

# Сибирский ботанический вестник

ISSN 1993-4955

ЭЛЕКТРОННЫЙ ЖУРНАЛ // [JOURNAL.CSBG.RU](http://JOURNAL.CSBG.RU)

ТОМ 2. ВЫПУСК 1. ИЮНЬ 2007



### О журнале

Учредителем журнала является  
Центральный сибирский  
ботанический сад СО РАН.

«Сибирский ботанический вестник:  
электронный журнал»  
(<http://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.

Журнал зарегистрирован как  
электронное научное периодическое  
издание, ISSN 1993-4955.

Издание зарегистрировано как  
электронное СМИ в Федеральной  
службе по надзору за соблюдением  
законодательства в сфере массовых  
коммуникаций и охране культурного  
наследия.

Свидетельство о регистрации ЭЛ №  
ФС77-27263 от 22.02.2007.

### Адрес редакции

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

Тел.: +7 (383) 334-44-05,  
E-mail: [journal@csbg.ru](mailto:journal@csbg.ru)

**Редактор выпуска** Е. Г. Зибзеев  
**Корректор** А. Ю. Пономарева  
**Технический редактор** Е. С. Николаев

### Редакционный совет

**Седельников В. П.** — *гл. редактор*, вед. н. с., д-р биол. наук,  
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН;  
**Науменко Ю. В.** — *зам. гл. редактора*, вед. н. с., д-р биол. наук,  
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН;  
**Зибзеев Е. Г.** — *отв. секретарь*, канд. биол. наук, н. с.,  
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН;

**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 581.522.4: 581.165.712

Е. М. Лях  
Е. М. LyakhЦентральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: lyakh@csbg.nsc.ru

статья поступила 29.04.2007

## Интродукция *Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb. как редкого вида для Читинской области

### Introduction *Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb. of a rare in Chita Oblast species

**Аннотация.** *Myricaria longifolia* (syn. *Myricaria dahurica* (Willd.) Ehrenb.) относится к растениям, применяемым в тибетской медицине. Отвары из листьев и ветвей входили в состав лекарственных сборов при лечении заболеваний печени, желчевыводящих путей, а также при интоксикациях (Баторова, и др., 1989). Мирикария — кустарник, занимающий исключительно галечники и песчаные наносы в долинах рек, поднимающийся до верхней границы леса. Распространена мирикария длиннолистная в южных районах Алтайско-Саянской горной области. *Myricaria longifolia* (*Tamaricaceae* Link.) имеет статус редкого вида с дизъюнктивным ареалом (Красная книга Читинской области..., 2002). В Читинской области известна единственная популяция *M. longifolia*, в районе поселка Кыра. Это самая северо-восточная точка ее ареала. В настоящее время в природе происходит интенсивное хозяйственное освоение территории Южной Сибири, выпас скота и разрушение русел рек при геологоразведочных и дорожно-строительных работах, что приводит к нарушениям естественных местообитаний мирикарии. В связи с этим возникла необходимость сохранения и введения в культуру в ботанических садах такого ценного растения, как *Myricaria longifolia*. В статье разработаны приемы и методы вегетативного размножения мирикарии длиннолистной.

**Ключевые слова:** редкий вид, биология, сохранение, интродукция, вегетативное размножение, мирикария, тибетская медицина.

**Key words:** rare species, biology, preservation, introduction, vegetative reproduction, myricaria, Tibetan medicine.

**Номенклатура:** Лях, 1996.

## Введение

В связи с интенсивным хозяйственным освоением территории Южной Сибири, проведением геологоразведочных и дорожно-строительных работ, происходит сокращение естественных ареалов и нарушение мест обитания многих редких для регионов видов растений. К таким растениям относится мирикария длиннолистная — *Myricaria longifolia* Сем. *Tamaricaceae* Link (рис. 1). Мирикария — кустарник, произрастает на песчаных и галечниковых прирусловых участках горных рек. Это пионерное растение, биология которого до настоящего времени слабо изучена. Распространена мирикария длиннолистная в южных районах Алтайско-Саянской горной области. Растет на галечниковых и каменистых берегах горных рек, поднимается до верхней границы леса (Коропачинский, 1983). Сибирские попу-

ляции расположены в самой северной части ареала и имеют большое значение в сохранении генофонда как наиболее приспособленные к условиям резко континентального климата (Лях, 1996). В Читинской области известна единственная популяция *M. longifolia*, в районе поселка Кыра. Это самая северо-восточная точка ее ареала. *Myricaria longifolia* имеет статус редкого вида с дизъюнктивным ареалом (Красная книга Читинской области..., 2002). Мирикария длиннолистная представляет практическую ценность как медоносное, кормовое, технической и лекарственное растение (Семенова, 1993). *Myricaria longifolia* (syn. *Myricaria dahurica* (Willd.) Ehrenb.) использовалась в тибетской медицине. Отвары из листьев и ветвей входили в состав лекарственных сборов при лечении заболеваний печени, желчевыводящих путей, а также при интоксикациях (Баторова и др., 1989). В связи с этим, необходимо сохранение изучаемого



Рис. 1. *Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb

вида в ботанических садах. Возникает острая необходимость изучения способов размножения и в первую очередь — вегетативного, которое позволяет сохранить генофонд не только вида, но и всех внутривидовых форм. В статье приводятся разработанные в ЦСБС рекомендации по вегетативному размножению *Myricaria longifolia*.

## Материал и методы

Опыты проводились с одревесневшими (зимними) черенками *Myricaria longifolia*, в четырех повторностях, каждая повторность по 25 черенков. Одревесневшие побеги прошлого года срезались с маточных растений ранней весной: первый срок срезки — до начала сокодвижения и набухания почек (28.04), второй срок срезки — в период набухания почек (4.05). Температура почвы в этот период была еще низкая для посадки черенков. Поэтому часть срезанных побегов помещалась в холодный погреб с температурой +2—3 °С, где хранилась до повышения температуры почвы, а другая часть побегов была расчеренована (на черенки 20—25 см) и высажена на следующий день (29.04) в грунт. Предварительно перед посадкой все черенки находились в стеклянной посуде с водой в течение 12 часов. Черенки при этом сортировались на три группы: черенки из нижней части побега (диаметр 8—10 мм), из средней части (5—7) и из верхней части побега (2—4 мм). Остальная часть одревесневших побегов, хранив-

шихся в погребе с 28.04, была расчеренована 4 мая (черенки помещены в воду на 12 часов) и высажена 5 мая, а затем этот опыт был повторен через 10 дней — 15 мая. Параллельно 4 мая на маточнике были срезаны одревесневшие побеги с уже набухшими почками, также помещены в воду (на 12 часов) и высажены 5 мая. При анализе результатов опытов учитывались такие показатели, как укореняемость черенков (%), среднее число, средний прирост (см) и число вегетативных побегов. По результатам полевых опытов был проведен однофакторный дисперсионный анализ. Изучались такие факторы, как сроки срезки и посадки черенков, местоположение черенков на побеге, использование для укоренения черенков различных субстратов. Объектом наблюдения было число укоренившихся черенков в результате влияния отдельного фактора. В результате дисперсионного анализа получили следующие данные: степень достоверности действия на объект данного фактора, доля влияния на объект данного фактора и доля влияния неучтенных, случайных факторов, показатель точности опыта. Были подсчитаны критерии Стьюдента для выяснения достоверности различий в опытах ( Доспехов, 1972).

## Результаты и обсуждение

Как показали опыты, у черенков *M. longifolia*, срезанных в апреле (28.04) и сразу же высаженных (29.04), укоренение ниже (24,6%), чем у черенков, хранившихся и высаженных 5 мая (50,6%) (табл. 1). Это объясняется тем, что при низкой температуре почвы процесс образования корней задерживается. У черенков, срезанных в апреле и высаженных в мае, корнеобразование начиналось на 6—10 дней раньше, чем у черенков апрельской посадки. Также можно было наблюдать задержку начала корнеобразования около 10 дней у растений, срезанных и посаженных в мае уже с набухшими почками, по сравнению с растениями, срезанными в апреле до начала набухания почек. В данном случае у черенков с ненабухшими почками быстрее начинается процесс корнеобразования (на 8—10 дней раньше) и значительно лучше развита к концу вегетации корневая система, а у черенков, срезанных с набухшими почками, раньше начинается рост побегов, еще до начала роста придаточных корней. Активность ростовых

Таблица 1. Укоренение одревесневших черенков *M. longifolia* в различные сроки срезки

| Дата срезки                  | Дата посадки | Число укорененных черенков, % | F     | Fкр   | Влияние фактора, % |
|------------------------------|--------------|-------------------------------|-------|-------|--------------------|
| до набухания почек (28.04)   | 29.04        | 24,6                          | 39,64 | 4,256 | 90                 |
|                              | 5.05         | 50,6                          | 14,04 | 4,256 | 76                 |
|                              | 15.05        | 43,2                          | 18,75 | 4,256 | 81                 |
| после набухания почек (4.05) | 5.05         | 37,0                          | 19,04 | 4,256 | 81                 |

физиологических процессов в черенках с набухшими почками в той или иной степени задерживает развитие придаточных корней. Следовательно, можно говорить о том, что наиболее оптимальный срок срезки черенков *M. longifolia* — период до набухания почек (в конце апреля). Хранить черенки лучше всего в прохладном (+2—3 °С) влажном погребе. Метаболические превращения, происходящие в черенках во время хранения при низких положительных температурах, близки к тем, которые происходят в семенах при стратификации. Хранение черенков ранней весенней заготовки в таких условиях способствует тому, что у черенков быстрее начинается процесс корнеобразования и лучше развивается корневая система. Факторный анализ для изучения влияния фактора срока срезки и посадки на укоренении черенков показал, что при ранней срезке до набухания почек (28.04) и посадки (29.04) влияние фактора на укореняемость черенков 90 % и высоко достоверно ( $F=39,64$  при критическом  $F_{0,5}=4,25$ ). При высадке черенков в оптимальные для укоренения сроки 5.05 и 15.05, влияние фактора соответственно составляет 76 % и 81 % со значением  $F$  также выше критического  $F$  (табл. 1). Из полученных данных видно, что влияние такого фактора, как срок срезки, на укореняемость черенков сильное и высоко достоверное.

Изучалось также укоренение черенков в зависимости от месторасположения черенка на побеге. При раннем сроке посадки (29.04), меньше укоренилось черенков из верхней (8 %) и средней (23 %) части побега (табл. 2). Таким образом, можно сделать вывод, что при ранней срезке черенков в период до набухания почек и ранней посадке для лучшего укоренения необходимо брать черенки из нижней части побега мирикарии. А в оптимальные сроки посадки лучше укореняются черенки из средней и нижней частей побега.

Анализируя длину побегов у одревесневших черенков к концу вегетационного периода, можно

сказать, что она достоверно отличается по средним значениям при 5 % уровне значимости в зависимости от первоначального положения черенка на побеге: верхняя, средняя, нижняя часть. Сравнительные длины побегов различных сроков укоренения, можно сказать, что фактор сроков срезки и посадки достоверно влияет на процент укоренения черенков, а не на дальнейший их рост и развитие (табл. 3).

Изучали влияние такого фактора, как состав субстрата, на укореняемость черенков. Опыты с черенками проводились на различных субстратах, имитирующих субстрат естественных местообитаний мирикарии. Для сравнения, черенки высаживались на песке, на керамзите, на серой лесной почве. Лучше укоренились черенки в песке (50 %) и керамзите (48 %) по сравнению с почвой (28 %). Различия между числом укоренившихся черенков в песке и керамзите недостоверны при 5 % уровне существенности. При сравнении с черенками, укореняющимися в почве, критерий Стьюдента показывает достоверность различий и колеблется в пределах от 4,2 до 5,6. Факторный дисперсионный анализ показал, что влияние качества субстрата на укореняемость черенков *M. longifolia* составляет 84,4 % и является высоко достоверным ( $F=25,11$ ).

Таким образом, в результате наших исследований можно говорить о том, что *Myricaria longifolia* хорошо размножается зимними стеблевыми черенками, укоренение которых достигает 71 %. Оптимальный срок заготовки черенков *M. longifolia* в период до набухания почек (в конце апреля). Хранить черенки до посадки лучше всего в прохладном (+2—3 °С) влажном погребе. Лучший для укоренения черенков срок посадки — через 10—12 дней после срезки (в начале-середине мая), когда температура почвы будет достаточно высокой для начала корнеобразования ( $t=5—10$  °С). В этот период посадки у *M. longifolia* хорошо укореняются черенки из нижней и средней части побега в песке или на керамзите.

**Таблица 2.** Укоренение одревесневших черенков *M. longifolia* в зависимости от местоположения черенка на побеге

| Дата срезки                | Дата посадки | Расположение черенка, на побеге (часть побега) | Число черенков, % Хср. |
|----------------------------|--------------|--|------------------------|
| до набухания почек 28.04   | 29.04        | верхняя  | 8                      |
|                            |              | средняя  | 23                     |
|                            |              | нижняя   | 43                     |
|                            | 5.05         | верхняя  | 31,2                   |
|                            |              | средняя  | 53                     |
|                            |              | нижняя   | 68                     |
| 15.05                      | верхняя      | 23   |                        |
|                            | средняя      | 48   |                        |
|                            | нижняя       | 60   |                        |
| после набухания почек 4.05 | 5.05         | верхняя  | 21,2                   |
|                            |              | средняя  | 37                     |
|                            |              | нижняя   | 53,2                   |

**Таблица 3.** Длины побегов *M. longifolia* в первый и второй годы формирования

| Дата срезки                  | Дата посадки | Расположение черенка, на побеге (часть побега) | первый год, Хср. см | второй год, Хср. см |
|------------------------------|--------------|--|---------------------|---------------------|
| до набухания почек (28.04)   | 5.05         | верхняя  | 32 ± 0,2            | 45 ± 2,8            |
|                              |              | средняя  | 44 ± 2,6            | 65 ± 4,9            |
|                              |              | нижняя   | 49 ± 2,9            | 53 ± 3,6            |
|                              | 15.05        | верхняя  | 19 ± 1,7            | 31 ± 1,9            |
|                              |              | средняя  | 29 ± 2,1            | 50 ± 3,3            |
|                              |              | нижняя   | 36 ± 2,5            | 38 ± 2,1            |
| после набухания почек (4.05) | 5.05         | верхняя  | 24 ± 1,3            | 28 ± 1,9            |
|                              |              | средняя  | 33 ± 2,7            | 30 ± 2,1            |
|                              |              | нижняя   | 44 ± 2,9            | 53 ± 3,1            |

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 05-04-49157.

## Библиографический список

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

Доспехов Б. А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка данных. М.: Колос, 1972. 207 с.

Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Мирикария длиннолистная. Чита: Стиль, 2002. 124 с.

Коропачинский И. Ю. *Myricaria* Desv. // Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Новосибирск: Наука, 1983. С. 286—287.

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

Семенова Л. С. Флавоноидный состав побегов *Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb. // Растительные ресурсы. СПб., 1993. Т. 29. Вып. 2. С. 40—42.

## Summary

*Myricaria longifolia* (*Tamaricaceae* Link.) has been used in Tibetan medicine for a longtime. Leaf and shoot decoctions formed part of medicinal mixtures when treating diseases of liver and bile excretory tracts, as well as at intoxications. The genus *Myricaria* Desv. belongs to the ancient genera of the desert flora, the origin and development of which are connected with Central Asia. *Myricaria* is a shrub growing only on pebbles and sandy alluviums in river valleys. It is a pioneer plant whose biology has been poorly studied to date. The area of *M. longifolia* includes the southern regions of Siberia. *M. longifolia* has a status of a rare species (Red Data Book of Chita Oblast, 2002). Introduction of *M. longifolia* has assumed a special importance due to intensive development of the habitats of this genus. At present the species is on the verge of extinction in some regions of its area (southern Altai, Tuva, etc.). Our aim was to develop methods of propagation for preservation of this rare species. We have tested vegetative reproduction of *M. longifolia*.

УДК 581.15

А. В. Агафонов  
A. V. AgafonovЦентральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотолинская, 101  
E-mail: agalex@csbg.nsc.ru

статья поступила 10.05.2007

## Дифференциация рода *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae) в азиатской части России с позиций таксономической генетики

### Differentiation of the genus *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae) in the Asiatic part of Russia in the view of taxonomical genetics

**Аннотация.** В работе приводятся краткие данные из различных источников об этапах создания геномной системы классификации и о геномной конституции сибирских и дальневосточных видов рода *Elymus*. Обсуждаются актуальные вопросы, связанные с причинами и последствиями естественной меж- и внутривидовой дифференциации. Сформулированы принципы дальнейшего совершенствования системы таксонов рода на основе комплексного подхода в изучении механизмов микроэволюции.

**Ключевые слова:** геном, гаплом, *Elymus*, таксономия, рекомбинация, интрогрессия, генетический анализ.

**Key words:** genome, haplome, *Elymus*, taxonomy, recombination, introgression, genetic analysis.

## Введение

Род *Elymus* L. включает в себя относительно короткоживущие и исключительно полиплоидные виды многолетних трав трибы *Triticeae* Dum. семейства *Poaceae* Varnh. Большая часть видов является в той или иной степени дерновинными или, в редких случаях, корневищными, самоопыляющимися с мелкими пыльниками. По современным обобщенным обработкам род *Elymus* насчитывает до 150 таксонов видового ранга (Цвелев, 1991; Barkworth et al., 2007). Род широко распространен на всех материках, но центром происхождения считается Центральная Азия, где произрастает не менее половины всех известных его видов (Lu, 1994; Salomon et al., 1997).

Представители рода произрастают на лугах, в полупустынях, на горных склонах и в долинах, среди кустарников, на лесных полянах. Они занимают разные экологические ниши, поднимаясь до 5 000 м выше уровня моря. Естественная морфологическая изменчивость и фенотипическая пластичность под влиянием условий среды, а также весьма распространенная спонтанная межвидовая и межродовая гибридизация существенно затрудняют объективную систематизацию таксонов внутри рода, и эта проблема до настоящего времени остается наиболее дискуссионной (Salomon, Lu, 1992; Jensen, Chen, 1992; Barkworth, 1994; Agafonov, Salomon, 2002).

Большое количество исследовательских программ в мире направлено на изучение эволюционных процессов в родовом комплексе, а также вопросов биосистематики, цитогенетики, экологии, молекулярной биологии, практической селекции и других аспектов. Многие виды *Elymus* представляют интерес как кормовые интродуценты (Макарова, 1965; Денисов, 1980; Дикорастущие кормовые..., 1982; Walton, Aung, 1989; Asay, 1992) и как потенциальные доноры полезных признаков для улучшения хлебных культур, поскольку триба *Triticeae* содержит три самые важные зерновые культуры — пшеницу, рожь и ячмень (Цицин, 1954; 1981; Цицин, Петрова, 1963; 1976; Dewey, 1984; Sharma, Baenziger, 1986; Lu, Bothmer, 1990; Lu, Bothmer, 1991; Dong et al., 1992).

## Геномная концепция и система классификации

Понятие «геном» было предложено Уинклером (Winkler, 1920) для обозначения общей совокупности генетического материала, в котором каждый аллель представлен одной единицей или, в цитогенетической интерпретации, — совокупность генов, содержащихся в гаплоидном наборе хромосом. Но многие исследователи (Kihara, Nishiyama, 1930) применяли этот термин как для полиплоидов, подразумевая гаплоидный набор на функциональном уровне, так и для моноплоидных элементов, из которых может состоять гаплоидный набор хромосом у полиплоида.

Для разрешения терминологического разночтения А. Лёве (Löve, 1982) предложил вернуться к первоначальной трактовке понятия «геном» как гаплоидного набора хромосом у особи с любым уровнем плоидности и использовать термин «гаплом» (haplome) для обозначения базисного, моноплоидного хромосомного набора. Тогда «геномный анализ» — это метод идентификации базисных геномов (гаплов) у видов с разными уровнями плоидности, т. е. определение уровня гомологичности определенных хромосомных наборов на основе феномена конъюгации хромосом в метафазе I мейоза у межвидовых и межродовых гибридов. Характер хромосомных ассоциаций и хиазмообразования между наборами родителей является достаточно достоверным показателем геномного родства.

Таким образом, степень родства простых геномов (гаплов), выявляемая в метафазе I мейоза через феномен конъюгации (хромосомного спаривания), остается одним из наиболее функционально-универсальных и точных критериев при установлении филогенетических связей. Однако следует отметить, что термин «гаплом», при всей очевидной целесообразности его использования для обозначения простых геномов у злаков, так и не получил всеобщего распространения, а термин «геном» во многих западных публикациях до сих пор используют для обозначения как базисного «гаплома», так и всего гаплоидного набора хромосом.

В течение последних шести десятилетий геномный анализ играл все возрастающую роль в изучении биосистематических отношений в трибе *Triticeae*. Успешное приложение геномного анализа к пшеницам и ее ближайшим сородичам способствовало дальнейшему расширению числа объектов изучения. Этот метод был использован для исследования филогенетических отношений у многолетних представителей трибы в родах *Elymus*, *Hordeum*, *Agropyron*, *Psathyrostachys*, *Leymus* и сложного комплекса видов, включенных в род *Elytrigia*. Особое значение в таксономической классификации придавал геномным отношениям А. Лёве (Löve, 1982; 1984), которые, по его мнению, достаточно точно отражают филогению и эволюционные связи между видами.

В законченном виде «Геномная система классификации» у многолетних злаков трибы была представлена Д. Дьюи (Dewey, 1984). Автор справедливо подчеркивал, что «принятие геномной системы классификации будет способствовать преодолению многих, хотя и не всех, субъективных взглядов на таксономические границы родов». В настоящее время эта система классификации в трибе *Triticeae* в общем виде стала общепринятой не только как «руководство по межродовой гибридизации у многолетних видов *Triticeae*», но и как важнейший критерий филогенетических отношений для решения таксономических задач (Wang et al., 1994).

## Геномные взаимоотношения в роде *Elymus*

Все виды рода *Elymus* являются аллополиплоидами, их геноотипы состоят из двух, трех и более пар разнокачественных гаплов. Основное (базовое) хромосомное число *Elymus*, как и других родов трибы *Triticeae*,  $x=7$ . Большинство видов рода (около 75 %) являются тетраплоидами, 30 таксонов (20 %) — гексаплоидами и лишь некоторые (менее 5 %) — октоплоидами (Dewey, 1984; Löve, 1984). Филогенетически виды *Elymus* происходят от других таксонов трибы *Triticeae*, таких как *Pseudoroegneria*, *Hordeum*, *Agropyron*. Первоначально для рода *Elymus* было идентифицировано и получили буквенные обозначения два простых (базисных) генома — гаплом «S», имеющий происхождение от рода *Pseudoroegneria* (Dewey, 1967), и гаплом «H», происходящий от *Hordeum* (Dewey, 1971). А. Лёве (1984) предложил принять геномные комбинации «SH», «SHH», «SSH» и «SSHH» как конституцию рода *Elymus* в целом. Кроме гаплов «S» и «H», широкое распространение у азиатских представителей рода имеет гаплом неизвестного происхождения, получивший обозначение «Y» (Dewey, 1984). Автор предлагал рассматривать геномную конституцию представителей рода как комбинации «SH», «SY» или «YH» и их сегментальные аллоплоиды. Многолетние поиски естественного прародителя гаплома «Y» не увенчались успехом, но в последние годы были получены данные о том, что этот гаплом является производным от гаплома «St» в процессе дивергенции одного из гаплов у автополиплоида с геномной формулой StSt (Lu, Liu, 2005).

Сравнительно недавно было идентифицировано еще два базисных гаплома у гексаплоидных видов *Elymus*. Гаплом «P», привнесенный из рода *Agropyron*, был обнаружен у некоторых центрально-азиатских видов, таких как *E. kengii*, *E. grandiglumis*, *E. alatavicus*, *E. batalinii* (Jensen, 1990). Гаплом «W», происходящий от *Australopyrum* Löve, был идентифицирован у австралийских гексаплоидов *E. scabrus* и *E. rectisetus* (= *E. scaber* ssp. *rectisetus*), обладающих уникальным для трибы *Triticeae* апомиктическим способом размножения (Crane, Carman, 1987; Torabinejad, Mueller, 1993; Wang, Jacobs, 2002).

Гаплом «S» обнаружен у всех представителей рода и является наиболее важной частью наследственного материала. Филогенетический донор S-гаплома *Pseudoroegneria* — многолетний род, содержащий около 15 диплоидных (SS- или SP-геном) и тетраплоидных (SSSS- или S1S1S2S2-геном) (Dewey, 1974; 1984; Wang et al., 1986; Jensen et al., 1992). Между диплоидными представителями *Pseudoroegneria* и тетраплоидными SH- и SY-геномными видами *Elymus* получено много гибридов, которые образуются достаточно легко и не требуют применения специальных методов эмбрионального выращивания. Данные о мейотическом спаривании хромосом показывают, что S-гапломы этих двух родов имеют

очень высокую степень гомологичности (до 7 бивалентов на клетку) несмотря на варьирование частоты спаривания у некоторых гибридных растений (Jensen, 1989).

Гаплот «Н» присутствует у многих тетраплоидных и гексаплоидных видов *Elymus*, а его донор — род *Hordeum*, включающий приблизительно 40 однолетних и многолетних таксонов. Родственность между гаплотами «S» и «Н» была охарактеризована как довольно низкая со средним значением хиазмообразования 0,2 на клетку (Torabinejad et al., 1987). Другие триплоидные гибриды между *Hordeum* и SY-геномными азиатскими видами *Elymus* характеризовались крайне низким уровнем спаривания хромосом в М1, что является доказательством отсутствия Н-гаплота у этих видов *Elymus*, а также крайне низкой гомологией между гаплотами «Н», «S» и «Y» (Lu, Bothmer, 1990).

Донором Р-гаплота у SYP-геномных центральноазиатских гексаплоидных видов *Elymus* с высокой вероятностью предполагается многолетний род *Agropyron*, содержащий диплоидные, тетраплоидные и гексаплоидные виды с геномными формулами «Р», «PP» и «PPP». Присутствие Р-гаплота у этих гексаплоидов установлено по высокому уровню хромосомного спаривания у гибридов между видами *Elymus* и *Pseudoroegneria tauri*, тетраплоидного многолетника, содержащего гаплоты «S» и «Р». При этом обнаружилась сравнительно высокая гомологичность между S- и Р-гаплотами (Napier, Walton, 1982; Wang, 1989; Jensen, 1990).

Гаплот «W» был найден только у австралийского гексаплоидного вида *E. scabrus*, не считая рода-донора *Australopyrum*. W-гаплоты этих двух родов показали высокую гомологию, в то время как остальные гаплоты рода *Elymus* от вышеназванных эволюционно достаточно отдалены (Torabinejad, Mueller, 1993).

На основании данных о геномной конституции у разных представителей *Elymus* неоднократно высказывались мнения о целесообразности разбиения этого крупного рода на несколько подродов или даже самостоятельных родовых таксонов. В частности, с большей или меньшей категоричностью предлагалось восстановить родовое название *Roegneria* с включением в него SY-геномных видов (Baum et al., 1991; Jensen, Chen, 1992), а для SYP-геномных использовать название *Kengyilia* (Yen, Yang, 1990). Согласно номенклатуре геномных символов, разработанной для трибы *Triticeae* (Wang et al., 1994), гаплот «S» получил обозначение «St», однако до настоящего времени в литературе используются оба символа.

Таким образом, хромосомная основа рода *Elymus* L. представлена пятью гаплотами «S», «Н», «Y», «Р», «W» в различных комбинациях. К настоящему времени идентифицировано 7 стабильных гаплотных комбинаций: SSHH и SSYY — для тетраплоидов

( $2n = 4x = 28$ ), SSHYY, SSYYWW, SSYYPP, SSSSHH и SSSSY — для гексаплоидов ( $2n = 6x = 42$ ). Как исключительно аллоплоидный, род *Elymus* имеет происхождение от других таксономических групп и, следовательно, филогенетически связан с другими родами трибы *Triticeae*.

Виды рода *Elymus*, имеющие разные геномы, имеют тенденцию к произрастанию в разных географических и климатических зонах, однако имеет место и перекрывание ареалов. По последней сводке сосудистых растений (Черепанов, 1995) на территории России и сопредельных государств — бывших республик СССР — произрастает 72 вида *Elymus*. В Российской Федерации наибольшее число видов *Elymus* (34) распространено в Сибири и на Дальнем Востоке (Цвелев, 1976; Пробатова, 1985; Пешкова, 1990). Для азиатских видов России достоверно установлено три типа геномной конституции: тетраплоиды  $2n = 28$  с геномной формулой StStHH и StStYY и гексаплоиды  $2n = 42$  с формулой StStHHYY (табл. 1). Цитогенетически геномная конституция установлена только для части видов.

По нашим данным, основанным на анализе морфологических признаков и (или) показателях фертильности межвидовых гибридов, к StH-геномной группе следует относить *E. charkeviczii* Probat., *E. hyperarcticus* (Polun.) Tzvel., *E. ircutensis* Peschkova, *E. kamczadalarum* (Nevski) Tzvel., *E. komarovii* (Nevski) Tzvel., *E. novae-angliae* (Scribn.) Tzvel., *E. pubiflorus* (Roshev.) Peschkova, *E. subfibrosus* (Tzvel.) Tzvel., *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvel., *E. vassiljevii* Czer., *E. viridiglumis* (Nevski) Czer., *E. zejensis* Probat. StY-геномную группу, вероятнее всего, дополняют *E. amurensis* (Drob.) Czer. и *E. kurilensis* Probat. К StHY-группе относятся также *E. excelsus* Turcz. ex Grizeb. и *E. woroschilowii* Probat., геномная конституция которых подтверждена молекулярно-генетическими исследованиями (Baum et al., 2003), а также, по всей видимости, *E. pamiricus* Tzvel., признаваемый по более ранним обработкам как *E. schrenkianus* ssp. *pamiricus* (Tzvel.) Tzvel.

#### Общебиологические и генетические основы таксономии StH-геномных видов *Elymus* и StHY-геномного комплекса *E. dahuricus* азиатской части России

Многолетний опыт изучения вышеназванной группы видов в естественных условиях, а также результаты экспериментов при выращивании особей в открытом грунте и в климокамере позволяют сформулировать некоторые общие особенности видов этой группы.

Большинство видов *Elymus* экологически пластичны и занимают различные местообитания, часто с повышенной степенью естественных сукцессий (высохшие русла или берега рек и ручьев), а также нарушенные антропогенные местообитания (обочины дорог и троп, железнодорожные насыпи, гра-

**Таблица 1.** Сибирские и дальневосточные виды рода *Elymus*, у которых определена геномная конституция цитогенетическим методом

| Вид                                   | Автор                      | Вид   | Автор             |
|---------------------------------------|----------------------------|---|-------------------|
| <b>Геномная конституция StStHH</b>    |                            |   |                   |
| <i>E. caninus</i> (L.) L.             | Dewey, 1968                | <i>E. macrourus</i> (Turcz.) Tzvel.             | Lu, 1993          |
| <i>E. confusus</i> (Roshev.) Tzvel.   | Lu et al., 1995            | <i>E. mutabilis</i> (Drob.) Tzvel.              | Dewey, 1984       |
| <i>E. fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel.   | Dewey, 1984                | <i>E. sajanensis</i> (Nevski) Tzvel.*           | Dewey, 1984       |
| <i>E. jacutensis</i> (Drob.) Tzvel.)  | Lu, 1993                   | <i>E. sibiricus</i> L.                          | Dewey, 1974       |
| <i>E. kronokensis</i> (Kom.) Tzvel.*  | Dewey, 1984                | <i>E. trachycaulus</i> (Link) Gould ex Shinners | Dewey, 1968       |
| <b>Геномная конституция StStYY</b>    |                            |   |                   |
| <i>E. ciliaris</i> (Trin.) Tzvel.     | Dewey, 1984                | <i>E. nevskii</i> Tzvel.                        | Salomon, 1993     |
| <i>E. fedtschenkoi</i> Tzvel.         | Liu, Dewey, 1983           | <i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvel.            | Lu et al., 1990   |
| <i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.    | Jensen, Hatch 1989         |   |                   |
| <b>Геномная конституция StStHHY</b>   |                            |   |                   |
| <i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Grizeb. | Sakamoto, 1982; Dewey 1984 | <i>E. schrenkianus</i> (Fish. et Mey.) Tzvel.   | Lu, Bothmer, 1992 |
| <i>E. nutans</i>                      | Lu, 1993                   | <i>E. tsukushiensis</i> Honda                   | Lu, Bothmer, 1990 |

**Примечание.** \* геномная конституция была определена для *Elymus alaskanus* (Scrib. & Merr) Löve, синонимами которого в настоящее время западными таксономистами рассматриваются виды *E. kronokensis* (Komar.) Tzvel. и *E. sajanensis* (Nevski) Tzvel. (Lu, 1993).

ницы лесопосадок и т. д.). Самоопыление, как основная форма размножения видов *Elymus*, обеспечивает высокую семенную продуктивность вне зависимости от численности популяции. Вместе с относительно коротким жизненным циклом особей (не более 5 лет) это обуславливает высокую пространственную «подвижность» генофонда, т.е. исчезновение особей и микропопуляций в одних локальных местообитаниях и появление — в других.

Широкий диапазон внешних условий, обеспеченный обширными ареалами большинства видов и случайными «шумами» индивидуальных режимов произрастания, ведут к значительным модификационным сдвигам в морфологии особей. При этом некоторые виды различают на основании **количественных** характеристик и признаков.

Многочисленные указания в литературе об определенной склонности видов *Elymus* к межвидовой гибридизации подтверждаются нашими исследованиями. Многие виды часто произрастают совместно с другими видами рода (одним или более). Можно было бы ожидать, что хазмогамный тип цветения, характерный для большинства видов *Elymus*, должен приводить к перекрестному опылению с высокой частотой. Однако, в норме самоопыление обеспечивается рядом факторов:

1. достаточным количеством собственной пыльцы, которая созревает одновременно с женскими гаметофитами;

2. отсутствием генетических систем самонесовместимости, функционирующих на пре-зиготических стадиях образования зародышей;

3. аллотетраплоидной природой генома, обеспечивающей при самоопылении необходимый уровень гетерозиготности по большому числу жизненно важных генетических систем.

Поэтому уровень гетерозиготности растений в популяциях довольно низок, а число межвидовых гибридов даже в смешанных местообитаниях относительно невелико. Кроме хазмогамного типа цветения, перекрестному опылению могут способствовать функциональные нарушения в формировании жизнеспособной пыльцы в некоторых колосьях конкретной особи. Именно в результате спонтанной гибридизации в коллекционных сборах обнаруживаются морфологически отклоняющиеся формы (МОФ), среди которых идентифицируются полностью или частично стерильные межвидовые гибриды, а также самофертильные особи, несущие признаки межвидовой интрогрессии.

Последующее самоопыление после мейотической рекомбинации хромосом в сочетании с жестким естественным отбором делают возможным закрепление новых адаптивных или нейтральных наследственных комбинаций, а также элиминацию полулетальных и летальных генов на протяжении всего нескольких поколений. Тогда при многократной смене поколений локальные популяции могут претерпевать существенные изменения, которые, однако, трудно отличить от явлений естественной внутривидовой изменчивости, в основе которой лежит множественный аллелизм. В ряде случаев результатом морфологического анализа гербарного материала становится описание новых видов там, где следует констатировать модификационную или менделевскую изменчивость, в то время как реальные последствия микроэволюционной дивергенции часто остаются не идентифицированными.

