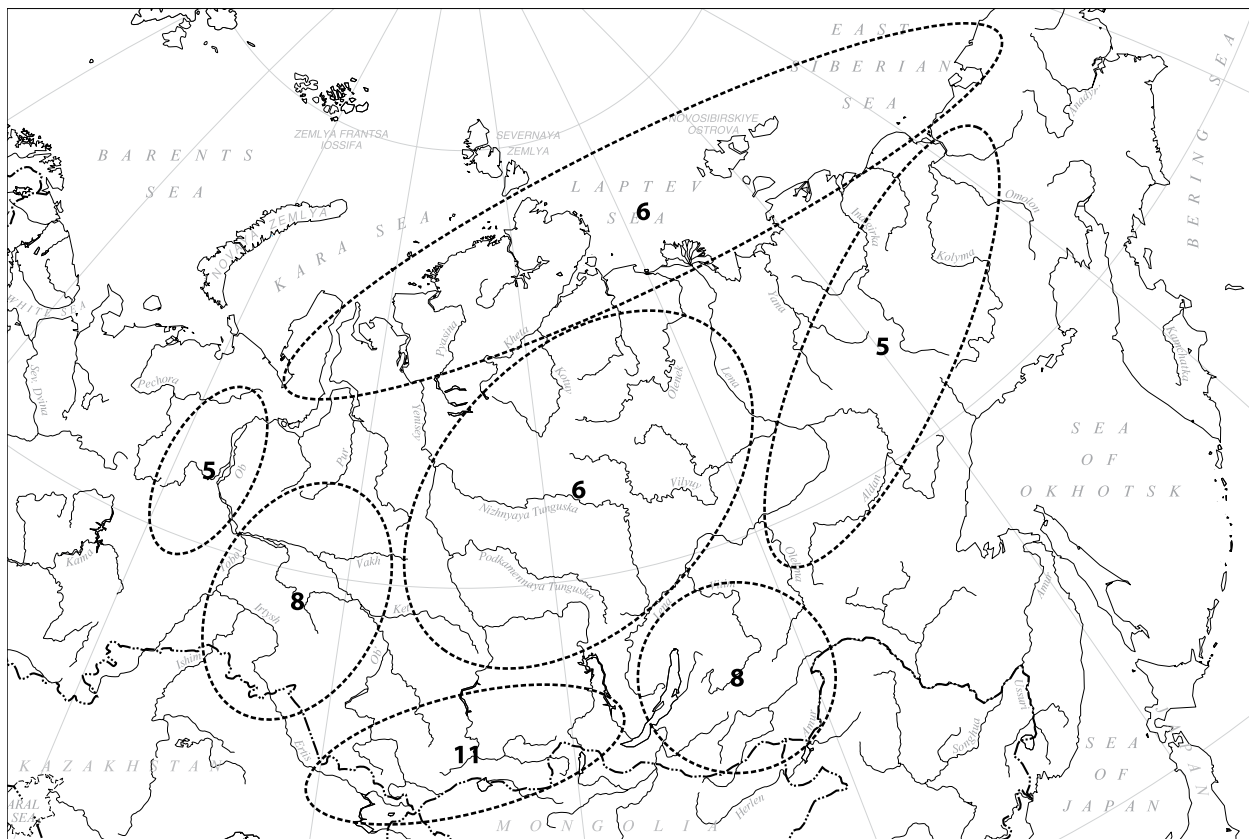


Рис. 2. Распространение видов Sect. *Chrysanthae* по флористическим провинциям. Цифрами обозначено число видов в провинции. Списки видов приведены в табл. 1.

Ranunculus и *R. grandifolius* из секции *Chrysanthae*. Связь Алтае-Енисейской горно-гемибореальной и Байкальской провинции прослеживается по распространению *R. rigescens* из секции *Ranunculus* и *R. chinensis* из секции *Hecatonia*. Связь между Байкальской гемибореальной и Тунгусско-Ленской boreальной провинциями подтверждается распространением *R. dauricus* из секции *Ranunculus*; Сибирской северо-восточной горно-гипарктической провинции и Урало-Западно-Сибирской — распространением *R. spitzbergensis* из секции *Coptidium*; Сибирской северо-восточной горно-гипарктической провинции и Тунгусско-Ленской boreальным ареалом *R. amgensis* из секции *Chrysanthae*; Сибирской арктико-гипарктической и Тунгусско-Ленской boreальной — распространением *R. taigaensis* из секции *Chrysanthae*.

В Сибири представлены шесть эндемичных лютиков: по три в секциях *Ranunculus* и *Chrysanthae*. Из них *R. akkemensis* (секция *Ranunculus*) приурочен к Алтае-Енисейской горно-гемибореальной провинции, *R. sajanensis* — к Байкальской. *R. pseudomonophyllus* распространен более широко, с концентрацией в Алтае-Енисейской горно-гемибореальной провинции, менее характерен для Сибирской арктико-гипарктической, Байкальской гемибореальной и Тунгусско-Ленской boreальной провинций. Три эндемичных вида секции *Chrysanthae* обосо-

бились в разных провинциях Сибири: *R. schischkii* — в Алтае-Енисейской горно-гемибореальной, *R. jacuticus* — в Сибирской арктико-гипарктической и Сибирской северо-восточной горно-гипарктической провинциях; ареал *R. submarginatus* включает Западно-Сибирскую гемибореальную, Алтае-Енисейскую горно-гемибореальную и Байкальскую провинции.

Определено относительное богатство видами различных провинций. Наибольшее видовое разнообразие выявлено в Алтае-Енисейской горно-гемибореальной провинции — 34 вида. Второе место по численности видов занимает Байкальская провинция — 31 вид. Наименее распространены лютики в Урало-Западно-Сибирской провинции — 13 видов.

Типовая секция *Ranunculus* повторяет общую тенденцию рода по увеличению видового разнообразия в провинциях Сибири (рис. 1). Наибольшее количество видов наблюдается в Алтае-Енисейской горно-гемибореальной провинции — 14 видов. Второе место по численности видов занимает Байкальская провинция — 13 видов; чуть меньше их в Западно-Сибирской гемибореальной провинции — 11 видов. Единственный вид из этой секции зарегистрирован в Урало-Западно-Сибирской провинции — *R. sulphureus*, который встречается вдоль западной границы провинции.

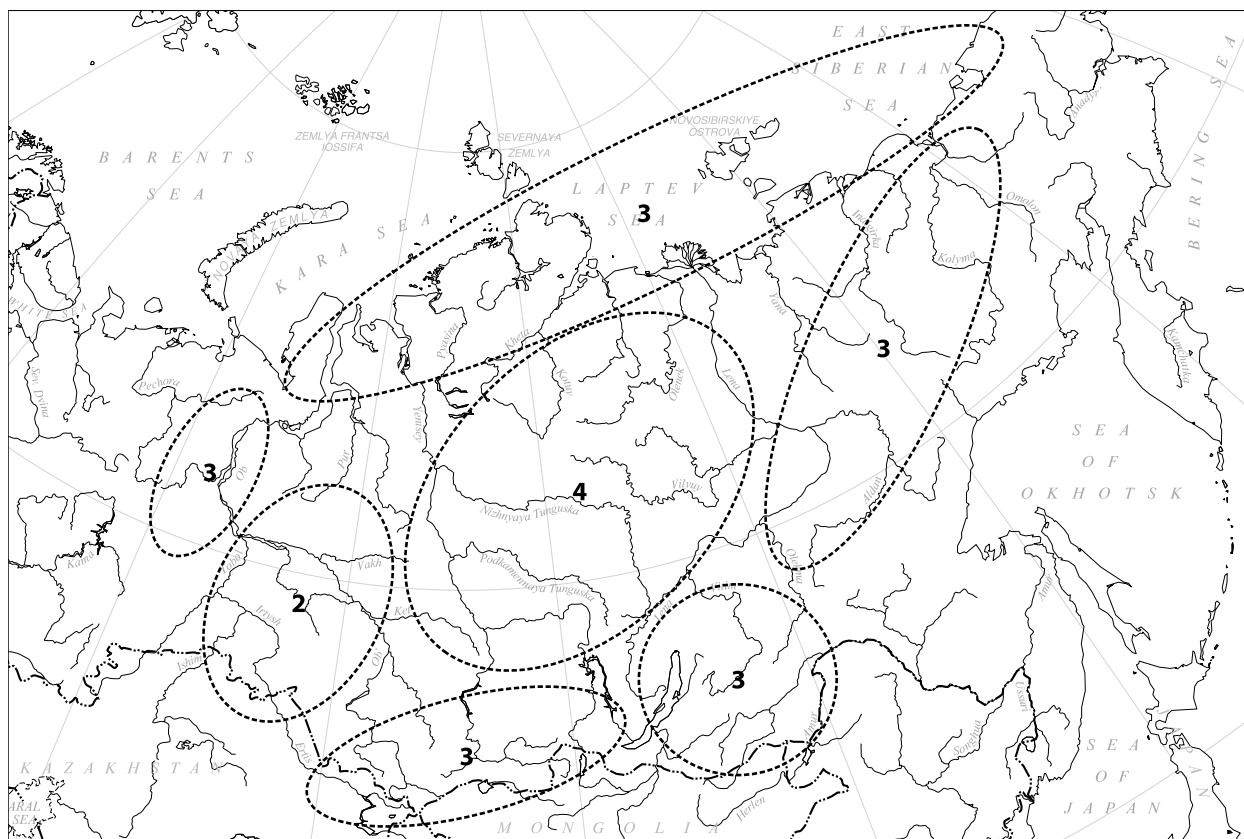


Рис. 3. Распространение видов Sect. *Xanthobatrachium* по флористическим провинциям. Цифрами обозначено число видов в провинции. Списки видов приведены в табл. 1.

В секции *Chrysanthae* ситуация меняется незначительно (рис. 2). Здесь наибольшее число видов по-прежнему характерно для Алтае-Енисейской горно-гемибореальной провинции (11 видов), по 8 видов распространены в Западно-Сибирской гемибореальной и Байкальской провинциях. Наименее представлены виды секции *Chrysanthae* в Урало-Западно-Сибирской и Тунгусско-Ленской бореальных провинциях (по 5 видов). В секции *Xanthobatrachium* (Prantl) L. Benson не наблюдается резкого различия видового разнообразия по провинциям: количество видов в них более или менее одинаково, изменяется от двух до четырех (рис. 3).

Библиографический список

- Луферов А. Н. Таксономический конспект Лютиковых (*Ranunculaceae*) Дальнего Востока России // *Turczaninowia*. Барнаул, 2004. Т. 7, вып. 1. 85 с.
- Луферов А. Н., Бородина-Грабовская А. Е. О лютиках (*Ranunculus* L.) из секций *Xanthobatrachium* (Prantl) L. Benson и *Polyphyllus* (Tzvel.) Luferov et Borod.-Grab. // *Turczaninowia*. Барнаул, 2001. Т. 4, вып. 3. С. 10—26.
- Мальшиев Л. И. *Ranunculus* L. — Лютик // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск: Наука, 2005. С. 30—33.

Мальшиев Л. И., Байков К. С., Доронькин В. М. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков // *Krylovia* (Сиб. ботан. журн.). Томск, 2000. Т. 2. № 1. С. 3—16.

Овчинников П. Н. *Ranunculus* L. — Лютик // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 351—509.

Тимохина С. А. *Ranunculus* L. — Лютик // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1993. Т. 6. С. 165—198.

Толмачев А. И. *Ranunculus* L. — Лютик // Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1971. Вып. 4. С. 183—225.

Summary

On the base of herbarium materials, own field investigations and critical revision of published date, expansion of species in the genus *Ranunculus* L. in Siberia in floristic provinces were analyzed. It was stated that species of the genus are concentrated in southern provinces of Siberia. Their number is minimal in Uralo-Zapadno-Sibirskaya boreal province and becomes maximal in Altae-Jenisseiskaya mountain-hemi boreal province. Main tendency of decreasing of specific diversification is revealed in the direction from the south-west of Siberia to north and north-east.

УДК 582.9(571.14)

Е. В. Свирко

E. V. Svirko

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: vodasv@academ.org

статья поступила 9.11.2005

Урбанофлора Новосибирска

Urban flora of the lichens in Novosibirsk city

Аннотация. Исследована лишенофлора Новосибирска, для которого имелись ограниченные сведения по лишайникам. Определены 225 видов из 74 родов и 36 семейств. Отмечено действие атмосферного загрязнения на лишайники.

Ключевые слова: лишайники, антропогенное воздействие.

Key words: lichens, anthropogenous influence.

Номенклатура: Определитель лишайников СССР, 1971, 1973, 1977, 1978; Определитель лишайников России, 1996, 1998, 2003, 2004; Eriksson, Hawksworth, 1998; Hawksworth, Kirk, 1995; Purvis, Coppins, Hawksworth et al., 1992; Santesson, 1993; Встовская, Коропачинский, 2003.

Введение

Несмотря на возросший в последнее время интерес к антропогенным экосистемам, многие их компоненты все еще остаются недостаточно изученными. В полной мере это касается и лишайников, особенно их распространения в крупных городах Западной Сибири. В частности, о лишайниках Новосибирска до сих пор имелись лишь ограниченные сведения (Савич, 1915; Глуздаков, 1965; Числинский, 1991; Седельникова, 1997; Барсуков, 2001; Седельникова, Свирко, 2003; Свирко, 2003).

Новосибирск является крупным индустриальным центром Западной Сибири, занимает площадь около 477 км², расположен на юго-востоке Западно-Сибирской равнины на обоих берегах р. Обь. В административном отношении город разделен на 10 районов, каждый из которых вносит определенный вклад в формирование микроклимата города. Климат исследуемого района формируется в тех же условиях, которые свойственны Западной Сибири в целом. Среднегодовое количество осадков колеблется в пределах 400—500 мм, половина выпадаемых осадков приходится на летние месяцы. Продолжительность залегания снежного покрова составляет около 150 суток (с первой половины ноября до второй половины апреля). Вегетационный период (со среднесуточной температурой выше пяти градусов) продолжается 155—158 дней. Средняя месячная температура в январе составляет –19,6 °С и в июле — +18,8 °С. Город расположен в лесостепной зоне, на его территории естественными лесными сообществами являются березовые колки и ленточный бор, приуроченный к древней террасе р. Обь и в пределах города разобоченный на несколько крупных сосновых массивов (Климат Новосибирска, 1979).

Материалы и методы

Сбор образцов лишайников осуществлялся в период с мая по октябрь 2000—2004 гг. на территории Новосибирска, а также некоторых пригородных районов. Были обследованы как естественные насаждения, так и искусственные посадки местных и интродуцированных древесных пород. Образцы лишайников были собраны с 42 древесных пород: 14 местных (береза повислая (*Betula pendula*), боярышник кроваво-красный (*Crataegus sanguinea*), ива белая (*Salix alba*), ива козья (*S. caprea*), ива пятитычинковая (*S. pentandra*), ива трехтычинковая (*S. triandra*), карагана древовидная (*Caragana arborescens*), крушина ольховидная (*Frangula alnus*), ольха клейкая (*Alnus glutinosa*), осина (*Populus tremula*), рябина (*Sorbus aucuparia*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), тополь черный (*Populus nigra*), черемуха обыкновенная (*Prunus avium*)) и 28 интродуцированных (береза мелколистная (*Betula microphylla*), вяз гладкий (*Ulmus laevis*), вяз приземистый (*U. pumila*), вяз японский (*U. japonica*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), ель пихтовая (*Picea abies*), ель сибирская (*P. obovata*), ива ломкая (*Salix fragilis*), ива росистая (*S. rorida*), ирга яйцевидная (*Amelanchier ovalis*), клен гиннала (*Acer ginnala*), клен татарский (*A. tataricum*), клен ясенелистный (*A. negundo*), липа мелколистная (*Tilia cordata*), лиственница сибирская (*Larix sibirica*), ольха серая (*Alnus hirsuta*), орех маньчжурский (*Juglans mandshurica*), сосна сибирская (*Pinus sibirica*), тополь бальзамический (*Populus balsamifera*), тополь белый (*P. alba*), тополь душистый (*P. suaveolens*), тополь лавролиственный (*P. laurifolia*), чозения толокнянолистная (*Chosenia arbutifolia*), черемуха Маака (*Prunus maakii*), яблоня ягодная (*Malus baccata*), ясень высокий (*Fraxinus excelsior*)).