Исследования, проведенные на основе сформулированного нами принципа рекомбинационных (РГП) и интрогрессивных (ИГП) генпулов (Агафонов, 1994; Агафонов, 1997; 2003), позволили ответить на не-

которые вопросы, связанные с внутри- и межвидовой дифференциацией StH- и StHY-геномных видов *Elymus*. Полиморфные системы запасных белков эндосперма (проламин-глутелиновый комплекс), выявляемые ПААГ-электрофорезом, зарекомендовали себя как наиболее удобные генетические маркеры для изучения внутренней структуры таксонов и их филогенетических отношений, а также для идентификации гибридных особей и регистрации интрогрессивных явлений в поколениях.

В северной Евразии произрастает большое число видов, состоящих из морфологически близких биотипов. Каждый из них имеет тот или иной комплекс признаков, формирующихся при взаимодействии генотипа с внешней средой. В категориях популяционной генетики каждый конкретный биотип несет определенный набор аллелей многих хромосомных локусов, контролирующих признаки, в том числе морфологические, визуально различимые. Результаты искусственной половой гибридизации, проведенной к настоящему времени в 280 внутри- и межвидовых комбинациях, отчетливо показали, что между видами с идентичной геномной конституцией не существует абсолютных репродуктивных барьеров. В эксперименте показана возможность рекомбинационных и интрогрессивных процессов, которые обеспечиваются целым рядом механизмов, включающих возвратные и стабилизирующие скрещивания. Прохождение аналогичных процессов в природных популяциях подтверждается наличием в коллекционных сборах наряду с типичными формами (ТФ) определенного числа морфологически отклоняющихся форм (МОФ).

Генофонд, внутри которого может проходить перераспределение аллелей при смене поколений у растений, часто не соответствует ни таксономическим, ни популяционно-генетическим единицам. Эта совокупность потенциально скрещивающихся особей (генотипов) образует рекомбинационный генпул (РГП). По результатам гибридизации StH-геномных видов *Elymus* северной Евразии нами была построена приблизительная модель генпулов этой группы видов (Агафонов, 2003), которая к настоящему времени дополнена углубленными данными (Агафонов, 2004; Герус, Агафонов, 2006; Agafonov et al., 2005).

Большая часть отдельных РГП объединена в общий ИГП. В этом заключении мы исходим из экспериментальных данных, а также из результатов анализа природного материала. Половая совместимость даже у видов с разной геномной конституцией при спонтанной или экспериментальной гибридизации реализуется в образовании вполне жизнеспособных гибридных зерновок. Прорастание таких семян и дальнейшее развитие особей не отличаются от нормальных, а в ряде случаев даже превосходят нормальные семена и взрослые особи по жизнеспособности в силу высокой гетерозиготности и, следовательно, эффекта гетерозиса.

В пределах совокупности особей с половой совместимостью уровня  $\alpha 1$  можно проводить корректный генетический анализ признаков, проливающий свет на многие проблемы микроэволюционной дифференциации видов. Результаты проведенного нами генетического анализа некоторых морфологических признаков, важных в диагностическом отношении, приводятся в табл. 2.

Из представленных результатов в очередной раз возникает вопрос: насколько целесообразно рассматривать все скрещиваемые особи как один вид? Хорошо известно, что большинство признанных голарктических видов *Elymus* имеют обширные ареалы на континенте, следовательно, неизбежен высокий уровень всех типов изменчивости — модификационной (зависимой от условий произрастания), мутационной и комбинативной. К тому же, у самоопылителей любой рецессивный аллель или мутация уже в следующем поколении с вероятностью 1/4 переходит в гомозиготное состояние и проявляется в фенотипе.

Нам представляется, что уровень половой совместимости  $\alpha 1$  вполне отвечает критерию принадлежности особей к одному виду. При этом все различия в морфологии особей носят характер популяционной изменчивости, но одновременно не выходят за пределы некоторого **диапазона**, который и является главным морфологическим критерием вида. В тех случаях, когда показатели скрещиваемости находятся на уровне  $\alpha 2$  или ниже, а также варьируют в значительных пределах (к примеру, *E. trachycaulus*, *E. transbaicalensis*), решающим критерием должно быть статистически достоверное наличие хиатуса (для количественных признаков) или альтернативных морфологических характеристик с учетом отчетливо выраженных экологических особенностей произрастания. В некоторых случаях наиболее важным становится географический критерий (*E. charkeviczii* s.l.), но только в комплексе с критерием репродуктивной совместимости морфологически различающихся биотипов (Agafonov et al., 2005).

Одной из задач в моделировании системы РГП является прогнозирование скрещиваемости биотипов, не включенных в гибридизацию непосредственно, на основе их морфологического сходства и эколого-географических характеристик. Так, *E. zezjensis* Probat. формально отличается от типичных форм комплекса *E. jacutensis* — *E. macrourus* отсутствием опушенности колосковой оси (диагностический признак), более узкими и острыми колосковыми чешуями, тонкими колосьями, а также условиями обитания (Пробатова, 1985). Вид известен по нескольким гербарным образцам, собранным только в двух географически отдаленных пунктах Амурской (Пробатова, 1984) и Читинской (Пешкова, 1990) областей. Изучение изотипа, хранящегося в гербарии БПИ ДВО РАН (VLA), показало отсутствие

**Таблица 2.** Число генов (хромосомных локусов), контролирующих альтернативные морфологические признаки у видов *Elymus*

| № | Альтернативные признаки   | Вид, пара видов E-1 / E-2                          | Образцы в комбинациях скрещивания                         | Число генов |
|---|---|--|---|-------------|
| 1 | Длина остей нижних цветковых чешуй (НЦЧ): 2,5 мм / 2 мм                             | <i>E. sibiricus</i> ;                              | KAM-9219 (Камчатка) x SH-236 (Якутия)                     | 2 *         |
|   |   | <i>E. dahuricus</i>                                | GAC-8914 (Алтай) x H 8107 (Китай)                         | 2 *         |
|   |   |  | H-8107 (Китай) x H-8068 (Китай)                           | 2 *         |
| 1 | 12 мм / безост  | <i>E. jacutensis</i> / <i>E. macrostylus</i>       | AMU-9001 (Амурская область) x JAC-8923 (Якутия)           | 1 *         |
|   |   | <i>E. mutabilis</i> / <i>E. viridiglumis</i> ;     | ACH-8905 (Алтай) x ACH-8950 (Алтай)                       | 1 * #       |
|   |   | <i>E. caninus</i> ;                                | ALP-9734 (Алтай) x BEL-9308 (Алтай)                       | 1 * #       |
|   |   | <i>E. transbaicalensis</i>                         | GAA-8904 (Алтай) x GAC-8923 (Алтай)                       | 1 * #       |
|   |   |  | VLA-8451 (Владивосток) x SAK-9113 (Сахалин)               | 1           |
| 2 | Сизый налет на стеблях и листовых пластинках (ЛП) / Зеленые стебли и ЛП             | <i>E. sibiricus</i> ;                              | POP-8403 (о.Полова) x VLA-8642 (Владивосток)              | 1           |
|   |   | <i>E. dahuricus</i> / <i>E. woroschilowii</i> ;    | VLA-8602 (Владивосток) x ACD-8606 (Новосибирск)           | 1           |
|   |   | <i>E. trachycaulus</i> ;                           | GAA-8904 (Алтай) x GAC-8923 (Алтай)                       | 1           |
|   |   | <i>E. transbaicalensis</i>                         | AMU-9001 (Амурская область) x JAC-8923 (Якутия)           | 1           |
|   |   |  | GAC-8914 (Алтай) x CHN-8635 (Читинская область)           | 1 *         |
| 3 | Опушенные влагалища нижних листьев (НЛ) / Голые влагалища НЛ                        | <i>E. caninus</i>                                  | H 3918 (Югославия) x H 10427 (Швеция)                     | 1 * #       |
|   |   | <i>E. trachycaulus</i> / <i>E. novae-angliae</i> ; | VLA-8602 (Владивосток) x ACD-8606 (Новосибирск)           | 1           |
|   |   | <i>E. charkeviczii</i>                             | KES-9639 x KES 9632 (Камчатка)                            | 2 * #       |
| 4 | Волосистые членики колосковой оси (ЧКО) / Короткошпиговатые ЧКО                     | <i>E. caninus</i> ;                                | H 7550 (Китай) x H 3169 (Швеция)                          | 2 * #       |
|   |   | <i>E. komarovii</i>                                | GAL-8425 (Алтай) x GUK-9103 (Алтай)                       | 2 * #       |
|   |   | <i>E. mutabilis</i> ;                              | ACH-8932 (Алтай) x ACH-8905 (Алтай)                       | 1 *         |
| 5 | Волосистая верхняя поверхность листовых пластинок (ЛП) / Шероховатая поверхность ЛП | <i>E. caninus</i> ;                                | H 7550 (Китай) x BEL-9308 (Алтай)                         | 1 *         |
|   |   | <i>E. charkeviczii</i>                             | KES-9639 x KES 9632 (Камчатка)                            | 2 * #       |
|   |   |  | H 3928 (Швеция) x H 10427 (Швеция)                        | 1 #         |
| 6 | Волосистые нижние цветковые чешуи (НЦЧ) / Гладкие НЦЧ                               | <i>E. caninus</i> ;                                | VLA-8642 (Владивосток) x ANI-8625 (Приморский край)       | 1           |
|   |   | <i>E. charkeviczii</i>                             | MES-8709 (Приморский край) x BUD-8704 (Киргизия)          | 1           |
|   |   |  | GAC-8914 (Алтай) x CHN-8635 (Читинская область)           | 2 * #       |
| 7 | Окрашенные влагалищно-пластиночные сочленения (ВПС) / Безцветные ВПС                | <i>E. caninus</i> ;                                | MES-8709 (Приморский край) x BUD-8704 (Киргизия)          | 1           |
|   |   | <i>E. dahuricus</i>                                | GAC-8914 (Алтай) x CHN-8635 (Читинская область)           | 2 * #       |
|   |   | <i>E. dahuricus</i>                                | MES-8709 (Приморский край) x CHN-8635 (Читинская область) | 2 * #       |
| 8 | Темно-серые колосья (зрелые) / Желтые колосья                                       | <i>E. caninus</i> ;                                | VLA-8642 (Владивосток) x ANI-8625 (Приморский край)       | 1           |
|   |   | <i>E. dahuricus</i>                                | MES-8709 (Приморский край) x BUD-8704 (Киргизия)          | 1           |
|   |   |  | GAC-8914 (Алтай) x CHN-8635 (Читинская область)           | 2 * #       |
| 9 | Прилегающие ости НЦЧ / Отогнутые ости НЦЧ (зрелые колосья)                          | <i>E. caninus</i> ;                                | MES-8709 (Приморский край) x CHN-8635 (Читинская область) | 2 * #       |
|   |   | <i>E. dahuricus</i>                                | MES-8709 (Приморский край) x CHN-8635 (Читинская область) | 2 * #       |
|   |   |  | MES-8709 (Приморский край) x CHN-8635 (Читинская область) | 2 * #       |

**Примечание.** \* — возможно существование генов-модификаторов;

# — предполагается множественный аллелизм.

у экземпляра зрелых семян. Живой материал в коллекциях и генбанках мира отсутствует. Диагностические признаки вида «более узких и острых чешуй» и «тонких колосьев» не поддаются точной идентификации, так как имеют значительную компоненту внешних условий. Ранее было показано, что признак опушенности колосковой оси у *E. trachycaulus* контролируется одним доминантным локусом и не отражает какой-либо микроэволюционной дивергенции по отношению к растениям, лишенным такого опушения (Агафонов, Агафонова, 1992). Можно предположить, что диагностический признак, положенный в основу описания *E. zejensis*, контролируется одним из редких рецессивных аллелей комплекса *E. macrourus*. Однако изучение единственного образца *E. zejensis* в гербарии ЦСБС (Читинская обл., Нерчинско-Заводской р-н, д. Воздвиженка, собр. и опр. Г. Пешкова) показало наличие совершенно закрытых пыльников, что, вероятнее всего, является следствием гибридного происхождения исходного растения. Следовательно, говорить о реальном существовании этого вида как обособленной группы особей (генотипов) преждевременно.

Нами были изучены морфологические, биохимические (SDS-электрофорез белков эндосперма) и молекулярные (AFLP-метод анализа ДНК) характеристики таксонов *Elymus dahuricus*, *E. excelsus*, *E. woroschilowii* и *E. tangutorum*, входящих в так называемый SHY-геномный комплекс *E. dahuricus* s.l. Популяции включали образцы из Сибири, Дальнего Востока, Тянь-Шаня (Киргизия), Тибетской и Сичуаньской провинций Китая. Несмотря на значительную изменчивость по изученным признакам, все биотипы в целом формировали единый рекомбинационный генпул (РГП) по показателям скрещиваемости (Савчкова и др., 2003; Agafonov et al., 2001; Agafonov et al., 2002). Репродуктивная совместимость в разных гибридных комбинациях уменьшалась по мере увеличения географической дистанции между исходными родительскими биотипами. Нами было высказано мнение, что комплекс *E. dahuricus* s.l. следует рассматривать как полиморфный вид с обширным географическим ареалом и широким диапазоном генетической изменчивости. Предположение о том, что разные виды комплекса необходимо перевести в подвидовые ранги, было впоследствии поддержано (Bothmer et al., 2005).

Гибридные особи, происходящие от видов с разной геномной конституцией, неоднократно собирались нами в природных условиях в местах совместного произрастания родительских форм: на Алтае (*E. gmelinii* × *E. sibiricus*, *E. dahuricus* × *E. sibiricus*), в Западном и Восточном Саяне (*E. gmelinii* × *E. transbaicalensis*), в Приморском крае (*E. ciliaris* × *E. sibiricus*), на Камчатке (*E. gmelinii* × *E. kamczadalarum*), в Северном (*E. tschimganicus* × *E. praeaeospitosus*), Западном (предположительно, *E. nevskii* × *E. praeaeospitosus*) и Центральном Тянь-Шане (*E. muta-*

*bilis* × *E. dahuricus*). Несколько половых гибридов такого рода было нами получено экспериментально (*E. caninus* × *E. dahuricus*, *E. sibiricus* × *E. dahuricus*). Единичные природные гибриды, образованные видами *Elymus* с различающейся геномной конституцией, в последние годы все чаще описываются как новые виды (Котухов, 1992; 1998; 1999). **Главной особенностью таких особей являются закрытые пыльники и полная семенная стерильность.** Это наблюдение подтверждено изучением природных и искусственных гибридов, но, безусловно, не может считаться абсолютным, ибо существуют биологические механизмы (а также биотехнологические приемы), позволяющие преодолеть низкую совместимость разных геномов и получить репродуктивно стабильные генотипы. Половая совместимость биотипов с разной геномной конституцией соответствует  $\gamma$ -уровню, и они относятся к разным ИГП.

Что касается StH-геномных видов, то почти у всех созданных нами межвидовых гибридов, по крайней мере, в некоторых комбинациях скрещиваний, обнаруживалось одно или несколько завязавшихся зерновок. Чаще всего завязавшиеся семена были следствием опыления нормальной пылью других растений, а не самоопыления. Большинство растений поколения  $F_2$  были абсолютно стерильными, но в этом и состоит главная необходимость удачных возвратного или нормализующего скрещиваний, которые с определенной вероятностью приводят к стабилизации генома и, как следствие, межвидовой интрогрессии. Другими словами, некоторые гибриды между особями из разных РГП могут и должны обладать некоторой семенной фертильностью после возвратных или нормализующих скрещиваний (Герус, Агафонов, 2006).

Рекомбинационные и интрогрессивные процессы (наряду со спонтанным мутагенезом) являются источником постоянного образования уникальных биотипов с разными уровнями самофертильности, которые М. Г. Попов (1983) в обобщенном виде абсолютно точно охарактеризовал как «**нодены**».

К примеру, *Elymus lineicus* был описан как вид, имеющий гибридное происхождение от *E. sibiricus* и *E. transbaicalensis*, или современный гибрид этих видов (Котухов, 1999). В оригинальных гербариях нами было обнаружено две жизнеспособные зерновки, несмотря на то что все наблюдаемые пыльники растений были закрыты. Из обеих зерновок были выращены растения, различавшиеся по общей морфологии, но наличие сдвоенных колосков свидетельствовало, что одной из родительских форм являлся донор *E. sibiricus*. Одно выращенное растение (условное поколение  $F_2$ ) было абсолютно стерильным, но другое образовало 14 зерновок на 9 колосьях. Три особи  $F_3$  обладали семенной фертильностью в пределах 2,6—8,0%, проявляя при этом морфологические характеристики, близкие к промежуточным по отношению к предполагаемым родительским видам.

Дальнейшая репродукция до поколения  $F_4$ , обеспеченная при открытом цветении исключительно спонтанным опылением неустановленными донорами, также не привела к стабилизации морфологического типа и семенной фертильности.

Сделан вывод, что *E. lineicus* не существует в природе как вид, а его типовые образцы представляют собой спонтанные гибриды с участием *E. sibiricus*, которые в природных условиях имеют чрезвычайно малую вероятность для дальнейшей репродукции и существования во времени. Тем не менее, такие гибридные биотипы способны к восстановлению и стабилизации репродуктивной способности через нормализующие скрещивания. Это явление подтверждено нашими многочисленными данными и вытекает из сформулированного принципа рекомбинационных и интрогрессивных генпулов.

Весьма дискуссионным с позиций таксономии в настоящее время является вопрос, следует ли таким гибридным особям присваивать таксономический ранг видового уровня? Если обратиться к представлениям о виде и его критериям с классических позиций (Вавилов, 1931; Комаров, 1940; Синская, 1948; Завадский, 1961; 1968; Шмальгаузен, 1968; Тахтаджян, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1973), то ответ, скорее всего, должен быть отрицательным. Очень четко выразил эту позицию М. Г. Попов: «... *Нодэну*, чтобы превратиться в вид, нужно каким-то путем пространственно изолироваться от родительских видов и притом в таком районе, где он был бы экологически подходящим, пригодным. Очень редко можно рассчитывать на то, что текущая река, ветер или животные перенесут его за пределы ареалов родительских видов и именно в пригодный для него природный район» (Попов, 1983. С. 138).

Достаточно сомнительной является и общепризнанная целесообразность в присвоении межвидовым гибридам видового ранга. Все дело в том, что каждый реально существующий «хороший» вид *Elymus* обладает значительной генетической изменчивостью. У спонтанно образовавшихся межвидовых гибридов вероятный размах изменчивости многократно увеличивается. Так, к примеру, если между камчатским и алтайским генотипами *E. sibiricus* существует некоторое единство видового «радикала», также как между камчатским и алтайским генотипами *E. gmelinii*, то алтайский и камчатский гибриды *E. sibiricus* × *E. gmelinii* будут различаться генетически между собой на порядки выше по правилам формирования комбинативной изменчивости. В то же время для регистрации образования и существования таких гибридов в определенных точках ареалов достаточно идентифицировать конкретный межвидовой гибрид, что само по себе является не всегда простой задачей. Присвоение же видового ранга единичному гербарному образцу, который, возможно, не имеет генетических аналогов

в природе, по меньшей мере расточительно с информационной точки зрения.

Все вышесказанное не означает, что среди новых видов, известных только по гербарным образцам, не было «попаданий в десятку», ибо на территории Азиатской части России расположены не только центры видообразования многих групп растений, но и большое количество локальных и краевых популяций, содержащих уникальные таксоны. Тем не менее, по нашим сведениям, в последние годы произведено на свет много новых «видов-фантомов», среди которых следовало бы различить: а) стерильные межвидовые гибриды, постоянно образующиеся в природных популяциях практически во всех возможных комбинациях; б) морфологически отклоняющиеся формы (МОФ), представляющие собой проявление модификационной и популяционной изменчивости, а также последствия эколого-географической изоляции, не выходящие за пределы внутривидового единства. К сожалению, в отечественной ботанической литературе практически не придается значение геномной конституции, механизмам репродукции, популяционным процессам и даже состоянию генеративных органов у вновь открываемых видов рода *Elymus*.

Необходимо выработать более жесткие требования к авторам, описывающим новые виды. Кроме гербарного материала, целесообразно представлять семенной или посадочный материал — носитель генотипа — с предварительными данными о его генетической (цитогенетической) характеристике. По каждому вновь описанному виду, подвиду, разновидности в коллекциях должен храниться живой материал, соответствующий типовым формам. Такое усиление требований абсолютно необходимо в отношении дикорастущих представителей трибы *Triticeae*, имеющей первостепенное значение в научной и хозяйственной деятельности человека. Окончательная экспертиза может проводиться на базе ботанических садов России, общая инфраструктура, а также техническая и кадровая обеспеченность которых в настоящее время не вызывают опасений. Эти меры, безусловно, укрепят авторитет и роль российских ботаников при участии в международных программах по изучению и сохранению растительного биоразнообразия.

## Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность шведскому ботанику и цитогенетику Dr. B. Salomon за многолетнее участие в обсуждении проблемы, ведущему инженеру ЦСБС СО РАН С. В. Лукьянчикову за неоценимую техническую помощь в выполнении исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 98-04-49570, 01-04-49236, 04-04-63117, 04-04-48720).

## Библиографический список

Агафонов А. В. Принцип рекомбинационных (РГП) и интрогрессивных (ИГП) генпулов в биосистематике рода Пырейник (*Elymus* L.) Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 1997. Т. 4. № 1. С. 81—89.

Агафонов А. В. Модель генпулов SH-геномных видов рода *Elymus* L. (*Triticeae*: *Poaceae*) Северной Евразии // Материалы XI съезда РБО (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Барнаул: Изд-во АзБука, 2003. Т. 1. С. 231—233.

Агафонов А. В. Внутривидовая структура и репродуктивные отношения между *Elymus mutabilis* и *E. transbaicalensis* (*Poaceae*) в Южной Сибири с позиций таксономической генетики // Генетика. 2004. Т. 40. № 11. С. 1490—1501.

Агафонов А. В., Агафонова О. В. Моногенное наследование некоторых морфологических признаков у пырейника шероховатостебельного (*Elymus trachyscaulus*), имеющих диагностическое значение в систематике // Сиб. биол. журн. 1992. Вып. 3. С. 3—6.

Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109—134.

Герус Д. Е., Агафонов А. В. Биосистематический анализ происхождения некоторых таксонов и морфологически отклоняющихся форм, близких к *Elymus caninus* и *E. mutabilis* // Сиб. ботан. вест.: эл. журн. 2006. Т. 1. Вып. 1. С. 67—76. <http://journal.csbg.ru>.

Герус Д. Е., Агафонов А. В. Моделирование интрогрессивных процессов между *Elymus fibrosus* и *E. caninus* и их регистрация с помощью одномерного SDS-электрофореза // Генетика. 2006. Т. 42. № 12. С. 1405—1413.

Денисов Г. С. Кормовые культуры в зоне вечной мерзлоты. М.: Россельхозиздат, 1980. 182 с.

Дикорастущие кормовые злаки Советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. М.: Наука, 1982. 240 с.

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Завадский К. М. Учение о виде. Л.: Наука, 1961. 254 с.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Котухов Ю. А. Новые виды злаков (*Poaceae*) из южного Алтая, Саура и Тарбагатая // Turczaninowia. 1998. Т. 1. Вып. 1. С. 7—21.

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* L. (*Poaceae*) из западного Алтая // Turczaninowia. 1999. Т. 2. Вып. 4. С. 5—10.

Макарова Г. И. Многолетние кормовые травы Сибири. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во. 1965. 200 с.

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

Попов М. Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика // Избр. Тр.: В 2-х ч. Киев: Наук. Думка, 1983. Ч. 1. 280 с.

Пробатова Н. С. Новые таксоны сем. *Poaceae* с Дальнего Востока СССР // Ботан. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 251—259.

Пробатова Н. С. Мятликовые, или злаки — *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 1. Л.: Наука, 1985. С. 89—382.

Савчкова Е. Р., Бэйли Л. Г., Баум Б. Р., Агафонов А. В. Дифференциация StNY-геномного комплекса видов, близких к *Elymus dahuricus* Turcz. ex Grizeb. (*Triticeae*: *Poaceae*), выявляемая с помощью SDS-электрофореза запасных белков семян и ALFP-анализа // Сиб. экол. журн. 2003. № 1. С. 33—42.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.;Л.: Сельхозгиз. 1948. 526 с.

Тахтаджян А. Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее // Ботан. журн. 1970. Т. 55. № 3. С. 331—345.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глозов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 227 с.

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. 669—676.

Цицин Н. В. Отдаленная гибридизация растений. М.: Наука, 1954. 256 с.

Цицин Н. В. Теория и практика отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1981. 160 с.

Цицин Н. В., Петрова К. А. Пшенично-элимусные амфидиплоиды // Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 7—103.

Цицин Н. В., Петрова К. А. Сорока двух хромосомные неполные пшенично-элимусные амфиплоиды // Докл. АН СССР. 1976. Т. 228. № 5. С. 1215—1218.

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

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 451 с.

Agafonov A. V. The Principle of Recombination Gene Pools (RGP) and Introgression Gene Pools (IGP) in the Biosystematic Treatment of *Elymus* Species // Proc. 2<sup>nd</sup> Int. *Triticeae* Symp. (Eds. R. R.-C. Wang, K. B. Jensen, C. Jaussi), Logan; 1994. P. 254—260.

Agafonov A. V., Baum B. R., Bailey L. G., Agafonova O. V. Differentiation in the *Elymus dahuricus* complex (*Poaceae*): evidence from grain proteins, DNA, and crossability. *Hereditas*. 2001. Vol. 135. P. 277—289.

- Agafonov A. V., Baum B. R., Bailey L. G., Agafonova O. V., Pluksh E. R. *Elymus dahuricus* complex (Poaceae): variation, crossability, taxonomy // *Triticeae* IV / Eds. P. Hernández. et al. Sevilla: Consejería de Agricultura y Pesca, 2002. P. 31—36.
- Agafonov A. V., Salomon B. Genepools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia // *Triticeae* IV. Proc. 4<sup>th</sup> Int. Triticeae Symp. Sevilla, Consejería de Agricultura y Pesca, 2002. P. 37—41.
- Agafonov A. V., Gerus D. E., Salomon B. A biosystematic study of *Elymus charkeviczii*, *E. mutabilis* and *E. subfibrosus* from the peninsula Kamchatka // *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2005 (Special Issue). Vol. 41. P. 79—85.
- Asay K. H. Breeding potentials in perennial Triticeae grasses // *Hereditas* (Proc. 1<sup>st</sup> Int. Triticeae Symp., Helsingborg, Sweden). 1992. Offprint Vol. 116. P. 167—173.
- Barkworth M. E. The *Elymus trachycaulus* complex in North America: more questions than answers // Proc. 2<sup>nd</sup> Int. Triticeae Symp. / Eds R. R.-C. Wang, K. B. Jensen, C. Jaussi. Logan, 1994. P. 189—198.
- Barkworth M. E., Campbell J. J. N., Salomon B. *Elymus* L. // *Flora of North America North of Mexico*. Vol. 24 / Eds K. E. Barkworth, K. M. Capels, S. Long, L. K. Anderton, M. B. Piep /, N.Y.: Oxford Univ. Press, 2007. P. 288—343.
- Baum B. R., Yen C., Yang J. L. Roegneria: its generic limits and justification for recognition // *Can. J. Bot.* 1991. Vol. 69. P. 282—294.
- Baum B. R., Bailey G. L., Johnson D. A., Agafonov A. V. Molecular diversity of the 5S rDNA units in the *Elymus dahuricus* complex (Poaceae: Triticeae) supports the genomic constitution of St, Y, and H haplotypes // *Can. J. Bot.* 2003. Vol. 81. P. 1091—1103.
- Bothmer R. von, Salomon B., Enomoto T., Watanabe O. Distribution habitat and status for perennial Triticeae species in Japan // *Bot. Jahrb. Syst.* 2005. Vol. 126. P. 317—346.
- Crane C. F., Carman J. G. Mechanisms of apomixis in *Elymus rectisetus* from eastern Australia and New Zealand // *Amer. J. Bot.* 1987. Vol. 74. P. 477—496.
- Dewey D. R. Synthetic hybrids of *Agropyron scribneri* × *Elymus juncea* // *Bull. Torrey Club.* 1967. Vol. 94. P. 388—395.
- Dewey D. R. Synthetic *Agropyron*—*Elymus* hybrids. III. *Elymus canadensis* × *Agropyron caninum*, *A. trachycaulum* and *A. striatum* // *Amer. J. Bot.* 1968. Vol. 55. P. 1133—1139.
- Dewey D. R. Synthetic hybrids of *Hordeum bogdanii* with *Elymus canadensis* and *Sitanion hystrix* // *Amer. J. Bot.* 1971. Vol. 58. P. 902—908.
- Dewey D. R. Cytogenetics of *Elymus sibiricus* and its hybrids with *Agropyron tauri*, *Elymus canadensis* and *Agropyron caninum* // *Bot. Gaz.* 1974. Vol. 135. P. 80—87.
- Dewey D. R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae // *Gene manipulation in plant improvement* / Ed. Gustafson J. P. N.Y.: Plenum Publ. Corp., 1984. P. 209—279.
- Dong Y. S., Zhou R. H., Xu S. J., Li L. H., Cauderon Y., Wang R. R.-C. Desirable characteristics in perennial Triticeae collected in China for wheat improvement // *Hereditas*. (Proc. 1<sup>st</sup> Int. Triticeae Symp., Helsingborg, Sweden) 1992. Offprint vol. 116. P. 175—178.
- Jensen K. B. Cytology, fertility, and origin of *Elymus abolinii*, and its F<sub>1</sub> hybrids with *Pseudoroegneria spicata*, *E. lanceolatus*, *E. dentatus* ssp. *ugamicus* and *E. drobovii* (Poaceae: Triticeae) // *Genome*. 1989. Vol. 32. P. 468—474.
- Jensen K. B. Cytology and taxonomy of *Elymus kengii*, *E. grandiglumis*, *E. alatavicus* and *E. batalinii* (Triticeae: Poaceae) // *Genome*. 1990. Vol. 33. P. 668—673.
- Jensen K. B., Hatch S. L. Genome analysis, morphology, and taxonomy of *Elymus gmelinii* and *E. strictus* (Poaceae: Triticeae). // *Bot. Gaz.* 1989. Vol. 150. P. 84—92.
- Jensen K. B., Chen S.-L. An overview: Systematic relationships of *Elymus* and *Roegneria* // *Hereditas*. (Proc. 1<sup>st</sup> Int. Triticeae Symp., Helsingborg, Sweden) 1992. Offprint Vol. 116. P. 127—132.
- Jensen K. B., Hatch S. L., Wipff J. K. Cytology and morphology of *Pseudoroegneria deweyi* (Poaceae: Triticeae): a new species from the foot hills of the Caucasus Mountains (Russia) // *Can. J. Bot.* 1992. Vol. 70. P. 900—909.
- Kihara H., Nishiyama I. Genomanalyse bei Triticum und Aegilops. I. Genomaffinitäten in tri-, tetra- und pentaploiden Weizenbastarden // *Cytologia*. 1930. Vol. 5. P. 263—284.
- Liu C. W., Dewey D. R. The genom constitution of *Elymus fedtschenkoi* 1983. *Acta Genet Sinica*. Vol. 10. P. 20—27.
- Löve A. Genetic evolution of the wheatgrasses // *New Zealand J. Bot.* 1982. Vol. 20. P. 169—186.
- Löve A. Conspectus of the Triticeae // *Feddes Repert.* 1984. Vol. 95. P. 425—521.
- Lu B.-R. Biosystematic investigations of asiatic wheatgrasses — *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae). *Alnarp*, 1993. P. 1—57.
- Lu B.-R. The genus *Elymus* in Asia. Taxonomy and biosystematics with special reference to genomic relationships // Proc. 2<sup>nd</sup> Int. Triticeae Symp. / Eds R. R.-C. Wang, K. B. Jensen, C. Jaussi. Logan, 1994. P. 219—233.
- Lu B.-R., Bothmer R. von. Intergeneric hybridization between *Hordeum* and Asiatic *Elymus* // *Hereditas*. 1990. Vol. 112. P. 109—116.
- Lu B.-R., Salomon B., Bothmer R. von. Cytogenetic studies of progeny from the intergeneric crosses *Elymus* × *Hordeum* and *Elymus* × *Secale* // *Genome*. 1990. Vol. 33. P. 425—432.
- Lu B.-R., Bothmer R. von. Production and cytogenetic analysis of the intergeneric hybrids between nine *Elymus* species and common wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Euphytica*. 1991. Vol. 58. P. 81—95.
- Lu B.-R., Bothmer R. von. Interspecific hybridization between *E. himalayanus* and *E. schrenkianus*, and

other *Elymus* species (Triticeae: Poaceae). Genome. 1992. Vol. 35. P. 230—237.

Lu B.-R., Salomon B., Bothmer R. von. Interspecific hybridization with *Elymus confusus* and *E. dolichaterus*, and their genomic relationships (Poaceae: Triticeae) // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 197. P. 1—17.

Lu B.-R., Liu Q. The possible origin of the “StY”-genome *Elymus*: a new mechanism of allopolyploidy in plants // Czech J. Genet. Plant Breed. 2005 (Special Issue). Vol. 41. P. 58.

Napier K. V., Walton P. D. A hybrid between *Agropyron trachycaulum* and *A. desertorum* // Crop. Sci. 1982. Vol. 22. P. 657—660.

Sakamoto S. Cytogenetical studies on artificial hybrids among *Elymus sibiricus*, *E. dahuricus* and *Agropyron tsukushiense* in the tribe Triticeae, Gramineae // Bot. Mag. Tokio. 1982. Vol. 95. P. 375—383.

Salomon B., Lu B.-R. Genomic groups, morphology, and sectional delimitation in Eurasian *Elymus* (Poaceae, Triticeae) // Plant Syst. Evol. 1992. Vol. 180. P. 1—13.

Salomon B. Interspecific hybridizations in the *Elymus semicostatus* group (Poaceae). // Genome. 1993. Vol. 36. P. 899—905.

Salomon B., Bothmer R. von., Seberg O. A proposal for an *Elymus* core collection // Plant Genet. Res. Newsletter. 1997. Vol. 111. P. 77—81.

Sharma H. C., Baenziger P. S. Production, morphology, and cytogenetic analysis of *Elymus caninus* (*Agropyron caninum*) × *Triticum aestivum* F<sub>1</sub> hybrids and backcross-1 derivatives // Theor. Appl. Genet. 1986. Vol. 71. P. 750—756.

Torabinejad J., Carman J. G., Crane C. F. Morphology and genome analyses of interspecific hybrids of *Elymus scabrus* // Genome. 1987. Vol. 29. P. 150—155.

Torabinejad J., Mueller R. J. Genome constitution of the Australian hexaploid grass, *Elymus scabrus* (Poaceae: Triticeae) // Genome. 1993. Vol. 36. P. 147—151.

Walton P. D., Aung T. Agronomic characteristics of four ploidy levels in *Elymus trachycaulus* // J. Genet. Breed. 1989. Vol. 43. P. 135—138.

Wang R. R.-C. An assessment of genome analysis based on chromosome pairing in hybrids in perennial Triticeae // Genome. 1989. Vol. 32. P. 179—189.

Wang R. R.-C., Dewey D. R., Hsiao C. Genomic analysis of the tetraploid *Pseudoroegneria tauri* // Crop. Sci. 1986. Vol. 26. P. 723—727.

Wang R. R.-C., von Bothmer R., Dvorak J., Fedak G., Linde-Laursen I., Muramatsu M. Genome symbols in the Triticeae (Poaceae) // Proc. 2<sup>nd</sup> Int. Triticeae Symp. / Eds R. R.-C. Wang, K. B. Jensen, C. Jaussi. Logan, 1994. P. 29—34.

Wang S., Jacobs S. W. L. *Elymus* in Australia // Triticeae IV. Proc. 4<sup>th</sup> Int. Triticeae Symp. / Ed. P. Hernández et al. Sevilla: Consejería de Agricultura y Pesca, 2002. P. 135—140.

Winkler H. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen und Tierreiche. Jena. 1920.

Yen C., Yang J.-L. *Kengyilia gobicola*, a new taxon from west China // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68. P. 1894—1897.

## Summary

In this paper brief data from various sources on stages of creation of the genome system of classification and genome constitutions of Siberian and the Russian Far Eastern species of the genus *Elymus* are cited. Currently important problems connected with the reasons and consequences of natural inter- and intraspecific differentiation are discussed. Principles of further perfection of the taxonomic system of the genus on the basis of a comprehensive approach in studying microevolutional mechanisms are formulated.



УДК [581.15 + 543.545]:582.542

Д. Е. Герус\*, А. В. Агафонов\*\*  
D. E. Gerus, A. V. Agafonov

Центральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: \*gerus@csbg.nsc.ru,  
\*\*agalex@csbg.nsc.ru

статья поступила 25.05.2007

## Свидетельства межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis* (*Triticeae: Poaceae*) и в некоторых морфологически близких видах Горного Алтая

### Evidence of interspecific introgression in compound populations of *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis* (*Triticeae: Poaceae*) and some morphologically similar species in Altai Mountains

**Аннотация.** В работе приводятся результаты анализа морфологической и электрофоретической изменчивости четырех близкородственных видов *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. kronokensis*, произрастающих в трех смешанных популяциях Горного Алтая. Морфологический анализ растений показал, что наряду с типичными особями данных видов, в популяциях присутствует до 35% особей, сочетающих признаки двух или более видов. Методом SDS-электрофореза запасных белков эндосперма было подтверждено протекание интрогрессивных и рекомбинационных процессов между этими видами.

**Ключевые слова:** *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, таксономия, интрогрессия, белки эндосперма, SDS-электрофорез.

**Key words:** *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, taxonomy, introgression, endosperm proteins, SDS-electrophoresis.

**Номенклатура:** Пешкова, 1990; Черепанов, 1995.

## Введение

*Elymus komarovii* (Nevski) Tzvel. (Пырейник Комарова) — многолетний самоопыляющийся аллотетраплоидный злак трибы *Triticeae* Dum. Вид распространен в горных районах Южной Сибири, Монголии, Казахстана и Северо-Западного Китая и произрастает преимущественно в лесном горном поясе и в непосредственно прилегающих экотопах альпийского пояса на высотах до 2500 метров (Цвелев, 1976; Пешкова, 1990). Филогенетически он входит в состав евроазиатской бореальной группы видов *Elymus*, несущих StH-геном (Salomon, 1994).

Впервые этот таксон был описан С. Невским как *Agropyron komarovii* на основе сборов В. Комарова из Восточного Саяна (Невский, 1932). Вскоре он перенес этот вид в род *Roegneria* С. Koch под названием *R. komarovii* (Nevski) Nevski (Невский, 1934), а Н. Цвелев (1968) счел необходимым включить вид в состав рода *Elymus* L. Позднее Н. Цвелев изменил

таксономический статус некоторых видов Невского и присвоил им ранг подвидов. *E. komarovii* (Nevski) Tzvel. в качестве подвида был подчинен *E. uralensis* (Nevski) Tzvel. как *E. uralensis* subsp. *komarovii* (Цвелев, 1973, 1976). Однако такая обработка не нашла широкой поддержки, некоторые авторы (Черепанов, 1981; Пешкова, 1990) продолжали разделять мнение Невского и признавали *E. komarovii* за самостоятельный вид.

Необходимо отметить достаточно конфузную ситуацию, сложившуюся в соответствии с представлениями известного американского ботаника А. Лёве (1984). Автор считал необходимым включить род *Hystrix* Moench в состав сборного рода *Elymus*. Тогда ранее описанный и признанный таксон *Hystrix komarovii* (Rosh.) Ohwi автоматически становился видом рода *Elymus* и должен быть принят за ранний омоним *Elymus komarovii* (Nevski) Tzvel., в связи с чем название сибирского таксона признавалось невалидным (Черепанов, 1995). В более

поздних публикациях такая обработка рода *Hystrix* вполне обоснованно не была принята (Baden et al., 1997), род сохранил свою самостоятельность, и, следовательно, указания на невалидность названия *Elymus komarovii* потеряли силу.

По мере накопления данных о более широких пределах изменчивости вида по сравнению с представлениями Невского и особенно с учетом материала из Горного Алтая и Западного Саяна, описание вида получило более широкую трактовку (Пешкова, 1990). Однако, если диагнозы Невского (1932, 1934) дают представление о виде в очень узких допустимых пределах морфологической изменчивости, то современный диагноз позволяет определить как *E. komarovii* еще и особи, относящиеся к группе «морфологически отклоняющихся», а также некоторые межвидовые гибриды и, возможно, даже особи, фактически принадлежащие другим StH-геномным видам.

М. Г. Попов (1957) считал *E. komarovii* морфологически близким *E. caninus* и отличающимся от последнего по следующим признакам: 1) односторонний прямой колос; 2) колосковые чешуи с 5—7 жилками. При этом автор не упоминал голые и гладкие нижние цветковые чешуи и более или менее волосистые изнутри колосковые чешуи, характерные для большинства биотипов *E. caninus*. Возможно поэтому при определении полевого материала часто за *E. komarovii* ошибочно принимаются гибридные экземпляры *E. caninus* × *E. mutabilis* и их фертильные рекомбинанты, а также остистые формы *E. mutabilis*, встречающиеся с невысокой частотой в Сибири и совпадающие с *E. komarovii* по экологии произрастания.

В действительности морфологически наиболее близким к *E. komarovii* таксоном является *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvel. Согласно современным описаниям *E. komarovii* отличается главным образом более длинными остями нижних цветковых чешуй (НЦЧ). Ранее *E. transbaicalensis* входил в комплекс, исторически получивший название *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel. s. l. (Цвелев, 1976). Нами было показано, что *E. transbaicalensis* и *E. mutabilis* являются морфологически и электрофоретически различимыми, репродуктивно изолированными и вполне обособленными видами (Агафонов, 2004). При этом *E. mutabilis*, как и *E. caninus*, обладает колосковыми чешуями, волосистыми изнутри, а этот признак является существенным для разделения двух филогенетических ветвей внутри StH-геномных видов *Elymus*.

Кроме того, по сходству ряда морфологических признаков, ареалов и экологии к группе *E. komarovii* — *E. transbaicalensis* следует отнести *E. sajanensis* (Nevski) Tzvel. и сибирские популяции *E. kronokensis* (Kom.) Tzvel., входящие в состав комплекса *E. alaskanus* (Scrib. et Merr.) Löve s. l. (Salomon, 1999). В Сибири эти виды часто произрастают в близких экотопах и даже в составе смешанных популя-

ций. Основным отличием *E. kronokensis* являются голые и гладкие НЦЧ и мелкошиповатые членики колосковой оси (ЧКО). В целом, виды этого комплекса отличаются от *E. komarovii* по совокупности признаков, ости НЦЧ короче, чем сама цветковая чешуя, а соотношение длин колосковой и цветковой чешуй несколько меньше ( $k = 0,5 - 0,7$ ). От *E. transbaicalensis* отличия гораздо менее заметны, поскольку широкая экологическая амплитуда последнего определяет и широкий размах морфологической изменчивости. В табл. 1 приведены основные диагностические характеристики названных видов согласно описаниям «Флоры Сибири» (Пешкова, 1990) по симметричным позициям. Несмотря на то, что описания видов сконструированы в совершенно разных стилях и по ряду позиций совершенно неадекватны и несопоставимы, в настоящее время они являются основным руководством для определения видов *Elymus* в пределах Сибири. Возможно, поэтому в отношении *E. komarovii* до сих пор остается много неясных вопросов о его происхождении и филогенетических взаимоотношениях с другими таксонами (Агафонов и др., 2002; Agafonov et al., 1998).

В многочисленных работах показано, что запасные белки эндосперма могут служить удобными генетическими маркерами для идентификации генотипов и изучения генетической структуры видов в трибе *Triticeae* (Конарев, 1983; Созинов, 1985; Агафонов, Агафонова, 1990а; 1990б; Агафонов, Костина, 2003; Vadmayeva, Agafonov, 2005). Поэтому для анализа данных популяций мы использовали метод SDS-электрофореза запасных белков эндосперма.

## Материал и методы

**Растительный материал.** В работе изучались популяционные выборки растений, собранные в смешанных популяциях Курайского и Северо-Чуйского хребтов (Куюктанар-1, Куюктанар-3 и Актру-4). Выборки включали как формы, близкие по характеристикам к типовому материалу *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis*, *E. kronokensis* и *E. mutabilis* (типичные формы, ТФ), так и морфологически отклоняющиеся формы (МОФ). Происхождение материала приведено в табл. 2. Образцы были определены нами согласно современным диагнозам «Флоры Сибири» (Пешкова, 1990).

**Морфологический анализ.** Изучали характер морфологической изменчивости у растений двух близко расположенных популяций (Куюктанар-1 и Куюктанар-3). Регистрировали значения следующих признаков: длина колоса ( $L_{\text{кол}}$ ) в мм, выраженность мембран колосковых чешуй (КЧ), опушение нижних цветковых чешуй (НЦЧ), максимальная длина остей НЦЧ ( $L_{\text{ост}}$ ) в мм, абсолютная и относительная длина остей НЦЧ, соотношение длины КЧ к длине НЦЧ —  $k = L_{\text{кч}} / L_{\text{нцч}}$ .

**Таблица 1.** Основные диагностические признаки четырех сибирских видов *Elymus* (Пешкова, 1990)

| Признак                      | <i>E. komarovii</i>   | <i>E. transbaicalensis</i>   | <i>E. sajanensis</i>  | <i>E. kronokensis</i>  |
|------------------------------|---|--|---|--|
| Листовые пластинки           | До 1 см шир., плоские, сверху по жилкам с длинными мягкими отстоящими волосками (редко без них).  | Голые сверху (редко волосистые — <i>var. burjaticus</i> )  | Плоские, голые с обеих сторон, иногда едва шероховатые листья и узлы стеблей  | Узкие (до 6 мм), голые с обеих сторон ( <i>var. scandica</i> ) или волосистые только сверху ( <i>var. borealis</i> ), или с обеих сторон ( <i>var. kronokensis</i> )               |
| Колосья                      | Довольно густые, зеленые, почти односторонние, прямые или наклоненные.  | Прямые или слегка наклоненные, с сизоватым налетом. Колоски нередко покрыты сизоватым налетом                | Короткие и довольно густые, фиолетовые  | Со сближенными колосками, прямые или слегка наклоненные, вначале зеленые, позднее фиолетово окрашенные   |
| Колосковые чешуи             | По краю широкобелопленчатые, слегка неравнобокие, с 5—7 (9) шероховатыми жилками, на верхушке круто заостренные в короткое острие.              | Голые с внутренней стороны (иногда покрыты кратчайшими шипиками)   | Короче иногда в 1,5—2 раза НЦЧ, с 3—5 жилками и по ним более менее волосистые, на верхушке с расширяющимся перепончатым краем, круто суженные в короткое острие | Короче цветковых, иногда в 1,5 раза, голые, лишь по жилкам шероховатые, на верхушке круто суженные в короткое острие или ость 1—3 мм, по краям широкопленчатые, особенно под остью |
| Нижние цветковые чешуи (НЦЧ) | НЦЧ ланцетные, более менее волосистые по спинке, с прямой остью, равной или длиннее чешуи. Верхние цветковые чешуи по киллям короткореснитчатые | Опушение НЦЧ от обильного отстоящего до рассеянных прижатых шипиков только по жилкам. Ости короткие (1—3 мм) | Б. м. волосистые, остистые (1—3 до 5 мм дл.). Ось колоска усажена короткими шипиками или щетинками  | Голые и гладкие, безостые или с остью 3—5 (до 10) мм. Ось колоска усажена кратчайшими шипиками   |

**Статистическая обработка.** Анализ качественных и количественных морфологических признаков у растений проводили с помощью компьютерной программы Statistica (version 6.0). По данным были построены трехмерные диаграммы по распределению морфологических признаков. Диаграммы строились отдельно для значений абсолютной ( $L_{\text{ост}}$ ) и относительной ( $L_{\text{ост}}/L_{\text{кол}} \times 100$ ) длины остей НЦЧ.

**Электрофорез.** Электрофоретически анализировались семена с природных растений. Процедуры по выделению запасных белков эндосперма и электрофорез проводили по методике Laemmli (1970) с модификациями для многолетних злаков (Агафонов, Агафонова, 1992б; Kostina et al., 1998).

## Результаты и обсуждение

### Морфологическая изменчивость в популяциях

Анализ собранного материала показал, что при совместном произрастании нескольких видов почти

всегда встречаются фертильные растения, имеющие промежуточные значения по ряду диагностических признаков. Популяция Куюктанар-1 была представлена 42 растениями. Все колосья были прямые, длина колосьев варьировала от 6,5 до 14 см, средняя длина колоса в этой популяции составила 9,6 см. По одному из важных диагностических признаков — длине остей НЦЧ растения варьировали от остистых (длина наибольших остей в колосе 10—12 мм) до короткоостых (1—3 мм), 35 % растений имело промежуточное значение по этому признаку (6—8 мм). Популяция Куюктанар-3 была представлена 51 растением. В этой популяции у 17 растений колосья были слабо наклоненные, длина колосьев варьировала от 5,5 до 12 см, средняя длина колоса составила 7,7 см. По длине остей НЦЧ также был разброс от длинноостых до короткоостых, при этом 21 % растений имели промежуточную длину остей 6—8 мм. Анализ выборок показал, что различия

**Таблица 2.** Места сбора популяционных выборок изучаемых видов в общих местообитаниях

| Популяция   | Происхождение, автор сбора  |
|-------------|---|
| Куюктанар-1 | Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, предгорья Курайского хр., 10 км на север от поселка Чаган-Узун по Чуйскому тракту, лог Куюктанар, луговые фрагменты и граница смешанного леса между турбазой и трактом, h 1776 м, N 50°09'30,6", E 088°18'44,1", (Д. Герус, А. Агафонов). |
| Куюктанар-3 | Лог Куюктанар, лесные тропы выше озера у турбазы (Д. Герус, А. Агафонов)  |
| Актру-4     | Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, Курайский хр., ущелье Актру, дистанция 19 км вниз от альплагеря h 2128 м, N 50°05'01,3", E 087°46'43,2", (Д. Герус, А. Агафонов)  |

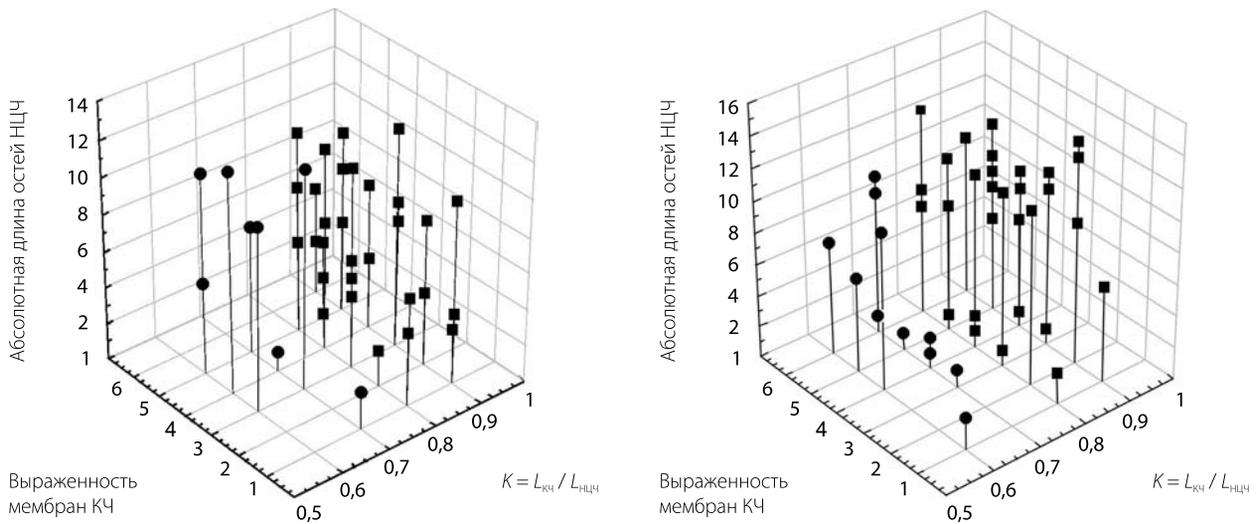


Рис. 1. Морфологические параметры колосьев с индивидуальных растений двух смешанных популяций. С лева: Популяция Куюктанар-1 (42 растения); справа популяция Куюктанар-3 (51 растение). Кругами и квадратами отмечены растения, у которых  $k = L_{\text{КЧ}} / L_{\text{НЦЧ}}$  составил 0,6—0,7 и 0,8—0,9 соответственно. Выраженность мембран КЧ: 1 — узкие, односторонние; 2 — средние двусторонние; 3 — широкие, односторонние; 4 — широкие, двусторонние; 5 — широкие, односторонние, расширяются кверху; 6 — широкие, двусторонние, расширяющиеся кверху.

в средних длинах колосьев и наличие слабо наклоненных колосьев в популяции Куюктанар-3 обусловлено менее благоприятными условиями произрастания. По признаку опушения листовых пластинок (ЛП) изучение имеющегося материала показало, что в пределах Горного Алтая у *E. transbaicalensis* ЛП всегда голые, а у *E. komarovii* и у морфологически отклоняющихся форм (МОФ) с укороченными остями нижних цветковых чешуй ЛП могут быть как голые, так и волосистые сверху.

По трем важным диагностическим признакам (длина остей НЦЧ, выраженность мембран КЧ и соотношение длины КЧ к длине НЦЧ —  $k = L_{\text{КЧ}} / L_{\text{НЦЧ}}$ ) для этих двух популяций были построены трехмерные диаграммы (рис. 1). Распределение признаков на диаграммах показало, что наряду с особями, в первом приближении соответствующими диагнозам *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis*, в популяциях присутствуют растения с разными сочетаниями признаков. Так, особи со всеми значениями длин остей НЦЧ отмечены как в группе с укороченными колосковыми чешуями ( $k = 0,6—0,7$ , круги на диаграммах), так и в группе с более длинными КЧ ( $k = 0,8—0,9$ , квадраты на диаграммах).

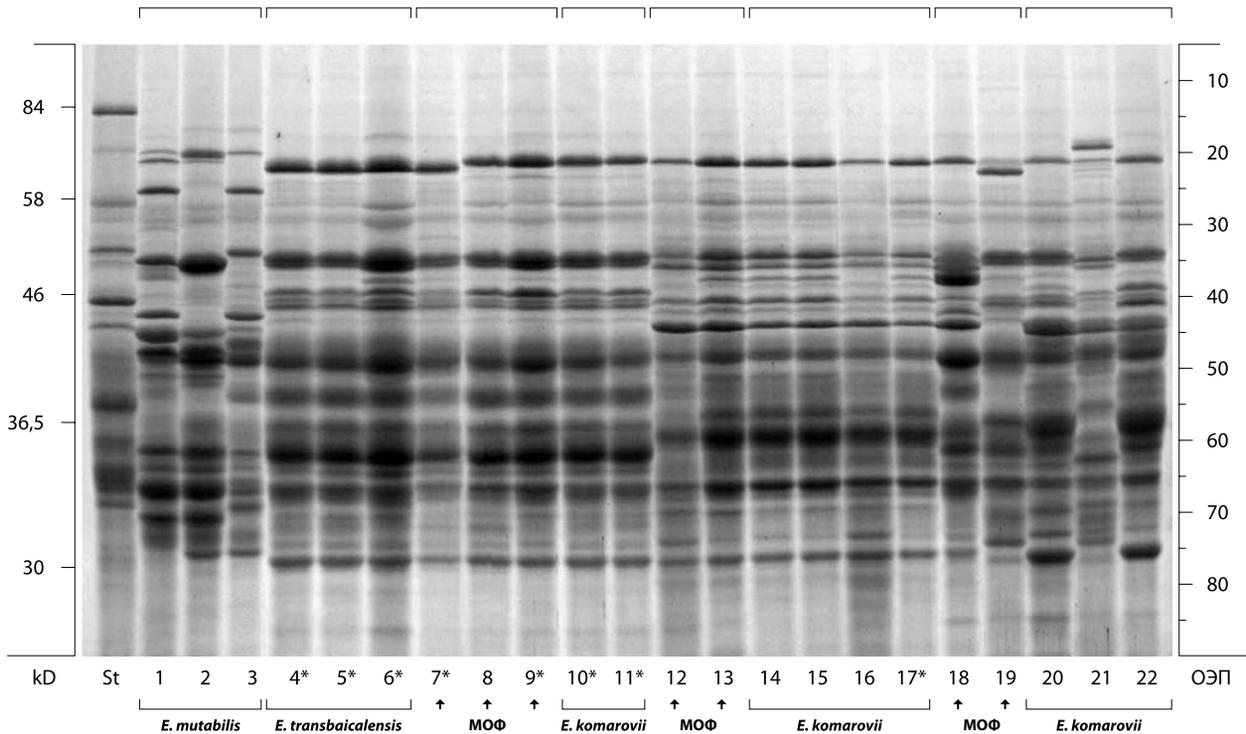
Сходное явление было отмечено при включении в сравнительный анализ популяционных выборок из других местообитаний Горного Алтая. Если рассматривать данные виды как самостоятельные, единые и в целом репродуктивно изолированные системы, то основной причиной может быть межвидовая интрогрессия по классической схеме, включающей серию прямых и возвратных скрещиваний. Несмотря на то, что в норме большинство видов *Elymus* проявляют себя как самоопылители, и это

неоднократно подтверждалось электрофоретически (Агафонов, Агафонова, 1990а; Агафонов, Агафонова, 1990б; Kostina et al., 1998), всегда существует вероятность перекрестного опыления, т.е. спонтанной гибридизации. Есть основания оценивать обмен генетическим материалом между *E. komarovii* и *E. transbaicalensis*, по крайней мере, в некоторых случаях, как ограниченную рекомбинацию в результате однократных скрещиваний, с полной нормализацией семенной репродукции гибридов в двух поколениях. В конечном результате образуются достаточно гетерогенные популяции, в которых могут быть легко идентифицированы как признанные виды только крайние формы, отвечающие требованиям региональных флор.

#### Электрофоретическая изменчивость по запасным белкам эндосперма.

Из популяции Куюктанар-1 в сравнительный электрофоретический опыт были взяты зерновки с растений, соответствующих диагнозам видов *E. mutabilis*, *E. transbaicalensis*, *E. komarovii*, а также с растений, промежуточных по некоторым морфологическим признакам, или МОФ. В варианте –Ме последовательность образцов была выстроена по признаку удлинения остей НЦЧ — от безостых (три образца *E. mutabilis*) до самых длинноостых образцов *E. komarovii*. Опыт показал, что по типам спектров биотипы образуют более или менее схожие группы. В варианте +Ме эти же биотипы (экстракты) были сгруппированы по электрофоретическому сходству (рис. 2). Получены следующие результаты.

Включенные образцы *E. mutabilis* значительно отличались по компонентному составу и особенно



**Рис. 2.** SDS-электрофореграмма белков эндосперма с индивидуальных растений фиксированных образцов из смешанной популяции Куюктанар-1, включающей типичные особи видов и морфологически отклоняющиеся формы (МОФ)

Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Ме. Звездочками отмечены образцы, фрагменты колосьев которых показаны на рис. 3.

**kD** — ориентировочная шкала молекулярных масс; **ОЭП** — шкала относительной электрофоретической подвижности.

**St** — эталонный спектр линии *E. sibiricus* — ALT-8401. *E. mutabilis*: 1. AKU-0409; 2. AKU-0424; 3. AKU-0436; *E. transbaicalensis*: 4. AKU-0433; 5. AKU-0427; 6. AKU-0411.

МОФ, промежуточные между *E. komarovii* и *E. transbaicalensis*: 7. AKU-0417; 8. AKU-0421; 9. AKU-0406; 12. AKU-0441; 13. AKU-0426; 18. AKU-0407; 19. AKU-0414; *E. komarovii*: 10. AKU-0404; 11. AKU-0403; 14. AKU-0412; 15. AKU-0435; 16. AKU-0437; 17. AKU-0410; 20. AKU-0413; 21. AKU-0401; 22. AKU-0440.

по субъединицам глютелина в области 18—23 ед. ОЭП от других видов, произрастающих в этой же популяции. Между собой все три образца *E. mutabilis* также различались как по субъединицам глютелина, так и по компонентам в других зонах спектров. Отмечено попарное сходство между № 1 и 3 и особенно № 1 и 2, в целом у всех трех наблюдалась общность по построению спектров. Остальные образцы можно было разделить на несколько групп. Номера 4—7 в общем совпадали с номерами 8—11, отличия касались только субъединиц глютелина 20 и 22 ед. ОЭП. Эти образцы были определены нами как *E. transbaicalensis* (№ 4—6) и *E. komarovii* (№ 10—11), у растений с 7 по 9 были промежуточные значения длин наибольших остей от 5 до 8 мм. При этом образец № 7 по субъединице глютелина совпадал с *E. transbaicalensis*, а образцы № 8 и 9 совпадали с *E. komarovii*.

В другой группе из двух МОФ и четырех образцов *E. komarovii* (№ 12—17) наблюдалось сходство практически по всем компонентам, в том числе и по субъединицам глютелина. МОФ (№ 12—13) также имели промежуточную длину остей НЦЧ, равную 6—8 мм.

Последняя группа образцов (№№ 18—24) была наиболее гетерогенной. Наиболее близкой по спектру к предыдущей группе показала себя МОФ AKU-0407 (№ 18). У МОФ AKU-0414 (№ 19) в области 20—22 ед. ОЭП наблюдалось две субъединицы глютелина, одна из которых (20 ед. ОЭП) была сходна с образцами *E. komarovii*, а другая (22 ед. ОЭП) — с группой *E. transbaicalensis*. У образцов *E. komarovii* (№ 20 и 22) наблюдалось сходство почти по всем компонентам, а образец AKU-0401 (№ 21) характеризовался дополнительной субъединицей глютелина в 18 ед. ОЭП.

В целом, электрофоретический анализ данной популяции показал, на наш взгляд, несколько меньший полиморфизм по белкам эндосперма в сравнении с морфологическими признаками. Так, на электрофореграмме (рис. 2) двадцать два проанализированных образца обладали легко различимыми несколькими типами спектров. Тогда как на диаграмме (рис. 1), построенной по трем морфологическим признакам, трудно было различить хотя бы одну хорошо обособившуюся группу. Аналогичный вывод был сделан на основании построения диаграмм, где использовались значения отно-



**Рис. 3.** Фрагменты колосьев природных образцов из популяции Куюктанар-1. 4—6: *E. transbaicalensis*; 7, 9: МОФ, промежуточные между *E. transbaicalensis* и *E. komarovii*; 10, 11, 17: *E. komarovii*. Нумерация в соответствии с рис. 2.

сительной длины остей НЦЧ. На рис. 3 показаны фрагменты колосьев, семена из которых были взяты в электрофорез, эти восемь образцов (№№ 4—7, 9—11 и 17) характеризовались всего двумя типами спектров. Но, с другой стороны, на спектрах выделялась группа образцов *E. komarovii* и МОФ (№ 18—22), имеющих значительные отличия по компонентному составу.

В популяции Куюктанар-3 также были собраны растения *E. komarovii*, *E. transbaicalensis* и имеющие промежуточные морфологические признаки. В составе этой популяции нами было обнаружено несколько растений, соответствующих диагнозу *E. kronokensis*. Электрофоретический анализ зерновок с этих растений показал следующее (рис. 4). У двух МОФ (№ 2 и 3), идентифицированных, как промежуточные между *E. mutabilis* и *E. transbaicalensis*, не было обнаружено сходство по каким-либо компонентам. Образец № 4, промежуточный между *E. komarovii* и *E. transbaicalensis*, напротив, имел много общих компонентов с образцом № 2. Образцы *E. kronokensis*, (№ 5 и 6) взятые в опыт, показали практически полное сходство между собой. Значительная часть полипептидов области 39—75 ед. ОЭП (выделены скобками) совпала с таковой у *E. transbaicalensis* № 10—12.

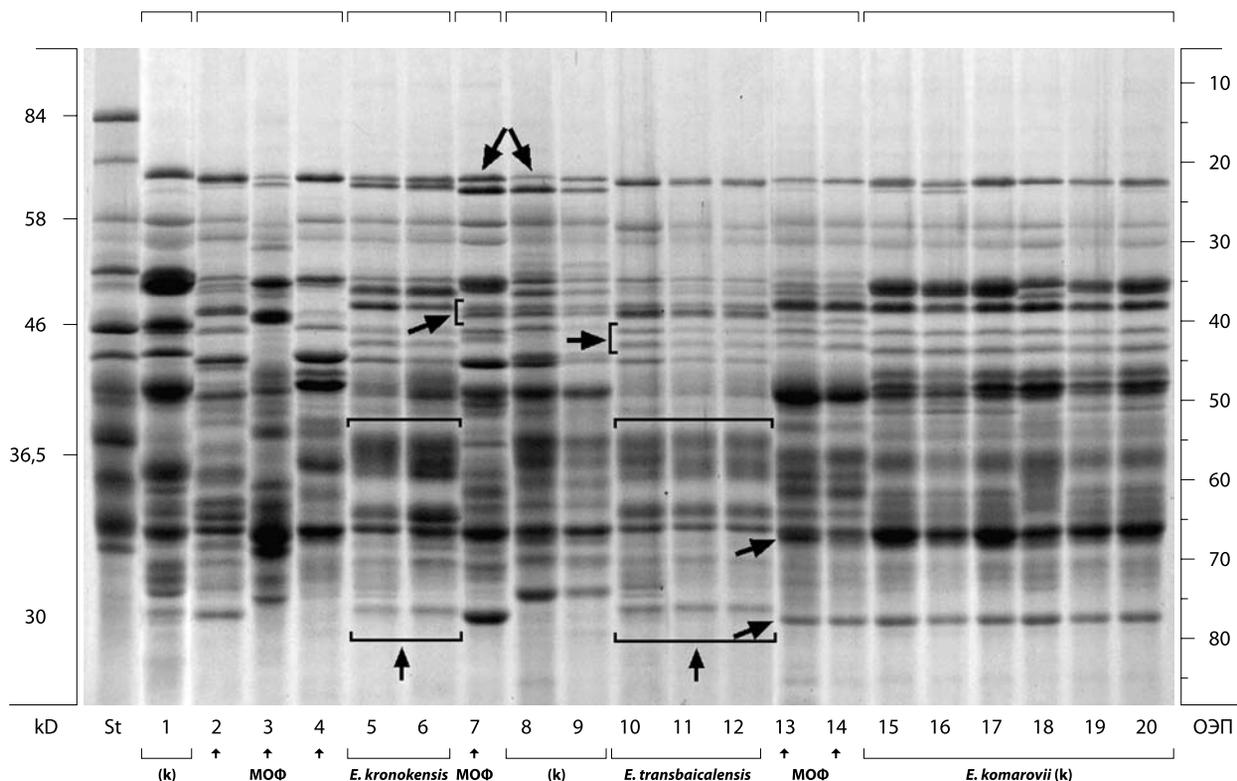
У МОФ АКУ-0424 (№ 7) компоненты глютелина в области 21—23 ед. ОЭП (показаны стрелками), совпадали с компонентами *E. komarovii*. Пара полипептидов в области 36—37 ед. ОЭП (показаны стрелками) совпала у МОФ, образцов *E. komarovii* и *E. transbaicalensis*.

У МОФ (№ 13 и 14) наблюдалось сходство с образцами *E. komarovii* в области 65 и 77 ед. ОЭП (отмечены стрелками), последний компонент, возможно, аналогичен таковому у МОФ АКУ-0424 (№ 7). Также были найдены субъединицы глютелина

в области 22 ед. ОЭП, общие для образцов *E. komarovii* и *E. transbaicalensis* (№ 10—12, 15, 17—20).

Эти данные, вероятнее всего, свидетельствуют о протекании интрогрессивных или рекомбинационных процессов между видами при длительном произрастании в смешанной популяции. При этом совершенно не обязательно, чтобы обмен фрагментами генетического материала проявлялся на морфологическом уровне. В целом, популяция Куюктанар-3 показала больший полиморфизм по запасным белкам эндосперма в сравнении с популяцией Куюктанар-1. С другой стороны, на диаграмме (рис. 1), построенной по морфологическим признакам особой популяции Куюктанар-3, можно с некоторым приближением выделить четыре группы образцов: первая группа — короткоостые,  $k=0,6—0,7$ ; вторая группа — короткоостые,  $k=0,8—0,9$ ; третья группа — длинноостые,  $k=0,6—0,7$ ; четвертая группа — длинноостые,  $k=0,8—0,9$ . Особи с промежуточными значениями длины остей попадали как в группу с коэффициентом  $k=0,6—0,7$ , так и с  $k=0,8—0,9$ .

Что касается найденных в популяции образцов *E. kronokensis*, то к настоящему времени мы имели возможность изучить в культуре только один живой образец *E. kronokensis* KES-9603, собранный на Камчатке и соответствующий описанию типового материала с Кроноцкого перевала. Сибирские гербарные образцы, виденные нами в гербарии ЦСБС СО РАН, заметно отличаются от типового камчатского и могут быть отождествлены с *E. kronokensis* только по формальным признакам «гладкие НЦЧ» и «короткошиповатые членики колосковой оси» аналогично таковому у *E. trachycaulus* (Агафонов, Агафопова, 1992а). По нашему мнению, за *E. kronokensis*, описанный с Камчатки, в Сибири ошибочно принимают образцы, обладающие гладкими НЦЧ и короткошиповатыми ЧКО, в отличие от форм *E. sajanensis*,



**Рис. 4.** SDS-электрофореграмма белков эндосперма с индивидуальных растений из смешанной популяции Куюктанар-3. Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Ме. Стрелками указаны общие для разных видов компоненты и их группы.  
*E. komarovii*: 1. AKU-9820; 8. AKU-0437; 9. AKU-0436; 15. AKU-0417; 16. AKU-0408; 17. AKU-0411; 18. AKU-0412; 19. AKU-0443; 20. AKU-0416; *E. kronokensis*: 5. AKU-0422; 6. AKU-0441; *E. transbaicalensis*: 10. AKU-0401; 11. AKU-0430; 12. AKU-0451; МОФ, промежуточные между *E. mutabilis* и *E. transbaicalensis*: 2. AKU-9840; 3. AKU-0446; МОФ, промежуточные между *E. komarovii* и *E. transbaicalensis*: 4. AKU-0409; 7. AKU-0424; 13. AKU-0423; 14. AKU-0449

имеющих волосистые или длинношиповатые НЦЧ и ЧКО, или от особей *E. transbaicalensis*, несущих укороченные колосковые чешуи. Ранее нами была изучена пара образцов из Якутии, близких к *E. subfibrosus*, один из которых имел абсолютно гладкие НЦЧ и короткошиповатые ЧКО, а другой — густо опушенные НЦЧ и ЧКО. По остальным признакам особи двух образцов были близки. Электрофоретический анализ показал значительное сходство между этими образцами по полипептидному составу белков эндосперма (Агафонов, 2007). Это может означать, что в популяциях многих видов *Elymus* могут присутствовать аллельные варианты одних и тех же генов, контролирующие гладкие — шиповатые НЦЧ и волосистые — мелкошиповатые ЧКО.