и яшень пеннсильванский (*F. pennsylvanica*) (Встовская, Коропачинский, 2003). При сборе эпифлеодных лишайников выделялись 3 основных местообитания: основание ствола, нижняя часть ствола (от основания до 60 см) и ствол (от 60 см до нижних ветвей кроны), кроме того, в ряде случаев лишайники собирались и с ветвей кроны. Помимо деревьев и кустарников, лишайники также были собраны с почвы, гниющей и обработанной древесины, каменистого субстрата (преимущественно в Октябрьском районе Новосибирска, на скальных выходах Ключ-Камышенского плато по правому берегу р. Иня), а также с металлической конструкции в с/о Восток на южной окраине города. Обработка собранного материала проводилась в лаборатории низших растений ЦСБС СО РАН с использованием общепринятых в лишайнологии методов. Кроме собственных материалов, в список видов включены лишайники, собранные Н. В. Седельниковой в 1966, 1972—1978 гг. в окрестностях ЦСБС, в бассейне р. Зырянки, в сосновом бору в окрестностях НГУ и больницы по ул. Пирогова (Седельникова, Свирко, 2003) а также данные Е. В. Барсукова по лишайникам окрестностей ст. Сеятель и Кудряшовского бора (Барсуков, 2001). Названия таксонов даны по сводкам Р. Сантессона (1993), монографии О. Пурвиса с соавторами (1992). Объемы порядков и семейств даны по сводке О. Эриксона, Д. Хоксворта (1998), хотя объем семейства *Parmeliaceae* оставлен согласно более ранней сводке Д. Хоксворта с соавторами (1995). Для каждого вида в скобках приведены местонахождения: 1 — Советский, 2 — Первомайский, 3 — Октябрьский, 4 — Дзержинский, 5 — Центральный, 6 — Железнодорожный, 7 — Заельцовский, 8 — Калининский, 9 — Ленинский, 10 — Калининский районы, 11 — Кудряшовский бор, 12 — пос. Краснообск.

Результаты и обсуждения

Сем. *Acarosporaceae* Zahlbr.

Acarospora cervina Massal. f. *pruinosa* Massal. — на каменистом субстрате (3).

A. fuscata (Schrad.) Th. Fr. — на гранитном валуне (11).

A. oligospora (Nyl.) Arnold — на каменистом субстрате (3).

Сем. *Agyriaceae* Corda

Xylographa parallela (Ach.) Behlen et Desberg — на сухих ветвях ивы (1).

Сем. *Arthoniaceae* Reichenb. ex Reichenb.

Arthonia apatetica (Massal.) Th. Fr. — на стволах рябины и черемухи (1).

A. caesia (Flot.) Arnold — на стволе ивы козьей в окрестностях ЦСБС. Единичное местонахождение.

A. didyma Koerb. — на стволе осины (1).

A. mediella Nyl. — на стволах ивы козьей (1).

A. patellulata Nyl. — на стволе осины (1).

A. radiata (Pers.) Ach. — на стволе рябины (1).

Сем. *Arthopyreniaceae* W. Watson

Arthopyrenia grisea (Schleich. ex Schaer.) Koerb. — на березе мелколистной (дендрарий ЦСБС СО РАН. Единичное местонахождение).

Mycomicrothelia atomaria (DC. et Mèrat) Keissl. — на стволе осины (1).

Сем. *Bacidiaceae* W. Watson

Bacidia igniarii (Nyl.) Oхner — на стволах ивы козьей и черемухи (1).

B. laurocerasi (Del. ex Duby) Zahlbr. — на стволе боярышника (1) и березы (4, 5).

B. polychroa (Th. Fr.) Koerb. — на стволе ивы козьей (1).

B. pulchra Oхner — на лиственных породах (1).

B. rubella (Hoffm.) Massal. — на стволах осины (1).

B. vermifera (Nyl.) Th. Fr. — на стволах сосны обыкновенной, ивы козьей (1) и тополя бальзамического (2).

Bacidina phacodes (Koerb.) Vězda. — на стволе сосны (1, 8).

Biatora helvola Koerb. ex Hellb. — на стволе рябины (1).

B. ocelliformis (Nyl.) Arnold — на стволах ивы, тополя и осины (1).

B. vernalis (L.) Fr. — на стволах осины и ивы козьей (1).

Cliostomum corrugatum (Ach.) Fr. — на стволе осины (1); на коре сосны в окрестностях ст. Сеятель (Барсуков, 2001).

C. griffithii (Sm.) Coppins — на стволах осины, ивы и черемухи (1).

Lecania cyrtella (Ach.) Th. Fr. — на стволах лиственных пород и ветвях ели сибирской (1, 2, 3, 4, 9, 10, 12).

L. cyrtellina (Nyl.) Sandst. — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12) и обработанной древесине (4, 10).

L. dubitans (Nyl.) A. L. Sm. — на стволах различных древесных пород (1, 2, 3, 6, 8, 10).

L. erysibe (Ach.) Mudd — на каменистом субстрате (3).

L. hyalina (Fr.) R. Sant. — на стволе осины (1).

L. koerberiana Lahm — на стволах лиственных пород (1, 2, 3, 9, 12).

L. nylanderiana Massal. — на каменистом субстрате (3).

L. prasinoides Elenk. — на стволе осины в окрестностях ЦСБС.

Сем. *Caliciaceae* Chevall.

Calicium abietinum Pers. — на древесине (1).

C. adaequatum Nyl. — на стволе и ветвях черемухи (1).

C. denigratum (Vain.) Tibell — на древесине (1).

Cyphelium inquinans (Sm.) Trevis. — на стволе сосны (1, 2, 7).

Сем. *Candelariaceae* Hakul.

Candelaria concolor (Dicks.) Stein — на стволах осины, ивы и тополя (1).

Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. — на каменистом субстрате (1, 3, 8, 10).

C. lutella (Vain.) Räs. — на стволах и ветвях различных древесных пород (1, 4, 5, 8, 10, 12) и обработанной древесине (4, 10).

C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. — на каменистом субстрате (3, 10).

C. xanthostigma (Ach.) Lett. — На стволах и ветвях различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12) и на обработанной древесине (2, 4, 10).

Сем. *Catillariaceae* Hafellner

Arthrosporum populorum Massal. — на ветвях осины (1).

Catillaria nigroclavata (Nyl.) Shul. — на стволах осины (1).

Сем. *Chrysothricaceae* Zahlbr.

Chrysothrix candelaris (L.) Laundon — в основании и нижней части стволов березы и сосны (1, 2, 3, 5, 7, 8, 10).

C. chlorina (Ach.) Laundon — на стволах сосны и березы (1, 7, 10).

Сем. *Cladoniaceae* Zenker

Cladonia acuminata (Ach.) Norrl. — на почве и древесине (1).

C. arbuscula (Wallr.) Flot. ssp. *arbuscula*. — на древесине и валежнике (1).

C. arbuscula (Wallr.) Flot. ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss — на древесине (1).

C. bacilliformis (Nyl.) Glück. — на гнилой древесине (1).

C. botrytes (Hagen) Willd. — на гнилых пнях, древесине и валежнике (1).

C. caespiticia (Pers.) Flk. — в нижней части стволов сосны и березы (1).

C. cariosa (Ach.) Spreng. — на почве (1).

C. cenotea (Ach.) Schaer. — на почве, в основании стволов, валежнике в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

C. cervicomis (Ach.) Flot. — на почве (1).

C. chlorophaea (Sommerf.) Spreng. — на почве, в основании стволов деревьев, на пнях и валежнике (1, 8, 10); на почве и валежнике в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

C. coccifera (Z.) Willd. — на почве (1).

C. coniocraea (Flk.) Spreng. — на почве, в основании и нижней части стволов деревьев, на древесине, пнях и валежнике (1, 10); на почве и валежнике в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

C. cornuta (L.) Hoffm. — на почве и древесине (1); на почве в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

C. decorticata (Flk.) Spreng. — на почве и древесине (1, 10).

C. deformis (L.) Hoffm. — на древесине (1).

C. digitata (L.) Hoffm. — на почве и валежнике (1, 8).

C. fimbriata (L.) Fr. — на почве, в основании и нижней части стволов сосны и березы (1, 2, 8, 10).

C. floerkeana (Fr.) Flk. — на валежнике (1); на валежнике в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

C. furcata (Huds.) Schrad. — на валежнике (1); на почве в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

C. glauca Flk. — на почве и гнилой древесине (1); на почве в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001)

C. gracilis (L.) Willd. — на почве (1); на почве и валежнике в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

C. macilentata Hoffm. — на почве и валежнике (1); на валежнике в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

C. ochrochlora Flk. — в основании и нижней части стволов березы и сосны, на гнилых пнях и валежнике (1, 8); на почве и валежнике в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

C. parasitica (Hoffm.) Hoffm. — на валежнике и в нижней части ствола сосны (1).

C. peziziformis (With.) Laundon — на древесине (1).

C. pyxidata (L.) Hoffm. — на почве (1).

C. ramulosa (With.) Laundon — на почве, гнилых пнях (1) и в основании ствола сосны (2, 8) и березы (4, 10).

C. scabriuscula (Del.) Nyl. — на почве, древесине и в основании ствола березы (1, 8).

C. verticillata (Hoffm.) Schaer. — на почве (1).

Pycnothelia papillaria (Ach.) Duf. — на почве, в основании и нижней части ствола сосны (1) и на мелкоземле поверх камней (3).

Сем. *Collemataceae* Zenker

Collema nigrescens (Huds.) DC. — на коре ивы козьей (1).

Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl. — в нижней части ствола осины (1).

Сем. *Coniocybaeae* Reichenb.

Chaenotheca chrysocephala (Turn. ex Ach.) Th. Fr. — на почве и корнях хвойных пород (1), а также на гнилой древесине (7).

Ch. ferruginea (Turn. et Borr.) Mig. — в основании ствола сосны обыкновенной (1, 11).

Ch. stemonea (Ach.) Müll. Arg. — на древесине и в основании ствола сосны обыкновенной (1); в нижней части ствола сосны в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Ch. trichialis (Ach.) Th. Fr. — в основании ствола сосны обыкновенной и на древесине (1); в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Сем. *Graphidaceae* Dumort.

Graphis scripta (L.) Ach. — на стволе черемухи (1). Единичное местонахождение.

Сем. *Gyalectaceae* (Massal.) Stizenb.

Gyalecta levuschensis Vain. — на стволах ивы, осины и сосны обыкновенной (1).

G. nigricans Vain. — на стволе осины (1).

Сем. *Hymeneliaceae* Koerb.

Aspicilia cinerea (Z.) Koerb. — на гранитном валуне (11).

A. simoKnsis RДs. — на гранитном валуне (11).

Сем. *Lecanoraceae* Koerb.

Lecanora allophana (Ach.) Nyl. — на коре рябины (1).

L. argentata (Ach.) Malme — на стволе березы (1, 2, 4, 10, 12).

L. chlarotera Nyl. — на стволах лиственных пород (1, 2, 3, 7, 8, 10, 12).

L. circumborealis Brodo et Vitik. — на стволе березы (1) и ивы (1, 11).

L. dispersa (Pers.) Sommerf. — на каменистом субстрате (1, 3).

L. expallens Ach. — на стволах ивы и осины (1).

L. hagenii (Ach.) Ach. — на древесине (1, 4, 10).

L. hypopta (Ach.) Vain. — на древесине (1).

L. lithophilla (Wallr.) Oхнер — на гранитном валуне в Кудряшовском бору.

L. orae-frigidae R. Sant. — на коре березы, сосны, ивы козьей (1, 2, 3, 8, 11).

L. populicola (DC.) Duby — на стволах осины, ивы и тополя бальзамического (1, 2, 3, 4, 5, 8, 9, 10).

L. pulicaris (Pers.) Ach. — на стволах лиственных пород (1, 2, 7, 8, 10) и обработанной древесине (2, 10); на коре деревьев в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

L. symmicta (Ach.) Ach. — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 5, 7, 8, 10, 11, 12).

L. varia (Hoffm.) Ach. — на древесине (1).

Lecidella elaeochroma (Ach.) M. Choisy — на стволах лиственных пород (1).

L. euphorea (Flk.) Hertel — на стволе березы (1, 8).

Scoliosporum chlorococcum (Stenh.) Vězda — на стволе березы и сосны (1, 2, 3, 4, 7, 8, 10, 12); на коре сосны в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

S. umbrinum (Ach.) Arnold — на стволах сосны и березы (1, 2, 3, 10, 11).

Сем. *Lecideaceae* Chevall.

Hypocenomoyce scalaris (Ach.) M. Choisy — на стволах сосны (1, 2, 11) и березы (2); на стволе сосны в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Lecidea lurida (Ach.) DC — на гранитном валуне (11).

L. turgidula Fr. — на коре березы, сосны, ивы (1).

Сем. *Lichinaceae* Nyl.

Cryptothetele rhodosticta (Tayl.) Henssen — на каменистом субстрате (3).

Сем. *Lobariaceae* Chevall.

Dendrisocaulon umhausense (Aueswr.) Degel. — на стволе осины (1). Единичное местонахождение.

Сем. *Micareaeae* Vězda et Hafellner

Micarea denigrata (Fr.) Hedl. — на древесине (1).

M. melaena (Nyl.) Hedl. — на древесине (4, 11).

M. nitschkeana (Lahm. ex Rabenh.) Harm. — в основании стволов березы и ивы козьей (1).

M. prasina Fr. — на коре осины (1); на коре деревьев в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Сем. *Mycobilimbiaceae* Hafellner

Mycobilimbia carnealbida (Müll. Arg.) Prinzen — на стволах сосны и черемухи обыкновенной (1).

M. hypnorum (Lib.) Kalb et Hafellner — на древесине (1, 11) и замшелом основании ствола сосны (1).

M. pilularis (Koerb.) Hafellner et Türk — на стволах различных древесных пород (1, 2, 7).

Сем. *Mycocaliciaceae* A. Schmidt

Phaeocalicium populneum (Brond ex Duby) A. Schmidt — на коре осины (1).

Сем. *Naetrocymbaceae* Höhnelt ex R.C. Harris

Leptorhaphis atomaria (Ach.) Szatala — на стволе осины (1).

L. epidermidis (Ach.) Th. Fr. — на стволе березы (1, 2, 8, 10).

L. lucida Koerb. — на стволе тополя лавролистного (9). Единичное местонахождение.

Naetrocymbe punctiformis (Pers.) R. C. Harris — на клене американском (6) и тополе бальзамическом (8).

N. rhypona (Ach.) R. C. Harris — на коре черемухи (1).

Сем. *Parmeliaceae* Zenker

Bryoria implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. — на стволах березы и сосны (1); в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Bryoria fuscescens (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. — на стволах сосны и березы в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw. — на древесине (1).

Cetraria islandica (L.) Ach. — на почве в сосновом бору в окрестностях НГУ, 6.09.1966.

Evernia esorediosa (Müll. Arg.) DR. — на стволах лиственных пород (1).

E. mesomorpha Nyl. — на стволах различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 8, 10, 12); в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Flavoparmelia caperata (L.) Hale — на стволах деревьев в окрестностях ст. Сеятель (Барсуков, 2001).

Flavorpunctelia soledica (Nyl.) Hale — на стволах различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 10, 11, 12).

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. — на стволах различных древесных пород (1, 2, 3, 7, 8, 10, 12); в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

H. tubulosa (Schaer.) Nav. — на коре сосны в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

H. vittata (Ach.) Parrique — на стволах березы и сосны, древесине и валежнике (1).

Imshaugia aleurites (Ach.) S.L.F. Meyer — на древесине (1).

Melanelia exasperata (DNot.) Essl. — на стволах лиственных пород (1, 3).

M. exasperatula (Nyl.) Essl. — на стволах лиственных пород (1, 3).

M. fuliginosa (Fr. ex Duby) Essl. — на коре деревьев в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

M. olivacea (L.) Essl. — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 10, 12); в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

M. septentrionalis (Lynge) Essl. — на стволах лиственных пород (1, 2, 3, 10, 12).

M. subargentifera (Nyl.) Essl. — на стволах лиственных древесных пород (1, 2, 3, 7, 10, 12) и лиственницы (1).

Parmelia sulcata Tayl. — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12) и обработанной древесине (4).

Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl. — на древесине (1); на коре сосны в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

P. hyperopta (Ach.) Arnold — на стволе березы, древесине и валежнике (1).

Platismatia glauca (L.) W. Culb. et C. Culb. — на коре различных пород (1, 2).

Protoparmeliopsis macrocyclos (H. Magn.) Moberg et R. Sant. — на каменистом субстрате (3).

P. muralis (Schreb.) M. Choisy — на каменистом субстрате (3).

Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf — на коре сосны в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Tuckermannopsis chlorophylla (Willd.) Hale — на стволе березы в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Usnea hirta (L.) Wigg. — на стволах березы, сосны, лиственницы и ивы козьей (1, 2, 10, 11, 12).

U. subfloridana Stirt. — на стволах березы и сосны (1, 2).

Vulpicida pinastri (Scop.) J. E. Mattsson et Lay — на стволах различных древесных пород и гнилой древесине (1, 2, 3); в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Сем. Peltigeraceae Dumort.

Peltigera canina (L.) Willd. — на почве и в основании ствола сосны (1).

P. elisabethae Gyeln. — на почве (1).

P. didactyla (With.) Laundon — на почве и гумусированном основании ствола сосны (1).

P. horizontalis (Huds.) Baumg. — на почве (1).

P. lepidophora (Nyl. ex Vain.) Bitter. — на почве и валежнике (1).

P. malacea (Ach.) Funck — на почве и гумусированных основаниях стволов березы и сосны (1).

P. polydactylon (Neck.) Hoffm. — в основании ствола березы (1).

P. rufescens (Weiss) Humb. — на почве (1).

Сем. Pertusariaceae Koerb. ex Koerb.

Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold — на коре тополя в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Pertusaria amara (Ach.) Nyl. — на стволе березы (1). Единичное местонахождение.

Сем. Physciaceae Zahlbr.

Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Scheid. — на коре сосны, березы, ивы и тополя (1, 4, 10).

Buellia disciformis (Fr.) Mudd — на коре рябины и березы (1).

B. erubescens Arnold — на коре тополя лавролистного и ивы козьей (1).

B. geophila (Flk. Ex Sommerf.) Lynge — на коре поверх мхов (1).

B. insignis (Naeg. ex Hepp) Koerb. — на древесине (1).

B. schaeereri DNot. — на коре хвойных и лиственных древесных пород (1, 2, 5, 7, 8, 10, 11) и на обработанной древесине (2).

Hyperphyscia adglutinata (Flk.) Mayrhofer et Poelt — На коре лиственных пород (1, 2, 4, 10, 12).

Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg — на коре различных древесных пород (1, 2, 10, 12).

Ph. hirsuta (Mereschk.) Moberg — на стволах лиственных пород (1, 2, 3, 9).

Ph. hispidula (Ach.) Moberg — на стволах различных древесных пород (1, 2, 3, 12).

Ph. kairamoii (Vain.) Moberg — на коре лиственных пород и лиственницы сибирской (1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 12) и обработанной древесине (10).

Ph. nigricans (Flk.) Moberg — на коре караганы древовидной (1) и черемухи (12).

Ph. orbicularis (Neck.) Moberg — на стволах различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12) и обработанной древесине (4).

Physcia adscendens (Fr.) Oliv. — на коре различных древесных пород (1, 2, 8, 9) и обработанной древесине (10).

Ph. aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr. — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 7, 8).

Ph. caesia (Hoffm.) Fűrnr. — на каменистом субстрате (3).

Ph. dubia (Hoffm.) Lett. — на коре лиственных и хвойных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12); в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Ph. leptalea (Ach.) DC. — на коре лиственных пород (1) и каменистом субстрате (3).

Ph. magnussonii Frey — на каменистом субстрате (3).

Ph. stellaris (Z.) Nyl. — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12), обработанной древесине (2, 4, 10) и металлической конструкции (1).

Ph. tenella (Scop.) DC. — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12) и каменистом субстрате (3).

Ph. tribacia (Ach.) Nyl. — на коре сосны сибирской и многих лиственных древесных пород (1, 2, 8).

Physconia detersa (Nyl.) Poelt — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12).

Ph. distorta (With.) Laundon — на коре лиственных древесных пород (1, 2, 3, 6, 8, 9, 10, 12).

Ph. grisea (Lam.) Poelt — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12) и обработанной древесине (4).

Ph. perisidiosa (Erichs.) Poelt — на каменистом субстрате (3).

Rinodina bischoffii (Hepp) Massal. — на каменистом субстрате (3).

R. colobina (Ach.) Th. Fr. — на коре осины (1). Новый для Сибири вид.

R. exigua (Ach.) S. Gray — на коре различных древесных пород (1, 2, 7, 8, 9, 10).

R. pyrina (Ach.) Arnold — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12) и обработанной древесине (4, 10).

R. septentrionalis Malme — на коре различных древесных пород (1, 2, 8).

R. sophodes (Ach.) Massal. — на коре лиственницы и лиственных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12) и обработанной древесине (4).

Сем. *Pleomassariaceae* M. E. Barr

Peridiothelia fuliguncta (Norm.) D. Hawksw. — на осине в окрестностях ЦСБС.

Сем. *Ramalinaceae* Agardh

Ramalina dilacerata (Hoffm.) Hoffm. — на стволе ивы козьей (1). Единичное местонахождение.

Сем. *Roccellaceae* Chevall.

Opographa niveoatra (Borr.) Laundon — на стволе березы (1).

O. varia Pers. — на стволах берез бородавчатой и мелколистной (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12).

Сем. *Teloschistaceae* Zahlbr.

Caloplaca assigena (Lahm ex Arnold) DT. et Sarnt. — на стволе осины в окрестностях ЦСБС.

C. brachyspora Mereschk. — на каменистом субстрате (3).

C. cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. — на стволах лиственных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12).

C. cerinella (Nyl.) Flag. — на осине (1).

C. citrina (Hoffm.) Th. Fr. — на стволах различных древесных пород (1, 2, 8, 12) и на каменистом субстрате (3).

C. chlorina (Flot.) Oliv. — на каменистом субстрате (3).

C. exsecuta (Nyl.) DT. et Sarnt. — на каменистом субстрате (3).

C. ferruginea (Huds.) Th. Fr. — на коре лиственных пород (1, 2, 8, 9) и каменистом субстрате (1, 3).

C. flavorubescens (Huds.) Laundon — на коре лиственницы и различных лиственных древесных пород (1, 2, 3, 4, 8, 9, 10, 12) и обработанной древесине (4, 10).

C. flavovirescens (Wulf.) DT. et Sarnt. — на каменистом субстрате (3) и металлической конструкции (1).

C. haematites (Chaub. ex St.-Ammans) Zw. — на коре лиственных древесных пород (1, 2, 3, 6, 8, 9, 12) и обработанной древесине (4).

C. holocarpa (Hoffm. ex Ach.) Wade. — на коре лиственных древесных пород и лиственницы сибирской (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12) и обработанной древесине (4, 10).

C. lactea (Massal.) Zahlbr. — на каменистом субстрате (3).

C. vitellinula (Nyl.) Oliv. — на каменистом субстрате (3).

Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. — на коре различных древесных пород (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12).

X. fallax (Hepp) Arnold — на коре лиственных древесных пород (1, 3, 8, 9).

X. ulophyllodes Räs. — на коре лиственных древесных пород (1).

Сем. *Thelenellaceae* Mayrhofer

Thelenella modesta (Nyl.) Nyl. — на тополе бальзамическом (1, 8, 9).

Сем. *Trapeliaceae* M. Choisy et Hertel

Placyntiella uliginosa (Schrad.) Coppins et P. James — в основании стволов сосны и березы (1); на валежнике в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Trapeliopsis viridescens (Schrad.) Coppins et P. James — на коре осины, черемухи, ивы козьей (1).

Сем. *Trichosphaeriaceae* G. Winter

Cresporhaphis wienkampii (Lahm ex Hazsl.) M. V. Aquirre — На коре осины, ивы и тополя (1, 8, 10).

Сем. *Trichotheliaceae* (Müll. Arg.) Bitt. et F. Schill.

Pseudosagedia aenea (Wallr.) Hafellner et Kalb. — на стволе и ветвях различных лиственных пород (1, 2, 4, 8, 10, 12).

Сем. *Verrucariaceae* Zenker

Thelidium decipiens (Nyl.) Krempelh. — на каменистом субстрате (3).

Verrucaria caerulea DC. — на каменистом субстрате (3).

V. deversa Vain. — на каменистом субстрате (3).

V. nigrescens Pers. — на каменистом субстрате (3).

V. umbrinula Nyl. — на каменистом субстрате (3).

NO FAMILY

Lepraria incana (L.) Ach. — в основании и нижней части стволов сосны обыкновенной и березы бородавчатой (1); на коре деревьев в Кудряшовском бору (Барсуков, 2001).

Всего на территории города обнаружено 224 вида из 36 семейств и 75 родов. В верхней части спектра семейств (табл. 1) располагаются *Physciaceae* (33 вида, немногим более 14% всего видового состава), *Cladoniaceae* (29 видов, менее 13%), *Parmeliaceae* (28 видов, 12,65%), *Bacidiaceae* (20 видов, немногим менее 9%), *Lecanoraceae* (18 видов, 8%), *Teloschistaceae* (17 видов, немногим менее 8%) и *Peltigeraceae* (9 видов, 4% всего состава). В лишенофлоре Новосибирска из 75 родов видовым разнообразием выше среднего обладают 15, что составляет около 21%. Ведущими родами являются (табл. 2): *Cladonia* (28 видов, немногим более 12% общего числа видов), *Lecanora*, *Caloplaca* (по 14 видов, около 6%), *Physcia*, *Peltigera* (по 9 видов, 4%), *Lecania* (8 видов, 3,6%) и *Bacidia* (6 видов, немногим менее 3%). Спектры ведущих семейств и родов отражают расположение лишенофлоры в равнинной бореальной зоне умеренной области Голарктики.

Географический спектр лишайников г. Новосибирска (табл. 3) также представляет собой типичный спектр лишенофлоры бореальных лесов и характеризуется преобладанием бореального элемента, представленного 92 видами. На втором месте —

Таблица 1. Спектр семейств лихенофлоры Новосибирска

Место во флоре по числу видов	Семейство	Число видов	
		абсолютное	% от общего числа
1	<i>Physciaceae</i>	33	14,7
2	<i>Cladoniaceae</i>	29	12,9
3	<i>Parmeliaceae</i>	28	12,5
4	<i>Bacidiaceae</i>	20	8,9
5	<i>Lecanoraceae</i>	18	8,0
6	<i>Teloschistaceae</i>	17	7,6
7	<i>Peltigeraceae</i>	9	4
8	<i>Arthoniaceae</i>	6	2,7
9—11	<i>Candelariaceae</i> <i>Naetrocymbaceae</i> <i>Verrucariaceae</i>	5	2,2
13—1	<i>Caliciaceae</i> <i>Coniocybaceae</i> <i>Micareaeae</i>	4	1,8
13—16	<i>Acarosporaceae</i> <i>Lecideaceae</i> <i>Mycobilimbiaceae</i>	3	1,3
18—26	<i>Arthopyreniaceae</i> <i>Catillariaceae</i> <i>Chrysothricaceae</i> <i>Collemataceae</i> <i>Gyalectaceae</i> <i>Hymeneliaceae</i> <i>Pertusariaceae</i> <i>Roccellaceae</i> <i>Trapeliaceae</i>	2	0,8
27—36	<i>Agyriaceae</i> <i>Graphidaceae</i> <i>Lichinaceae</i> <i>Lobariaceae</i> <i>Mycocaliciaceae</i> <i>Pleomassariaceae</i> <i>Ramalinaceae</i> <i>Thelenellaceae</i> <i>Trichosphaeriaceae</i> <i>Trichotheliaceae</i>	1	0,4

монтанный элемент (67 видов), и на третьем — неморальный (50 видов). Необходимо отметить, что в условиях города, по сравнению с пригородными лесами, усиливается роль неморального и монтанного элементов, в то время как многие бореальные виды полностью исчезают. Это явление отмечено многими лихенологами (Бязров, 1991; Малышева, 1991, 1998; Мучник, 2003) при исследованиях синантропных лихенофлор. Возможно, усиление роли неморального элемента связано с более высокой полеотолерантностью неморальных видов по сравнению с бореальными.

Спектр жизненных форм лишайников Новосибирска (рис. 1) характеризуется преобладанием накипных лишайников (58%), значительно меньше листоватых (25%) и кустистых (17%). Кустистые лишайники (как эпигейные и некоторые эпифитные рода *Cladonia*, так и эпифитные других родов) обнаружены только в крупных пригородных лесных массивах, таких как Правые и Левые Чемы, бор

в окрестностях ЦСБС, Заельцовский и Кудряшовский боры. В городской черте они либо отсутствуют, либо находятся в угнетенном состоянии, поскольку лишайники именно этой жизненной формы наименее устойчивы к антропогенной нагрузке. Что касается листоватых лишайников, то они встречаются повсеместно, но в городской черте их фитоценотическая роль заметно снижается. В частности, полностью исчезают представители рода *Peltigera*, снижается встречаемость и проективное покрытие видов семейства *Parmeliaceae*. В то же время представители родов *Physcia*, *Phaeophyscia* и *Physconia* выдерживают определенные антропогенные нагрузки и могут доминировать в нарушенных сообществах.

Среди лишайников Новосибирска преобладают эпифлеодные виды (рис. 2), их доля составляет 60%, значительно меньше эпилитных (14%), эпиксильных (8%) и эпигейных (5%). Низкий процент эпилитных видов можно объяснить тем, что на исследуемой территории мало естественных скальных выходов,

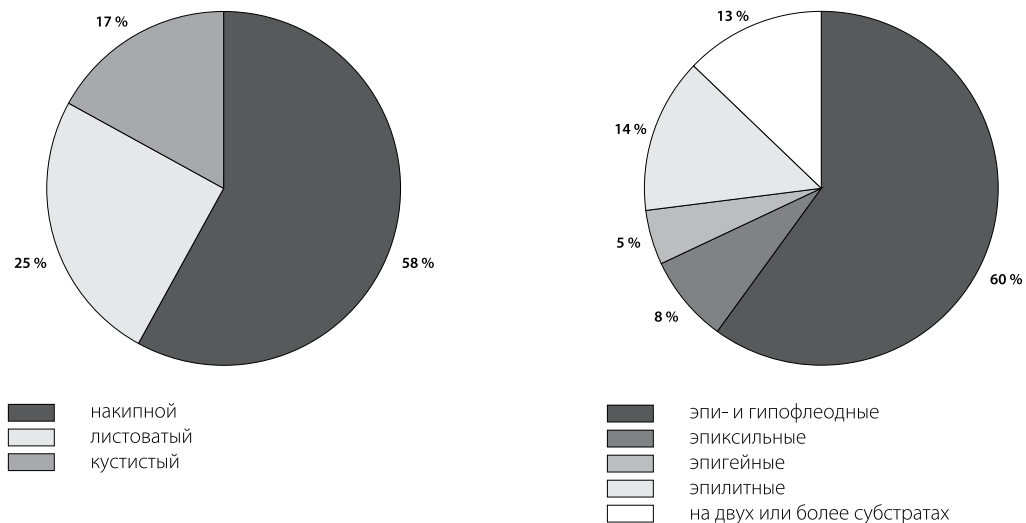


Рис. 1. Спектры жизненных форм лишайников Новосибирска

искусственные же субстраты (особенно в промышленных районах) лишайниками практически не заселены. Напочвенные лишайники обнаружены только в пригородных районах — в слабонарушенных мохово-кустарничковых участках бора. Отсутствие напочвенных лишайников в городской черте объясняется не только атмосферным загрязнением, но и возрастающей рекреационной нагрузкой на сохранившиеся лесные массивы, в результате которой

происходит замещение напочвенного лишайникового покрова на разнотравный. Эпиксильные виды отмечались в основном на трухлявых пнях в естественных лесных массивах, а также на деревянных постройках в частном секторе различных районов, как правило, вблизи малых рек; в парках, скверах и дворовых посадках эпиксилы практически отсутствуют.