Также было проведено электрофоретическое изучение изменчивости в выборках семян природных образцов *E. komarovii*, *E. transbaicalensis* и *E. sajanensis* при совместном произрастании в прерывистой алтайской популяции Актру-4 на протяжении 20 км вдоль ущелья р. Актру (рис. 5).

В данном случае растения *E. sajanensis* идентифицировали в отличие от *E. transbaicalensis* по укороченным КЧ ( $k=0,6—0,7$ ) и расширяющимся к вер-

хушке мембранам. Из рисунка следует, что каждый вид в данном местонахождении обладает достаточно специфичным спектром с определенным составом проламиновых компонентов. Определенное сходство с локальными образцами *E. komarovii* проявил образец этого вида из популяции Куюктанар-3. Тем не менее, в спектрах зерновок разных видов обнаружались общие компоненты, свидетельствующие о протекании интрогрессивных или рекомбинационных процессов. Так, у двух биотипов *E. komarovii* (№ 21 и 23) отмечены компоненты 49 ед. ОЭП, идентичные компонентам у биотипов *E. transbaicalensis* (№ 7, 9—11), а также у МОФ с промежуточной длиной остей НЦЧ (№ 16). Кроме того, отмечены общие группы компонентов около 58—66 ед. ОЭП для пары видов *E. transbaicalensis* и *E. sajanensis* и 21—23 ед. ОЭП для видов *E. komarovii* и *E. sajanensis* и одной из МОФ (№ 18). В то же время у трех биотипов *E. komarovii* (№ 21—23) эта группа полипептидов отсутствовала, а у биотипа из Куюктанар-3 она заменялась на компоненты 18—20 ед. ОЭП.

Таким образом, электрофоретический анализ белков эндосперма является чувствительным индикатором микроэволюционных процессов в природ-

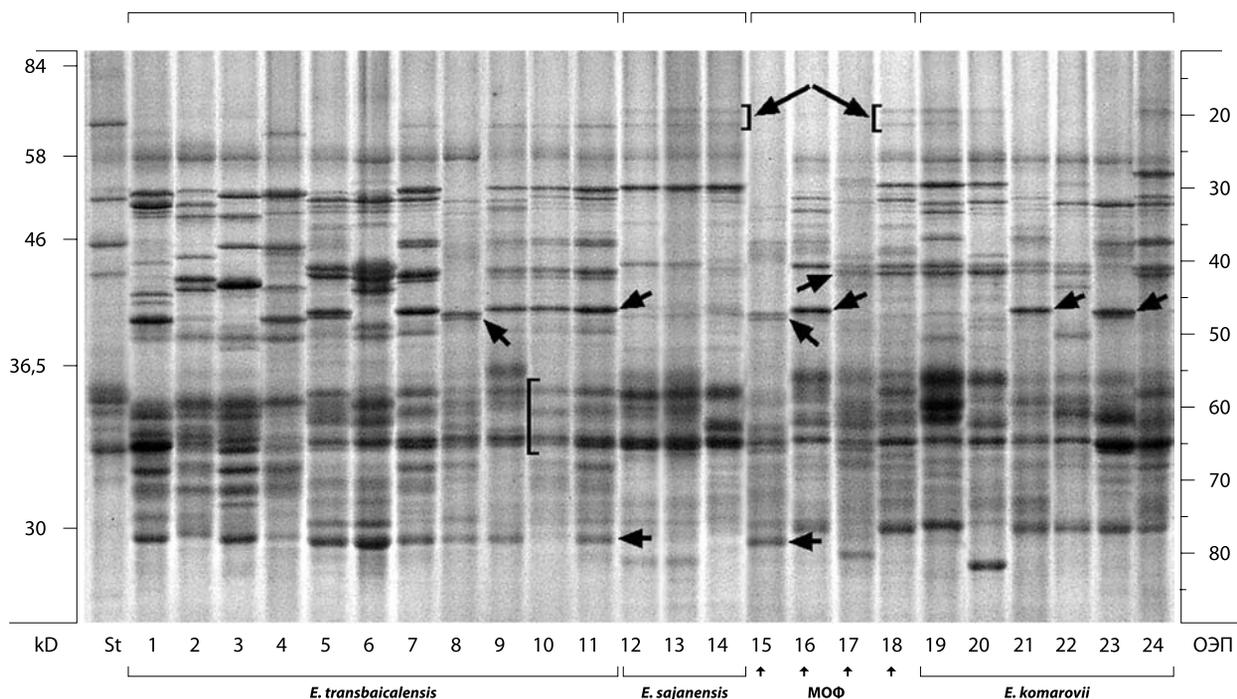


Рис. 5. SDS-электрофореграмма белков эндосперма с индивидуальных растений разных видов и МОФ из прерывисто-смешанной популяции Актру-4. Вариант –Ме  
Дорожка 24 — образец *E. komarovii* из популяции Куюктанар-3. Стрелками указаны общие для разных видов компоненты и их группы.

ных популяциях. На основе данных о полиморфизме полипептидных спектров можно сделать вывод, что в изученных популяциях проходят интрогрессивные или рекомбинационные процессы. В результате появляются не только морфологически отклоняющиеся и промежуточные формы, но и «скрытые рекомбинанты», генотипы которых содержат наследственный материал других видов, не контролирующей морфологические признаки.

В течение экспедиционного сезона 2005 г. был собран природный материал *E. komarovii* и *E. sajanensis* из географических точек Восточного Саяна, топографически близких к классическим местообитаниям. Для *E. komarovii* это два пункта: долина р. Ока вблизи мест впадения р. Гарган и р. Каштак (ныне р. Улзыты) и для *E. sajanensis* — Гарганский перевал. Там же были собраны образцы, подходящие под диагноз *E. kronokensis*, как его указывают для флоры Сибири, а также многочисленные образцы *E. transbaicalensis*. Результаты сравнительного исследования саянских, горно-алтайских и тувинских биотипов названных видов будут представлены в следующем сообщении.

## Выводы

Результаты морфологического и электрофоретического изучения природного материала трех смешанных популяций Горного Алтая показали, что при совместном произрастании *E. komar-*

*ovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis*, и *E. kronokensis* наряду с особями, соответствующими видовым диагнозам, в популяциях встречаются фертильные растения, имеющие промежуточные значения по ряду морфологических и биохимических признаков. Сделан вывод, что признаки перекрываются в результате интрогрессии и ограниченной рекомбинации через гибридизацию и стабилизацию семенного размножения рекомбинантных особей. При этом в составе разных смешанных популяций появляются разные по морфологии и численности совокупности отклоняющихся форм, а типичные по морфологии видовые формы в большей или меньшей степени отличаются друг от друга.

## Благодарности

Исследования проводятся при финансовой поддержке РФФИ, грант № 04-04-48720.

## Библиографический список

- Агафонов А. В. Внутривидовая структура и репродуктивные отношения между *Elymus mutabilis* и *E. transbaicalensis* (Poaceae) в Южной Сибири с позиций таксономической генетики // Генетика. 2004. Т. 40. № 11. С. 1490—1501.
- Агафонов А. В. Биосистематическое исследование полиморфного комплекса *Elymus charkevic-*

*zii* Probat. s.l. (*Triticeae*: *Poaceae*) полуострова Камчатка // Ботан. журн. 2007 (в печати).

Агафонов А. В., Агафонова О. В. Внутривидовая изменчивость проламинов пырейника сибирского, выявляемая методом одномерного электрофореза // Генетика. 1990а. Т. 26. № 2. С. 304—311.

Агафонов А. В., Агафонова О. В. Электрофоретические спектры проламина у образцов пырея бескорневищного различного происхождения // Генетика. 1990б. Т. 26. № 11. С. 1992—2001.

Агафонов А. В., Агафонова О. В. Моногенное наследование некоторых морфологических признаков у пырейника шероховатостебельного (*Elymus trachyscaulus*), имеющих диагностическое значение в систематике // Сиб. биол. журн. 1992а. Вып. 3. С. 3—6.

Агафонов А. В., Агафонова О. В. SDS-электрофорез белков эндосперма у представителей рода пырейник (*Elymus* L.) различной геномной структурой // Сиб. биол. журн. 1992б. Вып. 3. С. 7—12.

Агафонов А. В., Илюшко М. В., Саломон Б., Диас О., вон Ботмер Р. Биосистематическое исследование *Elymus komarovii* (*Poaceae*) в сравнении с морфологически близкими таксонами *E. transbaicalensis* и *E. alaskanus* s.l. // Материалы I междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2002. С. 83—95.

Агафонов А. В., Костина Е. В. Морфологическая изменчивость и полиморфизм белков эндосперма и гистона H1 у типичных и отклоняющихся природных форм *Elymus caninus* (L.) L. (*Poaceae*) // Сиб. экол. журн. 2003. № 1. С. 17—27.

Конарев В. Г. Белки растений как генетические маркеры. М.: Колос, 1983. 320 с.

Невский С. А. К систематике рода *Agropyrum* Gaertn. // Изв. Ботан. Сада АН СССР. 1932. Т. 30, Вып. 5—6. С. 607—635.

Невский С. А. Колено XIV. Ячменные *Hordeae* Benth. // Флора СССР. М., 1934. Т. 2. С. 590—728.

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

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. С. 113.

Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М.: Наука, 1985. 271 с.

Цвелев Н. Н. Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) во флоре СССР. Новости систематики сосудистых растений. Л.: Наука, 1973. Т. 10. С. 19—59.

Цвелев Н. Н. *Elymus* L. // Растения Центральной Азии. Материалы Ботан. ин-та. АН СССР. Л.: Наука, 1968б. Вып. 4. С. 210—223.

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

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

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

Agafonov A. V., Salomon B., Kostina E. V., Diaz O. Biosystematic relationships between *Elymus komarovii* (Nevski) Tzvel. and related species // *Triticeae* III / Ed. A. A. Jaradat) Enfield: Science Publishers, 1998. P. 77—84.

Baden C., Frederiksen S., Seberg O. A taxonomic revision of the genus *Hystrix* (*Triticeae*, *Poaceae*) // Nord. J. Bot. 1997. Vol. 17. P. 449—467.

Badmayeva N. K., Agafonov A. V. Electrophoretic variation of endosperm proteins and its use for taxonomy and biosystematics in the genus *Leymus* (*Poaceae*) // Czech J. Genet. Plant Breed. 2005 (Special Issue). Vol. 41. P. 86—90.

Kostina E. V., Agafonov A. V., Salomon B. Electrophoretic properties and variability of endosperm proteins of *Elymus caninus* (L.) L. // *Triticeae* III / Ed. A. A. Jaradat. Enfield: Science Publishers, 1998. P. 265—272.

Laemmli U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature. 1970. Vol. 227. № 5259. P. 680—685.

Löve A. Conspectus of the *Triticeae* // Feddes Repert. 1984. Vol. 95. P. 425—521.

Salomon B. Taxonomy and morphology of the *Elymus semicostatus* group (*Poaceae*) // Nord. J. Bot. 1994. V. 14. P. 7—14.

Salomon B. Taxa described in the circumpolar *Elymus alaskanus* — *Elymus violaceus* complex. 1999. <http://leymus.vv.slu.se/elymus/alas/taxa.html>

## Summary

In this paper results of the analyses of morphological and electrophoretic variation in four closely related species *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* and *E. kronokensis*, growing in three compound populations of the Altai Mountains are presented. The morphological analysis of plants has shown, that together with typical individuals of the species above mentioned, up to 35% of the individuals combining characters of two or more species were presented in populations. Introgression and recombination processes between these species were confirmed by the SDS-electrophoresis of storage endosperm proteins.



УДК [581.15 + 543.545]:582.542

А. С. Липин\*, А. В. Агафонов\*\*  
A. S. Lipin, A. V. Agafonov

Центральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: \*aslipin@mail.ru,  
\*\*agalex@csbg.nsc.ru

статья поступила 25.05.2007

## Отражение модификационной изменчивости в таксономии рода *Leymus* на примере *L. dasystachys* (Trin.) Pilger и *L. ovatus* (Trin.) Tzvel.

### Reflection of modification variability in taxonomy of the genus *Leymus* by the example of *L. dasystachys* (Trin.) Pilger and *L. ovatus* (Trin.) Tzvel.

**Аннотация.** Проведено комплексное изучение критического таксона рода *Leymus* Hochst. *L. ovatus* (Trin.) Tzvel. Исследованы природные и экспериментальные популяции *L. ovatus* из разных мест Республики Тыва и Республики Алтай в сравнении с *L. dasystachys* (Trin.) Pilger, а также гербарные образцы из разных частей ареала этих видов. Выявлено отсутствие четких различий между видами по комбинации признаков. Сравнительно-морфологический анализ показал: значительную изменчивость диагностических признаков в природных популяциях и гербарном материале; присутствие в изученных природных и интродукционных выборках растений, соответствующих диагнозам *L. dasystachys* и *L. ovatus*, а также имеющих переходные комбинации диагностических признаков. Метод SDS-электрофореза белков из индивидуальных семян растений смешанной популяции не подтвердил генетической обособленности видов. Сделан вывод, что *L. dasystachys* и *L. ovatus* — проявление популяционно-генетической или/и модификационной изменчивости единого комплекса.

**Ключевые слова:** *Leymus ovatus*, *L. dasystachys*, таксон, морфотип, таксономия, SDS-электрофорез, белки эндосперма.

**Key words:** *Leymus ovatus*, *L. dasystachys*, taxon, a morphotype, taxonomy, SDS-electrophoresis, grain storage proteins.

**Номенклатура:** Пешкова, 1990; Черепанов, 1995.

## Введение

В ходе изучения сибирских видов рода мы пришли к выводу, что к одному из критических следует отнести *L. ovatus*. Первоначально вид был описан К. Триниусом в первом томе «Flora Altaika» Ледебера (1829) как *Elymus ovatus* Trin. Впоследствии вид был указан С. Невским во «Флоре СССР» (1934) как *Aneurolepidium ovatum* (Trin.) Nevski. Позднее Н. Цвелев (1960) отнес его к роду *Leymus*.

Как Н. Цвелевым (1976), так и Г. Пешковой (1990) *L. ovatus* указывается как близкородственный вид *L. dasystachys*. Синонимика последнего рассматривалась совместно с синонимикой *L. ovatus* теми же авторами. Их ареалы накладываются друг на друга, географическое разграничение видов отсутствует. Можно сказать, что оба вида критически не рассматривались со времен Триниуса. Согласно описаниям во «Флоре Сибири», морфология обоих таксо-

нов практически одинакова. Отличия заключаются только в форме и цвете колоса, также указывается опушение цветковых чешуй. Сразу заметим, что опушение может варьировать в широких пределах, на что указывается уже в описаниях видов, а антоциановая окраска колоса в большой степени зависит от внешних факторов.

Нами предпринята попытка оценить степень самостоятельности двух видов на основе сравнительных морфологических и электрофоретических исследований.

## Материал и методы

**Растительный материал.** В работе изучались образцы, собранные в смешанных популяциях респ. Тыва и респ. Алтай. Собранный материал включал формы, близкие по характеристикам к типовому материалу *L. dasystachys* и *L. ovatus*, а также приме-

жуточные по морфологии формы. Происхождение материала приведено в табл. 1. Образцы были определены нами согласно современным диагнозам «Флоры Сибири» (Пешкова, 1990). Электрофоретически анализировались семена с природных растений фиксированных образцов.

Для установления таксономически значимых морфологических признаков были изучены образцы (в том числе типовые), хранящиеся в БИН РАН (LE, Санкт-Петербург), ЦСБС СО РАН (NS, NSK, Новосибирск) и гербарии им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (ТК).

**Электрофорез.** Выделение и электрофорез белков эндосперма в SDS-системе проводили по оригинальным методикам (Агафонов, Агафопова, 1992; Агафонов, Ваум, 1998). В качестве стандарта в каждом опыте использовали образец ALT-8401 *E. sibiricus*, белковые компоненты которого сравнивались ранее со стандартными наборами маркеров молекулярных масс. Для более точной идентификации каждого компонента построена общая шкала относительной электрофоретической подвижности (ОЭП).

## Результаты и обсуждение

### Анализ морфологической изменчивости

В ходе экспедиционных работ в республике Тыва (2005) и Горном Алтае (2006) были обнаружены смешанные популяции *L. dasystachys* — *L. ovatus*, имеющие в своем составе растения промежуточной между двумя этими таксонами морфологии (рис. 1—4, табл. 2).

На основе гербарного материала, собранного в республике Алтай, была составлена таблица принадлежности признаков девяти изученных популяций к видам *L. dasystachys* и *L. ovatus*. Признаки только *L. dasystachys*, без явного перекрытия с признаками *L. ovatus*, имели три популяции: AUKL-0602, ATRL-0642 и AKUL-0600. Признаки только *L. ovatus* наблюдались в популяциях AUKL-0605 и ATRL-0641. В трех популяциях (AUKL-0603, AUKL-0604 и ATRL-0630) растения обладали признаками, присущими и *L. dasystachys*, и *L. ovatus*. В выборке популяции ATRL-0643 найдены растения как промежуточных форм, так и определяемые либо

**Таблица 1.** Места сбора популяционных выборок изучаемых видов

| Код образца | Предварительное определение (по Г. А. Пешковой, 1999) | Происхождение, авторы сбора   |
|-------------|---|---|
| TORL-0553   | <i>L. ovatus</i>                                      | Республика Тыва, Эрзинский район, песчаное побережье оз. Торе-Холь, h = 1147 м, N 50°03,71, E 095°07,87. 2005.08.13. А. В. Агафонов, Н. К. Бадмаева   |
| TORL-0555   | <i>L. ovatus</i>                                      | Республика Тыва, Эрзинский район, песчаное побережье оз. Торе-Холь, h = 1238 м, N 50°03,88, E 095°13,62. 2005.08.12. А. В. Агафонов, Н. К. Бадмаева   |
| TORL-0557   | <i>L. dasystachys</i>                                 | Республика Тыва, Эрзинский район, песчаное побережье оз. Торе-Холь, h = 1147 м, N 50°03,71, E 095°07,87. 2005.08.13. А. В. Агафонов, Н. К. Бадмаева   |
| AKUL-0410   | <i>L. dasystachys</i>                                 | Республика Алтай, Кош-Агачский район, лог Куюктанар, h = 1776 м, N 51°02', E 085°36', А. В. Агафонов, Д. Е. Герус   |
| AUKL-0602   | <i>L. dasystachys</i>                                 | Республика Алтай, Кош-Агачский район, плато Укок, обочина дороги на каменистом склоне, разнотравно-злаковая каменистая степь h = 2438 м, N 49°30'25", E 88°05'01". 2006.08.20. А. С. Липин, Н. К. Бадмаева      |
| AUKL-0603   | <i>L. ovatus</i>                                      | Республика Алтай, Кош-Агачский район, плато Укок, h = 2438 м, N 49°30'25", E 88°05'01". Обочина дороги на каменистом склоне, разнотравно-злаковая каменистая степь. 2006.08.20. А. С. Липин                     |
| AUKL-0604   | <i>L. dasystachys</i>                                 | Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, плато Укок, h = 2438 м, N 49°30'25", E 88°05'01". Обочина дороги на каменистом склоне, разнотравно-злаковая каменистая степь. 2006.08.20. А. С. Липин                       |
| AUKL-0605   | <i>L. ovatus</i>                                      | Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, плато Укок, h = 2438 м, N 49°30'25", E 88°05'01". Обочина дороги на каменистом склоне, разнотравно-злаковая каменистая степь. 2006.08.20. А. С. Липин                       |
| ATRL-0630   | <i>L. dasystachys, L. ovatus</i>                      | Республика Алтай, хребет Южно-Чуйский, дол. р. Талдура, h = 2070 м, N 49°57'30", E 87°57'41". Разнотравно-злаковая каменистая степь. 2006.08.22. А. С. Липин  |
| ATRL-0641   | <i>L. ovatus</i>                                      | Республика Алтай, хребет Южно-Чуйский, дол. р. Талдура, h = 2135 м, N 49°57'23", E 87°57'243". Северный склон, опушка лиственничника на стыке с разнотравно-злаковой каменистой степью. 2006.08.22. А. С. Липин |
| ATRL-0642   | <i>L. dasystachys</i>                                 | Республика Алтай, хребет Южно-Чуйский, дол. р. Талдура, h = 2135 м, N 49°57'23", E 87°57'24". Северный склон, опушка лиственничника на стыке с разнотравно-злаковой каменистой степью. 2006.08.22. А. С. Липин  |
| ATRL-0643   | <i>L. dasystachys, L. ovatus</i>                      | Республика Алтай, хребет Южно-Чуйский, дол. р. Талдура, h = 2135 м, N 49°57'23", E 87°57'24". Северный склон, опушка лиственничника на стыке с разнотравно-злаковой каменистой степью. 2006.08.22. А. С. Липин  |
| AKUL-0600   | <i>L. dasystachys</i>                                 | Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, лог Куюктанар, h = 1721 м, N 51°02'42", E 085°36'17". Обочина дороги. 2006.08.23. А. С. Липин   |



**Рис. 1.** Разные по строению колосья и их оси с колосковыми чешуями популяции TORL-0557. Представлены морфотипы, близкие к *L. dasystachys*

как *L. dasystachys*, либо как *L. ovatus*. Таким образом, сравнительно-морфологический анализ не выявил явного морфологического хиатуса между изучаемыми таксонами в природных популяциях. Кроме того, описания видов не позволяют сформулировать неповторимое сочетание признаков, обеспечивающих точное определение вида.

Следует отметить, что признаки, характерные для *L. dasystachys* (антоциановая окраска, опушение, более плотный и меньший по размерам колос) можно охарактеризовать как приспособления к более сухим и холодным условиям. В то же время местонахождение

*L. ovatus* расположены в более мезофитных местах, чем местонахождения *L. dasystachys*. Мы предположили, что оба этих вида могут быть разными модификационными формами одного таксона.

В ходе экспедиции на горный Алтай (2006) были также обнаружены смешанные популяции, включающие как исходные, так и переходные формы. Собранный гербарный материал был обработан, данные морфологии представлены в виде таблицы (см. табл. 2).

На основании полученных морфологических данных мы пришли к выводу, что критерий цвета

**Таблица 2.** Принадлежность видовых признаков природных популяций к видам *L. dasystachys* и *L. ovatus*

| Популяция | Форма колоса                          | Отношение длины колоса к ширине | Окраска колоса                     | Опушение цветковых чешуй | Состояние пыльников |
|-----------|---------------------------------------|---------------------------------|------------------------------------|--------------------------|---------------------|
| AUKL-0602 | Цилиндрический                        | 8—10,45                         | Буро-фиолетовая                    | Волосистые               | Закрытые            |
| AUKL-0603 | Утолщенный посередине                 | 8,14—12,2                       | Буро-фиолетовая                    | Волосистые               | Закрытые            |
| AUKL-0604 | Цилиндрический                        | 3,55—10                         | Зеленовато-желтая                  | Голые                    | Открытые            |
| AUKL-0605 | Утолщенный посередине                 | 2,07—8,85                       | Зеленовато-желтая                  | Голые                    | Закрытые            |
| ATRL-0630 | Цилиндрический, утолщенный посередине | 3,33—13                         | Буро-фиолетовая                    | Волосистые               | Закрытые            |
| ATRL-0641 | Утолщенный посередине                 | 3,85—9,25                       | Зеленовато-желтая                  | Голые                    | Открытые            |
| ATRL-0642 | Цилиндрический                        | 10,125—11,66                    | Буро-фиолетовая                    | Волосистые               | Открытые            |
| ATRL-0643 | Цилиндрический, утолщенный посередине | 5,55—10,44                      | Буро-фиолетовая, зеленовато-желтая | Волосистые, Голые        | Закрытые            |
| AKUL-0600 | Цилиндрический                        | 6,875—8,77                      | Буро-фиолетовая                    | Волосистые               | Открытые            |

**Примечание.** Цилиндрический колос — признак *L. dasystachys*, утолщенный посередине колос — признак *L. ovatus*; окраска бурая или с фиолетовым оттенком — признак *L. dasystachys*, зеленовато-желтая окраска — признак *L. ovatus*; цветковые чешуи более менее волосистые — признак *L. dasystachys*, цветковые чешуи негусто волосистые или голые — признак *L. ovatus*



**Рис. 2.** Фрагменты разных по строению колосьев и их осей с колосковыми чешуями популяции TORL-0557. Морфотипы близкие к *L. dasystachys*

и формы колоса недостаточен для определения и разделения таксонов.

#### **Анализ изменчивости состава запасных белков эндосперма**

Ранее было показано, что SDS-электрофорез запасных белков эндосперма (проламин-глютелиновый комплекс) может быть использован для идентификации генотипов и как индикатор состояния популяций в роде *Elymus* (Агафонов, Агафонова, 1990; Агафонов, Агафонова, 1992; Агафонов,

Костина, 2003; Агафонов, 2004). Главное преимущество запасных белков как генетических маркеров заключается в том, что для анализа нет необходимости в живом материале, так как белки эндосперма сохраняют электрофоретические свойства много лет даже после потери семенами всхожести. Масса сухих зерновок, очищенных от чешуй, у видов *Leymus* из секции *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvel. колеблется в пределах 1,0—2,0 мг, т. е. значительно меньше, чем у видов *Elymus*.



**Рис. 3.** Разные по строению колосья и их оси с колосковыми чешуями популяции TORL-0557. Представлены морфотипы, близкие к *L. ovatus*



**Рис. 4.** Фрагменты разных по строению колосьев и их осей с колосковыми чешуями популяции TORL-0557. Морфотипы близкие к *L. ovatus*

Проведенные ранее электрофоретические исследования в секции *Anisopyrum* рода *Leymus* показали, что мономерные белки, выявляемые в варианте -Me, большей частью представленные проламинами, характеризовались молекулярными массами 30–60 kD (Badmayeva, Agafonov, 2005). Высокий уровень полиморфизма проламиновых компонентов наблюдался у всех видов секции. Инвариантные проламиновые полипептиды выявлялись в диапазоне относительной электрофоретической подвижности (ОЭП) 25–37 ед. Эти компоненты сохраняли свою ОЭП после обработки экстрактов 2-меркаптоэтанолом аналогично таковым у видов рода *Elymus* (Kostina et al., 1998).

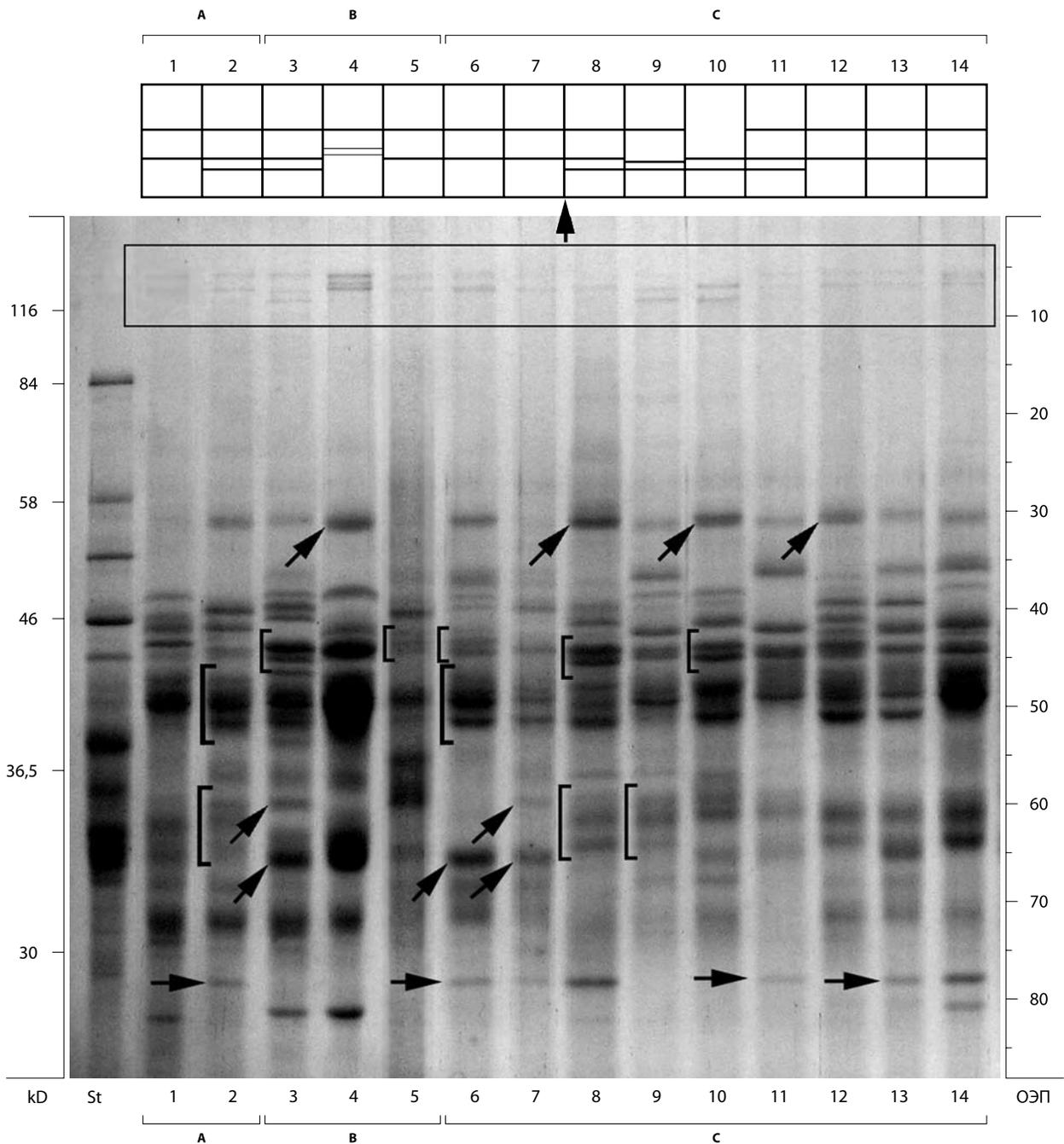
Полипептиды с молекулярными массами 28–35 kD изменяли величину ОЭП, что указывало на присутствие внутренних S-S связей (цистин) у этой группы проламинов. В варианте +Me на гелях выявлялись дополнительные компоненты, которые, вероятнее всего, могут быть отнесены к субъединицам глютелина. Высокомолекулярные субъединицы (ВМС) отмечались в диапазоне 3–8 ед. ОЭП.

Результаты многих электрофоретических тестов показали, что для большинства видов *Leymus* изменчивость спектров у семян с одного колоса только незначительно ниже, чем изменчивость внутри

выборки семян с разных растений из тех же популяций. Эти данные подтверждают преимущественно перекрестный тип опыления у большинства видов *Leymus*, как было показано ранее в эксперименте (Jensen et al., 1990). Все ранее тестированные популяции характеризовались широким полиморфизмом по полипептидным спектрам.

В изученных популяциях *L. dasystachys* и *L. ovatus* также выявлена значительная изменчивость полипептидных спектров не только внутри каждой популяции, но и среди сестринских зерновок, т. е. взятых с одного колоса. Это явление, обусловленное перекрестным типом опыления, существенно усложняет выполнение кластерного анализа, поэтому было проведено изучение качественных характеристик. На рис. 5 показана изменчивость полипептидных спектров зерновок смешанной популяции с растений, определяемых как *L. ovatus* (TORL-0553), в сравнении с определяемыми как *L. dasystachys* (TORL-0557) из окрестностей оз. Торе-Холь в электрофоретическом варианте +Me.

Так, в варианте +Me у зерновок *L. ovatus* TORL-0553 и TORL-0557 *L. dasystachys* обнаружены общие компоненты 37 ед. ОЭП (указаны стрелками). При этом оба морфотипа характеризовались изменчивым составом спектров, что свидетельствует о внут-



**Рис. 5.** SDS-электрофореграммы белков эндосперма смешанной популяции с растений определяемых как *L. ovatus* TORL-0553 (A, B) в сравнении с определяемыми как *L. dasystachys* TORL-0557 (C). Полипептидные спектры отдельных зерновок с разных растений в варианте +Me. А — TORL-0553, растения морфологически промежуточные между *L. dasystachys* и *L. ovatus*; В — TORL-0553, растения определяемые как *L. ovatus*; С — TORL-0557, растения определяемые как *L. dasystachys*. St — эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401; kD — ориентировочная шкала молекулярных масс; ОЭП — шкала относительной электрофоретической подвижности

рипопуляционном множественном аллелизме соответствующих генов. Кроме того, выявлены различия между двумя зерновками TORL-0553, собранными с одного колоса (А-1 и А-2). У зерновок разных таксонов данной смешанной популяции обнаружено значительное совпадение как отдельных фракций, так и групп полипептидов, особенно субъ-

единиц глютелина (5—8 ед. ОЭП). Как типичный представитель перекрестно опыляемых растений, популяция характеризуется высокой изменчивостью электрофоретических спектров, отражающими ее генетическое разнообразие. Благодаря процессам рекомбинагенеза у гетерозиготных растений каждая зерновка может иметь отличный от других генотип.

Наибольший полиморфизм по белкам эндосперма отмечен у зерновок TORL-0553. В то же время наличие достаточно большого количества совпадений по компонентам спектров указывает на филогенетическую близость растений смешанной популяции. Следовательно, можно предположить принадлежность *L. dasystachys* и *L. ovatus* к единой репродуктивной системе, а сами виды являются двумя крайними формами одного таксона.

Анализ природных популяций рода *Leymus* Hochst. в разных районах Южной Сибири показал, что большинство из них являются морфологически гетерогенными и в той или иной степени различаются по характеру полиморфизма. Необходимо отметить, что во многих многолетних родах трибы *Triticeae* хорошо различимыми и легко диагностируемыми как виды чаще всего могут быть только крайние формы, сочетающие те или иные признаки (Агафонов, 2004; Герус, Агафонов, 2006). Так, не обнаружено четких морфологических признаков, которые могли бы бесспорно разграничить *L. chinensis* и *L. ramosus* (Бадмаева и др., 2006).

Помимо обнаруженных в ходе экспедиционных работ в республике Тыва (2005) и Горном Алтае (2006) смешанных популяций *L. dasystachys* — *L. ovatus*, в том числе с растениями промежуточной между двумя этими таксонами формы, проведены наблюдения на экспериментальном участке. Так, в выращиваемой из семян популяции *L. dasystachys* АКUL-0410 появились особи с морфологическими признаками колосьев *L. ovatus*.

Совпадения в полипептидных спектрах запасных белков могут указывать, что между особями, относимыми к *L. dasystachys* или *L. ovatus*, происходит переопыление.

Таким образом, на основе полученных данных можно высказать предположение, что *L. dasystachys* и *L. ovatus* являются двумя крайними формами одного таксона, возникающими либо как следствие модификационной изменчивости, либо как проявление аллельности определенных генов.

## Выводы

Анализ диагностических признаков показал отсутствие сочетания признаков, обеспечивающего точное разграничение *L. dasystachys* и *L. ovatus*. Кроме того, в природных популяциях обнаружены растения с переходными морфологическими признаками, приписываемыми *L. dasystachys* и *L. ovatus*.

Данные по анализу полипептидных спектров запасных белков эндосперма также не подтвердили наличие генетической обособленности растений, определяемых как *L. ovatus* (TORL-0553) и определяемых как *L. dasystachys* (TORL-0557) в смешанной популяции из окрестностей оз. Торе-Холь республики Тыва. При этом каждая популяция характеризовалась специфическим составом компонентов

спектров, что свидетельствует о множественном аллелизме соответствующих генов.

На основе данных морфологического и электрофоретического анализов можно высказать предположение, что *L. dasystachys* и *L. ovatus* являются двумя крайними формами одного таксона, возникающими либо как следствие модификационной изменчивости, либо как проявление аллельности некоторых генов. Полученные данные дают основание рассматривать два вида как единый комплекс *L. dasystachys* — *L. ovatus*.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, гранты № 04-04-48720, 04-04-48493.

## Библиографический список

- Агафонов А. В. Внутривидовая структура и репродуктивные отношения между *Elymus mutabilis* и *E. transbaicalensis* (*Poaceae*) в Южной Сибири с позиций таксономической генетики // Генетика. 2004. Т. 40. № 11. С. 1490—1501.
- Агафонов А. В., Агафопова О. В. Электрофоретические спектры проламина у образцов пырея бескорневищного различного происхождения // Генетика. 1990. Т. 26. № 11. С. 1992—2001.
- Агафонов А. В., Агафопова О. В. SDS-электрофорез белков эндосперма у представителей рода пырейник (*Elymus* L.) с различной геномной структурой // Сиб. биол. журн. 1992. Вып. 3. С. 7—12.
- Агафонов А. В., Костина Е. В. Морфологическая изменчивость и полиморфизм белков эндосперма и гистона H1 у типичных и отклоняющихся природных форм *Elymus caninus* (L.) L. (*Poaceae*) // Сиб. экол. журн. 2003. № 1. С. 17—27.
- Бадмаева Н. К., Яблонская Е. С., Агафонов А. В. Изменчивость диагностических признаков в Сибирских популяциях комплекса *Leymus ramosus* — *L. chinensis* // Сиб. ботан. вестн.: электронный журнал. 2006. № 1. Вып. 1. С. 59—63. <http://journal.csbgru>
- Герус Д. Е., Агафонов А. В. Биосистематический анализ происхождения некоторых таксонов и морфологически отклоняющихся форм, близких к *Elymus caninus* и *E. mutabilis* // Сиб. ботан. вестн.: электронный журн. 2006. №1. Вып. 1. С. 67—76. (<http://journal.csbgru>).
- Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Сост. Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова, К. С. Байков и др. Новосибирск: Наука, 2005. 362 с.
- Пешкова Г. А. *Leymus* Hochst. — Колосняк // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 2. С. 41—53.
- Цвелев Н. Н. О некоторых новых и мало известных видах Памира // Ботан. мат. герб. ин-та АН СССР. 1960. Т. 20. С. 427—431.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Agafonov A. V., Baum B. R. Variation of endosperm proteins in the complex of *Elymus trachycaulus* (Link) Gould ex Shinnars // *Triticeae* III / Ed. A. A. Jaradat. Enfield: Science Publishers, 1998. P. 273—282.

Badmayeva N. K., Agafonov A. V. Electrophoretic variation of endosperm proteins and its use for taxonomy and biosystematics in the genus *Leymus* (*Poaceae*) // Czech J. Genet. Plant Breed. 2005 (Special Issue). Vol. 41. P. 86—90.

Jensen K. B., Zhang Y. F., Dewey D. R. Mode of pollination of perennial species of the Triticeae in relation to genomically defined genera // Can. J. Plant Sci. 1990. Vol. 70. P. 215—225.

Kostina E. V., Agafonov A. V., Salomon B. Electrophoretic properties and variability of endosperm proteins of *Elymus caninus* (L.) L. // *Triticeae* III / Ed. A. A. Jaradat. Enfield: Science Publishers, 1998. P. 265—272.

## Summary

A comprehensive study of the critical taxon of the genus *Leymus* Hochst. *L. ovatus* (Trin.) Tzvel. was carried out. Presence in natural and experimental populations of plants with morphological characteristics of both taxa and intermediate forms was shown. Absence of obvious distinctions between *L. ovatus* and *L. dasystachys* by combinations of characters was revealed. SDS-electrophoresis of individual seeds of plants from mixed populations did not confirm genetic isolation of species. A conclusion that *L. dasystachys* and *L. ovatus* show genetic or (and) modification variation within a uniform complex was made.

УДК 582.284.5 (571.15)

В. А. Власенко  
V. A. VlasenkoЦентральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: vlasenkomyces@mail.ru

статья поступила 19.02.2007

## Редкие виды афиллофороидных дереворазрушающих грибов Алтайского края

### Rare species of aphyllorphoid wood-destroying fungi of Altay region

**Аннотация.** Приводится список редких видов афиллофороидных дереворазрушающих грибов Алтайского края: *Abortiporus biennis*, *Ganoderma lucidum*, *Hericium coralloides*, *Leptoporus mollis*, *Polyporus umbellatus*, *Polyporus tuberaster*, *Pycnoporellus fulgens*, *Sparassiss crispa*, отмеченных в Красных книгах различного ранга, а также рекомендуемых для охраны. Указываются их местонахождения.

**Ключевые слова:** редкие виды, афиллофороидные дереворазрушающие грибы, Алтайский край.

**Key words:** rare species, aphyllorphoid wood-destroying fungi, Altay region.

**Номенклатура:** Index Fungorum ([www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org)).

## Введение

Объектом нашего исследования являются афиллофороидные грибы, представители которых относятся к различным порядкам гименомицетов (*Mycota*, *Basidiomycetes*, *Homobasidiomycetidae*, *Hymenomycetes*).

Афиллофороидные грибы от других гименомицетов отличаются характером используемого субстрата, анатомическим строением и связанной с ним консистенцией ткани. Спороносный слой (гимений) находится на поверхности плодового тела и образует гименофор, который может быть различной формы (гладкий, сетчатый, шиповидный, трубчатый, изредка пластинчатый). Если гименофор трубчатый, то трубочки не отделяются от стерильной части плодового тела (Бондарцева, 1998; Гарибова, 2005).

Афиллофороидные гименомицеты распространены во всех природных зонах и особенно широко представлены в лесах, где являются основными разрушителями древесины. Большая часть из них — сапротрофы (развиваются на мертвой древесине), некоторые виды паразитируют на живых древесных и кустарниковых растениях (Гарибова, 2005).

Обзор литературы свидетельствует о недостаточной изученности афиллофороидных дереворазрушающих грибов в Алтайском крае, общее известное количество которых на сегодняшний день, по данным разных авторов (Чураков, 1983; Силантьева, Терехина, 1997; Бондарцева, 1998; Мерлушкина,

Болотская, 2000; Болотская, 2003; Чубарова, 2006), составляет менее 100 видов.

В связи с этим, нами были начаты исследования по выявлению видового разнообразия микобиоты афиллофороидных грибов Алтайского края. На основе собранной коллекции была сделана попытка выявить редкие (охраняемые и нуждающиеся в охране) виды, которые на территории Алтайского края встречаются в ограниченном числе экземпляров, иногда представлены единичными находками.

## Материал и методы

Исследования проводились маршрутно-экспедиционным методом в период с 2000 по 2005 гг. Редкие виды грибов были найдены в окрестностях Барнаула (Барнаульский ленточный сосновый бор); в окрестностях с. Озерки, Тальменского р-на; в окрестностях с. Подпалатцы и с. Колывань, Курьинского района; в окрестностях с. Тигирек, Краснощековского района.

Сбор, препарирование и хранение плодовых тел проводились стандартными методами, изложенными в микологической литературе (Бондарцев, Зингер, 1950; Ниемея, 2001). Для выявления видовой принадлежности грибов использовались специальные определители (Бондарцев, 1953; Пармасто, 1965; Горленко и др., 1980; Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева, 1998). Правильность определения коллекции редких грибов была проверена канд. биол. наук И. А. Горбуновой (ЦСБС СО РАН, Новосибирск) и Ю. А. Чубаровой (АлтГУ, Барнаул).



- *Polyporus tuberaster*
- *Abortiporus biennis*
- *Ganoderma lucidum*
- *Hericium coralloides*
- *Polyporus umbellatus*

Рис. 1. Распространение отдельных видов грибов

Гербарные образцы редких видов дереворазрушающих грибов в настоящий момент хранятся в Гербарии лаборатории низших растений ЦСБС СО РАН Новосибирска.

## Результаты и обсуждение

В ходе исследования было обнаружено 8 видов редких афиллофороидных дереворазрушающих грибов, список которых приводится ниже. Кроме видовых названий, указана краткая характеристика морфологии, экологии и биологии, а также их местонахождения в Алтайском крае и общее распространение. Указаны лимитирующие факторы, предложены меры по охране.

В списке названия видов расположены в алфавитном порядке, без указания таксонов более высокого ранга. Латинские названия видов грибов и сокращения авторов приводятся в соответствии с публикациями от CABI — «Index Fungorum» ([www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org)).

*Abortiporus biennis* (Bull.) Singer — Abortипорус двухлетний.

**Категория и статус. 3 (R).** Редкий вид (Красная книга Ханты-Мансийского Автономного округа, 2003).

**Морфологические признаки.** Базидиомы сидячие, одиночные или черепитчатые. Шляпка почти округлая, до половинчатой, иногда вееровидная. Поверхность шляпки мягковолочная до жестковолосистой, грязно-белая, затем буровато-рыжеватая или кожано-желтая. Край тонкий, подогнутый, иногда волнистый. Ткань двухслойная. Запах слабый, приятный. Трубочки тонкостенные, частично низбегающие по ножке, 2—6 мм длиной. Поры угловатые до неправильных, неравновеликие, в среднем 1—3 на 1 мм (Бондарцева, 1998).



Рис. 2. *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karsten

**Распространение.** В Алтайском крае встречается в окрестностях с. Подпалатцы, Курьинского района (рис. 1). В России — Европейская часть, Урал, Сибирь. Циркумглобальный вид. Космополит, но повсюду редок (Там же, 1998).

**Экология и биология.** Растет на древесине многих лиственных пород, изредка на хвойных. Часто появляется на обгоревших корнях после пожаров. Вызывает активно развивающуюся белую гниль живых деревьев и мертвой древесины (Там же, 1998). В регионе найден в березовом закустаренном лесу у обгоревшего основания ствола березы и на ее корнях.

**Лимитирующие факторы.** Редкость пригодных для вида местообитаний.

**Меры охраны.** Требуется выявление и охрана местообитаний.

*Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karsten — Ганодерма блестящая (рис. 2).

**Категория и статус. 3 (R).** Редкий вид (Болотская, 2003; Красная книга Ханты-Мансийского Автономного округа, 2003; Красная книга Алтайского края, 2006; Чубарова, 2006).

**Морфологические признаки.** Базидиомы однолетние, изредка 2—3-летние, полукруглые или почковидные, с боковой, эксцентрической, реже центральной, довольно длинной ножкой. Ножка цилиндрическая, прямая или выгнутая, 1—2 см в диаметре, 5—15 см длиной. Поверхность шляпки и ножки покрыта сначала рыжеватой, затем рыжеватопурпурной, кроваво-красной до каштаново-бурой, с возрастом почти черной, блестящей, как бы лакированной коркой. Ткань губчато-пробковидная. Трубочки 0,5—2 см длиной. Поры мелкие, округлые, 4—5 на 1 мм. Поверхность гименофора сначала беловатая, позднее кремовая, при высыхании становящаяся табачной, у свежих образцов при прикосновении темнеющая (Бондарцева, 1998).

**Распространение.** В Алтайском крае встречается в 5 км от с. Тигирек, по дороге к пос. Чинета



Рис. 3. *Hericium coralloides* (Scop.) Pers.

(рис. 1), Краснощековского района. Другими авторами указан для г. Черный камень, долина р. Ханхара, Курьинского р-на (Красная книга Алтайского края, 2006; Чубарова, 2006). В России — Европейская часть, Урал, Сибирь, Дальний Восток; вне России — Европа, Азия, Северная Африка, Северная Америка. Космополит (Там же, 1998).

**Экология и биология.** Растет на пнях многих лиственных пород, из хвойных — на ели. Изредка встречается на живых деревьях. Вызывает белую, медленно развивающуюся гниль (Там же, 1998). В регионе найден на пне лиственницы, на месте вырубленного лиственничного леса, на горном холме.

**Лимитирующие факторы.** Редкость пригодных для вида местообитаний.

**Меры охраны.** Требуется выявление и охрана местообитаний.

*Hericium coralloides* (Scop.) Pers. — Гериций коралловидный (рис. 3).

**Категория и статус. 3 (R).** Редкий вид (Красная книга СССР, 1984; Красная книга РСФСР, 1988; Силантьева, Терехина, 1997; Красная книга республики Тыва, 1999; Красная книга Кемеровской области, 2000; Красная книга Республики Хакасия, 2002; Красная книга Читинской области, 2002; Болотская, 2003; Красная книга Ханты-Мансийского Автономного округа, 2003; Красная книга Алтайского края, 2006; Чубарова, 2006).

**Морфологические признаки.** Плодовые тела отрицательно-геотропические, коралловодно-разветвленные, жесткомясистые, белоснежные, с желтоватым оттенком. Гименофор в виде шипов, которые покрывают ветви почти целиком (Горленко и др., 1980).

**Распространение.** В Алтайском крае встречается в окрестности с. Тигирек, Краснощековского р-на, Тигирекский хребет (рис. 1). Другими авторами указан для окрестности ст. Озерки, Тальменского р-на; с. Контошино, Косихинского

р-на; с. Сорочий Лог, с. Бобровка и с. Сосновка, Первомайского района; с. Большая речка, Троицкого р-на; окрестности с. Долина Свободы, Красногорского р-на; г. Черный камень, долина р. Ханхара, Курьинского р-на (Силантьева, Терехина, 1997; Болотская, 2003; Красная книга Алтайского края, 2006; Чубарова, 2006). В России встречается повсеместно в лесной зоне, вне России — в Европе, Азии, Северной Америке. (Горленко и др., 1980; Красная книга РСФСР, 1988).

**Экология и биология.** Растет на пнях и валеже лиственных пород, редко на живых деревьях. Развивается в конце лета. Вызывает белую гниль (Горленко и др., 1980). В регионе найден в березовом лесу на березовом пне.

**Лимитирующие факторы.** Антропогенное влияние.

**Меры охраны.** Запрет сбора плодовых тел.

*Leptoporus mollis* (Pers.) Quél. — Лептопорус мягкий.

**Категория и статус. 3 (R).** Редкий вид (Красная книга Ханты-Мансийского Автономного округа, 2003).

**Морфологические признаки.** Базидиомы однолетние, сидячие, распростерто-отогнутые, одиночные. Поверхность шляпки тонковолочная, позднее голая, розовато-белая, постепенно становящаяся инкарнатной, при высушивании пурпурно-бурой, морщинистой. Ткань кремовая, розовато-буроватая, сочная, мягкая, мясистая, при высушивании ломкая, волокнистая. Трубочки 7—8 мм длиной, у сухих базидиом тонкостенные, хрупкие. Поверхность гименофора беловато-розовая, светло-инкарнатная, с возрастом инкарнатно-фиолетовая, под конец темно-пурпурно-бурая. Поры сначала округлые, позднее от продолговатых до лабиринтоподобных, в среднем 3—4 на 1 мм (Бондарцева, 1998).

**Распространение.** В Алтайском крае встречается в окрестностях с. Озерки, Тальменского района. В России — Европейская часть, Урал, Сибирь, Дальний Восток. Вне России — Европа, Азия, Северная и Южная Америка. Циркумбореальный вид (Бондарцева, 1998).

**Экология и биология.** Растет летом и осенью на пнях, сухостое, валеже, как исключение на живых стволах хвойных пород. Вызывает бурую гниль (Там же, 1998). В регионе найден в сосново-березовом лесу, на ветровальном валежном стволе сосны.

**Лимитирующие факторы.** Редкость пригодных для вида местообитаний.

**Меры охраны.** Требуется выявление и охрана местообитаний.

*Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr. — Полипорус зонтичный (рис. 4).

**Категория и статус. 3 (R).** Редкий вид (Красная книга СССР, 1984; Красная книга РСФСР, 1988; Красная книга Республики Бурятия, 2002; Красная книга Республики Хакасия, 2002).



Рис. 4. *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr.

**Морфологические признаки.** Базидиомы однолетние, до 50 см в диаметре, состоящие из многочисленных (до 100), ветвистых, несущих маленькие шляпки, белых ножек, соединенных у основания в общий клубневидный пенек. Отдельные шляпки волокнисто-мясистые, округлые, плоские или с небольшим углублением в центре, 1—4 см в диаметре. Ткань белая, мясистая, с приятным запахом. Трубочки белые, короткие, избегающие на ножку, до 2 мм длиной. Поверхность гименофора белая, желтоватая. Поры многоугольные, 1—2 на 1 мм, на ножке до извилистых, до 1—2 мм в диаметре. Пенек у основания базидиомы толстый, до 3 см в диаметре, утончающийся по направлению к шляпкам, многократно разветвленный (Бондарцева, 1998).

**Распространение.** В Алтайском крае встречается по левому берегу р. Большой Тигирек, в 5 км к юго-западу от с. Тигирек, Краснощековского района (рис. 1). В России — Европейская часть, Сибирь, Дальний Восток; вне России — Европа, Азия, Северная Америка (Там же).

**Экология и биология.** Растет у основания стволов и пней лиственных деревьев, в виде исключения ассоциируется с хвойными — елью и сосной. Вызывает белую гниль, гниение малоактивное (Там же). В регионе найден в пойменном березовом лесу, у основания ствола березы.

**Лимитирующие факторы.** Антропогенное влияние.

**Меры охраны.** Запрет сбора плодовых тел. Популяция находится в охранной зоне Тигирекского заповедника.

*Polyporus tuberaster* (Jacq.) Fr. — Полипорус клубненосный.

**Категория и статус.** 3 (R). Редкий вид (Красная книга Республики Бурятия, 2002).

**Морфологические признаки.** Базидиомы однолетние, одиночные или иногда собранные по 2—3, с центральной, эксцентрической или боковой ножкой. Шляпки мясистые, округлые, от слабовыпуклых

до почти воронковидных. Поверхность шляпки кремовая до охряно-дымчатой, с мелкими чешуйками, с возрастом голая и гладкая. Край тонкий, волнистый, при высыхании подвернутый внутрь. Ткань белая, при высыхании бледно-древесинного цвета, хрупкая, 3—10 мм толщиной. Трубочки 1—3 мм длиной, сначала белые, позднее желтоватые, избегающие на ножку. Поры неправильные, округлые, угловатые или удлинённые, 1—2 мм длиной, 1,5—2 на 1 мм. Ножка цилиндрическая (Бондарцева, 1998).

**Распространение.** В Алтайском крае встречается в окрестностях с. Кольвань (рис. 1), при переезде через р. Локтевка, Курьинского района. В России — Европейская часть, Урал, Сибирь, Дальний Восток; вне России — Европа, Кавказ, Северная Америка, Австралия (Бондарцева, 1998).

**Экология и биология.** Растет в лиственных лесах на почве (базидиомы вырастают из склероциев), а также на ветвях и древесине лиственных пород. Вызывает белую гниль (Там же). В регионе найден на почве у дороги, рядом с березой.

**Лимитирующие факторы.** Не изучены.

**Меры охраны.** Запрет сбора плодовых тел.

*Rusnoporellus fulgens* (Fr.) Donk — Пикнопореллус блестящий.

**Категория и статус.** 3 (R). Редкий вид (Красная книга Ханты-Мансийского Автономного округа, 2003).

**Морфологические признаки.** Базидиомы однолетние, сидячие, распростерто-отогнутые, одиночные или черепитчатые по 2—3 шляпки, половинчатые, веерообразные, с ножковидным суженным основанием, мягкогубчатые в свежем состоянии, хрупкие и ломкие в сухом. Поверхность шляпки от шероховатой до почти голой, от коротковолочной до щетинистой, от бледно-оранжевой до почти кирпичной. Ткань легкая, волокнисто-губчатая, хрупкая, неясно зональная. Трубочки с тонкими стенками, 2—5 мм длиной. Поверхность гименофора одного цвета с базидиомой. Поры вначале округлоугловатые, позднее неправильные, с зубчатыми краями, 1—2 на 1 мм. Гифы краснеют в КОН (Бондарцева, 1998).

**Распространение.** В Алтайском крае встречается в окрестностях Барнаула, Барнаульский ленточный сосновый бор. Для данной территории также был указан другими авторами (Чураков, 1983). В России — Европейская часть, Урал, Сибирь, Дальний Восток. Вне России — Европа, Азия (Япония), Северная Америка (Бондарцева, 1998).

**Экология и биология.** Растет на отмершей древесине хвойных, реже лиственных пород. Вызывает бурую гниль (Там же). В регионе найден в сосново-березовом лесу, на валежном стволе березы.

**Лимитирующие факторы.** Редкость пригодных для вида местообитаний.

**Меры охраны.** Запрет сбора плодовых тел.



Рис. 5. *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr.

*Sparassis crispa* (Wulfen) Fr. — Спарассис курчавый (рис. 5).

**Категория и статус.** 3 (R). Редкий вид. (Красная книга СССР, 1988; Красная книга РСФСР, 1984; Силантьева, Терехина, 1997; Красная книга Алтайского края, 2006).

**Морфологические признаки.** Плодовые тела 10—35 см в диаметре, кремовые или охряно-желтые, под конец буроватые. Ножка малозаметная, толстая, укореняющаяся, темная. Ветви плоские, тонкие, курчавые, отчасти сростающиеся, с зубчатыми краями. Ткань белая, волокнисто-восковидная. Гифы тонко- или толстостенные, вздутые. Споры желтоватые (Пармасто, 1963).

**Распространение.** В Алтайском крае встречается в окрестностях ст. Озерки, Тальменского района. Другими авторами указан для окрестности ст. Озерки и с. Ларичиха, Тальменского района; с. Контошино, Косихинского района; с. Штабка, Павловского района; совхоз Беловский, Троицкого района (Силантьева, Терехина, 1997; Красная книга Алтайского края, 2006; Барнаульский лесхоз (Чураков, 1983). В России — Западная Сибирь, Красноярский край, Хабаровский край, Приморский край; вне России — Латвия, Литва, Крым, Грузия (Пармасто, 1963).

**Экология и биология.** Растет на корнях и у основания стволов хвойных пород в смешанных и хвойных лесах (Пармасто, 1963). В регионе найден в сосново-березовом лесу, на сосновом пне.

**Лимитирующие факторы.** Антропогенное влияние. Редкость пригодных для вида местообитаний.

**Меры охраны.** Запрет сбора плодовых тел. Требуется выявление и охрана местообитаний.

## Заключение

В ходе исследования биоты афиллофороидных дереворазрушающих грибов в Алтайском крае было обнаружено 8 редких видов: *Abortiporus biennis*, *Ganoderma lucidum*, *Hericium coralloides*, *Leptoporus mollis*,

*Polyporus umbellatus*, *Polyporus tuberaster*, *Рыснопореллус фульгенс*, *Sparassis crispa*. Впервые для края указаны виды: *Abortiporus biennis*, *Leptoporus mollis*, *Polyporus umbellatus*, *Polyporus tuberaster*. Новые местонахождения приведены для *Ganoderma lucidum* и *Hericium coralloides*. Лимитирующими факторами в большинстве случаев являются редкость пригодных для вида местообитаний и антропогенное влияние. В качестве мер охраны предложены выявление и охрана местообитаний, запрет сбора плодовых тел.

## Библиографический список

Болотская Ю. А. К флоре макромицетов Тигирекского заповедника // Материалы II Междунар. молодеж. ботан. конф. «Изучение растительного мира Казахстана и его охрана», посвящ. памяти М. С. Байтенова. Алматы, 2003. С. 23—24.

Бондарцев А. С., Зингер Р. А. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Тр. Ботан. ин-та им. В. А. Комарова АН СССР. Сер. 2. Вып. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 38 с.

Бондарцев А. С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.

Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х. Определитель грибов СССР. Порядок Афиллофоровые. Л.: Наука, 1986. Вып. 1. 192 с.

Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. СПб.: Наука, 1998. Вып. 2. 391 с.

Гарибова Л. В., Лекомцева С. Н. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 220 с.

Горленко М. В. и др. Грибы СССР. М.: Мысль, 1980. 303 с.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул: ОАО ИПП Алтай, 2006. 262 с.

Красная книга Кемеровской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Кемерово, 2000. 243 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск: Наука, 2002. 340 с.

Красная книга Республики Тыва. Растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1999. 150 с.

Красная книга Республики Хакасия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск: Наука, 2002. 264 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.

Красная книга СССР: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений (Растения). М., 1984. Т. 2. 478 с.

Красная книга Ханты-Мансийского Автономного округа. Екатеринбург: Пакрус, 2003. 376 с.

Красная книга Читинской области (Растения).  
Чита: Стиль, 2002. 280 с.

Мерлушкина М. А., Болотская Ю. А. Макромицеты барнаульского ленточного бора // Река Барнаулка: экология, флора и фауна бассейна Барнаул, 2000. С. 39—46.

Ниемея Т. Трутовые грибы Финляндии и прилегающей территории России // *Norrinia* 8. 2001. 120 с.

Пармасто Э. Х. Определитель рогатиковых грибов СССР. (Сем. *Clavariaceae*). М.: Наука, 1965. 165 с.

Силантьева М. М., Терехина Т. А. Распространение некоторых редких грибов в Алтайском крае // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов. Барнаул, 1997. С. 202—203.

Чубарова Ю. А. Сведения о микобиоте Тигирекского заповедника // Проблемы ботаники Южной

Сибири и Монголии // Материалы V Междунар. науч.-практ. конф. (21—23 ноября). Барнаул.: АзБука, 2006. С 308—314.

Чураков Б. П. Грибы и грибные болезни сосны обыкновенной в ленточных борах Алтайского края. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 1983. 152 с.

## Summary

In the results of investigations of the Altay region's mycobiota 8 rare and threatened species of aphyllorhizoid lignivorous fungi from the Red Data Books: *Abortiporus biennis*, *Ganoderma lucidum*, *Hericium coralloides*, *Leptoporus mollis*, *Polyporus umbellatus*, *Polyporus tuberaster*, *Руснопореллус fulgens*, *Sparassis crispa* were registered. Their sites are specified.

УДК 582.282.(571.14)

И. А. Горбунова  
I. A. GorbunovaЦентральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: gorbunova@csbg.nsc.ru

статья поступила 6.03.2007

# Макромицеты Приобских боров

## Macromycetes of Priobsky bors

**Аннотация.** Изучена микобиота шляпочных грибов сосновых лесов в окрестностях устья р. Алеус Ордынского района Новосибирской области. Выявлено 153 вида макромицетов, относящихся к 12 порядкам, 34 семействам и 81 роду. Доминируют виды порядка *Agaricales*, *Russulales*, *Boletales*, семейств *Tricholomataceae*, *Russulaceae*, *Strophariaceae*. В экологическом спектре преобладают микоризообразователи и гумусовые сапротрофы.

**Ключевые слова:** макромицеты, биоразнообразие, Приобские боры, Новосибирская область.

**Key words:** macromycetes, biodiversity, Priobsky bors, Novosibirsk region.

**Номенклатура:** Hawksworth, Kirk et al., 1995; Index Fungorum ([www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org)).

## Введение

Приобская лесостепь занимает левобережье и правобережье Оби в пределах юго-восточной части Новосибирской области и северо-восточной части Алтайского края. Рельеф, сравнительно плоский на западе, по направлению на восток становится более всхолмленным. Территория сложена четвертичными песчано-глинистыми озерно-аллювиальными отложениями. Климат Приобской лесостепи более влажный, по сравнению с остальной территорией лесостепной зоны. Большие площади лесостепи (в лощинах стока и на террасах Оби) заняты сосновыми борами, занимающими около 1 млн га. Это в основном боры-брусничники и травяные боры. Кустарниковый подлесок состоит из желтой акации, спиреи средней, кизильника черноплодного, караганы степной. В лесостепных сосняках, как правило, отсутствует примесь темнохвойных пород. По соседству с сосновыми лесами в поймах крупных рек широкое распространение имеют остепненные пойменные луга (Западная Сибирь, 1963).

Изучение макромицетов Приобских боров проводилось эпизодически. Так, фрагментарные данные о составе базидиальных грибов в сосновых лесах Томского Приобья можно встретить в работах Л. С. Миловидовой и др. (1980) и Н. В. Перовой, И. А. Горбуновой (2001). Информация о съедобных, ядовитых, редких и необычных видах макромицетов, произрастающих в Приобских борах Новосибирской области содержится в книге А. М. Жукова и Л. С. Миловидовой «Грибы — друзья и враги леса» (1980). Микофлористические исследования в деградированных березово-сосновых лесах, распространенных в городской зоне на берегу Обского водохранилища, проводились Н. В. Перо-

вой, И. А. Горбуновой и др. (2002; 2003). Накопленные данные не отражают всего биоразнообразия шляпочных грибов Приобских боров — наиболее богатых грибных угодий Южной Сибири, поэтому исследования в них продолжаются.

## Материал и методы

Настоящая работа является результатом камеральной обработки коллекционных сборов шляпочных грибов в основном лесу и приграничных степных сообществах в июле 2004 г. в окрестностях устья р. Алеус Ордынского района Новосибирской области. В работе использовалась общепринятая в микологии методика с привлечением анатомо-морфологических приемов при анализе плодовых тел (Бондарцев, Зингер, 1950).

Для выявления доминирующих видов в различных растительных ассоциациях были заложены пробные площадки 20×20 м в лесу и 10×10 м в степи, на которых отмечались все виды с указанием их обилия (5 — равномерно по всей площади; 4 — во многих местах; 3 — неравномерно, рассеянно; 2 — очень рассеянно; 1 — единично; + — только в одном месте) и общности (5 — равномерно по всей площади; 4 — рядами, кольцами; 3 — большими группами; 2 — маленькими группами; 1 — одиночными экземплярами) по шкале Гааса (Программа..., 1974).

При систематизации таксонов за основу принята система «Словаря грибов Айнсворта и Бисби» (Hawksworth et al., 1995). Латинские названия грибов и сокращения авторов при грибных таксонах приводятся в соответствии с публикациями от СABI — «Index Fungorum» ([www.indexfungorum.org/Names/names.asp](http://www.indexfungorum.org/Names/names.asp)).

## Результаты и обсуждение

В обследованных сосновых лесах выявлено 153 вида макромицетов, относящихся к 12 порядкам, 34 семействам и 81 роду. Видовой состав грибов с указанием трофической группы и частоты встречаемости представлен в табл. 1. Как видно из таблицы, основу микобиоты составляют базидиальные грибы (97%). По количеству видов преобладают порядки *Agaricales* — 94 вида, *Russulales* — 16, *Boletales* — 12 видов (табл. 2), семейства *Tricholomataceae* — 36 видов, *Russulaceae* — 16, *Strophariaceae* — 13, *Agaricaceae* — 12, а также *Cortinariaceae*, и *Boletaceae* (8 видов каждое) (табл. 3). Среди родов доминируют *Russula* (12 видов), *Mycena* (8), *Amanita* (7) и *Marasmius* (6 видов). Микобиота обследованных лесов имеет все черты бореальной, за исключением некоторых особенностей.

На берегу Обского водохранилища вдоль бора простираются степные растительные сообщества, переходящие в более увлажненных местах в луговые. Бор и остепненные участки подвергаются сильному антропогенному воздействию. В лесу ведутся лесозаготовительные работы, большое количество грибников разрушают и вытаптывают подстилку, степные сообщества используются под выпас, на береговой линии наблюдаются многочисленные стоянки отдыхающих. Но видовое разнообразие макромицетов Приобских боров нельзя назвать бедным. Здесь отмечено обильное плодоношение белого гриба — *Boletus pinophilus* (рис. 1), а также обнаружены редкие лесные виды *Hericium coralloides* (рис. 2), занесенный в Красную книгу РСФСР (1988), и *Hygrocycbe psittacina*. На остепненных участках встречены редкий пустынный вид *Battarrea phalloides* и редкие для лесостепи макромицеты полупустынь и южных степей — *Endoptychum agaricoides*, *Mycenastrum corium*. В целом общий комплекс видов соответствует микофлоре сосновых лесов. Однако особенности экологических условий и антропогенное воздействие

отражаются на семейственном и родовом спектре макромицетов, а также на видовой насыщенности некоторых эколого-трофических групп грибов. Если ведущая ценогическая роль видов из семейств *Tricholomataceae*, *Russulaceae*, *Boletaceae*, родов *Russula*, *Mycena* и *Amanita* характерна для сосновых лесов, то присутствие в числе лидирующих семейства *Strophariaceae* и его видовой состав обусловлены распространением в районе исследования степных ценозов и рудеральных местообитаний. Например, многие выявленные виды из семейства *Strophariaceae* являются копротрофами и поселяются в местах выпаса скота. Также в борах складываются неблагоприятные условия для роста и развития паутинниковых грибов — *Cortinariaceae* (особенно рода *Cortinarius*), видовой состав которых очень беден.

Биоразнообразие шляпочных грибов в сосновом лесу и на открытых участках заметно отличается. В бору обнаружено 126 видов, в степных и луговых сообществах — только 32 вида грибов. В лесной микобиоте наиболее распространены макромицеты из семейств *Tricholomataceae*, *Russulaceae* и *Amanitaceae*, в остепненных сообществах преобладают виды семейств *Strophariaceae*, *Agaricaceae*, *Coprinaceae*, *Bolbitiaceae* (табл. 3).