Таблица 2. Ведущие роды в лихенофлоре Новосибирска

Место во флоре по числу видов	Род	Число видов	
		абсолютное	% от общего числа
1	<i>Cladonia</i>	28	12,4
2—3	<i>Caloplaca</i> <i>Lecanora</i>	14	6,3
4—5	<i>Peltigera</i> <i>Physcia</i>	9	4,0
6	<i>Lecania</i>	8	3,6
7	<i>Bacidia</i>	6	2,7

Таблица 3. Соотношение видов по географическим элементам и типам ареалов в лихенофлоре Новосибирска

Географический элемент	Тип ареала								
	ПР	ГА	ЕАМ	ЕА	ГН	А	ССЗ	ЕАФ	Всего
Бореальный	35	20	23	4	8	2	0	0	92
Монтанный	27	16	8	9	5	0	2	0	67
Неморальный	11	22	11	3	1	1	0	1	50
Гипоарктомонтанный	1	6	2	1	1	0	0	0	11
Степной	4	1	0	0	0	0	0	0	5

Примечание. ПР — пюлирирегиональный, ГА — голарктический, ЕАМ — евроамериканский, ЕА — евразийский, ГН — голарктико-нотарктический, А — азиатский, ССЗ — субсредиземноморский, ЕАФ — евроафриканский.

Заключение

В заключение хотелось бы отметить влияние городских условий на рост и распространение лишайников. Увеличение антропогенной нагрузки, в том числе атмосферного загрязнения, проявляется как в обеднении видового состава и уменьшении среднего проективного покрытия лишайников (вплоть до полного их отсутствия вдоль транспортных магистралей города, в окрестностях промышленных предприятий и во многих дворовых насаждениях), так и в неморализации лишайнофлоры, которая отмечена даже в относительно слабо нарушенных пригородных лесах и проявляется как в увеличении роли неморального элемента, так и в смене субстрата для многих видов. Например, в ненарушенных бореальных лесах виды таких родов как *Physcia*, *Rhaeophyscia*, *Physconia*, *Caloplaca* обычно поселяются на ивах и тополях; в городских же условиях они довольно часто встречаются на березе и в условиях мегаполиса полностью замещают обычные бореальные виды, такие как *Parmelia sulcata*, *Flavopunctelia soledica* и *Hypogymnia physodes*. Кроме того, во многих районах на осне отмечены виды, характерные для лиственных пород — *Lecania cyrtellina*, *Physcia dubia* и *Ph. stellaris*. Однако, несмотря на сокращение видового разнообразия лишайников, в городских парках и дворовых насаждениях найдены три вида лишайников, не встреченных в слабо нарушенных сообществах: *Leptorhaphis lucida* Koerb., *Naetrocymbe punctiformis* (Pers.) R. C. Harris и *Thelenella modesta* (Nyl.) Nyl.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционного гранта СО РАН № 130.

Библиографический список

- Барсуков Е. В. Лишайнофлора приобского ленточного бора (Новосибирская область) // Сиб. экол. журн. 2001. Вып. 4. С. 507—512.
- Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.
- Встовская Т. Н., Коропачинский И. Ю. Определитель местных и экзотических древесных растений Сибири. Новосибирск, 2003. 701 с.
- Глуздаков С. И. Материалы к флоре лишайников Приобья // Тр. Центр. сиб. ботан. сада. Новосибирск, 1965. Вып. 10. С. 157—159.
- Климат Новосибирска / Под ред. С. Д. Кошинского, К. Ш. Хайруллина, Ц. А. Швер. Л., 1979. 223 с.
- Малышева Н. В. Лишайники городов Ивановской области // Ботан. журн. 1991. Т. 84, 2. С. 59—67.
- Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. Влияние городских условий и лишайноиндикация атмосферного загрязнения // Ботан. журн. 1998. Т. 83, 9. С. 39—45.
- Мучник Е. Э. Тенденции антропогенной трансформации лишайнофлор // Ботан. исслед. в Азиатской России: Материалы XI съезда Русского ботан. о-ва. Барнаул, 2003. Т. 1. С. 179—181.
- Определитель лишайников СССР. Л., 1971. Вып. 1. 411 с.; 1973. Вып. 3. 275 с.; 1977. Вып. 4. 343 с.; 1978. Вып. 5. 304 с.
- Определитель лишайников России. СПб., 1996. Вып. 6. 202 с.; 1998. Вып. 7. 165 с.; 2003. Вып. 8. 275 с.; 2004. Вып. 9. 338 с.
- Савич Л. И. Материалы к флоре лишайников Томской губернии // Изв. Императорского ботан. сада Петра Великого. Петроград, 1915. Т. 15, вып. 3—4. С. 23—25.
- Свирко Е. В. Распределение лишайников по различным субстратам в окрестностях новосибирского Академгородка // Сиб. экол. журн. 2003. № 4. С. 499—504.
- Седельникова Н. В. Первопоселенцы (лишайники и мхи). Новосибирск, 1997.
- Седельникова Н. В., Свирко Е. В. Видовое разнообразие лишайников новосибирского Академгородка // Сиб. экол. журн. 2003. № 4. С. 479—486.
- Eriksson E., Hawksworth D. L. Outline of the Ascomycetes. 1998. Vol. 16. P. 1—2.
- Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton P. C., Pergler D. N. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 8th ed. Wallingford, 1995.
- Purvis W., Coppins B. J., Hawksworth D. L. The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. L., 1992.
- Santesson R. The Lichens and Lichenicolous Fungi of Sweden and Norway // Lund. 1993. P. 1.

Summary

The lichen flora of the Novosibirsk city for which limited data on lichens had been available, was studied. Defined were 225 species from 74 genera and 36 families. An influence of atmospheric pollution on lichens has been found.

УДК 581.522:582.736(3)(571.151)

И. Ю. Селютина, Е. С. Черкасова,
Н. А. Карнаухова, А. А. Подгорная,
А. О. Аильчиева

I. Yu. Selytina, E. S. Cherkasova,
N. A. Karnaukhova, A. A. Podgornaya,
A. O. Ailchieva

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: inessa@csbg.nsc.ru

статья поступила 24.01.2006

Онтогенез и структура ценопопуляций редкого вида *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. в Центральном Алтае

Ontogenesis and age structure of cenopopulations of rare species *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. in the Central Altai

Аннотация. Изучены онтогенез и структура ценопопуляций центральноазиатского эндема *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. в пяти фитоценозах Центрального Алтая. В результате установлена низкая семенная продуктивность; большая элиминация проростков, ювенильных и иматурных особей; небольшая продолжительность жизни в средневозрастном генеративном состоянии, что обуславливает низкие темпы самовозобновления этого вида даже в малонарушенных местообитаниях.

Ключевые слова: гюльденштедтия, онтогенез, возрастная структура, морфологические признаки.

Key words: gueldenstaedtia, ontogenesis, age structure, morphological features.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Гюльденштедтия однолистная (рис.1) — *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. (Сем. *Fabaceae* Lindl.) — редкое горно-степное петрофильное растение, встречающееся единичными экземплярами в расщелинах скал, на щебнистых и каменистых склонах, в петрофитных вариантах разнотравно-злаковых степей. Этот вид с дизъюнктивным ареалом (рис. 2) встречается в горно-степном поясе в Центральном, реже Юго-Восточном Алтае, Туве, Монголии (Намзалов, 1986; Пяк, 2003).

Gueldenstaedtia monophylla — стержнекорневой травянистый многолетник с розеточными моноподиально нарастающими поликарпическими побегами, с запасующим утолщением корня.

Это растение с толстыми, до 2 см в диаметре, корнями. Листья 1—3 см длиной, 1,5—4,5 см шириной, многочисленные, длинночерешковые, простые, округлые или почковидно-округлые, прижато опушенные. Цветки в числе 2—6 собраны зонтиком, венчик фиолетовый. Бобы 2—3 см длиной, линейно-цилиндрические с 6—9 семенами (Курбатский, 1994). Биоморфология данного вида достаточно подробно описана И. И. Гуреевой и Е. Е. Тимошк (2001).

Гюльденштедтия однолистная внесена в Красные книги СССР (1984) и РСФСР (1988), где имеет статус 3 (R) — редкий вид. В региональные сводки (Красная книга Республики Алтай, 1996; Красная книга Республики Тыва, 2002) данный вид внесен в

статусе 2 (U) — уязвимый таксон. Это экологически узкоспециализированный, древний вид, эндем Центральной Азии, и в Центральном Алтае представлен небольшим числом популяций, имеющих тенденцию к сокращению (Красная книга РСФСР, 1988; Редкие и исчезающие..., 1980).

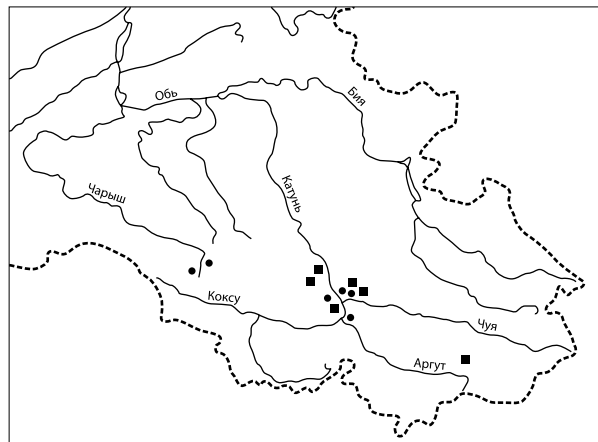
С целью выяснения биологических причин «редкости» гюльденштедтии однолистной нами проводилось изучение хода онтогенеза, возрастного состава ценопопуляций и семенной продуктивности в пяти местообитаниях в Онгудайском районе Республики Алтай (табл. 1).

Изучение ценопопуляций гюльденштедтии однолистной проводили по программе и методике наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР (1986). Семенную продуктивность определяли по методике И. В. Вайнагия (1973, 1974). При выделении возрастных состояний придерживались общепринятой методики (Ценопопуляции растений, 1988). В качестве счетной единицы использовали особь. Были проведены измерения морфологических параметров у 434 живых особей в пяти ценопопуляциях. Для уточнения возрастных состояний генеративного и постгенеративного периода откапывали не более 5 особей каждого возрастного состояния, как рекомендовано в работе И. И. Гуреевой и Е. Е. Тимошк (2001).

В качестве критериев выделения возрастных состояний нами приняты такие признаки, как нали-



Рис. 1. Гюльденштедтия однолиственная (*Gueldenstaedtia monophylla*)



- Местонахождение изученных нами популяций данного вида
- По: Пяк А. И., 2003. С. 116

Рис. 2. Распространение *Gueldenstaedtia monophylla*

чие семядолей, строение листьев и их число, начало образования запасающего утолщения на корне, начало образования каудекса, соотношение процессов нарастания и разрушения в каудексе, а также число вегетативных и генеративных побегов.

Возраст особей определяли путем подсчета листовых остатков, которые хорошо сохраняются на неразрушенных участках каудекса.

Ход онтогенеза гюльденштедтии однолистной однотипен в различных популяциях и включает в себя 4 периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный, и 9 возрастных состояний (рис. 3).

Латентный период. Размножение у *G. monophylla* исключительно семенное. Плод — боб с 2—6 семенами. Бобы растрескиваются после полного созревания семян в конце июня — начале июля. Семена округло-почковидные, светло-коричневые, осыпаются в непосредственной близости от материнского растения (10—15 см). Начинают прорастать после зимнего периода покоя на следующий год в конце мая—июне.

Прегенеративный период. Прорастание семян *G. monophylla* надземное.

Проростки — маленькие растения до 1,2 см высотой с гипокотилем длиной 1,1—1,7 см. Два горизонтально отклоненных семядольных листа

Таблица 1. Эколого-ценотическая характеристика популяций *Gueldenstaedtia monophylla*

Популяция	Местонахождение	Фитоценоз	Преобладающие виды	ОПП
Чуй-Оозы1	Окрестности ПХП Чуй-Оозы, близ Чуйского тракта, 840 м над ур. м., экспозиция ЮЮВ, крутизна склона 30°	Закустаренная ковыльно-ирисово-осочковая степь	<i>Carex duriuscula</i> , <i>Iris potaninii</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Brachanthemum baranovii</i> , <i>Caragana pygmaea</i> , <i>Spiraea trilobata</i> , <i>Petaphylloides parvifolia</i>	40 %
Чуй-Оозы2	Место слияния рек Чуи и Катунь, 800 м над ур. м., экспозиция ЗЮЗ, крутизна склона 30°	Закустаренная осочково-злаковая степь	<i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Festuca vallesiaca</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Caragana pygmaea</i> , <i>Spiraea trilobata</i> , <i>Berberis sibirica</i>	50 %
Инегень	На слиянии рек Аргуня и Катунь, в 7 км от с. Инегень, 820 м над ур. м., экспозиция Ю, крутизна склона 15—20°	Разнотравная степь	<i>Thymus mongolicus</i> , <i>Pulsatilla turczaninowii</i> , <i>Dracocephalum bungeanum</i> , <i>Gueldenstaedtia monophylla</i> , <i>Polygala tenuifolia</i>	50 %
Малый Яломан	Окрестности с. Малый Яломан, 5 км вверх по левому берегу р. Мал. Яломан, 840 м над ур. м., экспозиция Ю, крутизна склона 15—20°	Разнотравная степь с <i>Caragana pygmaea</i>	<i>Artemisia frigida</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Hedysarum gmelinii</i> , <i>Thymus mongolicus</i> , <i>Orostachys spinosa</i> , <i>Caragana pygmaea</i>	30 %
Ильгумень	Левый берег р. Большой Ильгумень, Кордон Керкучи, 750 м над ур. м., экспозиция ЮВ, крутизна склона 20—25°	Закустаренная разнотравно-злаковая степь	<i>Festuca vallesiaca</i> , <i>Polygala tenuifolia</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Caragana pygmaea</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Berberis sibirica</i> , <i>Spiraea trilobata</i> , <i>S. hypericifolia</i>	40 %

Примечание. ОПП — общее проективное покрытие.

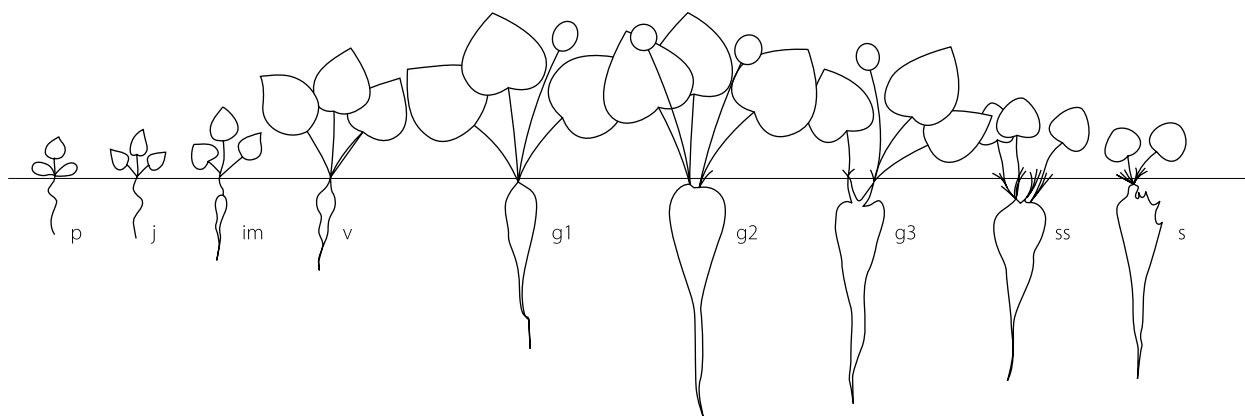


Рис. 3. Возрастные состояния *Gueldenstaedtia monophylla*

4—5 мм длиной и 1—2 мм шириной, продолговатой формы. Первые настоящие листья — 1—3, растут вертикально или косо вверх, длинночерешковые, 0,6—1,2 см длиной. Листовые пластинки округло-сердцевидные. Корневая система стержневая, корень длиной до 5,5 см.