Состав древостоя, подлеска и травостоя в Приобских борах неоднороден. В окрестностях деревни, в условиях достаточного увлажнения простирается осиново-березово-сосновый осочково-злаковый лес, в грибном населении которого среди агариковых грибов доминировали *Clitocybe gibba*, *Cystoderma granulatum*, *Suillus granulatus*, *Marasmius epiphyllus*, *Mycena vitilis*, *M. vulgaris*, *Xeromphalina caudicinalis*, *Delicatula integrella*. Микобиота на участке бора с преобладанием высокотравья и кустарников была самой бедной. Макромицеты встречались, в основном, на кострищах и у лесной дороги. Среди доминантов отмечены *Agaricus silvicola*, *Pholiota highlandensis* и *Fayodia anthracobia*. Наибольшим видовым разнообразием макромицетов отличался сосняк



Рис. 1. *Boletus pinophilus*



Рис. 2. *Hericium coralloides* (Занесен в Красную книгу РСФСР)

**Таблица 1.** Особенности систематического и экологического состава биоты макромицетов в растительных сообществах в окрестностях устья р. Алеус

| Вид  | Бор | Степь | Трофическая группа | Частота встречаемости |
|--|-----|-------|--------------------|-----------------------|
| 1  | 2   | 3     | 4                  | 5                     |
| <b>ASCOMYCETES</b>   |     |       |                    |                       |
| PEZIZALES  |     |       |                    |                       |
| <b>Helvellaceae Fr.</b>                                      |     |       |                    |                       |
| <i>Helvella macropus</i> (Pers.) P. Karst.                   | +   |       | Карботроф          | Нечасто               |
| <b>Otideaceae Eckblad</b>                                    |     |       |                    |                       |
| <i>Geopyxis carbonaria</i> (Alb. et Schwein.) Sacc.          | +   |       | Карботроф          | Редко                 |
| <b>Pezizaceae Dumort.</b>                                    |     |       |                    |                       |
| <i>Peziza anthracophila</i> Dennis                           | +   |       | Карботроф          | Редко                 |
| <i>Plicaria leiocarpa</i> (Curr.) Boud.                      | +   |       | Карботроф          | Редко                 |
| XYLARIALES   |     |       |                    |                       |
| <b>Xylariaceae Tul. et C. Tul.</b>                           |     |       |                    |                       |
| <i>Poronia punctata</i> (L.) Robenh.                         |     | +     | Копротроф          | Редко                 |
| <b>BASIDIOMYCETES</b>  |     |       |                    |                       |
| AGARICALES   |     |       |                    |                       |
| <b>Agaricaceae Chevall.</b>                                  |     |       |                    |                       |
| <i>Agaricus campestris</i> var. <i>campestris</i> L.         |     | +     | Гумус. сапр.       | Часто                 |
| <i>A. semotus</i> Fr.  |     | +     | Гумус. сапр.       | Редко                 |
| <i>A. silvicola</i> (Vittad.) Peck                           | +   |       | Гумус. сапр.       | Часто                 |
| <i>Cystoderma cinnabarinum</i> (Alb. et Schwein.) Fayod      | +   |       | Подст. сапр.       | Нередко               |
| <i>C. granulorum</i> (Batsch) Fayod                          | +   |       | Подст. сапр.       | Часто                 |
| <i>Cystolepiota sistrata</i> (Fr.) Singer ex Bon et Ballü    | +   |       | Подст. сапр.       | Часто                 |
| <i>Lepiota clypeolaria</i> (Bull.) Quél.                     | +   |       | Подст. сапр.       | Нередко               |
| <i>L. cristata</i> (Bolton) P. Kumm.                         | +   |       | Подст. сапр.       | Нечасто               |
| <i>L. erminea</i> (Fr.) Gillet                               | +   |       | Подст. сапр.       | Нечасто               |
| <i>Leucoagaricus leucothites</i> (Vittad.) M.M. Moser ex Bon |     | +     | Гумус. сапр.       | Редко                 |
| <i>Macrolepiota campestris</i> Lebedeva ex Samgina           |     | +     | Гумус. сапр.       | Нечасто               |
| <i>M. excoriata</i> (Schaeff.) M. M. Moser                   |     | +     | Гумус. сапр.       | Нечасто               |
| <b>Amanitaceae R. Heim ex Pouzar</b>                         |     |       |                    |                       |
| <i>Amanita alba</i> Pers.                                    | +   |       | Микоризообр.       | Редко                 |
| <i>A. crocea</i> (Quél.) Singer                              | +   |       | Микоризообр.       | Нечасто               |
| <i>A. fulva</i> (Schaeff.) Fr.                               | +   |       | Микоризообр.       | Редко                 |
| <i>A. muscaria</i> var. <i>muscaria</i> (L.) Lam.            | +   |       | Микоризообр.       | Часто                 |
| <i>A. pantherina</i> (DC.) Krombh                            | +   |       | Микоризообр.       | Часто                 |
| <i>A. rubescens</i> var. <i>rubescens</i> Pers.              | +   |       | Микоризообр.       | Нередко               |
| <i>A. vaginata</i> var. <i>vaginata</i> (Bull.) Lam.         | +   |       | Микоризообр.       | Часто                 |
| <i>Limacella guttata</i> (Pers.) Konrad et Maubl.            | +   |       | Гумус. сапр.       | Нередко               |
| <i>L. illinita</i> (Fr.) Maire                               | +   |       | Гумус. сапр.       | Редко                 |
| <b>Bolbitiaceae Singer</b>                                   |     |       |                    |                       |
| <i>Agrocybe pediades</i> (Fr.) Fayod                         |     | +     | Гумус. сапр.       | Нередко               |
| <i>Bolbitius vitellinus</i> (Pers.) Fr.                      | +   |       | Подст. сапр.       | Нечасто               |
| <i>Conocybe lactea</i> (J. E. Lange) Métrod                  |     | +     | Гумус. сапр.       | Нечасто               |
| <i>C. tenera</i> (Schaeff.) Fayod                            |     | +     | Гумус. сапр.       | Часто                 |
| <b>Coprinaceae Gaum.</b>                                     |     |       |                    |                       |
| <i>Coprinus angulatus</i> Peck                               | +   |       | Карботроф          | Редко                 |
| <i>C. comatus</i> (O. F. Müll.) Pers.                        |     | +     | Гумус. сапр.       | Редко                 |
| <i>C. disseminatus</i> (Pers.) Gray                          | +   |       | Ксилотроф          | Нередко               |
| <i>C. niveus</i> (Pers.) Fr.                                 | +   | +     | Копротроф          | Часто                 |
| <i>Psathyrella candolleana</i> (Fr.) Maire                   | +   | +     | Подст. сапр.       | Часто                 |
| <b>Entolomataceae Kotl. et Pouzar</b>                        |     |       |                    |                       |
| <i>Entoloma clypeatum</i> (L.) P. Kumm.                      | +   |       | Микоризообр.       | Часто                 |
| <i>E. chalybaeum</i> var. <i>lazulinum</i> (Fr.) Noordel.    | +   |       | Гумус. сапр.       | Редко                 |
| <i>E. juncinum</i> (Kühner et Romagn.) Noordel.              | +   |       | Гумус. сапр.       | Редко                 |
| <i>E. sp.</i>  | +   |       | Ксилотроф          | Редко                 |

| 1  | 2 | 3 | 4            | 5        |
|--|---|---|--------------|----------|
| <b>Hygrophoraceae</b> Lotsy  |   |   |              |          |
| <i>Hygrocybe conica</i> (Scop.) P. Kumm.                                   |   | + | Гумус. сапр. | Нередко  |
| <i>H. conicoides</i> (P.D. Orton) P.D. Orton et Watling                    |   | + | Гумус. сапр. | Нечасто  |
| <i>H. psittacina</i> var. <i>psittacina</i> (Schaeff.) P. Kumm.            | + |   | Гумус. сапр. | Единично |
| <i>H. quieta</i> (Kühner) Singer   | + |   | Гумус. сапр. | Нечасто  |
| <b>Pluteaceae</b> Kotl. et Pouzar  |   |   |              |          |
| <i>Pluteus atromarginatus</i> (Konrad) Kühner                              | + |   | Ксилотроф    | Редко    |
| <i>P. cervinus</i> var. <i>cervinus</i> P. Kumm.                           | + |   | Ксилотроф    | Часто    |
| <i>P. podospileus</i> Sacc. et Cub.  | + |   | Ксилотроф    | Редко    |
| <i>P. pellitus</i> (Pers.) P. Kumm.  | + |   | Ксилотроф    | Нередко  |
| <i>Volvariella media</i> (Schumach.) Singer                                |   | + | Гумус. сапр. | Редко    |
| <i>V. pusilla</i> (Pers.) Singer   |   | + | Гумус. сапр. | Редко    |
| <b>Secotiaceae</b> Tul.  |   |   |              |          |
| <i>Endoptychum agaricoides</i> Czern.                                      |   | + | Гумус. сапр. | Единично |
| <b>Strophariaceae</b> Singer et A. H. Sm.                                  |   |   |              |          |
| <i>Hypholoma fasciculare</i> (Huds.) P. Kumm.                              | + |   | Ксилотроф    | Часто    |
| <i>Kuehneromyces mutabilis</i> (Schaeff.) Singer et A. H. Sm.              | + | + | Ксилотроф    | Нечасто  |
| <i>Panaeolus campanulatus</i> (L.) Quél.                                   |   | + | Копротроф    | Нередко  |
| <i>P. semiovatus</i> var. <i>semiovatus</i> (Sowerby) S. Lundell et Nannf. |   | + | Копротроф    | Часто    |
| <i>P. foenicicii</i> (Pers.) J. Schröt.                                    |   | + | Гумус. сапр. | Нередко  |
| <i>Pholiota alnicola</i> var. <i>alnicola</i> (Fr.) Singer                 | + |   | Ксилотроф    | Нечасто  |
| <i>Ph. highlandensis</i> (Peck) A.H. Sm. et Hesler                         | + |   | Карботроф    | Часто    |
| <i>Ph. tuberculosa</i> (Schaeff.) P. Kumm.                                 | + |   | Ксилотроф    | Часто    |
| <i>Psilocybe inquilina</i> (Fr.) Bres.                                     | + |   | Подст. сапр. | Нечасто  |
| <i>P. merdaria</i> (Fr.) Ricken  |   | + | Копротроф    | Редко    |
| <i>P. montana</i> (Pers.) P. Kumm.   |   | + | Гумус. сапр. | Редко    |
| <i>Stropharia albonitens</i> (Fr.) P. Karst.                               |   | + | Гумус. сапр. | Редко    |
| <i>S. semiglobata</i> (Batsch) Quél.                                       |   | + | Копротроф    | Часто    |
| <b>Tricholomataceae</b> R. Heim ex Pouzar                                  |   |   |              |          |
| <i>Asterophora lycoperdoides</i> (Bull.) Ditmar                            | + |   | Микотроф     | Нередко  |
| <i>Calocybe chrysenteron</i> (Fr.) Quél.                                   | + |   | Гумус. сапр. | Часто    |
| <i>Clitocybe gibba</i> (Pers.) P. Kumm.                                    | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <i>C. rivulosa</i> (Pers.) P. Kumm.  | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <i>Collybia dryophila</i> (Bull.) P. Kumm.                                 | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <i>C. hariolorum</i> (Bull.) Quél.   | + |   | Подст. сапр. | Редко    |
| <i>Delicatula integrella</i> (Pers.) Fayod                                 | + |   | Подст. сапр. | Нередко  |
| <i>Fayodia anthracobia</i> (J. Favre) Knudsen                              | + |   | Карботроф    | Часто    |
| <i>Flammulina velutipes</i> (Curtis) Singer                                | + |   | Ксилотроф    | Редко    |
| <i>Hemimycena lactea</i> (Pers.) Singer                                    | + |   | Ксилотроф    | Нередко  |
| <i>Laccaria laccata</i> (Scop.) Fr.  | + |   | Микоризообр. | Нередко  |
| <i>Lyophyllum decastes</i> (Fr.) Singer                                    | + |   | Гумус. сапр. | Редко    |
| <i>Marasmiellus ramealis</i> (Bull.) Singer                                | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <i>Marasmius epiphyllus</i> (Pers.) Fr.                                    | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <i>M. oreades</i> (Bolton) Fr.   | + | + | Гумус. сапр. | Часто    |
| <i>M. scorodonius</i> (Fr.) Fr.  | + |   | Подст. сапр. | Нередко  |
| <i>M. siccus</i> (Schwein.) Fr.  | + |   | Подст. сапр. | Нечасто  |
| <i>M. wynnei</i> Berk. et Broome   | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <i>Melanoleuca humilis</i> (Pers.) Pat.                                    | + |   | Гумус. сапр. | Редко    |
| <i>Mycena alcalina</i> (Fr.) P. Kumm.                                      | + |   | Ксилотроф    | Часто    |
| <i>M. chlorinella</i> (J. E. Lange) Singer                                 | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <i>M. corticola</i> (Schumach.) Quél.                                      | + |   | Ксилотроф    | Редко    |
| <i>M. flavoalba</i> (Fr.) Quél.  | + |   | Подст. сапр. | Нечасто  |
| <i>M. haematopus</i> (Pers.) P. Kumm.                                      | + |   | Ксилотроф    | Редко    |
| <i>M. pura</i> (Pers.) P. Kumm.  | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <i>M. vitilis</i> (Fr.) Quél.  | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <i>M. vulgaris</i> (Pers.) P. Kumm.  | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <i>Ossicaulis lignatilis</i> (Pers.) Redhead et Ginns                      | + |   | Ксилотроф    | Редко    |

| 1  | 2 | 3 | 4            | 5        |
|--|---|---|--------------|----------|
| <i>Pseudoclitocybe cyathiformis</i> (Bull.) Singer           | + |   | Бриотроф     | Редко    |
| <i>Rickenella fibula</i> (Bull.) Raitelh.                    | + |   | Бриотроф     | Нечасто  |
| <i>Strobilurus tenacellus</i> (Pers.) Singer                 | + |   | Подст. сапр. | Редко    |
| <i>Tephrocybe confusa</i> (P. D. Orton) M. M. Moser          | + |   | Подст. сапр. | Нечасто  |
| <i>Tricholoma myomyces</i> (Pers.) J.E. Lange                | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>Tricholomopsis decora</i> (Fr.) Singer                    | + |   | Ксилотроф    | Редко    |
| <i>Xeromphalina campanella</i> (Batsch) Maire                | + |   | Ксилотроф    | Часто    |
| <i>X. caudicinalis</i> (With.) Kühner et Maire               | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| <b>BOLETALES</b>   |   |   |              |          |
| <b>Boletaceae Chevall.</b>                                   |   |   |              |          |
| <i>Boletus pinophilus</i> Pilát et Dermek                    | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>B. luridus</i> Schaeff.                                   | + |   | Микоризообр. | Редко    |
| <i>Chalciporus piperatus</i> (Bull.) Bataille                | + |   | Микоризообр. | Редко    |
| <i>Leccinum aurantiacum</i> (Bull.) Gray                     | + |   | Микоризообр. | Редко    |
| <i>L. scabrum</i> var. <i>scabrum</i> (Bull.) Gray           | + |   | Микоризообр. | Нечасто  |
| <i>Suillus granulatus</i> (L.) Roussel                       | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>S. luteus</i> (L.) Roussel                                | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>S. variegatus</i> (Sw.) Kuntze                            | + |   | Микоризообр. | Нередко  |
| <b>Gomphidiaceae Maire ex Jülich</b>                         |   |   |              |          |
| <i>Chroogomphus rutilus</i> (Schaeff.) O. K. Mill.           | + |   | Микоризообр. | Нередко  |
| <b>Hygrophoropsidaceae Kühner</b>                            |   |   |              |          |
| <i>Hygrophoropsis aurantiaca</i> (Wulfen) Maire              | + |   | Ксилотроф    | Редко    |
| <b>Paxillaceae Lotsy</b>                                     |   |   |              |          |
| <i>Paxillus involutus</i> (Batsch) Fr.                       | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <b>Strobilomycetaceae J. E. Gilbert</b>                      |   |   |              |          |
| <i>Tylopilus felleus</i> (Bull.) P. Karst.                   | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <b>CORTINARIALES</b>   |   |   |              |          |
| <b>Cortinariaceae R. Heim ex Pouzar</b>                      |   |   |              |          |
| <i>Cortinarius semisanguineus</i> (Fr.) Gillet               | + |   | Микоризообр. | Редко    |
| <i>Galerina mniophila</i> (Lasch) Kühner                     | + |   | Бриотроф     | Нечасто  |
| <i>Gymnopilus penetrans</i> (Fr.) Murrill                    | + |   | Ксилотроф    | Часто    |
| <i>Hebeloma crustuliniforme</i> (Bull.) Quél.                | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>Inocybe cincinnata</i> var. <i>cincinnata</i> (Fr.) Quél. | + |   | Микоризообр. | Нечасто  |
| <i>I. lanuginosa</i> var. <i>lanuginosa</i> (Bull.) P. Kumm. | + |   | Микоризообр. | Нечасто  |
| <i>I. rimosa</i> (Bull.) P. Kumm.                            | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>I. subcarpta</i> Kühner et Boursier                       | + |   | Микоризообр. | Редко    |
| <b>GOMPHALES</b>   |   |   |              |          |
| <b>Ramariaceae Corner</b>                                    |   |   |              |          |
| <i>Ramaria flava</i> (Schaeff.) Quél.                        | + |   | Гумус. сапр. | Часто    |
| <i>R. stricta</i> (Pers.) Quél.                              | + |   | Гумус. сапр. | Часто    |
| <b>HERICIALES</b>  |   |   |              |          |
| <b>Auriscalpiaceae Maas Geest.</b>                           |   |   |              |          |
| <i>Auriscalpium vulgare</i> Gray                             | + |   | Подст. сапр. | Нередко  |
| <b>Hericiaceae Donk</b>                                      |   |   |              |          |
| <i>Hericium coralloides</i> (Scop.) Pers.                    | + |   | Ксилотроф    | Единично |
| <b>Lentinellaceae Locq.</b>                                  |   |   |              |          |
| <i>Lentinellus ursinus</i> (Fr.) Kühner                      | + |   | Ксилотроф    | Редко    |
| <b>LYCOPERDALES</b>  |   |   |              |          |
| <b>Geastraceae Corda</b>                                     |   |   |              |          |
| <i>Geastrum</i> sp.  |   | + | Гумус. сапр. | Редко    |
| <b>Lycoperdaceae Chevall.</b>                                |   |   |              |          |
| <i>Calvatia utriformis</i> (Bull.) Jaap                      |   | + | Гумус. сапр. | Часто    |
| <i>Lycoperdon perlatum</i> Pers.                             | + |   | Гумус. сапр. | Часто    |
| <i>L. pusillum</i> Fr.                                       | + | + | Гумус. сапр. | Нередко  |
| <i>L. spadiceum</i> Schaeff.                                 | + | + | Гумус. сапр. | Нередко  |
| <b>Mycenastraceae Zeller</b>                                 |   |   |              |          |
| <i>Mycenastrum corium</i> (Guers.) Desv.                     |   | + | Гумус. сапр. | Редко    |

| 1   | 2 | 3 | 4            | 5        |
|---|---|---|--------------|----------|
| <b>Nidulariaceae Dumort.</b>                |   |   |              |          |
| <i>Crucibulum laeve</i> (Huds.) Kambly.     | + |   | Подст. сапр. | Часто    |
| PORIALES                                    |   |   |              |          |
| <b>Lentinaceae Jülich</b>                   |   |   |              |          |
| <i>Lentinus lepideus</i> (Fr.) Fr.          | + |   | Ксилотроф    | Нечасто  |
| <i>Pleurotus ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm. | + |   | Ксилотроф    | Нередко  |
| <b>Polyporaceae Fr. ex Corda</b>            |   |   |              |          |
| <i>Polyporus brumalis</i> (Pers.) Fr.       | + |   | Ксилотроф    | Нередко  |
| RUSSULALES                                  |   |   |              |          |
| <b>Russulaceae Lotsy</b>                    |   |   |              |          |
| <i>Lactarius deliciosus</i> (L.) Gray       | + |   | Микоризообр. | Редко    |
| <i>L. necator</i> (Bull.) Pers.             | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>L. piperatus</i> (L.) Pers.              | + |   | Микоризообр. | Нередко  |
| <i>L. rufus</i> (Scop.) Fr.                 | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>Russula aeruginea</i> Fr.                | + |   | Микоризообр. | Нередко  |
| <i>R. adusta</i> (Pers.) Fr.                | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>R. aurea</i> Pers.                       | + |   | Микоризообр. | Нечасто  |
| <i>R. claroflava</i> Grove                  | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>R. cyanoxantha</i> (Schaeff.) Fr.        | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>R. delica</i> Fr.                        | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>R. densifolia</i> Secr. ex Gillet        | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>R. foetens</i> (Pers.) Pers.             | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>R. emetica</i> (Schaeff.) Pers.          | + |   | Микоризообр. | Часто    |
| <i>R. fragilis</i> var. <i>fragilis</i> Fr. | + |   | Микоризообр. | Нередко  |
| <i>R. paludosa</i> Britzelm.                | + |   | Микоризообр. | Нередко  |
| <i>R. vesca</i> Fr.                         | + |   | Микоризообр. | Нечасто  |
| THELEPHORALES                               |   |   |              |          |
| <b>Thelephoraceae Chevall.</b>              |   |   |              |          |
| <i>Thelephora terrestris</i> Ehrh.          | + |   | Гумус. сапр. | Редко    |
| TULOSTOMATALES                              |   |   |              |          |
| <b>Battarreaceae Corda</b>                  |   |   |              |          |
| <i>Battarrea phalloides</i> (Dicks.) Pers.  |   | + | Гумус. сапр. | Единично |
| <b>Tulostomataceae E. Fisch.</b>            |   |   |              |          |
| <i>Tulostoma brumale</i> Pers.              |   | + | Гумус. сапр. | Единично |

бруснично-зеленомошный. На учетной площадке в сосновом кустарниковом зеленомошно-брусничном лесу в группу доминантов вошли *Tylophilus felleus*, *Amanita muscaria* var. *muscaria*, *A. pantherina*, *A. rubescens* var. *rubescens*, *Russula densifolia*, *R. foetens*, *Gymnopilus penetrans* и др. На самом ксерофитном участке в мертвопокровном бору наблюдалось обильное плодоношение *Boletus pinophilus*, *Inocybe rimosa*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Calocybe chrysenteron*, *Russula vesca*, *Lycoperdon perlatum* и др. В целом грибной аспект соснового бора в июле составили *Amanita muscaria* var. *muscaria*, *A. pantherina*, *A. rubescens* var. *rubescens*, *Boletus pinophilus*, *Pholiota highlandensis*, *Calocybe chrysenteron*, *Russula adusta* и др.

В степных сообществах состав грибного населения зависит от степени нарушенности местообитаний и их увлажнения. На самых деградированных участках, практически без проективного покрытия, наблюдалось обильное плодоношение *Agaricus campestris* var. *campestris* и *Panaeolus semiovatus*

var. *semiovatus*. В более благоприятных условиях, где травяной покров был минимально нарушен, грибной аспект составляли широко распространенные виды *Agrocybe pediades* и *Marasmius oreades*, последний отличался особенно обильным плодоношением (рис. 3). Здесь же присутствовали обычные представители степей *Macrolepiota excoxiata*, *Calvatia utriformis*, *Poronia punctata*, *Volvariella pusilla*. Но все эти виды встречались небольшими скоплениями или единичными экземплярами. В наиболее влажных местах, где растительные сообщества приобретают облик лугов, появляются луговые и некоторые лесные макромицеты *Hygrocybe conica*, *Psathyrella candolleana*, *Conocybe lactea*. На берегу Обского водохранилища на песчаном грунте обнаружены редкий пустынный вид *Battarrea phalloides*, который является реликтом позднего мелового периода мезозойской эры (Гарибова, 1998), полупустынные и типично степные виды *Endoptychum agaricoides*, *Mycenastrum corium*, *Macrolepiota campestris* и *Tulostoma brumale*,

**Таблица 2.** Ведущие порядки по числу видов в различных растительных сообществах

| Порядки               | Число видов |            |           |
|-----------------------|-------------|------------|-----------|
|                       | Общее       | Бор        | Степь     |
| <i>Pezizales</i>      | 4           | 4          | 0         |
| <b>Agaricales</b>     | 94          | 73         | 24        |
| <b>Boletales</b>      | 12          | 12         | 0         |
| <i>Cortinariales</i>  | 8           | 8          | 0         |
| <i>Gomphales</i>      | 2           | 2          | 0         |
| <i>Hericiales</i>     | 3           | 3          | 0         |
| <i>Lycoperdales</i>   | 7           | 4          | 5         |
| <i>Poriales</i>       | 3           | 3          | 0         |
| <b>Russulales</b>     | 16          | 16         | 0         |
| <i>Tulostomatales</i> | 2           | 0          | 2         |
| <b>Всего</b>          | <b>151</b>  | <b>125</b> | <b>31</b> |

**Таблица 3.** Наиболее крупные по числу видов семейства макромицетов

| Семейство               | Число видов |           |           |
|-------------------------|-------------|-----------|-----------|
|                         | Общее       | Бор       | Степь     |
| <i>Tricholomataceae</i> | 36          | 36        | 1         |
| <i>Russulaceae</i>      | 16          | 16        | 0         |
| <i>Strophariaceae</i>   | 13          | 6         | 7         |
| <i>Amanitaceae</i>      | 9           | 9         | 0         |
| <i>Cortinariaceae</i>   | 8           | 8         | 0         |
| <i>Agaricaceae</i>      | 12          | 7         | 3         |
| <i>Boletaceae</i>       | 8           | 8         | 0         |
| <i>Pluteaceae</i>       | 6           | 4         | 2         |
| <i>Coprinaceae</i>      | 5           | 4         | 3         |
| <i>Bolbitiaceae</i>     | 4           | 1         | 3         |
| <b>Всего</b>            | <b>107</b>  | <b>92</b> | <b>19</b> |

более характерные для горных степей Алтая, последние два вида являются доминантами в некоторых степных формациях (Горбунова, Перова, 2004; Горбунова, 2006). На остепненных участках Приобских боров данные виды были отмечены единичными находками. В зависимости от субстрата, на котором

грибы произрастали (Дудка, Вассер, 1987), среди выявленных макромицетов были выделены 8 экологических групп: микоризообразователи (43 вида), подстилочные сапротрофы (28), гумусовые сапротрофы (39), ксилотрофы (25), микотрофы (1), бриотрофы (3), копротрофы (6) и карботрофы (8 видов).

**Рис. 3.** «Ведьмины круги», образованные *Marasmius oreades***Рис. 4.** *Suillus granulatus*

В данном случае все представители самой многочисленной группы микоризообразователей являются исключительно лесными обитателями. Наиболее разнообразно представлены виды родов *Russula* и *Amanita*. Из симбионтов сосны обильным плодоношением отличались *Boletus pinophilus* и *Suillus granulatus* (рис. 1, 4). Максимальная биомасса микоризных грибов образуется в кустарниковом зелено-мощно-брусничном и мертвопокровном бору.

Сапротрофы делятся на гумусовые, мицелий которых распространен в гумусовом слое почвы (в отличие от микоризных грибов, они не имеют симбиотических связей с корнями растений), и подстилочные, мицелий которых сосредоточен в лесной подстилке. Если гумусовые сапротрофы могут расти на открытых пространствах — полях, лугах, степях, то подстилочные — типичные обитатели леса. Среди сапротрофных макромицетов, заселяющих верхний слой подстилки на опаде, часто встречались *Cystolepiota sistrata*, *Delicatula integrella*, *Marasmiellus ramealis*, *Marasmius epiphyllus*, *Mycena vitilis*, *M. vulgaris* и др. Все они образуют плодовые тела маленьких размеров и появляются через несколько дней, а иногда и часов после выпадения осадков. Из сапротрофных макромицетов, чьи мицелии расположены в нижележащем слое подстилки, большей численностью отличались *Cystoderma granulorum*, *Clitocybe gibba*, *C. rivulosa*, *Collybia dryophila*, *Marasmius wynnei*, *Mycena pura*. Все эти виды характеризуются широким распространением в лесных сообществах Голарктики. В Приобских борах ценотическая роль подстилочных сапротрофов возрастает на более влажных участках леса, в частности в осиново-березово-сосновом осочково-злаковом лесу.

Гумусовые сапротрофы меньше зависят от погодных условий конкретного года. Они обладают более или менее крупными плодовыми телами, по сравнению с подстилочными сапротрофами. Многие виды, относящиеся к этой группе — обитатели безлесных пространств, из них типичными являются *Macrolepiota campestris*, *M. excoriata*, *Agaricus campestris* var. *campestris*, *Lycoperdon spadiceum*, *Calvatia utriformis*, *Agrocybe pediades*, *Marasmius oreades*, *Hygrocybe conica*. Среди лесных гумусовых сапротрофов наиболее часто встречались *Lycoperdon perlatum*, *Ramaria flava*, *R. stricta*, *Calocybe chrysenteron*, *Limacella guttata*. Отличительной особенностью экологической структуры сосновых лесов исследуемого района является преобладание гумусовых сапротрофов над подстилочными и ксилотрофами, хотя обычно бореальные микобиоты характеризуются небольшим процентом гумусовых сапротрофов. Это связано с распространением степных и луговых растительных сообществ в зоне Приобских боров. В микобиоте степей и лугов господствуют гумусовые сапротрофы, увеличивая общую видовую насыщенность данной экологической группы.

Ксилотрофы являются показателем возраста, санитарного состояния лесов, а также антропогенного вмешательства. Дереворазрушающие грибы в сосняках Приобья занимают только четвертое место после микоризообразователей и сапротрофов. Их численность снижается из-за недостатка валежной древесины. Это связано с лесозаготовками в данном районе и последующей санитарной чисткой. Большинство ксилотрофов обнаружены на опавших ветвях, замшелых пнях, погребенной древесине. Доминируют виды, широко распространенные по всему земному шару, — *Xeromphalina campanella*, *Gymnopilus penetrans*, *Hypholoma fasciculare*. Из редких ксилотрофов обнаружены *Pluteus atromarginatus* и *Hericium coralloides*.

Вследствие лесозаготовительных работ в исследуемых борах отмечено большое количество кострищ, что объясняет видовое разнообразие карботрофов. Группа карботрофов объединяет грибы, поселяющиеся в местах пожаров и кострищ. Экологическая роль этих видов состоит в том, что, заселяя пирогенные местообитания, они подготавливают их со временем для поселения различных растений. Грибной аспект кострищ составляли *Pholiota highlandensis* и *Fayodia anthracobia*. К редким карботрофам можно отнести *Peziza anthracophila* и *Coprinus angulatus*.

К группе копротрофов относятся специфические виды грибов, для которых такой субстрат, как экскременты животных, является постоянным и типичным местообитанием в природе. Копротрофы встречаются повсеместно. Особенно обильны они в местах выпаса скота. Именно поэтому, копрофильные виды присутствовали в числе доминантов как в степных микоценозах, так и в микобиоте бора, особенно в окрестностях местной деревни. Наиболее часто встречались *Stropharia semiglobata*, *Panaeolus semiovatus* var. *semiovatus*, *Coprinus niveus*.

К малочисленным экологическим группам в Приобских борах относятся микотрофы и бриотрофы. Обильное плодоношение микотрофов происходит обычно в конце лета и осенью, после массового плодоношения видов рода *Lactarius* и *Russula*, во время разложения их плодовых тел. Росту и развитию бриотрофов не способствует экологическая обстановка сухих лесостепных сосняков, где моховой покров развит слабо, а местами практически отсутствует.

## Заключение

Таким образом, в Приобском бору в окрестностях устья р. Алеус Ордынского района Новосибирской области выявлено 153 вида макромицетов, из них 97% — базидиальные грибы. Ведущая ценотическая роль видов из семейств *Tricholomataceae*, *Russulaceae*, *Boletaceae*, родов *Russula*, *Mycena* и *Amanita* характерна для сосновых лесов, присутствие в числе лидирующих семейства *Strophariaceae* и его видовой состав обусловлены распространением

нием в районе исследования рудеральных местообитаний. Преобладание микоризообразователей и гумусовых сапротрофов в экологическом спектре микобиоты Приобских боров объясняется распространением остепненных растительных сообществ на окраине боровой зоны, в результате чего в лесную микобиоту внедряются ксерофильные виды. Видовая насыщенность и обильное плодоношение карботрофов есть следствие хозяйственной деятельности человека.

## Библиографический список

Бондарцев А. С., Зингер Р. А. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Тр. Ботан. ин-та им. В. А. Комарова АН СССР. М., 1950. Сер. 2. Вып. 6. 38 с.

Гарибова Л. В. В царстве грибов. М., 1998. 224 с.

Горбунова И. А., Перова Н. В. Степная микобиота макромицетов Республики Алтай // Актуальные проблемы изучения фито- и микобиоты: Сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. Минск, 2004. С. 32—33.

Горбунова И. А. Макромицеты степей юга Западной Сибири // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40. Вып. 5. С. 361—369.

Дудка И. А., Вассер С. П. Грибы. Справочник миколога и грибника. Киев, 1987. С. 319—327.

Жуков А. М., Миловидова Л. С. Грибы — друзья и враги леса. Новосибирск, 1980. 191 с.

Западная Сибирь. М., 1963. 488 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 539—558.

Миловидова Л. С., Плац М. Ш., Толстова Н. Ю. Видовой состав базидиальных грибов Томского Приобья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М., 1980. С. 183—213.

Перова Н. В., Горбунова И. А. Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск, 2001. 158 с.

Перова Н. В., Горбунова И. А., Королюк А. Ю. Макромицеты в сообществах мезофильнотравяных березово-сосновых лесов // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул, 2002. С. 68.

Перова Н. В., Горбунова И. А., Королюк А. Ю. Особенности биоты макромицетов в сообществах мезофильнотравяных березово-сосновых лесов Южной Сибири // Сиб. экол. журн. Новосибирск, 2003. Т. 10. № 4. С. 433—443.

Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974. С. 122—131.

Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton B. C., Pegler D. N. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 8th edit. Wallingford: CAB International, 1995. 616 p.

## Summary

Mycobiota of mushrooms was studied in Priobsky bors of Novosibirsk region. 153 species of macromycetes from 12 orders, 34 families and 81 genera were revealed. Species of the orders *Agaricales*, *Russulales*, *Boletales*, families *Tricholomataceae*, *Russulaceae*, and *Strophariaceae* dominated. In an ecological spectrum prevailed symbiotrophic fungi and humus saprotrophics.



УДК 582.282.284 (571.1 + 571.51/52)

Ю. А. Ребриев\*, И. А. Горбунова\*\*  
Yu. A. Rebriev, I. A. Gorbunova\* Южный научный центр РАН,  
344006, Ростов-на-Дону,  
пр. Чехова, 41  
E-mail: rebriev@yandex.ru\*\* Центральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотогорная, 101  
E-mail: gorbunova@csbg.nsc.ru

статья поступила 16.05.2007

## Гастеромицеты юга Западной и Средней Сибири

### The Gasteromycetes the south of the Western and Average Siberia

**Аннотация.** В результате обобщения, критического пересмотра литературных данных и собственных оригинальных исследований, на территории юга Западной и Средней Сибири выявлено 84 вида и 2 вариации гастероидных грибов из 28 родов, 16 семейств и 9 порядков. 23 вида являются новыми для Сибири, в том числе 11 — новые для России.

**Ключевые слова:** гастеромицеты, биоразнообразие, Западная Сибирь, Средняя Сибирь.

**Key words:** gasteromycetes, biodiversity, Western and Average Siberia

**Номенклатура:** Hawksworth, Kirk et al., 1995; Index Fungorum ([www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org)).

## Введение

Юг Западной и Средней Сибири представляет собой чрезвычайно интересный природной регион Евразии. Он занимает основную часть Алтае-Саянской горной области и охватывает южную часть Западно-Сибирской равнины. В силу своего географического положения юг Западной и Средней Сибири является территорией с уникальной концентрацией биоразнообразия и природных ресурсов. Здесь представлены как равнинные подтаежные, лесостепные и степные ландшафты, так и все типы горных поясов (Западная Сибирь, 1963; Средняя Сибирь, 1964). За период многолетних исследований микобиоты макроскопических грибов на юге Сибири накоплен богатый материал о гастеромицетах.

В свете современных данных гастеромицеты необходимо рассматривать как группу порядков базидиальных грибов, морфологически хорошо обособленную от других шляпочных гомобазидиомицетов, характеризующуюся замкнутым и полужамкнутым развитием плодовых тел и пассивным освобождением спор. На сегодняшний день в мире известно около 800 видов, относящихся к порядкам гастеромицетов (Ребриев, 2005). Самые обширные сведения о гастероидных грибах, произрастающих на территории бывшего СССР, опубликованы в монографии П. Е. Сосина (1973), где содержатся сведения о 250 видах, из них 49 видов отмечены для Западной Сибири, но не указаны их конкретные местонахождения. Изучение гастероидных базидиомицетов на юге Западной и Средней Сибири началось

во второй половине XX в., одновременно с началом исследований различных групп макромицетов всего сибирского региона. Специальных исследований гастеромицетов никто не проводил, поэтому сведения о них были весьма кратки и разрозненны. Некоторые публикации, в том числе наиболее ранние, содержат данные о новых и интересных находках, таких как *Dictyophora duplicata* (*D. sibirica*) (Лавров, 1936) или *Mutinus caninus* (Миловидова, Толстова, 1984). Можно отметить только две работы, посвященные исключительно гастероидным грибам. Первая из них — «К флоре гастеромицетов Красноярского края» (Беглянова, 1971), содержит сведения о 38 видах, произрастающих в Средней Сибири, во второй — «Материалы к флоре гастеромицетов Западной Сибири» (Перова, 1986), автор приводит 24 вида гастеромицетов, собранных в Новосибирской, Томской и Кемеровской областях, 5 из них отмечены впервые для региона. Кроме этого, сведения о гастероидных грибах периодически появляются в статьях и монографиях микологов, написанных по результатам исследований биоты различных групп макромицетов в малоизученных регионах Сибири (Жуков, Миловидова, 1980; Миловидова и др., 1980; Перова, 1993; 1998; Барсукова, 1997; Горбунова, 1997; 2001а, б, в; 2003; Горбунова, Перова, 2004; Перова, Горбунова, 2001; Перова, Горбунова и др., 2003; Максимова, 1999, 2005; Кошелева, Кутафьева, 2004). В большинстве работ содержатся данные о новых местонахождениях уже известных в Сибири видов гастеромицетов. Новые и интересные данные о гастеромицетах были получены при изучении макромицетов Убсунурского биосферного

заповедника, расположенного на территории Республики Тыва (Ханминчун и др., 1997). Исследуемая территория относится к Эрзинскому степному подрайону Южного опустыненно-степного района. Природа данного района отличается от всех других частей Тувы преобладанием центрально-азиатских (монгольских) элементов. Здесь проходит северная граница пустынь Центральной Азии (Мурзаев, 1952). Из 62 выявленных видов шляпочных грибов гастеромицеты составили 28 видов, среди которых интереснейшими находками были *Lysurus gardneri*, *Simblum sphaerocephalum*, *Phallus hadriani* и др. При изучении биоты макромицетов степей на юге Западной Сибири (Горбунова, 2006), были получены данные об особенностях распространения 29 видов гастероидных базидиомицетов. Сведения о редких гастеромицетах вошли практически во все региональные Красные книги Сибири. Прежде всего, это виды, занесенные в Красную книгу СССР (1984) и Красную книгу РСФСР (1988) — *Dictyophora duplicata*, *Mutinus caninus*, *M. ravenelii* (Красная книга Республики Алтай, 1996; Красная книга Новосибирской области, 1998; Красная книга Кемеровской области, 2000; Красная книга Томской области, 2002 и др.). В последние годы исследователи сибирской микобиоты рекомендуют к охране *Langermannia gigantea* и *Phallus impudicus* (Красная книга Республики Хакасия, 2002; Красная книга Красноярского края, 2005; Красная книга Алтайского края, 2006). В Алтайском крае к редким видам отнесен реликт мелового периода *Battarrea phalloides*, в Красноярском крае взят под охрану новый для Сибири вид *Scleroderma sapidiforme*, обнаруженный в Красноярском Академгородке (Красная книга, 2005). В Красную книгу Республики Тыва (1999) вошли представители тропической микобиоты *Lysurus gardneri* и *Simblum sphaerocephalum*, а также виды пустынь и полупустынь — *Phallus hadriani*, *Chlamydomopus meyenianus*, *Schizostoma laceratum*.

## Материал и методы

Целью настоящей работы было обобщить и критически проанализировать литературные источники, посвященные биоте гастеромицетов исследуемого региона. Кроме того, авторами статьи получены новые оригинальные данные, расширяющие представления о разнообразии гастеромицетов и их распространении в сибирском регионе. В статье представлены современные сведения о видовом составе, таксономической структуре, экологии и особенностях распространения гастеромицетов на территории юга Западной и Средней Сибири.

Интересные сведения получены при изучении микологического гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Эти данные тем более ценны, что ранее не публиковались. Два вида (*Lycopodon niveum* и *Bovista trachyspora*) оказались новыми

для России. В конспекте для образцов из микологического гербария БИНа мы указываем гербарный номер с акронимом LE.

При составлении конспекта гастероидных базидиомицетов юга Западной и Средней Сибири мы использовали систему, предложенную в 8-м издании «Словаря грибов Айнсворта и Бисби» (Hawksworth et al., 1995). При определении использовались следующие работы: (Brodie, 1984; Flora CSR, 1958; Kreisel, 1967; Nordic Macromycetes, 1997; Wright, 1987; и др.). Данный список, конечно, не является полным, часть коллекции находится в стадии обработки. Кроме того, изучение макромицетов Сибири продолжается, так как данная территория имеет еще много белых пятен в микологическом отношении.

## Результаты и обсуждение

В настоящее время на юге Западной и Средней Сибири выявлено 84 вида и 2 вариации гастероидных грибов из 28 родов, 16 семейств и 9 порядков. 23 вида являются новыми для Сибири (в конспекте отмечены звездочкой), в том числе 11 — новые для России (отмечены восклицательным знаком). Рядом с латинским названием вида указаны его местонахождения, местообитания, субстраты, даты сборов, публикации (если находка опубликована).

### Аннотированный список гастеромицетов юга Западной и Средней Сибири

#### Порядок AGARICALES

##### Семейство *Galeropsidaceae*

*Galeropsis desertorum* Velen. et Dvořák — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугер-Элисс, во всех типах опустыненных степей, на почве, редко, 08 (Ханминчун и др., 1997); Красноярский край, окрестности Красноярска, растет по степным, щелочистым склонам (Беглянова, 1971).

##### Семейство *Podaxaceae*

*Montagnea arenaria* (DC.) Zeller — Республика Тыва, юго-восточный берег оз. Терехоль, 1 км восточнее, незакрепленные пески, на песках, 05.08.1994 г.; Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугер-Элисс, на бугристых песках, часто и обильно, 08 (Ханминчун и др., 1997); Красноярский край, Аскизский район, степной склон (Беглянова, 1971).

##### Семейство *Secotiaceae*

*Endoptychum agaricoides* Czern. — Томская область, Томский район, окрестности деревни Кисловка, по окраинам борových лесов, на песчаных почвах, 1976 (Миловидова и др., 1980); Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугер-Элисс, карагановая полынно-злаковая опустыненная степь, на богатой органикой почве, 02.08.1994 г. (Ханминчун и др., 1997);

Республика Алтай, Онгудайский район, окрестности поселка Бичикту-Бом, на остепненных участках, на почве, 14.08.1997 г.; Новосибирская область, Ордынский район, устье р. Алеус, берег Обского водохранилища, на наносах песка, 07.2004 г.; Красноярский край, окрестности Красноярска, Емельяновский и Канский районы (Беглянова, 1971); Красноярский край, окрестности Минусинска, степь, на почве, 1948 г. (LE 2886, Н. Мартянов).

#### Порядок BOLETALES

##### Семейство *Rhizopogonaceae*

*Rhizopogon luteolus* Fr. — Новосибирск, Академгородок, окрестности ЦСБС, сосново-березовый лес, плодовое тело наполовину погружено в почву, 08.1997 г.; Красноярский край, Братский район (Беглянова, 1971). Встречается в Хакасии (собран Т. А. Максимовой; определен: Перовой, Горбуновой).

*Rh. vulgaris* (Vittad.) M. Lange — Новосибирская область, Ордынский район, смешанный лес, окрестности деревни Петушки, на почве, 11.09.1997 г. (Перова, 1986).

#### Порядок HYMENOGASTRALES

##### Семейство *Gastrosporiaceae*

*Gastrosporium simplex* Mattir. — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугер-Элисс, на бугристых песках, плодовые тела полностью погружены в песок, 19.08.1993 г. (Ханминчун и др., 1997); Западный Танну-Ола, степь на границе со смешанным лесом, на песках, 02.08.1996 г.; Новосибирская область, Искитимский район, станция «67 км», разнотравно-ковыльная степь, на почве, 29.05.2003 г.; Республика Алтай, Усть-Канский район, окрестности поселка Усть-Кан, злаково-разнотравная каменистая степь, на почве, 22.07.2003 г.; Кош-Агачский район, окрестности села Курай, степь, 08.1937 г. (LE 1766, Р. Зингер, Л. Н. Васильева); Красноярский край, окрестности Красноярска, в степях (Беглянова, 1971).

#### Порядок LYCOPERDALES

##### Семейство *Geastraceae*

*Geastrum badium* Pers. (*G. elegans* Vittad.) — обнаружен в Средней Сибири: в Красноярском крае, в Канской степи (Беглянова, 1971); в Хакасии вблизи деревни Кирбы, Бейского района, 10.07.2003 г. (Максимова, 2005).

*G. campestre* Morgan — Новосибирская область, Карасукский район, окрестности стационара Карасукский, степь, на почве, 09.1979 г. (Перова, 1986); Республика Тыва, Западный Танну-Ола, степь на границе со смешанным лесом, на почве, 08.1996 г. (собран Н. В. Перовой); Красноярский край, Шарыповский район (Беглянова, 1971); Хакасия, деревня Табат, Бейского района, 20.08.2003 г. (Максимова, 2005).

*G. corollinum* (Batsch) Hollós (*G. recolligens* (Sowerby) Desv.) — Красноярский край, Минусинская степь (Беглянова, 1971).

*G. fimbriatum* Fr. (*G. sessile* (Sowerby) Pouzar) — повсеместно на юге Западной Сибири, в хвойных и смешанных лесах, на почве и подстилке, ежегодно; Красноярский край, окрестности Красноярска, Аскизский район (Беглянова, 1971); Хакасия, Усть-Абаканский район, в хвойных лесах (Максимова, 2005).

*G. floriforme* Vittad. (*G. sibiricum* Pilat) — в степях Алтая, Хакасии, Новосибирской области (Васильков, 1955); Республика Алтай, Усть-Канский район, окрестности поселка Кырлык, долина у слияния рек Чарыш и Кырлык, кустарниковая каменистая степь, на почве, 23.07.2003 г.; Кош-Агачский район, долина р. Актуру, окрестности базы Актуру, субальпийский луг, на почве, 10.07.2005 г.; Усть-Улаганский район, р. Башкаус, 3 км ниже устья р. Чебдар, 600 м. над. ур. м., мелкодерновинная степь, 04.1978 г. (LE 18456, собран Золотухиным, Тепляковой, определен Ю. Ребриевым); Алтайский край, Михайловский район, окрестности деревни Назарово, солонцеватая степь, на почве, 14.09.2003 г.

\**G. kotlabae* V. J. Staněk (*G. ambiguum* ss. Hollós, non Mont.) — Республика Алтай, Кош-Агачский район, окрестности села Курай, опустыненная степь, на песчаной почве, 10.07.05 г.; Алтайский край, Михайловский район, окрестности деревни Назарово, солонцеватая степь, на почве, 14.09.2003 г.

*G. mirabile* Mont. — Хакасия, окрестности села Анчул, Таштыпского района, 05.08.1988 г. (Максимова, 2005).

*G. minimum* Schwein. — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугер-Элисс, карагановая полынно-ковыльковая степь, на почве, часто. 08 (Ханминчун и др., 1997); Новосибирская область, окрестности Академгородка, смешанный лес, на почве, 25.07.1970 г. (Перова, Горбунова, 2001); Республика Алтай, Усть-Канский район, окрестности поселка Усть-Кан, настоящая каменистая степь, на почве, 22.07.2003 г.; Красноярский край, окрестности Красноярска (Беглянова, 1971); Томская область, Кожевниковский район, на остепненном участке (Миловидова и др., 1980); Хакасия, у берега р. Тюхтерек, недалеко от впадения в Большой Июс, 02.08.2000 г. (Максимова, 2005).

\**G. nanum* Pers. (*G. schmidelii* Vittad.) — Республика Тыва, оз. Терехоль, песчаная степь с караганой, на песке, 09.08.1995 г.; Республика Алтай, Усть-Канский район, окрестности поселка Усть-Кан, настоящая каменистая степь, на почве, 22.07.2003 г.; Алтайский край, Романовский район, между деревнями Гуселетово и Мормыши, на песке, 12.08.2003 г.; Алтайский край, Локтевский район, окрестности села Локоть, настоящая ковыльная степь, на почве, 14.09.2003 г.

*G. pectinatum* Pers. — Новосибирская область, Тогучинский район, окрестности поселка Которово, пихтовый лес, на почве, 25.08.1974 г. (Перова, 1986); Хакасия, окрестности села Каратуз, Каратузского района, 05.08.2003 г. (Максимова, 2005).

\**G. pseudolimbatum* Hollós — Новосибирская область, Искитимский район, станция «67 км», настоящая ковыльная степь, на почве, 07.2006 г.

*G. quadrifidum* Pers.: Pers. — Республика Алтай, Шебалинский район, окрестности поселка Усть-Сема, сосново-березовый папоротниково-разнотравный лес, на почве, 09.08.1997 г. (Перова, Горбунова, 2001); Красноярский край, окрестности Красноярска (Беглянова, 1971); Хакасия, Ширинский район, в 3 км от оз. Беле в южном направлении (Максимова, 2005).

*G. rufescens* Pers.: Pers. (*G. vulgatum* Vittad.) — Томская область, Бакчарский район, окрестности деревни Карагай, темнохвойный лес, на почве, 10.09.1967 г. (Перова, 1986); Хакасия, Таштыпский район, в верховьях рек Малые Сыры и окрестности Верхнего Курлугаша, в 1998 г. (Максимова, 2005).

\**G. saccatum* Fr. — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугер-Элисс, карагановая злаково-ковыльковая песчаная степь, на почве, 16.08.1993 г.

*G. striatum* DC. — Красноярский край, окрестности Красноярска (Беглянова, 1971).

#### Семейство *Lycoperdaceae*

\**Bovista aestivalis* (Bonord.) Demoulin — Новосибирская область, Чановский район, окрестности станция Карачи, колок, на подстилке, 30.08.1972 г.; Тогучинский район, окрестности поселка Мирный, луг, на почве, 10.08.1983 г.; Ордынский район, устье р. Алеус, сосновый бор, почва, 04.07.2004 г.; Кемеровская область, Новокузнецкий район, окрестности поселка Кузедеево, луг на острове р. Кондома, 17.08.1974 г.; Алтайский край, Романовский район, между дер. Гуселетово и Мормыши, оз. Горькое, песчаная степь, на песке, 12.08.2003 г.; Ключевский район, поселок Ключи, на почве, 20.09.2003 г.; Республика Алтай, Семинский перевал, окрестности горы Сарлык, ерник, на дерновой почве, 09.2004 г.; Новосибирск, Академгородок, окрестности ЦСБС, сосново-березовый лес, экспозиционные участки, на почве и подстилке, 07–08.2006 г.

*B. dermoxantha* (Vittad.) De Toni (*Lycoperdon ericetorum* Pers.; *L. pusillum* Auct. p.p.) — встречается повсеместно в лесном поясе и в степях Алтая и Алтайского края, ежегодно; в Средней Сибири обнаружен в Республике Тыва (Ханминчун и др., 1997), в Красноярском крае (Беглянова, 1971), в Хакасии (Максимова, 2005).

\**B. furfuracea* Pers.: Pers. (*Lycoperdon pusillum* ss. Hollós et F. Šmarda non Batsch) — Алтайский край, Романовский район, между дер. Гуселетово и Мормыши, оз. Горькое, песчаная степь, на песке, 12.08.2003 г.; Республика Алтай, Усть-Коксинс-

кий район, устье р. Озерная, прибрежный ивняк, на почве, 30.07.2005 г.; Новосибирская область, Искитимский район, станция «67 км», ковыльная степь, на почве, 07.2006 г.; Новосибирск, Академгородок, территория ЦСБС, экспозиция лекарственных растений, на почве, 07.2006 г.; березово-сосновый лес, на почве и подстилке, часто, ежегодно.

*B. nigrescens* Pers.: Pers. — Новосибирская область, Тогучинский район, окрестности поселка Которово, пихтовый лес, дорога, на почве; окрестности поселка Мирный, луг, на почве, 25.08.1974 г. (Перова, 1986); Республика Алтай, Усть-Канский район, окрестности поселка Усть-Кан, злаково-разнотравная каменистая степь, на почве, 22.07.2003 г.; Республика Алтай, Усть-Коксинский район, окрестности оз. Таймень, субальпийский луг, на травяной ветоши, 23.07.2005 г.; Республика Алтай, Курайский хребет, 2500 м над ур. м., 1937 г. (LE 3260, Р. Зингер, Л. Н. Васильева); Алтайский край, Бурлинский район, оз. Большое Топольное, злаковая песчаная степь, на почве, 05.08.2003 г.; Красноярский край, окрестности Красноярска (Беглянова, 1971); отмечен для Томской области, как редко встречающийся в сухих сосняках и на лугах вид (Миловидова и др., 1980).

\**B. paludosa* Lév. — Республика Алтай, Кош-Агачский район, окрестности поселка Джазатор, кедрово-елово-лиственничный разнотравный лес, во мхах, 28.07.2001 г.

*B. pila* Berk. et M.A. Curtis — Красноярский край, по лесным опушкам и степным склонам (Беглянова, 1971).

*B. plumbea* Pers.: Pers. — Республика Тыва, 32 км от горы Чадан в сторону Хундургунского хребта, долина р. Улугхандергей, лиственничный лес, на почве, 06.08.1976 г.; Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугер-Элисс, во всех типах опустыненных степей, на почве, часто, 08 (Ханминчун и др., 1997); Республика Алтай, Алтайский заповедник, долина р. Ок-Порок, на сильно разложившейся древесине, 07.1995 г. (Барсукова, 1997); Кош-Агачский район, окрестности урочища Караюк, степь, на почве, 31.07.2001 г.; плато Укок, повсеместно в мелкотравных степных сообществах, по берегам рек, на почве, 07.2001 г.; Алтайский край, Ключевский район, поселок Ключи, лесополоса, на почве, 20.09.2003 г.; берег оз. Кривая Пучина, полынно-злаковая степь, на почве, 20.09.2003 г.; Новосибирск, Академгородок, ул. Золото долинская, газон, на почве, 08.2006 г.; Красноярский край, окрестности Красноярска, в сосновых лесах (Беглянова, 1971); отмечен для Томской области, как редко встречающийся в березняках и на лугах вид (Миловидова и др., 1980).

!*B. trachyspora* (C.G. Lloyd) Kreisel — Красноярский край, окрестности Минусинска, на почве (LE 3208, Н. Мартынов).

*Calvatia candida* (Rostk.) Hollós — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, полынно-злаковая и нанофитовая опустыненная степи, на почве, 08 (Ханминчун и др., 1997); Алтайский край, Романовский район, между дер. Гуселетово и Мормыши, песчаная степь, на песке, 12.08.2003 г.; Ключевский район, окрестности деревни Петухи, оз. Петухово, солонцы, на почве, 19.09.2003 г.; Республика Алтай, Кош-Агачский район, окрестности поселка Курай, опустыненная степь, на почве, 10.07.2005 г.

\**C. cretacea* (Berk.) Lloyd — Республика Алтай, Кош-Агачский район, окрестности села Курай, кленовый лес, 1937 (LE 2713-6, собран Р. Зингером, Л. Н. Васильевой, определен V. Demoulin).

*C. excipuliformis* (Scop.: Pers.) Perdeck — повсеместно на юге Западной и Средней Сибири в степях, лесах, на лугах и болотах, на почве, подстилке, валеже, 06–08, ежегодно.

*C. excipuliformis* var. *pistilliformis* (Bonord.) F. Šmarda — Новосибирская область, Тогучинский район, окрестности поселка Которово, пихтовый лес, на почве, 06–09; Чановский район, окрестности станции Карачи, березовый колос, на почве, 06–09; Томская область, Бакчарский район, окрестности поселка Плотниково, луг, на почве, 07–08 (Перова, 1986).

*C. lilacina* (Berk. et Mont.) Henn. — Республика Тыва, подножье горы Хандагай, стоянка скота, 17.08.1993 г.; оз. Терехоль, песчаная степь с караганой, на песке, 05.08.1994 г.; Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, полынно-злаковая нанофитовая степь, на почве, часто, 08.1997 г. (Ханминчун и др., 1997); в Алтайском крае повсеместно на солонцах, в песчаных степных сообществах, на бедных почвах, ежегодно; Республика Алтай, Кош-Агачский район, окрестности села Бельтир, каменная степь, почва, 30.07.2001 г.; плато Укок, долина р. Ак-Алаха, близ устья р. Аккол, тундростепь, участки каменной степи, на каменной почве, 10.07.2001 г.; встречается в Томской области на открытых местах с редкой растительностью, на почве (Миловидова и др., 1980).

\**C. turneri* (Ellis et Everh.) Demoulin et M. Lange (*C. tatrensis* Hollós) — Республика Алтай, плато Укок, долина р. Ак-Алаха, близ устья р. Аккол, осоково-кустарниковая тундра с элементами высокогорной степи, на почве, 10.07.2001 г.; Онгудайский район, Семинский перевал, кедровое редколесье, на подстилке, 08.2005 г.

*C. utrififormis* (Bull.: Pers.) Jaar. (*C. caelata* (Bull.) Morgan) — Республика Тыва, Убсунурская котловина, песчаный массив Цугэр-Элисс, карагановая полынно-ковыльковая степь, на почве, 15.08.1994 г. (Ханминчун и др., 1997); Республика Алтай, плато Укок, долина р. Ак-Алаха, близ устья р. Кальджин, каменная степь, на почве, 09.07.2001 г.; долина р. Кальджин, у водопада, разнотравно-гераниевый альпийский луг, на почве, 11.07.2001 г.; Онгу-

дайский район, долина р. Урсул, настоящая степь, на почве, 08.2003 г.; Семинский перевал, кедровый лес, на почве, 20.08.2004 г.; Алтайский край, Мамонтовский район, между дер. Покровка и Кадниково, Касмалинский бор, на почве, 13.08.2003 г.; отмечен как обычный вид в Красноярском крае (Беглянова, 1971), в Новосибирской и Томской областях (Перова, 1986; Миловидова и др., 1980), в Хакасии (Максимова, 2005).

*Disciseda bovista* (Klotzsch) Henn. — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, карагановые полынно-опустыненные степи, на почве, часто и обильно, 07-08 (Ханминчун и др., 1997); Алтайский край, Ключевский район, окрестности поселка Ключи, лесополоса, на почве, 20.09.2003 г.; Локтевский район, окрестности села Локоть, настоящая ковыльная степь, на почве, 14.09.2003 г.; Республика Алтай, Кош-Агачский район, плато Укок, повсеместно в мелкотравных степных сообществах, на каменной почве, мелкоземе, 07.2001; Усть-Канский район, окрестности поселка Усть-Кан, разнотравно-злаковая каменная степь, на почве, 22.07.2003 г.; Кош-Агачский район, окрестности села Курай, Курайская степь, на песчаной почве, 10.07.2005 г.; Кош-Агачский район, окрестности села Курай, 1937 (LE 2009, Р. Зингер, Л. Н. Васильева); Красноярский край, Ширинский и Аскизский районы (Беглянова, 1971).

*D. candida* (Schwein.) Lloyd — Республика Тыва, западный Танну-Ола, 12 км от поселка Хандрагой, правый берег р. Хале-догт, степь, на почве, 02.08.1996 г.; Республика Алтай, Кош-Агачский район, плато Укок, устье р. Кальджин, каменная степь, на почве, 17.07.2001 г.; Алтайский край, Романовский район, окрестности дер. Гуселетово, солонцеватая степь, на почве, 12.08.2003 г.; Алтайский край, 15 км южнее Бийска, степь, на почве, 03.1937 г. (LE 2055, Р. Зингер, Л. Н. Васильева); Красноярский край, Сухобузимский и Ширинский районы (Беглянова, 1971).

*Langermannia gigantea* (Batsch) Rostk. (*Lasiophaera gigantea* (Batsch) F. Šmarda) — Новосибирская область, Тогучинский район, окрестности поселка Которово, на старой пашне у заброшенного дома, 08.1982 г. (Перова, 1986); Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, карагановая полынно-ковыльковая степь, на почве, 09.08.1994 г. (Ханминчун и др., 1997); Республика Алтай, Шебалинский район, поселок Черга, Чергинская совхозная ферма, в зарослях крапивы и конопли, на богатой гумусом почве, 07.2003 г.; Усть-Канский район, окрестности поселка Кырлык, долина у слияния р. Чарыш и Кырлык, злаково-разнотравная степь, на почве, 23.07.2003 г.; Алтайский край, Ребрихинский район, 5 км восточнее села Ясная Поляна, выпасаемый луг, на почве, 14.08.2003 г.; обнаружен также в Павловском, Косихинском и Курьинском районах Алтайского края

(Красная книга Алтайского края, 2006); отмечен в Томской области (Миловидова и др., 1980); встречается в Кемеровской области (Красная книга Кемеровской области, 2000); занесен в Красную книгу Республики Хакасия (2002); отмечен в нескольких районах Красноярского края (Беглянова, 1971; Красная книга, 2005).

\**Lycoperdon decipiens* Durieu et Mont. — Алтайский край, Суетский район, окрестности села Мельниковка, урочище Приозерное, настоящая выпасаемая степь, на почве, 06.08.2003 г.

*L. echinatum* Pers. — Республика Хакасия, Таштыпский район, вблизи села Матур (Красная книга Республики Хакасия, 2002; Максимова, 2005).

*L. ericaeum* Bonord. (*L. muscorum* Morgan) — Республика Алтай, Алтайский заповедник, долина р. Кыги, на почве, 11.07.1995 г. (Барсукова, 1997); Кош-Агачский район, плато Укок, долина р. Ак-Алаха, окрестности устья р. Кальджин, зеленомошная ерниковая тундра, среди мхов, 18.07.2001 г.; Кош-Агачский район, 15 км выше по течению от деревни Джазатор, кедрово-елово-лиственничный лес, на подстилке, 27.07.2001 г.; отмечен для Хакасии (Максимова, 2005).

*L. lividum* Pers. (*L. spadiceum* Schaeff.) — Новосибирская область, Тогучинский район, окрестности поселка Которово, осиново-березовый лес, лесная дорога, на почве, 25.08.1974 г. (Перова, 1986); Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, польнно-злаковая степь, на почве, часто, 14.08.1993 г. (Ханминчун и др., 1997); встречается повсеместно в степных сообществах Республики Алтай и Алтайского края; отмечен для Красноярского края (1971) и Хакасии (Максимова, 2005).

\**L. marginatum* Vittad. — Алтайский край, Романовский район, между дер. Гуселетово и Мормыши, берег оз. Горькое, солонцеватая степь, на почве, 12.08.2003 г.

*L. molle* Pers.: Pers. — Республика Алтай, Кош-Агачский район, 15 км выше по течению от дер. Джазатор, кедрово-елово-лиственничный лес, на подстилке, 27.07.2001 г.; долина р. Курайки, лиственничник, 1937 (LE 2715, собран Р. Зингер, Л. Н. Васильевой, определен V. Demoulin); Усть-Канский район, 7 км ниже поселка Кырлык, окрестности слияния р. Чарыш и Кырлык, долинный лиственничный разнотравный лес, на почве, 23.07.2003 г.; Алтайский край, Завьяловский район, между дер. Завьялово и Овечкино, Кулундинский ленточный бор, на почве, 08.2003 г.; отмечен для Красноярского края (Беглянова, 1971), для Новосибирской и Томской областей (Перова, 1986; Миловидова и др., 1980).

*L. nigrescens* Pers.: Pers. (*L. perlatum* var. *nigrescens* Pers.) — Алтайский край, Романовский район, между дер. Гуселетово и Мормыши, берег оз. Горькое, песчаная степь, на почве, 12.08.2003 г.; в Республике Алтай встречается в лесном поясе, на почве,

ежегодно, но нечасто; отмечен для Новосибирской и Томской областей (Перова, 1986).

! *L. niveum* Kreisel — Республика Алтай, Северный хребет Ойротия, 2500 м над ур. м., альпийский луг, 1937 (LE 2721, собран Р. Зингером, Л. Н. Васильевой, определен V. Demoulin).

*L. perlatum* Pers.: Pers. — повсеместно на юге Западной и Средней Сибири, преимущественно в равнинных лесах и лесном поясе, на почве и подстилке, ежегодно.

! *L. cf. pseudogemmatum* Speg. — Алтайский край, Завьяловский район, между дер. Завьялово и Овечкино, Кулундинский ленточный бор лишайниково-зеленомошный, на подстилке, 10.08.2003 г.

*L. pyriforme* Schaeff.: Pers. — в Алтайском крае встречается в ленточных борах часто и обильно, растет на гнилой древесине, коре хвойных, валеже; в Республике Алтай довольно обычен в лесном поясе, особенно обилён в березово-сосновых лесах на севере Горного Алтая, на замшелом валеже, ежегодно; отмечен в Новосибирской и Томской областях как часто встречающийся в лесах и на болотах вид (Перова, 1986; Кошелева, Кутафьева, 2004); обычен в Красноярском крае (Беглянова, 1971) и в Хакасии (Максимова, 2005).

*L. pyriforme* var. *serotinum* (Bonord.) Hollós (*L. serotinum* Bonord.) — Республика Алтай, Алтайский заповедник, долина р. Чири, на почве, 13.07.1995 г. (Барсукова, 1997).

*L. umbrinum* Pers.: Pers. — Республика Алтай, Кош-Агачский район, 5 км северо-восточнее села Курай, смешанный лес, 1937 (LE 2730, собран Р. Зингером, Л. Н. Васильевой, определен П. Е. Сосиным); Томская область, Бакчарский район, окрестности деревни Карагай, вырубка, на почве, 17.08.1969 г.; Новосибирская область, Чановский район, окрестности станции Карачи, колок, на гнилой древесине, 07.1972 г. (Перова, 1986); Новосибирск, Академгородок, сосново-березовый лес, на подстилке; территория ЦСБС, газон, на почве, 08–09.2006 г.; во многих районах Красноярского края, в хвойных лесах (Беглянова, 1971).

*Vascellum curtisii* (Berk.) Kreisel (*Lycoperdon curtisii* Berk.) — южные районы Томской области, в сосновых лесах (Миловидова и др., 1980).

! *V. intermedium* A. H. Smith — Республика Алтай, Усть-Коксинский район, долина р. Катунь, настоящая степь, на почве, 08.2000 г.; Алтайский край, Суетский район, окрестности села Мельниковка, урочище Приозерное, настоящая выпасаемая степь, на почве, 06.08.2003 г.; Романовский район, между дер. Гуселетово и Мормыши, берег оз. Горькое, песчаная степь, на почве, 12.08.2003 г.; Локтевский район, окрестности села Локоть, настоящая степь, на почве, 14.09.2003 г.

*V. pratense* (Pers.: Pers.) Kreisel (*V. depressum* (Bonord.) F. Šmarda) — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив

Цугэр-Элисс, полынно-злаковая степь, на почве, часто, 08 (Ханминчун и др., 1997); Республика Алтай, Онгудайский район, окрестности поселка Боочи, березово-лиственничный прирусловый лес, остепненный участок, на почве, 19.08.1997 г.; плато Укок, долина р. Ак-Алаха, левый берег, терраса, злаково-разнотравная степь, на почве, 24.07.2001 г.; Алтайский край, Романовский район, между дер. Гуселедово и Мормыши, берег оз. Горькое, песчаная степь, на почве, 12.08.2003 г.; Локтевский район, окрестности села Локоть, настоящая ковыльная степь, на почве, 14.09.2003 г.; Ключевский район, окрестности деревни Петухи, берег оз. Куричье, солонцы, на почве, 09.2003 г.; указывается также для Томской и Новосибирской областей, встречается на лугах, лесных дорогах, на почве (Миловидова и др., 1980; Перова, Горбунова, 2001); Красноярский край (Беглянова, 1971).

! *V. cf. subpratense* C.G. Lloyd — Республика Алтай, Кош-Агачский район, окрестности деревни Джазаттор, кедрово-елово-лиственничный лес, на почве, 27.07.2001 г.

! *V. texense* A. H. Smith — Алтайский край, Кулундинский район, 5 км восточнее деревни Сергеевка, берег оз. Джиря, луговая степь, на почве, 21.09.2003 г.

#### Семейство *Mycenastraceae*

*Mycenastrum corium* (Guers.) Desv. — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, во всех типах опустыненных степей, на песке часто и обильно, 08 (Ханминчун и др., 1997); Республика Алтай, Кош-Агачский район, в 25 км от села Бельтир, долина р. Караюк, на высоте 2 200 м над ур. м., каменистая степь, злаково-осоковая степь, на почве, 14.08.2000 г. (собран Н. В. Седельниковой); Новосибирск, Академгородок, окрестности ДК «Академия», газон, 16.04.2007 г. (собран И. Р. Романовым); Красноярский край, Сухобузимский район (Беглянова, 1971); отмечен также в Томской, Новосибирской и Кемеровской областях, растет в лесах на дорогах и просеках, в лесостепи на лугах и в степях, на разных почвах. Всюду редок. Встречается небольшими скоплениями, но чаще единичными экземплярами (Перова, Горбунова, 2001); отмечен как редкий вид Хакасии (Максимова, 1999).

#### Порядок MELANOASTRALES

##### Семейство *Melanogastreae*

*Melanogaster ambiguus* (Vittad.) Tul. — отмечен как редкий вид Хакасии (Максимова, 1999).

#### Порядок NIDULARIALES

##### Семейство *Nidulariaceae*

*Crucibulum laeve* (Huds.) Kambly — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, карагановая полынно-ковыльковая степь, на песке среди ковыля, 14.08.1993 г. (Ханминчун и др., 1997); Красноярс-

кий край, окрестности Красноярска, Емельяновский район (Беглянова, 1971); обнаружен также в Томской, Новосибирской, Кемеровской областях и на Алтае, встречается в лесах, на полях, на почве, навозе, валеже, отмерших листьях (Перова, 1986; Перова, Горбунова, 2001); отмечен для Хакасии (Максимова, 2005).

! *Cyathus cf. africanus* H.J. Brodie — Алтайский край, Благовещенский район, окрестности дер. Благовещенка, берег оз. Баужансор, настоящая степь, на почве, 21.09.2003 г.