Ювенильные (табл. 2) — небольшие растения 2—7 года жизни с розеточным побегом, имеющим 2—4 длинночерешковых листа с округло-сердцевидной листовой пластинкой, длина листа примерно равна его ширине. У растений 2-го года жизни сохраняются остатки прошлогодних черешков. Главный корень углубляется до 13 см, диаметр главного корня у основания 0,13 см.

Имматурные растения — имеют розеточный побег первого порядка с 4—5 длинночерешковыми листьями. Листовая пластинка очень похожа на листовую пластинку ювенильных растений и имеет несколько большие размеры. Основание побега окружено остатками листьев прежних лет. На каудексе видны листовые рубцы, подсчет которых показал, что это растения 8—17 года жизни. Диаметр корня 0,3 см и длина 18 см. На корне появляется хорошо заметное утолщение. Мы предполагаем, что это утолщение предназначено для запаса питательных веществ или воды на время длительного засушливого периода.

Таблица 2. Морфологическая характеристика особей прегенеративного периода гюльденштедтии однолистной из различных местообитаний

Популяция	Высота вегетативного побега	Число побегов	Длина каудекса	Диаметр каудекса	Длина листа с черешком	Длина листовой пластинки	Ширина листовой пластинки	Число листьев
j								
Чуй-Оозы1	2,70	1	—	—	2,30	0,95	0,95	2
Чуй-Оозы2	—	1	—	—	—	—	—	—
Инегень	3,84 ± 0,67	1	—	—	2,88 ± 0,38	1,20 ± 0,14	1,40 ± 0,20	4,50 ± 0,80
М. Яломан	1,57 ± 0,03	1	—	—	1,20 ± 1,10	0,72 ± 0,03	0,70 ± 0,09	2,67 ± 0,33
Б. Ильгумень	—	1	—	—	—	—	—	—
im								
Чуй-Оозы1	3,10 ± 0,34	1	3,15 ± 0,48	0,2 ± 0,02	2,48 ± 0,23	1,11 ± 0,08	1,27 ± 0,11	2,67 ± 0,21
Чуй-Оозы2	2,86 ± 0,29	1	3,21 ± 0,46	0,23 ± 0,04	2,25 ± 0,16	1,17 ± 0,09	1,43 ± 0,56	3,38 ± 0,32
Инегень	4,30 ± 0,87	1	2,68 ± 0,42	0,49 ± 0,08	3,76 ± 0,50	1,26 ± 0,20	1,60 ± 0,33	3,33 ± 0,89
М. Яломан	2,33 ± 0,22	1	4,14 ± 0,97	0,17 ± 0,03	1,89 ± 0,12	1,02 ± 0,07	1,23 ± 0,08	3,20 ± 0,33
Б. Ильгумень	4,25 ± 0,25	1	5	0,25	2,86 ± 0,43	1,14 ± 0,22	1,22 ± 0,26	3,50 ± 1,50
v								
Чуй-Оозы1	4,36 ± 0,20	1	4,50 ± 0,5	0,36 ± 0,03	3,33 ± 0,12	1,71 ± 0,05	2,03 ± 0,06	4,79 ± 0,25
Чуй-Оозы2	3,40 ± 0,15	1	3,15 ± 0,21	0,32 ± 0,02	2,28 ± 0,10	1,47 ± 0,04	1,78 ± 0,05	4,64 ± 0,39
Инегень	5,13 ± 0,32	1	3,41 ± 0,45	0,36 ± 0,03	4,14 ± 0,19	0,77 ± 0,07	2,33 ± 0,11	5,83 ± 0,47
М. Яломан	3,04 ± 0,19	1	4,37 ± 0,48	0,22 ± 0,02	2,26 ± 0,09	1,33 ± 0,06	1,48 ± 0,06	4,63 ± 0,37
Б. Ильгумень	4,00 ± 0,25	1	4,58 ± 0,48	0,34 ± 0,04	3,26 ± 0,15	1,49 ± 0,07	1,81 ± 0,11	4,60 ± 0,34

Примечание. В выборке из ценопопуляции было одно растение данного возрастного состояния.

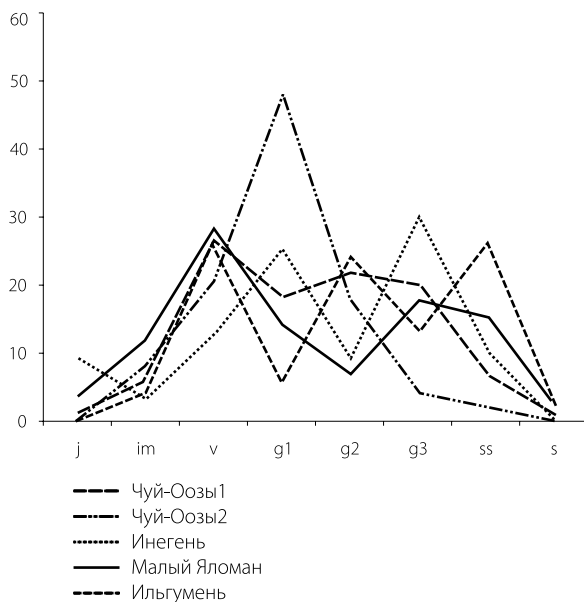


Рис. 4. Возрастные спектры ценопопуляций *Cullenstaedtia monophylla*

Виргинильные растения — с хорошо развитым каудексом, утолщение на корне становится более мощным. Корни с поперечными морщинами, что говорит об их контрактильной способности. Каудекс постепенно втягивается в почву и утолщается до 0,4 см. Формируется 5—6 листьев взрослого типа. Абсолютный возраст — 14—21 год.

Генеративный период (табл. 3).

У молодых генеративных растений 6—8 листьев взрослого типа, каудекс двуглавый (крайне редко до 4 глав), крепкий, плотный, без мертвых разрушающихся участков, диаметром 0,4 см. Каудекс погружается в почву на 2—3 см за счет контрактильной деятельности корня. Генеративных побегов — 1—2. Абсолютный возраст — от 21 до 31 года.

Средневозрастные генеративные растения имеют многоглавый каудекс. Главы каудекса представляют собой боковые розеточные побеги, моноподиально нарастающие. Диаметр глав каудекса до 0,4 см. Генеративных побегов — 3—7. Листья взрослого типа. Главный корень сильно развит и достигает длины 80 см и более. Абсолютный возраст — 31—37 лет.

У старых генеративных растений многоглавый каудекс с обособленными главами. На каудексе появляются полости, мертвые участки от отмерших генеративных побегов. Генеративный побег один, очень редко два. Листья взрослого типа. Абсолютный возраст — 35—53 лет.

Постгенеративный период (табл. 4).

Субсенильные особи — побеги только вегетативные розеточные с листьями взрослого и переходного типов. Каудекс с мертвыми участками, с полостями от отмерших побегов, партикулирует без интеграции на 1—3 партикулы. Абсолютный возраст 54—80 лет.

Сенильные растения образуют одиночный розеточный вегетативный побег с 3—4 измельчавшими листьями почковидной формы. Отмершие главы каудекса частично сохраняются, на них много мер-

Таблица 3. Морфологическая характеристика особей генеративного периода различных местообитаний

Популяция	Высота вегетативного побега	Высота генеративного побега	Число побегов	Длина каудекса	Диаметр каудекса	Длина листа с черешком	Длина листовой пластинки	Ширина листовой пластинки	Число листьев	Длина боба	Ширина боба
g1											
Чуй-Оозы1	4,20 ± 0,26	5,86 ± 0,51	1–2	6,07 ± 0,51	0,32 ± 0,03	3,40 ± 0,13	1,78 ± 0,07	2,07 ± 0,07	5,09 ± 0,49	1,77 ± 0,12	0,33 ± 0,02
Чуй-Оозы2	3,77 ± 0,12	5,77 ± 0,25	2–3	3,7 ± 0,51	0,36 ± 0,02	2,81 ± 0,07	1,55 ± 0,03	1,90 ± 0,01	6,03 ± 0,29	2,04 ± 0,05	0,38 ± 0,04
Инегень	5,32 ± 0,17	5,5 ± 0,23	1–2	3,56 ± 0,26	0,36 ± 0,03	4,09 ± 0,12	1,91 ± 0,04	2,50 ± 0,06	6,77 ± 0,38	2,18 ± 0,05	0,38 ± 0,11
М. Яломан	3,88 ± 0,24	4,6 ± 0,16	1	5,96 ± 0,78	0,27 ± 0,02	2,75 ± 0,15	1,55 ± 0,05	1,87 ± 0,08	5,42 ± 0,47	1,67 ± 0,12	0,3
Б. Ильгумень	4,60 ± 0,36	4,0 ± 0,17	1	7,9 ± 2,16	0,47 ± 0,02	3,59 ± 0,31	1,91 ± 0,29	2,01 ± 0,15	6,33 ± 0,67	–	–
g2											
Чуй-Оозы1	4,33 ± 0,21	6,17 ± 0,57	2–3	3,72 ± 0,3	0,38 ± 0,03	3,32 ± 0,13	1,65 ± 0,05	1,93 ± 0,05	5,32 ± 0,19	2,1	0,35
Чуй-Оозы2	3,89 ± 0,18	5,81 ± 0,24	3–4	3,87 ± 0,32	0,44 ± 0,02	3,05 ± 0,10	1,59 ± 0,04	1,98 ± 0,06	6,38 ± 0,42	1,89 ± 0,11	0,32 ± 0,04
Инегень	5,45 ± 0,21	6,7 ± 0,57	1–5	2,93 ± 0,39	0,45 ± 0,03	4,46 ± 0,16	2,10 ± 0,06	2,84 ± 0,09	6,67 ± 0,53	2,01 ± 0,13	0,41 ± 0,01
М. Яломан	3,48 ± 0,60	4,6	1–3	5,72 ± 0,8	0,25 ± 0,04	2,49 ± 0,25	1,39 ± 0,08	1,56 ± 0,11	5,00 ± 0,26	–	–
Б. Ильгумень	4,19 ± 0,25	4,6 ± 0,32	1–3	4,81 ± 0,57	0,5 ± 0,06	3,02 ± 0,13	1,47 ± 0,06	1,67 ± 0,07	5,84 ± 0,53	1,9 ± 0,09	0,37 ± 0,02
g3											
Чуй-Оозы1	3,31 ± 0,25	2,25 ± 0,95	3–4	3,94 ± 0,35	0,38 ± 0,03	2,76 ± 0,11	1,52 ± 0,06	1,82 ± 0,07	5,52 ± 0,40	1,92 ± 0,16	0,38 ± 0,04
Чуй-Оозы2	2,40 ± 0,37	4,75	3–4	2,81 ± 0,49	0,37 ± 0,05	2,11 ± 0,12	1,29 ± 0,09	1,52 ± 0,09	5,00 ± 0,93	1,4	0,2
Инегень	5,54 ± 0,14	5,5 ± 0,25	1–5	3,7 ± 0,28	0,47 ± 0,02	4,53 ± 0,10	1,96 ± 0,04	2,46 ± 0,05	6,71 ± 0,38	2,29 ± 0,06	0,4 ± 0,01
М. Яломан	3,46 ± 0,23	4,2	1–2	7,36 ± 0,6	0,35 ± 0,03	2,45 ± 0,11	1,43 ± 0,06	1,66 ± 0,06	5,13 ± 0,36	1,65	0,3
Б. Ильгумень	3,45 ± 0,45	5,1	1–3	6,56 ± 1,28	0,36 ± 0,45	2,48 ± 0,24	1,30 ± 0,09	1,58 ± 0,14	5,71 ± 0,61	2,3	0,45

твых участков, они сильно разрушены. Партикуляция главного корня хорошо выражена, остается живой одна партикула. Корень и утолщение на нем находятся в разрушенном состоянии. Продолжительность онтогенеза более 80 лет.

Ход онтогенеза *G. monophylla* в различных изученных местообитаниях остается неизменным, несмотря на различия в морфометрических параметрах возрастных состояний (рис. 4).

Все ценопопуляции описаны в петрофитных вариантах степей, расположенных в лесостепном и лесном поясах (750—850 м над ур. м.) на склонах южной экспозиции крутизной до 15—30°. Популяции описаны в фитоценозах, подвергшихся в разной степени пастбищной нагрузке. Наименее нарушенный фитоценоз — Инегень, максимальная степень дигрессии у фитоценоза в Малом Яломане.

Структура всех изученных ценопопуляций однотипна. Все популяции нормальные полночленные, с максимумом, приходящимся на генеративные особи. При слабой нарушенности фитоценозов наблюдается увеличение доли особей прегенеративного периода до 33%, генеративных растений (59,4—69,6%) и низкий процент субсенильных и сенильных (до 10,3% субсенильных и практически отсутствуют особи сенильного состояния). В ценопопуляциях, подвергшихся интенсивной пастбищ-

ной нагрузке, наблюдается снижение доли особей генеративного периода (38,8—42,6%) и возрастает процент субсенильных растений (15,3—25,9%).

Численность средневозрастных генеративных особей во всех популяциях относительно невелика (7,1—24,1%), по-видимому, это можно объяснить меньшей продолжительностью жизни этого состояния по сравнению с молодым и старым генеративным состояниями.

Плотность ценопопуляций гюльденштедтии однолистной в среднем составляет 14 шт./м².

Нами проведено изучение семенной продуктивности *G. monophylla* во всех изученных ценопопуляциях (табл. 5). Наиболее высокие показатели семенной продуктивности отмечены в менее нарушенном местообитании в окрестностях с. Инегень, где растения наиболее мощные и завязывается 48,8 семян на особь в среднем, а наиболее низкие (7,2 шт.) — в популяции № 1 (см. табл. 1). В целом семенная продуктивность *G. monophylla* чрезвычайно низкая.

Таким образом, узкая специализация изученного вида (приуроченность к засушливым каменистым местообитаниям), небольшое число ценопопуляций в пределах дизъюнктивного ареала, небольшая численность популяций и низкая семенная продуктивность, большая элиминация проростков, ювенильных и иматурных особей неболь-

Таблица 4. Морфологическая характеристика особей постгенеративного периода различных местообитаний

Популяция	Высота вегетативного побега	Число побегов	Длина каудекса	Диаметр каудекса	Длина листа с черешком	Длина листовой пластинки	Ширина листовой пластинки	Число листьев
ss								
Чуй–Оозы1	3,99 ± 0,46	2	4,29 ± 0,7	0,38 ± 0,05	3,03 ± 0,23	1,62 ± 0,08	1,97 ± 0,10	1,89 ± 0,93
Чуй–Оозы2	2,58 ± 0,17	2	2,3	0,3	2,16 ± 0,19	1,20 ± 0,10	1,66 ± 0,18	3,25 ± 0,48
Инегень	5,29 ± 0,29	1–4	4,19 ± 0,53	0,54 ± 0,06	4,55 ± 0,22	1,71 ± 0,10	2,11 ± 0,12	4,25 ± 0,65
М. Яломан	2,99 ± 0,25	1–2	5,04 ± 0,78	0,370 ± 0,06	2,25 ± 0,12	1,32 ± 0,07	1,46 ± 0,07	4,76 ± 0,39
Б. Ильгумень	4,12 ± 0,21	1–2	5,88 ± 0,81	0,38 ± 0,04	3,07 ± 0,17	1,58 ± 0,08	1,82 ± 0,11	6,53 ± 0,77
s								
Чуй–Оозы1	–	1	2,3	0,2	1,5	0,7	0,8	2
Чуй–Оозы2	–	1	2,1	0,2	1,7	0,9	1,6	3
Инегень	–	–	–	–	–	–	–	–
М. Яломан	2,56 ± 0,60	1	2,2	0,3	2,20 ± 0,25	1,43 ± 0,11	1,70 ± 0,07	4,00 ± 1,00
Б. Ильгумень	1,55 ± 0,25	1	1	0,15	1,28 ± 0,17	0,75 ± 0,10	0,95 ± 0,10	3,50 ± 0,50

Таблица 5. Семенная продуктивность особей *Gueldenstaedtia monophylla* в разных ценопопуляциях

Популяция	Число цветonoсов на особь	Число плодов на цветonoс	Число семязачтков	Число семян	ПСП, %	РСП, %
1	1	1,1 ± 0,1	13,6 ± 0,9	6,5 ± 0,8	14,96	7,15
2	1,1 ± 0,1	1,3 ± 0,1	13,9 ± 0,9	6,9 ± 0,8	19,88	9,87
3	2,5 ± 0,5	2,5 ± 0,4	13,7 ± 0,5	7,8 ± 0,3	85,63	48,75
4	1,9 ± 0,4	2,4 ± 0,5	8,6 ± 0,8	4,2 ± 0,9	39,22	19,15
5	1,4 ± 0,3	2 ± 0,5	12,1 ± 0,9	6,4 ± 0,8	33,88	17,92

Примечание. ПСП — потенциальная семенная продуктивность, РСП — реальная семенная продуктивность.

шая продолжительность жизни в средневозрастном генеративном состоянии служат причинами «редкости» *Gueldenstaedtia monophylla*.

Требуется проведение охранных мероприятий в природных местах обитания и интродукция данного вида.

Библиографический список

Вайнагий И. В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т. 9. № 2. С. 287—296.

Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826—831.

Гуреева И. И., Тимошок Е. Е. Онтогенез и структура ценопопуляций *Gueldenstaedtia monophylla* (Fabaceae) в Юго-Восточном Алтае // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 94—103.

Красная книга Республики Алтай. Растения. Новосибирск, 1996. 130 с.

Красная книга Республики Тыва. Растения. Новосибирск, 2002. 149 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Курбатский В. И. *Gueldenstaedtia* Fischer — Гюльденштедтия // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 151—152.

Намзалов Б. Б. Гюльденштедтия однолистная — *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 77—83.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М.: Госагропром СССР, 1986. 34 с.

Пяк А. И. Петрофиты Русского Алтая. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2003. 200 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 223 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Summary

The ontogenesis and age structure of *Gueldenstaedtia monophylla* the endemic rare species of Central Asia floristic region was studied. As a result age structure of various cenopopulations and morphological features of their age groups are revealed under digression being different. Protection of *Gueldenstaedtia monophylla* in Central Altai is considered to be necessary.

УДК 632.04.01 / .08:582.971.1

М. А. Томошевич
M. A. TomoshevitchЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101.
E-mail: tomoshevich@csbg.nsc.ru

статья поступила 15.12.2005

Фитопатологическая оценка некоторых видов семейства *Caprifoliaceae* Juss.

Phytopathologic appraisal of certain species of the family *Caprifoliaceae* Juss.

Аннотация. Проведена фитопатологическая оценка некоторых видов семейства *Caprifoliaceae*. Идентифицировано 9 патогенных микромицетов. Установлено, что в зеленых насаждениях г. Новосибирска растения семейства жимолостных сильно подвержены заболеваниям. В коллекции арборетума выявлено 7 видов, которые наиболее перспективны для озеленения в фитопатологическом отношении.

Ключевые слова: интродуценты, сем. *Caprifoliaceae*, болезни растений, патогены, морфологические особенности грибов, устойчивые растения.

Key words: woody introducents, family *Caprifoliaceae*, plant diseases, pathogens, morphological peculiarities of the fungi, plant resistance.

Номенклатура: Аксель, 1956; Васильевский, Каракулин, Т. 1. 1937; Т. 2. 1950; Низшие растения... Грибы. Т. 2. 1991; Пидопличко, 1977; Ячевский, 1917; Флора споровых... Т. 5. Кн. 3. 1970.

Введение

Семейство жимолостные (*Caprifoliaceae* Juss.) включает в себя 14 родов и 400 видов. В азиатской части России встречается 6 родов: *Linnaea*, *Sambucus*, *Viburnum*, *Lonicera*, *Abellia*, *Weigela*. В основном это кустарники, небольшие деревья, растущие преимущественно в умеренной зоне северного полушария. Большинство видов декоративны в период цветения, плодоношения и осеннего расцветивания листьев, что позволяет активно использовать их в озеленении (Коропачинский, Встовская, 2002).

Наряду со сведениями о фенологии, зимостойкости, декоративности видов семейства жимолостных, большое практическое значение имеют данные о поражаемости их грибными болезнями. В литературе имеются сведения лишь о болезнях жимолости (Пищальникова, 2002; Куклина, Мухина, Дымович, 2005).

Целью исследований являлось фитопатологическое обследование видов семейства *Caprifoliaceae* Juss., произрастающих в насаждениях Новосибирска, и видов, рекомендуемых для озеленения из коллекции арборетума ЦСБС СО РАН.

Материалы и методы

Изучение видового состава патогенных микромицетов растений семейства *Caprifoliaceae* Juss. проводили в 1997—1999 гг. и 2003—2005 гг. в коллекции

арборетума ЦСБС СО РАН и в зеленых насаждениях Новосибирска (2003—2005 гг.).

В дендрарии были обследованы наиболее перспективные для озеленения растения из семейства жимолостные (*Diervilla lonicera* Mill., *D. sessilifolia* Buckl., *Sambucus racemosa* L., *Viburnum burejaeticum* Regel. et Herd., *V. cassinoides* L., *V. lantana* L., *V. opulus* L., *V. sargentii* Koehne, *Weigela praecox* (Lemoine) Bailey). Грибные болезни жимолостей изучались ранее Е. Ф. Пищальниковой (2002).

В насаждениях Новосибирска фитопатологический анализ проведен на *Lonicera tatarica*, *L. xylosteum* L., *Sambucus racemosa*, *Viburnum lantana*, *V. opulus*.

Исследования включали полевое и лабораторное изучение, в ходе которых регистрировали симптомы, прослеживали динамику болезней, выделяли и идентифицировали патогенные микромицеты.

Результаты и их обсуждение

При фитопатологическом обследовании растений семейства жимолостных выявлены налеты, вызванные мучнисто-росяными грибами, и пятнистости разной этиологии. Всего выделено 9 патогенных объектов.

Ниже приводятся описания патогенов:

Microsphaera vanbruntiana Ger. — на листьях растений бузины.

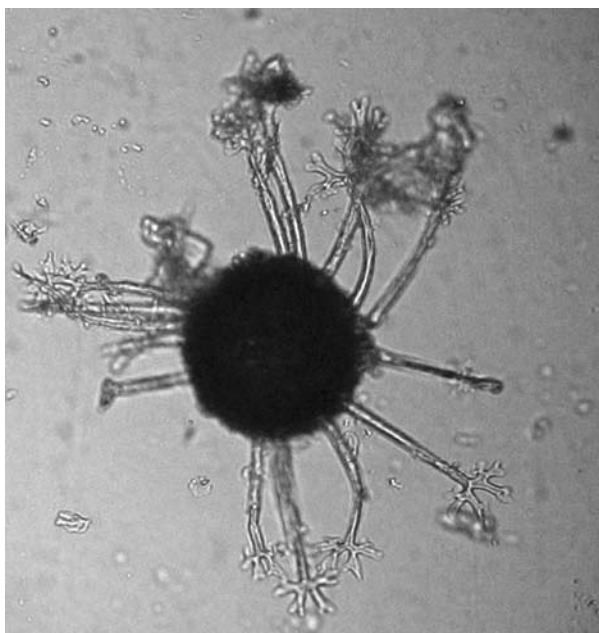


Рис. 1. Клейстотеции гриба *Microsphaera vanbruntiana* Ger., паразитирующего на листьях *Sambucus racemosa*

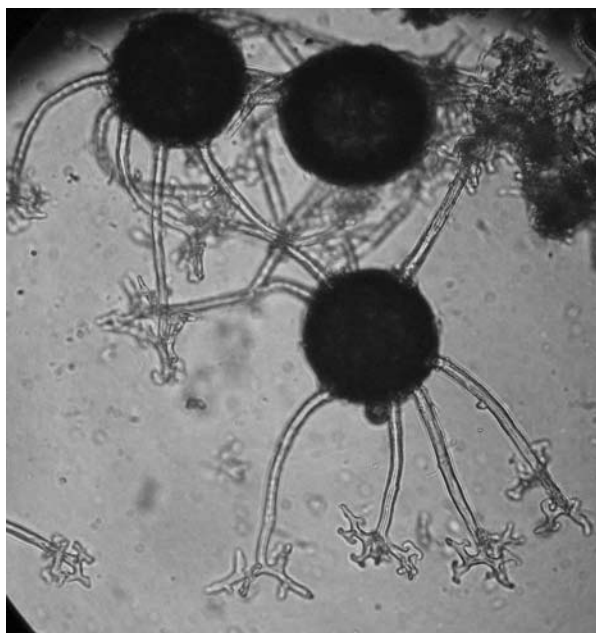


Рис. 3. Клейстотеции *Microsphaera lonicerae* (DC.) Wint., развивающегося на листьях *Lonicera tatarica*, *L. xylosteum*

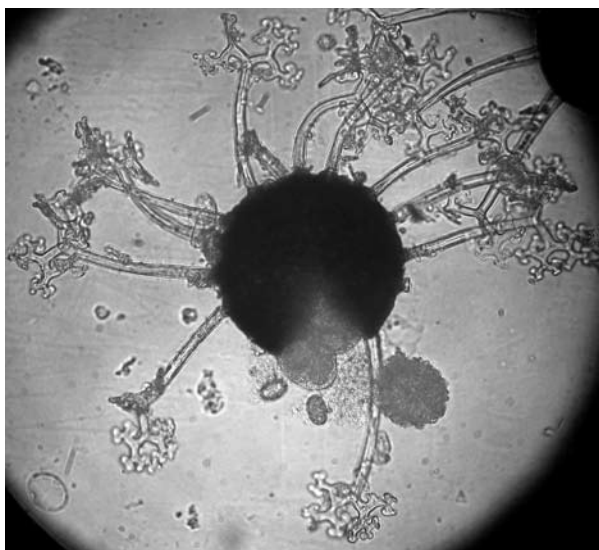


Рис. 2. Плодовое тело с сумками и аскоспорами *Microsphaera sparsa* Howe.

Симптоматика. Грибница в виде хорошо развитого паутинистого или войлочного налета на обеих сторонах листовой пластинки, или в виде различной величины пятен, особенно хорошо заметных на верхней стороне, исчезающая ко времени созревания плодовых тел. Налет бело-серый, располагается по всей поверхности листа. Клейстотеции разбросанные или в небольших группах, преимущественно на нижней стороне.

Морфология гриба. Плодовые тела многочисленные, полушаровидные, темно-коричневые, 113,7—150 мкм (по Азбукиной, 78—90 (125) мкм; по

Гелюта, 99—148 мкм) в диаметре. Придатки по 9—12, бесцветные, расположены экваториально, до 150,8—160 мкм длиной, на концах 4—6-кратно дихотомически разветвленные, конечные веточки прямые (рис. 1). Сумки немногочисленные 5—8, яйцевидные, бесцветные, на короткой ножке, 54—70 × 28—40 мкм. Споры эллипсоидальные, 21—25 × 10 мкм, желтые.

Microsphaera sparsa Howe. — на листьях растений калины.

Симптоматика. Мицелий и конидиальное спороношение на обеих сторонах листа, как правило, в виде хорошо заметного паутинистого бело-серого налета, часто располагающегося вдоль жилок. Клейстотеции в небольших группах располагаются вдоль жилок.

Морфология гриба. Плодовые тела полушаровидные 98—130 мкм в диаметре. Придатки по 6—10, экваториальные, прямые, бесцветные, короткие, 113—135 мкм. Апексы (в основном) 4-кратно дихотомически ветвящиеся, компактные, конечные веточки короткие, крючковидно изогнутые (рис. 2). Сумок больше 4, широкоэллипсоидальные, на ножке, 37—50 × 56—70 мкм. Аскоспоры 22—26 × 15 мкм, эллипсоидальные.

Microsphaera lonicerae (DC.) Wint. — на листьях видов жимолости.

Симптоматика. Налет бело-серый, пленчатый, преимущественно на верхней стороне листа, по всей поверхности листовой пластинки. Клейстотеции разбросанные, многочисленные на обеих сторонах листа.

Морфология гриба. Плодовые тела темно-коричневые, полушаровидные, 65—100 мкм в диаметре.

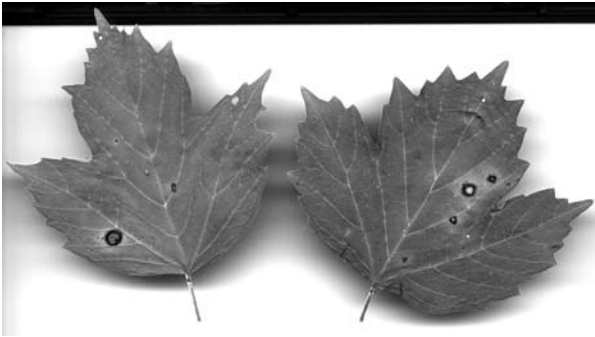


Рис. 4. Симптомы поражения пятнистостью (*Phyllosticta opuli* Sacc.) растений *Viburnum sargentii* Koehne



Рис. 5. Симптомы поражения пятнистостью (*Phyllosticta opuli* Sacc.) листьев *Diervilla sessilifolia* Buckl.

Придатки экваториальные, немногочисленные (5—15), сильно варьируют по длине (65—200 мкм), бесцветные, у основания слегка коричневатые; апексы 3—5 раз дихотомически ветвящиеся. Конечные веточки преимущественно прямые, изредка несколько загнутые (рис. 3). Сумки по 2—8, широкоэллипсоидальные, на короткой ножке 35—50 × 30—45 мкм, 3—5-споровые. Аскоспоры эллипсоидальные, 17—26 × 10—15 мкм.

Septoria ebuli Desm. et Rob. — на листьях растений бузины.

Симптоматика. Пятна мелкие (1—2 мм в диаметре), округлые или неправильно-округлые, коричнево-пурпуровые, окруженные широкой темно-бурой каймой.

Морфология гриба. Пикниды на верхней стороне, шаровидно-вытянутые, погруженные 46,8—59,4 мкм в диаметре (по Тетеревицкой-Бабаян — 80—100 мкм, по Шварцман — 65—95 мкм), темно-коричневые. Споры с 6 перегородками, нитевидные, прямые или слегка искривленные 36—44 × 1,8 мкм (по Шварцман — 50—70 × 1—1,5 мкм), бесцветные или слегка оливковые.

Phyllosticta sambuci Desmaz. — на листьях растений бузины.

Симптоматика. Пятна разбросанные, округлой или неправильной формы, в последствии сли-

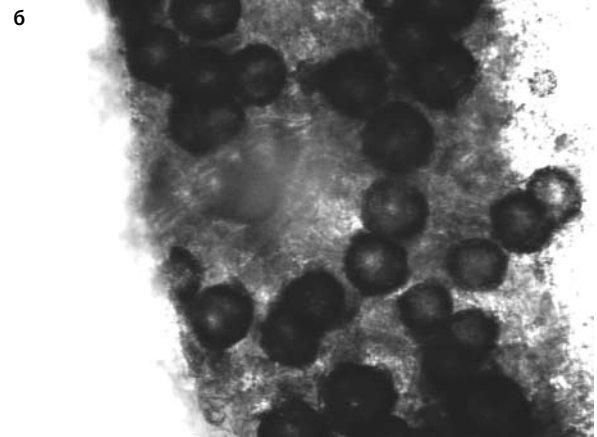
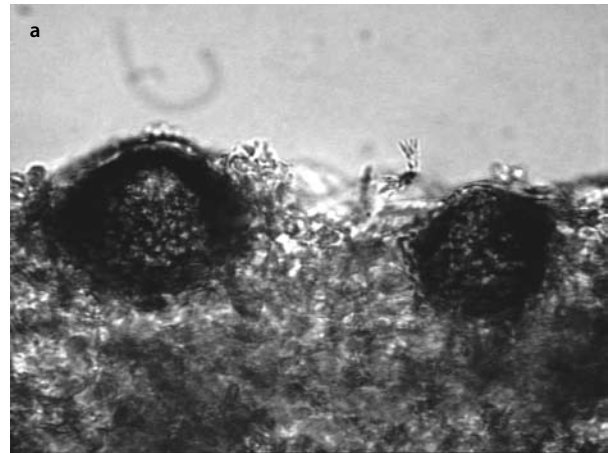


Рис. 6. Пикниды *Phyllosticta opuli* на листьях диервиллы сидячелистной: а — поперечный срез; б — расположение пикнид на листе

вающиеся и занимающие большую часть листовой пластинки, первоначально темно-коричневые, затем бледнеющие и становящиеся грязно-белого цвета с темно-бурой каймой.

Морфология гриба. Пикниды разбросаны на верхней стороне листа, погруженные, шаровидной формы, темно-коричневого цвета, 100—120 мкм в диаметре с большим, но неясно очерченным поруком. Споры яйцевидные, с закругленными концами, 4—7 × 2—3 мкм, с двумя капельками масла.

Phyllosticta opuli Sacc. — на листьях растений калины, диервиллы и вейгелы.

Симптоматика. Пятна округлые или угловатые, 4—6 мм в диаметре, разбросаны по листовой пластинке, сначала коричневые, позднее бледнеющие, становящиеся светло-охряными, окруженные темно-коричневой широкой каймой (рис. 4—5).

Морфология гриба. На листьях калины пикниды на верхней стороне листа (рис. 6), погруженные, шаровидные, 128—143 мкм (по Аксело — 65—110 мкм) в диаметре, на вершине открывающиеся поруком 22,6 мкм в поперечнике, окруженным кольцом темно-коричневых клеток. Споры много-

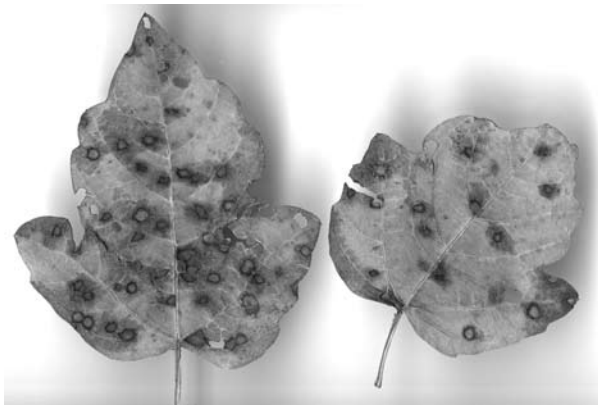


Рис. 7. Микромицет *Cercospora opuli*, паразитирующий на листьях калины обыкновенной



Рис. 8. Конидии гриба *Cercospora opuli*

численные, эллипсоидальные на обоих концах закругленные $11,3—15 \times 3,7$ мкм, бесцветные, с 1—2 каплями масла.

На листьях диервиллы и вейгелы пикниды крупные: $132,6—188,5$ мкм в диаметре, порус 36 мкм в диаметре; а споры мельче: $7,2—9 \times 3,6—4,5$ мкм.

Cercospora opuli Noehn. — на листьях растений калины.

Симптоматика. Пятна круглые, 1—3 мм в диаметре, бурые, позже бледнеющие до серовато-белых с буро-пурпуровым приподнятым краем и иногда такого же цвета более или менее широкой зоной (рис. 7).

Морфология гриба. Пучки конидиеносцев на обеих сторонах листа, темные. Конидиеносцы светло-коричневые, гладкие, безперегородок $25—32 \times 4—6$ мкм. Конидии бледноокрашенные слегка обратно-булавовидные, края закругленные, с 3—6 перегородками, прямые или немного согнутые $30,6—63 \times 3—5$ мкм (рис. 8).

Патогены *Cladosporium herbarum* и *Alternaria alternata* развивались на различных пятнах, образуя свое спороношение рядом со спороношениями других грибов, усиливая при этом развитие болезни.



Рис. 9. Симптомы поражения листьев бузины кистевидной грибами рода *Cladosporium*

По имеющимся сведениям (Ячевский, 1927, Пидопличко, 1977), эти грибы являются условно патогенными, чаще всего они поселяются вместе с другими грибами на ослабленных растениях. У *Cladosporium herbarum* конидиеносцы хорошо выражены, прямые или извилистые, узловатые оливковые или коричневые, гладкие до 240 мкм длиной, иногда с верхушечным вздутием. Конидии в цепочках, эллиптические, с закругленными концами, оливковые, одно-, двухклеточные, $5—20 \times 4—6$ мкм, с маленьким рубчиком. У микромицета *Alternaria alternata* конидиеносцы одиночные, простые, оливковые, гладкие. Конидии в цепочках, обратно-булавовидные с короткой конической или цилиндрической шейкой, иногда до трети (но не более) длины конидии, от бледно до умеренно-золотисто-коричневых, гладкие или мелкобородчатые, до 8 поперечных перегородок и обычно с несколькими продольными и косыми перегородками, $56,5 \times 18,9$ мкм, с бледной шейкой $2—4$ мкм толщиной.

В 50—60-е годы для озеленения в Новосибирске широко использовали виды жимолости, однако эти растения оказались сильно подвержены болезням. На данный момент в парках, скверах и уличных насаждениях г. Новосибирска растения из семейства жимолостных встречаются часто, но в небольших группах.

Повсеместно на видах жимолости обнаруживается сильное развитие мучнистой росы и «израстающие» молодых побегов.

Растения бузины обыкновенной (*Sambucus racemosa*) в ландшафтных объектах Новосибирска поражаются мучнистой росой и пятнистостями. Патоген *Microsphaera vanbruntiana* начинает свое развитие в середине июля и встречается на листьях *Sambucus racemosa* в скверах у Монумента Славы, Сибиряков-Гвардейцев, Нарымском, Павловском скверах и в дендрологическом парке. Пятнистость, вызываемая *Phyllosticta sambuci*, зафиксиро-

вана на листьях бузины только в Нарымском сквере. В сквере у Монумена славы обнаружена группа растений, на листьях которых развивалась ленточная пятнистость бело-серого цвета с темно-бурой каймой (рис. 9). Растения теряют декоративность уже в начале июля. При микроскопическом анализе обнаруживались в большом количестве спороношения грибов рода *Cladosporium*, видовая принадлежность которых пока не установлена.

Калина обыкновенная в городских насаждениях чаще всего поражена мучнистой росой (*Microsphaera sparsa*). В Нарымском сквере выявлены растения калины, пораженные комплексом возбудителей (*Cercospora opuli*, *Phyllosticta opuli*, *Alternaria alternata*, *Cladosporium herbarum*), а на Морском проспекте только одним — *Cercospora opuli*.

В городских насаждениях калина Гордовина оказалась устойчивой к комплексу патогенов.

В коллекции арборетума ЦСБС СО РАН на видах жимолости и калины мучнистая роса не зафиксирована.

На бузине кистевой ежегодно в начале июля развивается мучнистая роса (*Microsphaera vanbruntiana*), позже на месяц появляются пятнистости: *Septoria ebuli* и *Phyllosticta sambuci*.

На видах калины в дендрарии было обнаружено два патогена. Гриб *Cercospora opuli*, паразитирующий на листьях калины обыкновенной, вызывает преждевременный листопад, который ослабляет растения и может отрицательно сказаться на их жизнедеятельности. Микромицет *Phyllosticta opuli* поражает *Viburnum opulus* и *V. sargentii*. Пятнистость появляется во второй декаде июля, но сильного развития болезни не наблюдается.

На листьях *Diervilla sessilifolia* и *Weigela praecox* в отдельные годы на нижних ветках встречалась пятнистость, вызываемая *Phyllosticta opuli*, которая поражала растения в слабой степени.

Выводы

В ландшафтных объектах Новосибирска растения семейства жимолостных сильно подвержены заболеваниям. Исключением являлась калина Гордовина. В коллекции арборетума наиболее перспективны в фитопатологическом отношении виды: *Diervilla lonicera*, *D. sessilifolia*, *Viburnum burejaeticum*, *V. cassinoides*, *V. lantana*, *Weigela praecox*. Использование других видов в озеленении возможно только при условии высадки здорового посадочного материала и правильном уходе в дальнейшем.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке молодежного гранта СО РАН № 118 и РФФИ № 05-04-49157.

Библиографический список

- Аксель М. Ю. Род *Phyllosticta* в Эстонской ССР // Тр. БИН. Серия 2, споровые растения. 1956. Вып. 11. С. 75—174.
- Васильевский Н. И., Каракулин В. П. Паразитные несовершенные грибы // Гифомицеты. М.; Л.: Изд-во СССР, 1937. Т. 1. 519 с.
- Васильевский Н. И., Каракулин В. П. Паразитные несовершенные грибы. М.; Л.: Изд-во СССР, 1950. Т. 2. 679 с.
- Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.
- Куклина А. Г., Мухина Л. Н., Дымович А. Д. Энтомо-фитопатологический мониторинг интродукционной популяции жимолости синей (*Lonicera coerulea*) // Бюлл. ГБС РАН. 2005. № 189. С. 266—271.
- Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Аскомицеты: Эрицифальные, клавиципитальные, гелоциальные. Л., 1991. Т. 2. 394 с.
- Пидопличко Н. М. Грибы — паразиты культурных растений // Грибы несовершенные. Киев, 1977. Т. 2. 300 с.
- Пищальникова Е. Ф. Видовой состав возбудителей грибных болезней жимолости в ЦСБС СО РАН // Современная микология в России: Тез. докл. первого съезда микологов России. М., 2002. С. 202.
- Тетеревникова-Бабаян Д. Н. Обзор грибов из рода *Septoria*, паразитирующих на культурных и дикорастущих растениях Армянской ССР. Ереван, 1962. 150 с.
- Флора грибов Украины. Мучнисторосые грибы. Киев, 1989. 256 с.
- Флора споровых растений Казахстана. Сферопсидные грибы. Алма-Ата. 1970. Т. 5. Кн. 3. 557 с.
- Ячевский А. А. Определитель грибов // Несовершенные грибы. Петроград, 1917. Т. 2. 810 с.
- Ячевский А. А. Карманный определитель грибов. Л., 1927. Т. 2. 627 с.

Summary

Pathogens of species of the family *Caprifoliaceae* were studied. 9 pathogens of diseases were identified. Leaf spots were dominated among diseases. Plants of the species *Diervilla lonicera*, *D. sessilifolia*, *Viburnum burejaeticum*, *V. cassinoides*, *V. lantana*, *Weigela praecox* were resistant to a complex of diseases. A description of microscopic fungi was presented.

УДК 581.15:577.13:582.736

О. В. Коцупий, Г. И. Высочина
O. V. Kotsupiy, G. I. VysochinaЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: sidneva@csbg.nsc.ru

статья поступила 23.01.2006

Внутрипопуляционная изменчивость флавоноидного комплекса *Astragalus membranaceus* (Fischer) Bunge из Восточного Забайкалья

Intrapopulational variability of flavonoid complex *Astragalus membranaceus* (Fischer) Bunge from Eastern Zabaikalie

Аннотация. Исследованы состав и содержание флавоноидов *Astragalus membranaceus* разных онтогенетических состояний из ценопопуляции разно-травно-березового леса в Восточном Забайкалье. Количество флавоноидов изучали по сумме веществ и по главным компонентам флавоноидного комплекса. Выявлен типичный флавоноидный профиль и отклоняющиеся варианты в онтогенетической динамике. Изменчивость соотношения компонентов комплекса флавоноидов наблюдалась у 43 % изученных особей, у 57 % отмечена фенотипическая стабильность признака.

Ключевые слова: онтогенетическое состояние, типичный флавоноидный профиль, фенотипическая изменчивость.

Key words: ontogenetic stage, typicale flavonoids profile, phenotypic variability.

Номенклатура: Пешкова, 1979; Конспект..., 2005.

Введение

Astragalus membranaceus (Fischer) Bunge — маньчжуро-даурский вид, распространен по всему Забайкалью (Даурия, Бурятия, Витимское нагорье), на юге Якутии, на Дальнем Востоке, в Корее, Монголии и Северной Маньчжурии (Пешкова, 1979; Выдрина, 1994). Этот лесостепной вид произрастает по опушкам, лесным и суходольным лугам, в осветленных лесах, в зарослях кустарников (Пешкова, 1979).

A. membranaceus является ценным лекарственным растением, оказывающим общеукрепляющее, тонизирующее действие. В восточной медицине, в Забайкалье и на Дальнем Востоке корни и надземную часть растения употребляют в качестве гипотензивного, кардиотонического, диуретического, потогонного, ранозаживляющего, нормализующего процессы пищеварения средства, а также при нарушениях обмена веществ, для лечения инфицированных ран и как родовспомогательное, ускоряющее отделение плаценты. В китайской медицине входит в состав рецептов при злокачественных опухолях. (Ибрагимов, Ибрагимова, 1960; Растительные ресурсы СССР, 1987).

Широкий спектр лекарственного действия *A. membranaceus* обусловлен высоким содержанием различных биологически активных веществ. Однако

большая часть работ по фитохимическому изучению *A. membranaceus* связана с выделением полифенольных соединений, в частности, флавоноидов (Дунгэрдорж, 1978; Kosuge et al., 1986; Tian et al., 1993; Song et al., 1997; Song et al., 1997a; Lin et al., 2000).

При изучении морфологических признаков *A. membranaceus* и двух близких по морфологии родственных видов *A. propinquus* Schischkin и *A. mongholicus* Bunge с перекрывающимися границами ареалов становится актуальным привлечение биохимических методов. В этой связи необходимым условием является изучение изменчивости биохимических признаков — в нашем случае флавоноидного состава видов. Флавоноиды удовлетворяют всем требованиям, предъявляемым к химическим таксономическим признакам: «структурная вариабельность, широкое распространение, устойчивость, достаточно легкая и быстрая идентификация» (Harborne, 1975).

Цель данной работы — исследовать изменчивость состава и содержания флавоноидов *A. membranaceus* разных онтогенетических состояний для определения границ внутрипопуляционной изменчивости и выявления наиболее характерного «флавоноидного профиля» для растений изучаемой ценопопуляции.

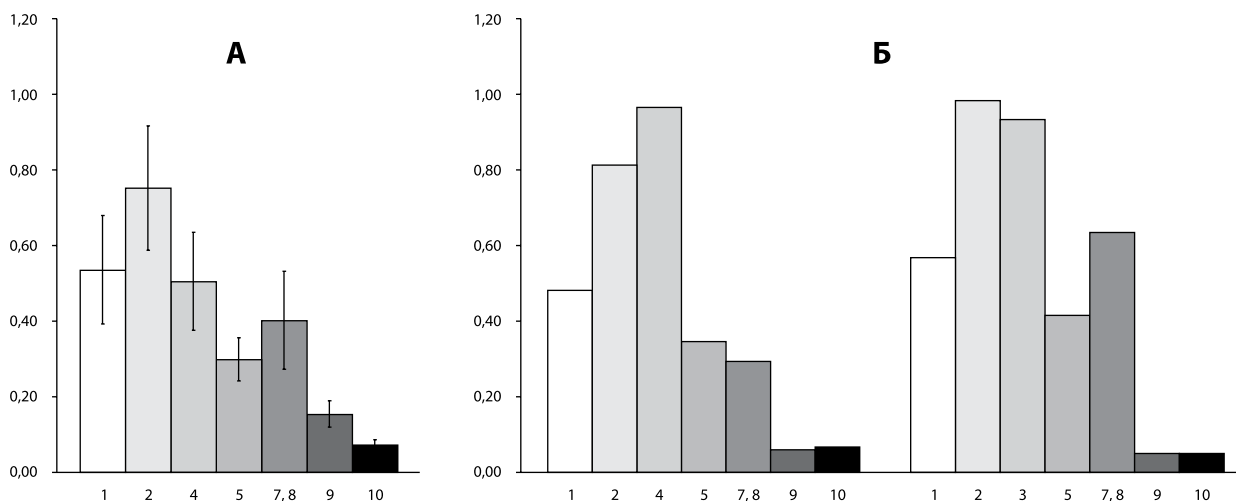


Рис. 1. Содержание компонентов флавоноидного комплекса в листьях средневозрастных генеративных особей *Astragalus membranaceus* из одной ценопопуляции: а — типичный профиль; б — варианты содержания флавоноидов у двух особей (Читин. обл., окр. п. Урульга, разнотравно-березовый лес, 2004 г., фаза плодоношения). По горизонтали — главные компоненты флавоноидного комплекса: 1, 2 — гликозиды изорамнетина, 4 — гликозид кверцетина, 5, 7—10 — не идентифицированные гликозиды. По вертикали — содержание флавоноидов, в % от массы сухого сырья. Вертикальной чертой на столбцах диаграммы отмечена величина стандартного отклонения δ

Материал и методы

Материал для фитохимического анализа был собран в 2004 г. в Читинской обл. (окр. п. Урульга) в разнотравно-березовом лесу в фазе плодоношения, т. е. в период максимального содержания флавоноидов в листьях (Сиднева, 2004). Онтогенетические состояния описывались с использованием методики, разработанной Т. А. Работновым (1950) и дополненной А. А. Урановым и его учениками (1976), придерживаясь онтогенетических состояний, выделенных Е. В. Алексеевой (2000) для родственного *A. propinquus*. Качественное определение флавоноидов проводили хроматографически (Mabry et al., 1970; Клышев и др., 1978). Методами хроматографии на бумаге, тонкослойной и колоночной хроматографии, УФ-спектроскопии был исследован агликоновый и гликозидный состав (Сиднева, 2004). Для определения агликоновой части гликозидов использовали методику (Высочина, 1969). Содержание веществ в 68 образцах изучали с одномерных хроматограмм хроматоспектрофотометрически (Высочина и др., 1987). Статистическая обработка проведена по Г. Н. Зайцеву (1984).

Результаты и их обсуждение

Данные по суммарному содержанию флавоноидов представлены в табл. 1. На основании сходства качественного состава и количественных соотношений главных веществ немногочисленную группу из трех иматурных особей объединили с виргинильными растениями. Эта объединенная группа имеет наибольшее среднее значение содержания флавоноидов ($3,97 \pm 0,16\%$ от массы сухого сырья).

В молодом, средневозрастном и старом генеративных состояниях содержание веществ уменьшается ($3,3 \pm 0,2\%$, $3,2 \pm 0,3\%$, $3,1 \pm 0,2\%$ соответственно) и в субсенильных особях составляет $2,7 \pm 0,2\%$. Эти данные согласуются с литературными сведениями о максимальном накоплении флавоноидов в молодых энергично растущих тканях (Минаева, 1978).

В изучаемой популяции разновозрастных растений было проанализировано содержание индивидуальных веществ флавоноидного комплекса. Всего в его составе от 9 до 13 компонентов. Идентифицированы некоторые главные гликозиды: гликозид изорамнетина 1, гликозид изорамнетина 2 и гликозид кверцетина 4 и минорный компонент — гликозид кверцетина 3. Различия в содержании главных индивидуальных веществ флавоноидного комплекса разновозрастных растений *A. membranaceus* представлены в табл. 2. Содержание гликозидов изорамнетина велико в группе иматурных и виргинильных особей, в трех генеративных онтогенетических состояниях оно существенно ниже и находится на одном уровне. Такое соотношение веществ в аспекте онтогенеза растения может указывать на активное участие гликозидов изорамнетина в генеративных процессах (Минаева, 1978). При плавном понижении содержания гликозида кверцетина 4 и гликозида 5 содержание суммы гликозидов 7 и 8 с возрастом растения увеличивается.

Анализ соотношения компонентного состава флавоноидов разновозрастных растений подтвердил полиморфность природных ценопопуляций астрагала перепончатого. Существуют как минимум три варианта сочетания главных компонентов в каждом онтогенетическом состоянии. Разнообразие флавоноидных профилей достигается преиму-

Таблица 1. Содержание флавоноидов в листьях растений *Astragalus membranaceus* разных онтогенетических состояний (% от массы сухого сырья)

Онтогенетическое состояние	N	M ± m _M	σ	V, %
im, v	8	3,97 ± 0,16	0,46	11,65
g1	16	3,33 ± 0,24	0,97	28,87
g2	14	3,17 ± 0,31	1,16	36,44
g3	17	3,13 ± 0,18	0,73	23,31
ss	13	2,66 ± 0,19	0,67	25,14
Все группы	68	3,19 ± 0,11	0,91	28,51

Примечание. N — число-вариант; M — средняя арифметическая; m_M — ошибка средней арифметической; σ — среднее квадратическое отклонение; V — коэффициент вариации.

Таблица 2. Содержание индивидуальных компонентов флавоноидного комплекса особей *Astragalus membranaceus* разных онтогенетических состояний (% от массы сухого сырья)

Онтогенетическое состояние	N	Гликозид изорамнетина (1)	Гликозид изорамнетина (2)	Гликозид кверцетина (4)	Гликозид (5)	Гликозиды (7), (8)
im, v	8	0,76 ± 0,10	1,08 ± 0,10	0,52 ± 0,10	—	—
g1	16	0,48 ± 0,04	0,86 ± 0,10	0,51 ± 0,06	0,31 ± 0,06	—
g2	14	0,51 ± 0,09	0,73 ± 0,11	0,49 ± 0,08	0,29 ± 0,03	0,39 ± 0,08
g3	17	0,48 ± 0,05	0,81 ± 0,04	0,47 ± 0,03	0,28 ± 0,03	0,55 ± 0,07
ss	13	0,58 ± 0,02	0,75 ± 0,10	0,33 ± 0,03	0,21 ± 0,02	0,70 ± 0,04

Таблица 3. Распределение особей разных онтогенетических состояний *Astragalus membranaceus* в зависимости от соотношения компонентов флавоноидного комплекса

Онтогенетическое состояние	N	Типичное соотношение компонентов		Отклонения в соотношении компонентов	
		n _p	p _n ± m _p	n _q	q ± m _q
im, v	8	4	0,50 ± 0,18	4	0,50 ± 0,18
g1	16	9	0,56 ± 0,12	7	0,44 ± 0,12
g2	14	9	0,64 ± 0,13	5	0,36 ± 0,13
g3	17	9	0,53 ± 0,12	8	0,47 ± 0,12
ss	13	8	0,62 ± 0,13	5	0,38 ± 0,13
Всего	68	39	0,57 ± 0,06	29	0,43 ± 0,06

Примечание. N — число-вариант; n_p — число особей с типичным соотношением компонентов; p — доля особей с типичным соотношением компонентов; m_p — ошибка доли; n_q — число особей с отклонениями в соотношении компонентов; q — доля особей с отклонениями в соотношении компонентов; m_q — ошибка доли.

щественно за счет изменения суммарного содержания и соотношения отдельных компонентов. Иногда происходит качественное изменение состава вследствие отсутствия некоторых минорных компонентов. Проследим явление отклонения компонентного состава флавоноидов от типичного профиля на примере особей средневозрастного онтогенетического состояния изучаемой популяции из разнотравно-березового леса. На рис. 1 изображены типичный профиль и два варианта профилей с отклонениями от типичного за счет изменения содержания гликозида изорамнетина 2 и суммы гликозидов 7 и 8.

Типичный профиль качественного состава флавоноидов данной популяции и общий профиль вида *A. membranaceus* (Сиднева, 2004) представ-

лены на рис. 2. В каждом возрастном состоянии есть особи, флавоноидный состав которых соответствует общему профилю вида, но в целом преобладают растения с неполным составом за счет отсутствия минорных компонентов. Десять постоянно присутствующих веществ представляют собой необходимый набор гликозидов, присущий данному виду, т. е. данный профиль видоспецифичен. Биохимическая изменчивость флавоноидного комплекса вида в пределах норм фенотипической изменчивости доказывает полиморфную структуру вида (Сиднева, 2004а).

В изученной популяции растения с наиболее часто встречающимся соотношением компонентов (типичный образец) составили 57 % от всех особей (табл. 3). Остальные 43 % имеют профили с нетипич-

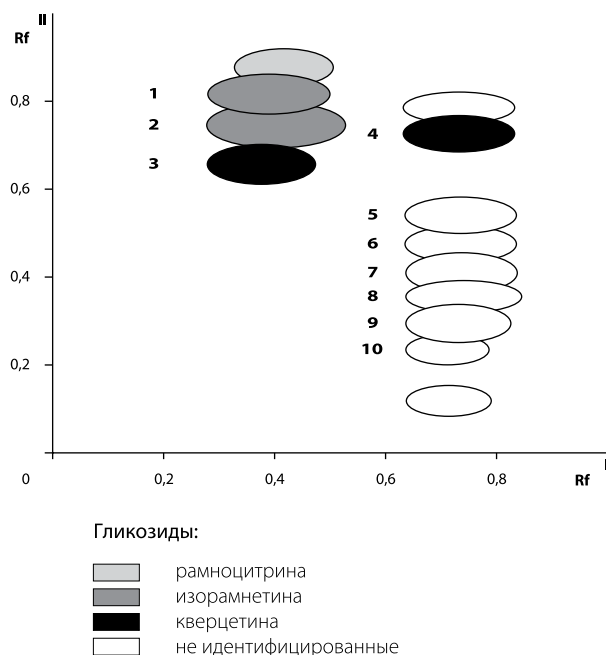


Рис. 2. Типичный флавоноидный профиль *Astragalus membranaceus*. Цифрами обозначен профиль вида в ценопопуляции разнотравно-березового леса (Читинская обл.). Обозначения для цифр те же, что и для рис. 1

ным соотношением компонентов. Самый высокий процент особей с отклонениями от типичного профиля наблюдается у имматурных и виргинильных (50%), молодых (44%) и старых генеративных (47%) растений. Это указывает на большое фенотипическое разнообразие особей данных онтогенетических групп. Особи среднего возраста проявляют большую стабильность — растения с нетипичным профилем составляют лишь 36%. В то же время по содержанию флавоноидов эта группа довольно разнообразна — коэффициент вариации V составляет 36,4%. Сенильные растения также имеют преобладающее число типичных профилей, отклоняющиеся варианты составляют 38%. Таким образом, элиминирующее действие стабилизирующего отбора на отклоняющиеся варианты велико в среднем возрасте. Старые растения также представляют собой стабильную группу по числу типичных флавоноидных профилей. Подобное соотношение типичных и нетипичных фенотипов в разных онтогенетических состояниях наблюдалось в двух ценопопуляциях *A. austrosibiricus* (Полякова, Ершова, 1996). Количество типичных профилей у этого вида составило 70%.

Выводы

1. В течение онтогенеза растений *A. membranaceus* выявлены определенные закономерности в накоплении флавоноидов. Суммарное содержание веществ достигает максимального значения у имматурных

и виргинильных особей и минимального — у субсенильных. Динамика содержания флавоноидов в трех генеративных состояниях значительна.

2. В изученной ценопопуляции наблюдается однонаправленность процессов накопления индивидуальных веществ. Листья имматурных и виргинильных растений содержат в значительных количествах гликозиды изорамнетина, в остальных онтогенетических состояниях количество этих двух компонентов меньше и почти не изменяется. С возрастом содержание гликозида кверцетина 4 и гликозида 5 уменьшается, а сумма компонентов 7 и 8 увеличивается. Выявленные закономерности динамики флавоноидного состава разновозрастных растений, вероятно, связаны с различной функциональной ролью этих веществ в биосинтетических процессах на определенных возрастных этапах жизни растений.

3. Типичный флавоноидный профиль характерен для 57% особей изученной популяции разновозрастных растений *A. membranaceus* из разнотравно-березового леса, 43% особей не укладываются в рамки адаптивного диапазона. Фенотипическое разнообразие, проявляющееся в различном количественном и качественном соотношении компонентов, выполняет роль стабилизирующего фактора для поддержания жизнеспособности популяции.

Благодарности

Автор выражает благодарность В. А. Черемушкиной и Г. Р. Денисовой за помощь в определении онтогенетических состояний растений *A. membranaceus*.

Библиографический список

- Алексеева Е. В. Эколого-биологические особенности *Astragalus propinquus* Schischik. в Западном Забайкалье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2000. 23 с.
- Вьдрина С. Н. *Astragalus* L. — Астрагал // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 29—32.
- Высочина Г. И. Флавоноиды сибирских видов рода *Polygonum* L. в связи с систематикой рода: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1969. С. 104—105.
- Высочина Г. И., Кульпина Т. Г., Березовская Т. П. Содержание флавоноидов в некоторых видах *Polygonum* L. секции *Persicaria* (Mill.) DC флоры Сибири // Растит. ресурсы. 1987. Т. 23. № 2. С. 229—234.
- Дунгэрдорж Д. Изучение флавоноидных соединений некоторых видов рода астрагал (*Astragalus* L.), применяемых в народной медицине Монголии: Автореф. дис. ... канд. фармацевтических наук. М., 1978. 23 с.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
- Ибрагимов Ф. И., Ибрагимова В. С. Основные лекарственные средства китайской медицины. М., 1960. 412 с.

Клышев Л. К., Бандюкова В. А., Алюкина Л. С. Флавоноиды растений (распространение, физико-химические свойства, методы исследования). Алма-Ата, 1978. 220 с.

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

Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск, 1978. 256 с.

Пешикова Г. А. Семейство *Fabaceae*, или *Leguminosae* — Бобовые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 2. С. 600—605.

Полякова Л. В., Ершова Э. А. Флавоноидный комплекс *Astragalus austrosibiricus* Schischk. в природных популяциях Алтая // Растит. ресурсы. 1996. Т. 32. № 1—2. С. 81—87.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Серия 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 179—196.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Hydrangeaceae* — *Haloragaceae*. Л., 1987. С. 109—125.

Сиднева О. В. Состав и содержание флавоноидов в надземной части *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge, произрастающего в Восточном Забайкалье // Флора и растительность Даурии: Исследования и охрана. Чита, 2004. С. 73—86.

Сиднева О. В. Биохимические аспекты популяционного разнообразия представителей секции *Ceanothum* Koch рода *Astragalus* L. (*Fabaceae*) // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Улан-Удэ, 2004а. С. 88—90.

Ценопопуляция растений: (Основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.

Harborne J. B. The Biochemical systematics of Flavonoids // The flavonoids (eds. J. B. Harborne, N. J. Mabry, H. Mabry). L., 1975. P. 1056—1095.

Kosuge T., Ishida K., Nagasawa M. Preparation of an isoflavone derivative from *Astragalus* roots // Chem. Abstrs. 1986. Vol. 105. № 12081.

Mabry T. J., Markham K. R., Thomas M. B. The systematic identification of flavonoid. B., Heidelberg; N. Y., 1970. 345 p.

Lin L.-Z., He X.-G., Lindenmaier M., Nolan G., Yang J., Cleary M., Qiu S.-X., Cordell A. G. Liquid chromatography-electrospray ionization mass spectrometry study of the flavonoids of the roots of *Astragalus mongolicus* and *A. membranaceus* // Journal of Chromatography. 2000. Vol. 876. P. 87—95

Song Ch., Zheng Zh., Liu D., Hu Zh. Antimicrobial isoflavans from *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge // Zhiwu Xuebao. 1997. Vol. 39. № 5. P. 486—488; Chem. Abstrs. 1998. Vol. 128. № 99816.

Song Ch., Zheng Zh., Liu D., Hu Zh., Sheng W. Pterocarpan and isoflavans from *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge // Zhiwu Xuebao. 1997a. Vol. 39. № 12. P. 1169—1171; Chem. Abstrs. 1999. Vol. 130. № 78683.

Tian Zh., Ma Y., Meng R., Li B. Quantitative determination of flavonoids in the stalk and leaves of *Astragalus membranaceus* by TLS // Shenyang Yaoxucyuan Xuebao. 1993. Vol. 10. № 1. P. 24; Chem. Abstrs. 1994. Vol. 120. № 73415.

Summary

The flavonoids complex of *Astragalus membranaceus* was investigated in connection with different ontogenetic stages from the population of the birch wood from Eastern Zabaikalie. Flavonoid sum reaches of the maximum in the immaturity individuals, minimum — in the sub-senile individuals in the leaves. Isoramnetin glycosides, 4 quercetin glycoside and 5 glycoside prevail in the immaturity and sub-senile plants. Quantity of 7 and 8 glycosides increases in the sub-senile individuals. Individuals with typicale ratio of components of flavonoids profile are indicated in each age group. Most of such plants occurs in middle age generational state (64%). In general in population 57% of plants have typicale profile but 43% constitute a group of phenotypic variability of the sign.