! *C. pullus* Tai et Hung — Новосибирск, Академгородок, территория ЦСБС, нижний дендрарий, газон, на почве; верхний дендрарий, на подстилке, 08–09.2006 г.

*C. olla* (Batsch) Pers. — Республика Алтай, Усть-Канский район, долина р. Урсул, злаково-разнотравная степь, на валеже, 07.2003 г.; Новосибирск, Академгородок, территория ЦСБС, березовый лес, поле, на почве, 07.2004 г.; отмечен для многих районов Красноярского края (Беглянова, 1971); в Томской области как часто встречающийся в хвойных лесах на валеже вид (Кошелева, Кутафьева, 2004); в Хакасии (Максимова, 2005).

! *C. rugtaeus* Lloyd — Новосибирск, Академгородок, территория ЦСБС, около главного корпуса, нижний дендрарий, на почве с тонким слоем подстилки, 08.2006 г.

*C. striatus* (Huds.) Willd. — Новосибирск, Заельцовский район, Ботаническое лесничество, теплица, на опилках, 05.07.1982 г. (Перова, 1986); Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, карагановая полынно-ковыльковая степь, на гниющих ветках караганы, 14.08.1993 г. (Ханминчун и др., 1997); в Средней Сибири отмечен для многих районов Красноярского края (Беглянова, 1971) и Хакасии (Максимова, 2005).

*C. stercoreus* (Schwein.) De Toni — Новосибирск, Академгородок, теплица, среди щавеля на почве, 07.1984 г. (Перова, 1986); Красноярский край, окрестности Красноярска, залежь, 08.1962 г. (LE 1145, собран А. Трекиной, определен Ю. Ребриевым); отмечен для Хакасии (Максимова, 2005).

\* *C. triplex* Lloyd — Новосибирск, Академгородок, территория ЦСБС, верхний дендрарий, на почве, 08.2006 г.

*Nidularia farcta* (Roth: Pers.) Fr. — Республика Алтай, Алтайский заповедник, на плавнике, 01.08.1995 г. (Барсукова, 1997); Шебалинский район, окрестности поселка Усть-Сема, березово-сосновый лес, на валежных ветках, 08.1997 г.

*N. pulvinata* (Schwein.) Fr. — отмечен как редкий вид Хакасии (Максимова, 1999).

#### Порядок PHALLALES

##### Семейство *Clathraceae*

*Lysurus gardneri* Berk. — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, центральная юж-

ная части песчаного массива Цугэр-Элисс, на бугристых песках, 09.08.1994 г. (Ханминчун и др., 1997; Красная книга Республики Тыва, 1999).

*Simblum sphaerocephalum* Schlecht. — Республика Тыва, юго-восточный берег оз. Терехоль, карагановая полынно-злаковая степь, на песчаной почве; Убсунурский биосферный заповедник, центральная часть песчаного массива Цугэр-Элисс, на бугристых песках, 08.1993 г. (Ханминчун и др., 1997; Красная книга Республики Тыва, 1999).

#### Семейство *Phallaceae*

*Dictyophora duplicata* (Bosc) E. Fisch. (*Dictyophora sibirica* Lavrov) — Новосибирская область, Новосибирский район, окрестности поселка Ключи, смешанный лес, на почве, 17.08.1980 г. (Перова, 1986; Красная книга, 1998); Новосибирск, Академгородок, Садовое общество «Флора-3», на грядках, на почве богатой органикой, 07–08.2000–2005 г.; Томская область, Томск, деревня Степановка, в молодом осиннике на почве, 09.1933 г. (LE 1582, собран Е. Маркидоновой, определен Б. П. Васильковым); отмечен в Томской области в 1973 г. в окрестности села Копылово и Протопопово, в лиственных лесах, на почве (Миловидова и др., 1980; Красная книга Томской области); обнаружен в Красноярском крае в окрестности Красноярска и Канта, в Саянском районе (Красная книга Красноярского края, 2005); занесен в Красную книгу Республики Хакасия (2002) и Красную книгу РФ (Приказ МПР России...).

*Mutinus caninus* (Huds.: Pers.) Fr. — Новосибирская область, Тогучинский район, окрестности поселка Которово, осиновый и осиново-пихтовые леса, на гнилом пне и остатках древесины, 07–08 (Перова, 1986); Новосибирск, Академгородок, садовое общество «Флора-3», на грядках, на почве богатой органикой, 08.2006 г.; север Республики Алтай, в лиственных и смешанных лесах на почве и пнях, редко и не ежегодно; найден в Томской области (Миловидова, Толстова, 1984); встречается в Кемеровской области (Красная книга Кемеровской области, 2000); обнаружен в Алтайском крае (Красная книга Алтайского края, 2006); отмечен для Красноярского края (Красная книга Красноярского края, 2005). Растет в лесах, среди кустарников, на грядках в огородах, на почве, небольшими скоплениями или единичными экземплярами.

*M. ravenelii* (Berk. et M.A. Curtis) E. Fisch. — Новосибирск, Заельцовский район, сад, среди кустов малины, на унавоженной почве, 05.07.1984 г. (Перова, 1986).

! *Phallus cf. costatus* Vent. — Республика Алтай, Чойский район, пихтач крупнопоротниковый, северо-западный склон, 27.08.2006 г. (собран Е. А. Жуковым); Тигирекский заповедник, Краснощековский район, окрестности горы Львиный камень, пихтовый лес, в зарослях караганы, на почве, 07.2005 г.

*Ph. hadriani* Vent.: Pers. — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный мас-

сив Цугэр-Элисс, на бугристых песках, 18.08.1993 г. (Ханминчун и др., 1997; Красная книга Республики Тыва, 1999).

*Ph. imrudicus* L.: Pers. — Республика Алтай, южное побережье оз. Телецкое, устье р. Чулышман, оз. Камин, сырой ивняк, на почве, 11.08.1996 г.; Новосибирск, Академгородок, березово-осиновый разнотравный лес, на почве; окрестности поселка Ключи, березовый лес, на почве, 07–08.2006 г.; Кемеровская область, Новокузнецкий район, окрестности поселка Кузедеево (Перова, 1986), взят под охрану (Красная книга Кемеровской области, 2000); встречается в Новосибирской области повсеместно в лиственных и смешанных лесах, на вырубках, но редко и не ежегодно (Перова, Горбунова, 2001); отмечен в Томской области, в Бакчарском районе, как редкий вид (Перова, 1986; Миловидова и др., 1980); встречается в Красноярском крае, в окрестности Красноярска (Беглянова, 1971), взят под охрану (Красная книга Красноярского края, 2005).

### Порядок SCLERODERMATALES

#### Семейство *Astraeaceae*

*Astraeus hygrometricus* (Pers.) Morgan — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, во всех типах опустыненных степей, на песке часто и обильно, 08.1993 г. (Ханминчун и др., 1997); Красноярский край, окрестности Красноярска (Беглянова, 1971).

#### Семейство *Sclerodermataceae*

*Scleroderma aurantium* (L.) Pers. — Красноярский край, Боготольский, Абанский, Канский, Рыбинский, Тасеевский районы (Беглянова, 1971); отмечен для Хакасии (Максимова, 2005).

*S. sapidiforme* Sosin — Красноярский край, Красноярский Академгородок, лесопарковая зона, подтаежные березняки разнотравные, на опушках (Красная книга Красноярского края, 2005).

### Порядок TULOSTOMATALES

#### Семейство *Battarreaceae*

*Battarrea phalloides* (Dicks.) Pers. — Республика Алтай, Кош-Агачский район, окрестности поселка Бельгир, 1700 м над ур. м., каменистая степь, на щебне, 27.07.2001 г.; Новосибирская область, Ордынский район, окрестности устья р. Алеус, берег Обского водохранилища, остепненное нарушенное сообщество, на песке, июль 2004 г.; Красноярский край, окрестности Красноярска (Беглянова, 1971); Красноярский край, окрестности Минусинска, на песчаных дюнах, август 1891 (LE 1995, Н. Мартынов); отмечен как редкий вид на территории Алтайского края (Красная книга Алтайского края, 2006).

#### Семейство *Tulostomataceae*

*Chlamydotus meyenianus* (Klotzsch) Lloyd — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, на бугристых

песках, 31.08.1994 г. (Ханминчун и др., 1997; Красная книга Республики Тыва, 1999).

*Tulostoma brumale* Pers.: Pers. — в Республике Алтай встречается повсеместно в степных сообществах, на почве и песке, ежегодно; Алтайский край, Благовещенский район, окрестности дер. Благовещенка, берег оз. Баужансор, настоящая степь, на почве, 21.09.2003 г.; Новосибирская область, Ордынский район, окрестности устья р. Алеус, на наносах песка, 07.2004 г.; Красноярский край, хребет Кызыл-Тайга (Беглянова, 1971).

*T. fimbriatum* Fr. — Республика Тыва, берег оз. Терхоль, песчаная степь, на песке, 08.08.1995 г. (собран Н. В. Перовой); Республика Алтай, Кош-Агачский район, окрестности села Курай, Курайская степь, на почве, 10.07.2005 г.; 1937 г. (LE 1872, 1880, Р. Зингер, Л. Н. Васильева); Красноярский край, окрестности Минусинска (Беглянова, 1971).

*T. fulvellum* Bres. in Petri — Красноярский край, Красноярск, дендрарий Института леса им. В. Л. Сукачева, под лиственницей и кизильником, на почве, 08—09.2000—2001 г. (Кутафьева, Крючкова, Первалова, 2002; LE 224000, собран Н. П. Кутафьевой, О. Перваловой, определен Ю. Ребриевым).

*T. kotlabae* Rouzar — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, Цугэр-Элисс, во всех типах опустыненных степей, на почве, часто, 08 (Ханминчун и др., 1997); Кош-Агачский район, плато Укок, долина р. Ак-Алаха, окрестности устья р. Кальджин, песчаный берег, на песке, 18.07.2001 г.

*T. giovanellae* Bres. (*T. volvulatum* Borshch.) — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, Цугэр-Элисс, во всех типах опустыненных степей, на почве, часто и обильно, 08 (Ханминчун и др., 1997); Республика Алтай, Усть-Канский район, окрестности поселка Усть-Кан, каменистая злаково-разнотравная степь, 07.2003 г.

! *T. macrosporum* G. Cunn. — Республика Алтай, Кош-Агачский район, окрестности села Курай, Курайская степь, на почве, 10.07.2005 г.

*Schizostoma laceratum* (Ehrenb.) Lév. — Республика Тыва, Убсунурский биосферный заповедник, песчаный массив Цугэр-Элисс, на бугристых песках, 03.08.1994 г. (Ханминчун и др., 1997; Красная книга Республики Тыва, 1999).

## Заключение

В результате обобщения, критического пересмотра литературных данных и собственных оригинальных исследований, на территории юга Западной и Средней Сибири выявлено 84 вида и 2 вариации гастероидных грибов из 28 родов, 16 семейств и 9 порядков. 23 вида являются новыми для Сибири, в том числе 11 — новые для России. Крупнейшими порядками являются *Lycoperdales* (47 видов), *Nidulariales* (10) и *Tulostomatales* (9), включающие около 79% всех видов. В спектр ведущих семейств вошли

*Lycoperdaceae* (33 вида), *Geastraceae* (14), *Nidulariaceae* (10), *Tulostomataceae* (8), *Phallaceae* (6 видов). К ведущим родам относятся *Lycoperdon* (11 видов), *Geastrum* (14), *Cyathus* (7), *Calvatia* (6), *Vascellum* (5), *Tulostoma* (6), *Phallus* (3 вида). 7 семейств и 15 родов представлены в регионе одним видом. Более половины выявленных видов (54%) встречаются в степных сообществах, к лесам приурочены около 26% видов. Многие гастеромицеты обладают большой экологической пластичностью.

## Библиографический список

Барсукова Т. Н. Ксилотрофные грибы и миксомицеты Алтайского заповедника по сборам 1995 г. // Многолетняя динамика природных процессов и биологическое разнообразие заповедных экосистем Центрального Черноземья и Алтая: Тр. Центральночерноземн. Гос. Заповедн. М., 1997. Вып. 15. С. 203—208.

Беглянова М. И. К флоре гастеромицетов Красноярского края // Вопр. ботаники и физиологии растений. Красноярск, 1971. Т. 1. С. 13—29.

Васильков Б. П. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.; Л.: Изд-во СО АН СССР, 1955. С. 61—62.

Горбунова И. А. Макромицеты лесных фитоценозов севера Алтая // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31. Вып. 3. С. 14—20.

Горбунова И. А. Новые сведения о микобиоте Республики Алтай // Новости систематики низших растений. СПб.: Наука, 2001а. Т. 35. С. 57—70.

Горбунова И. А. Шляпочные грибы Катунского заповедника // Микология и фитопатология, 2001б. Т. 35, Вып. 1. С. 19—27.

Горбунова И. А. Шляпочные грибы // Флора и растительность Катунского заповедника. Новосибирск, 2001в. С. 278—309.

Горбунова И. А. Макромицеты плато Укок // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. Вып. 1. С. 42—49.

Горбунова И. А., Перова Н. В. Степная микобиота макромицетов Республики Алтай // Актуальные проблемы изучения фито- и микобиоты: Сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. Минск, 2004. С. 32—33.

Горбунова И. А. Макромицеты степей юга Западной Сибири // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40. Вып. 5. С. 361—369.

Жуков А. М., Миловидова Л. С. Грибы — друзья и враги леса. Новосибирск, 1980. 191 с.

Западная Сибирь. М.: АН СССР, 1963. 488 с.

Кошелева А. П., Кутафьева Н. П. Биота макромицетов междуречья Оби и Томи (Томская область, Западная Сибирь) // Новости систематики низших растений. СПб., 2004. Т. 37. С. 106—115.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул, 2006. 262 с.

- Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов.* Кемерово, 2000. С. 215—222.
- Красная книга Красноярского края: Растения и грибы.* Красноярск, 2005. С. 305—342.
- Красная книга Новосибирской области: Растения.* Новосибирск, 1998. С. 130—135.
- Красная книга Республики Алтай (растения). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений.* Новосибирск, 1996. С. 109—112.
- Красная книга Республики Тыва: Растения.* Новосибирск, 1999. С. 128—135.
- Красная книга Республики Хакасия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов.* Новосибирск, 2002. С. 199—210.
- Красная книга РСФСР (Растения).* М., 1988. С. 539—558.
- Красная книга СССР (Растения).* М., 1984. Т. 2. С. 408—422.
- Красная книга Томской области,* Томск, 2002. С. 389—393.
- Кутафьева Н. П., Крючкова О. Е., Первалова О. С. Tulostoma volvulatum* Borszc. — редкий гастеромицет в микобиоте Красноярского края // Ботан. исследования в Сибири. 2002. Вып. 10. С. 166—168.
- Лавров Н. Н.* Новый представитель сибирской микологической флоры *Dictyophora sibirica* n. sp. // Тр. биол. науч.-исслед. ин-та Томск. ун-та. 1936. Т. 2. С. 41—46.
- Максимова Т. А.* Грибные тайны. Абакан, 1999. 157 с.
- Максимова Т. А.* Грибы Хакасии. Абакан, 2005. 200 с.
- Миловидова Л. С., Плац М. Ш., Толстова Н. Ю.* Видовой состав базидиальных грибов Томского Приобья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М., 1980. С. 183—213.
- Миловидова Л. С., Толстова Н. Ю.* Новое об интересных грибах // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1984. С. 113—115.
- Мурзаев Э. М.* Монгольская Народная Республика. М.; Л., 1952. 472 с.
- Перова Н. В.* Материалы к флоре гастеромицетов Западной Сибири // Новости систематики низших растений. Л., 1986. Т. 23. С. 150—152.
- Перова Н. В.* Грибы // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 1993. С. 3—31.
- Перова Н. В.* Разнообразие макромицетов в долинных лесах Западного Танну-Ола // Сиб. экол. журн. 1998. Т. 2. С. 169—171.
- Перова Н. В., Горбунова И. А.* Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск, 2001. 158 с.
- Перова Н. В., Горбунова И. А., Королюк А. Ю.* Особенности биоты макромицетов в сообществах мезофильнотравяных березово-сосновых лесов Южной Сибири // Сиб. экол. журн. Новосибирск, 2003. Т. 10. № 4. С. 433—443.
- Ребриев Ю. А.* Гастеромицеты. Современные взгляды на объем группы и положение в системе *Basidiomycetes* // Микология и фитопатология. 2005. Т. 39. Вып. 1. С. 3—10.
- Сосин П. Е.* Определитель гастеромицетов СССР. Л., 1973. 164 с.
- Средняя Сибирь.* М., 1964. С. 359—380.
- Ханминчун В. М., Седельникова Н. В., Перова Н. В.* Флора Цугер-Элисс Убсунурской котловины. Барнаул, 1997. 63 с.
- Brodie H. J.* More Bird's Nest Fungi (Nidulariaceae). A supplement to «The Bird's Nest Fungi» (1975) // Lejeunia, 1984. No. 112. P. 1—70.
- Flora CSR. Gasteromycetes* (Ed. A. Pilat). Praha, 1958. B. 1. 836 p.
- Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton B. C., Pegler D. N.* Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 8<sup>th</sup> ed. Wallingford: CAB International, 1995. 616 p.
- Kreisel H.* Taxonomisch-pflanzengeographische monographie der gattung Bovista. Verlag von J. Cramer, 1967. 244 p.
- Nordic Macromycetes. Heterobasidioid, Aphyllophoroid and Gastromycetoid Basidiomycetes.* Nordsvamp; Copenhagen, 1997. Vol. 3. 444 p.
- Wright J. E.* The genus *Tulostoma* (Gasteromycetes) — a world monograph // Bibliotheca Mycologica. 1987. B. 113. P. 338.

## Summary

As a result of generalization, critical revision literary given and own original researches in territory of the south of the Western and Average Siberia 84 species and 2 variations gasteromycetes from 28 genera, 16 families and 9 orders are revealed. 23 species are new to Siberia, including 11 — new to Russia.

УДК 632.04.01 / .08:582.971.1

Г. Р. Денисова\*, В. А. Черемушкина\*\*  
G. R. Denisova, V. A. CheryomushkinaЦентральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: \*gulnoria@mail.ru,  
\*\*cher@csbg.nsc.ru

статья поступила 24.05.2007

# Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций змееголовника безбородого *Dracocephalum imberbe* Bunge

## Ontogeny and ontogenetic structure of coenopopulations of *Dracocephalum imberbe* Bunge

**Аннотация.** Изучен онтогенез и онтогенетическая структура двух ценопопуляций *Dracocephalum imberbe* Bunge в разных эколого-фитоценологических условиях Тувы и Монголии. Особи *D. imberbe* проходят полный онтогенез, длительность которого 28—45 лет. Выявлена зависимость онтогенетической структуры ценопопуляций от экологических условий обитания.

**Ключевые слова:** ценопопуляция, онтогенез, онтогенетические состояния, онтогенетическая структура.

**Key words:** coenopopulation, ontogeny, ontogenetic stations, ontogenetic structure.

**Номенклатура:** Флора Сибири, 1997.

### Введение

Среди видов рода *Dracocephalum* L. много полезных растений, в том числе лекарственных и эфиромасличных, за счет которых можно значительно расширить и обогатить ассортимент культурных растений. В связи с этим встает проблема изучения этих видов в природе и культуре.

По данным Г. В. Деловой и И. Н. Гуськовой (1970), эфирные масла змееголовника безбородого обладают бактерицидным и фунгицидным действием (Дикорастущие..., 2001). Надземная и подземная части этого вида содержат алкалоиды и сапонины (Захаров, 1965).

Онтогенез и онтогенетическая структура *Dracocephalum imberbe* ранее не изучались. Поэтому целью данной работы являлось изучение онтогенеза и онтогенетической структуры ценопопуляций *Dracocephalum imberbe*.

*Dracocephalum imberbe* — змееголовник безбородый — стержнекорневой каудексовый, травянистый многолетник семейства *Lamiaceae* с системой моноподиально нарастающих скелетных побегов (рис. 1). К моноподиальному скелетному побегу относится моноподиальный побег, который возник в результате деятельности одной меристемы, и боковые пазушные специализированные цветоносные побеги (Гатцук, 1974, Савиных, 1981). Моноподиальные скелетные вегетативные побеги — розеточные, генеративные пазушные — удлинненные.

Генеративные побеги развиваются из почек, которые закладываются в пазухах верхних пар настоящих и чешуевидных листьев вегетативного годичного побега прошлого года, после плодоношения полностью отмирают. Годичный побег представлен 1—3 парами чешуевидных и 2—4 парами настоящих листьев. Синфлоресценция — открытый головчатый тирс, состоящий из супротивно расположенных 3—6 пар дихазиев. Плод — ценобий, четырехкамерный. Орешки (эремы) бурые, 1—1,3 мм длиной.

Ареал вида — северо-азиатский (Куминова, 1960). По данным И. М. Красноборова (1976), *D. imberbe* — реликт ледникового времени. В плейстоцене он, вероятно, был очень широко распространен. В настоящее время сохранился в некоторых местах высокогорий Средней Азии, Западной и Восточной Сибири, в северо-западном Китае. Змееголовник безбородый — психропетрофит, произрастает в высокогорном поясе на скалах, осыпях, каменных россыпях, прибрежных галечниках, нивальных лужайках, в щебнистых и каменистых тундрах (Флора Сибири, 1997).

### Материал и методы

Исследования проводили в 2002 и 2004 г.

Онтогенез описан на Юго-Восточном Алтае, на галечнике.

При описании онтогенеза использована концепция дискретного описания онтогенеза (Работ-

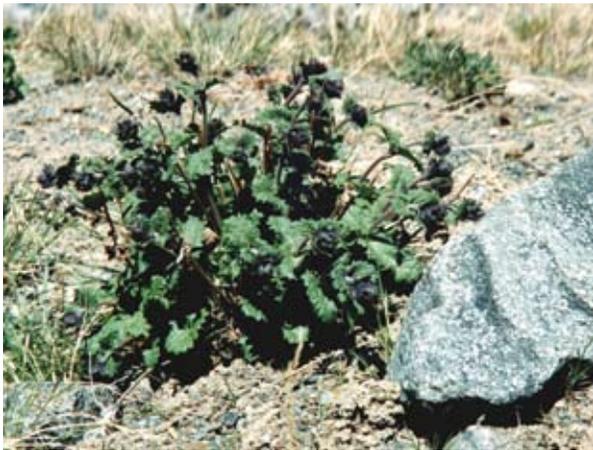


Рис. 1. *Dracosephalum imberbe* Bunge (Фото Денисовой Г. Р.)

нов, 1950, Уранов, 1975, Ценопопуляции (ЦП) растений, 1976, 1988). Структуру ценопопуляций изучали методом трансект. Трансекты длиной по 10—15 м закладывали вдоль склона. Трансекты делили на площадки по 1 м<sup>2</sup>. В каждой ЦП заложено по 20—35 площадок по 1 м<sup>2</sup>. При характеристике популяционной структуры опирались на представления о характерном спектре (Заугольнова, 1994). Онтогенетическую структуру ценопопуляций определяли как соотношение в ценопопуляции особей разных онтогенетических состояний. За счетную единицу до старого генеративного состояния принималась особь, в старом генеративном состоянии — клон, в постгенеративном периоде — партикула. Онтогенетический спектр представлен в виде графического выражения онтогенетического состава ценопопуляции в процентах.

Для детальной характеристики ценопопуляций использовали следующие демографические показатели: экологическая плотность (Одум, 1986), эффективная экологическая плотность (Животовский, 2001).

Для оценки состояния ценопопуляций использовали классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969) и «дельта-омега» Л. А. Животовского (2001).

Изучено 2 ценопопуляции: ценопопуляция № 1 (ЦП 1) изучена в Монголии в западной части массива Цамбагарав — У, в нижней части крутого северного склона (400), в долине реки, в разнотравно-дерновинной криофитной степи с общим проективным покрытием 60%, доминировали *Poa attenuate*, *Oxytropis oligantha*, *Smelowskia alba*, *Festuca kryloviana*, *Carex pediformis*, *Kobresia smirnovii*, из-за микроосыпи растительность встречается пятнами; ценопопуляция № 2 (ЦП 2) описанна в Туве в ущелье р. Теректик на склоне западной экспозиции (крутизна склона 250) в кобрезиево-дриадовой тундре, общее проективное покрытие составляло 100%, доминантами выступали *Dryas oxyodontha*, *Kobresia smirnovii*, *Carex macroura*, *Poa alpina*, *Bistorta major*.

## Результаты и обсуждение

В онтогенезе *D. imberbe* выделено 9 онтогенетических состояний (рис. 2).

**Проросток** (р) представлен розеточным побегом до 1—1,5 см длиной с овальными семядолями до 1 см длиной и 2 округлыми листьями. Гипокотиль разрастается, образуя утолщение. Главный корень углубляется в почву и ветвится до I порядка. Прорастание семян надземное. В природных популяциях проростки не найдены, а были получены при проращивании семян в лабораторных условиях.

**Ювенильное онтогенетическое состояние** (j) наступает в этот же год после отмирания семядолей. Оно продолжается 2—3 года. Ювенильные особи — однопобеговые розеточные растения с двумя чешуевидными и 2—4 настоящими эллиптическими листьями с городчатым краем (табл. 1). Такой край листовой пластинки настоящих листьев сохраняется в течение всей жизни растения. Длина листовой

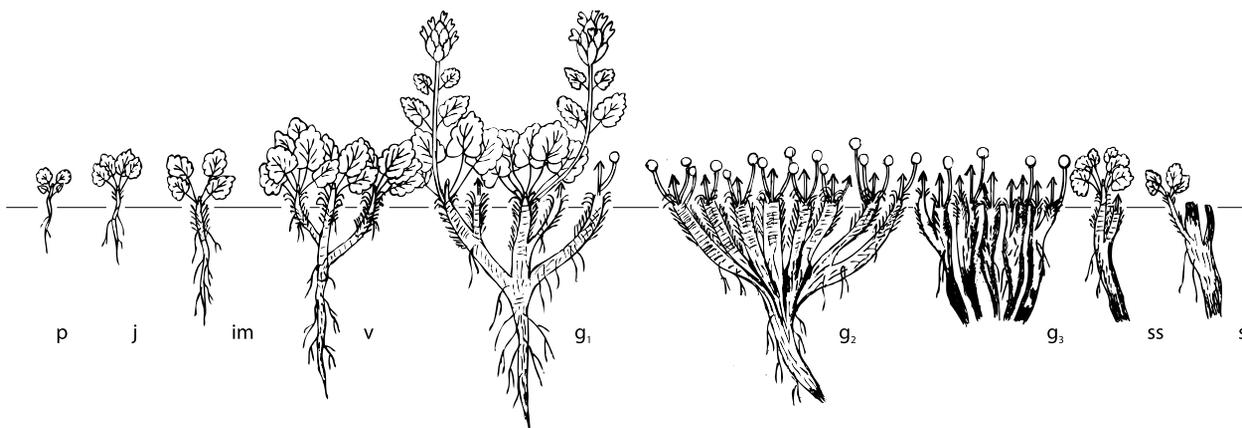


Рис. 2. Онтогенез *D. imberbe* Bunge

**Таблица 1.** Биометрическая характеристика *Dracocephalum imberbe* Bunge

| Признаки                        | Онтогенетическое состояние |            |            |                |                |                |            |            |
|---------------------------------|----------------------------|------------|------------|----------------|----------------|----------------|------------|------------|
|                                 | j                          | im         | v          | g <sub>1</sub> | g <sub>2</sub> | g <sub>3</sub> | ss         | s          |
| Число вегетативных побегов, шт  | 1,00 ± 0,0                 | 1,00 ± 0,0 | 3,21 ± 0,3 | 7,26 ± 0,8     | 10,2 ± 0,2     | 2,34 ± 0,5     | 1,54 ± 0,3 | 1,00 ± 0,0 |
| Число настоящих листьев, шт     | 3,25 ± 1,7                 | 4,00 ± 0,9 | 6,26 ± 1,4 | 5,21 ± 1,9     | 4,98 ± 1,3     | 6,89 ± 2,4     | 5,23 ± 2,1 | 3,21 ± 1,2 |
| Длина листовой пластинки, см    | 0,56 ± 0,3                 | 0,86 ± 0,6 | 1,63 ± 0,7 | 2,63 ± 0,8     | 2,95 ± 0,8     | 1,33 ± 0,7     | 0,91 ± 0,6 | 0,54 ± 0,4 |
| Ширина листовой пластинки, см   | 0,61 ± 0,1                 | 1,05 ± 0,2 | 1,61 ± 0,3 | 2,28 ± 0,3     | 2,39 ± 0,3     | 1,52 ± 0,2     | 1,34 ± 0,3 | 0,59 ± 0,1 |
| Число генеративных побегов, шт  | —                          | —          | —          | 2,39 ± 0,3     | 19,26 ± 1,1    | 1,43 ± 0,2     | —          | —          |
| Высота генеративного побега, см | —                          | —          | —          | 22,87 ± 0,8    | 24,63 ± 1,3    | 18,53 ± 0,9    | —          | —          |
| Длина соцветия, см              | —                          | —          | —          | 2,61 ± 0,3     | 3,35 ± 0,5     | 2,00 ± 0,8     | —          | —          |

пластинки 0,5—0,6 см, ширина 0,5—0,7 см. У особей в этом онтогенетическом состоянии базальная часть побега втягивается в почву, и верхушечная почка в зимний период находится на поверхности земли. Корневая система представлена главным и одним придаточным корнем, который формируется в узле междоузлий.

**Имматурное онтогенетическое состояние (im)** характеризуется началом формирования каудекса за счет утолщения годичных побегов предыдущих лет. На каудексе развиваются от 2 до 4 придаточных корней. На каудексе хорошо видны остатки листьев прошлых годичных побегов. Главный побег нарастает моноподиально, ежегодно на годичном вегетативном розеточном побеге разворачивается 2 пары листьев, длина листовой пластинки которых — 1,5—2,1 см. Длина побега — 3,4—4,9 см. Длительность состояния — 2—3 года.

**Виргинильное онтогенетическое состояние (v).** В этом состоянии растения *D. imberbe* ветвятся, формируется первичный куст. Ветвление происходит за счет разворачивания почек, заложенных в основании чешуевидных и нижней пары настоящих листьев второго и четвертого годичных приростов. Первичный куст *D. imberbe* состоит из 3—4 розеточных побегов. Диаметр куста 9,8—15,9 см. Длина побегов увеличивается до 6,2 см. Нарастание побеговой системы моноподиальное. Листья округло-сердцевидной формы. После постепенного отмирания листьев подземная часть моноподиально нарастающего разветвленного побега формирует многоглавый каудекс, состоящий из 3—4 каудикул. Придаточные корни образуются только в узлах листьев. Продолжительность виргинильного состояния составляет приблизительно 2—4 года.

**Молодое генеративное состояние (g<sub>1</sub>)** начинается с формирования 1—3 систем моноподиальных скелетных побегов. Каждая система представлена скелетным моноподиальным побегом, на котором развивается один генеративный побег, полностью отмирающий после плодоношения. Длина генеративного побега — до 27,3 см. Генеративные почки закладываются в пазухах верхних пар настоящих листьев годичного побега прошлого года. В базаль-

ной части скелетного моноподиального побега в пазухах чешуевидных листьев разворачиваются вегетативные побеги, часть которых ежегодно отмирает, а остальные становятся скелетными и входят в состав моноподиально нарастающей побеговой системы *D. imberbe*. Формируется рыхлый куст, состоящий из 5—8 вегетативных побегов, 1—3 из которых формируют систему скелетного моноподиального побега. В данном онтогенетическом состоянии на годичном побеге увеличивается число чешуевидных листьев до 3 пар. Длина соцветия составляет 1,9—3,1 см. За счет развития боковых побегов число каудикул увеличивается до 5. На каудексе образуются дупла и щели. Это возрастное состояние длится 4—6 лет.

**Средневозрастное генеративное состояние (g<sub>2</sub>).** В данном состоянии за счет ветвления число каудикул увеличивается до 8. Образуется куст, состоящий из 8—14 систем моноподиальных скелетных побегов, на которых формируется 14—24 генеративных побегов. Длина генеративного побега достигает 31 см. В одной системе моноподиального скелетного побега может развиваться до 3 генеративных побегов. Длина соцветия в среднем — 3,35 см. Генеративные почки закладываются в пазухах верхних пар настоящих и чешуевидных листьев годичного побега прошлого года. В основании нижней и средней пар чешуевидных листьев закладываются вегетативные почки. Происходит частичная партикуляция центра каудекса и главного корня. Средневозрастное генеративное состояние может длиться от 10 до 15 лет.

**Старое генеративное состояние (g<sub>3</sub>)** характеризуется образованием, в результате полной партикуляции каудекса, 5—8 кустящихся партикул, которые формируют плотный клон. Каждая партикула представлена 1—2 системами моноподиального скелетного побега, в базальной части которого в пазухах чешуевидных листьев разворачивается вегетативный побег. В каждой системе моноподиального скелетного побега развивается один генеративный побег. Генеративные побеги высотой — 16, 3—20, 7 см. Уменьшается длина соцветия до 2,7 см. Партикулы не омолаживаются. К концу старого генеративного состояния большая часть партикул отмирает.

**Субсенильное онтогенетическое состояние (ss).**

Субсенильные растения — это нецветущие кустящиеся партикулы. Кустящаяся партикула имеет 1—2 вегетативных побега с 4—6 парами округло-сердцевидных листьев. Число чешуевидных листьев на годичном побеге уменьшается до двух. Листовая пластинка длиной до 1 см и шириной до 1,5 см. Высота растения — 3—4,1 см.

**Сенильное онтогенетическое состояние (s).**

Растения не ветвятся. Партикулы состоят из одного вегетативного побега, который развивается из спящих почек, расположенных на живых участках каудекса. Побег несет 1—2 пары листьев ювенильного типа. Подземная часть представлена разрушенным участком главы каудекса, от главного корня практически ничего не остается.

Таким образом, онтогенез особей *D. imberbe* — полный, длится 28—45 лет, наиболее продолжительный период — генеративный (18—28 лет). Партикуляция в старом генеративном состоянии не приводит к омоложению особей. Дочерние особи стареют одновременно с материнской. Большая часть партикул отмирает в том же онтогенетическом состоянии. Ход онтогенеза *D. imberbe* на Юго-Восточном Алтае не отличается от развития особей этого вида в Туве и Монголии.

Анализ онтогенетической структуры ЦП *D. imberbe* показал, что изученные ЦП нормальные, полночленные (по классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969)).

Характерный онтогенетический спектр *D. imberbe* центрированный, он определяется биологией вида: коротким периодом старения при низком семенном возобновлении, длительным генеративным периодом. Конкретные онтогенетические спектры ЦП 1 и 2 также центрированные, в них преобладают средневозрастные генеративные особи (ЦП 1 — 34,83%; ЦП 2 — 28,7%) (рис. 3). Несмотря на большое сходство реальных онтогенетических спектров, в ЦП 1 изученной в разнотравно-дерновинной криофитной степи отмечен локальный максимум на ювенильных особях (7,86%). Поскольку возобновление особей *D. imberbe* происходит только семенным путем, то при общем проективном покрытии травостоя меньше 100% больше вероятности прорасти семенам и закрепиться проросткам. Спад на особях имматурного онтогенетического состояния в этой

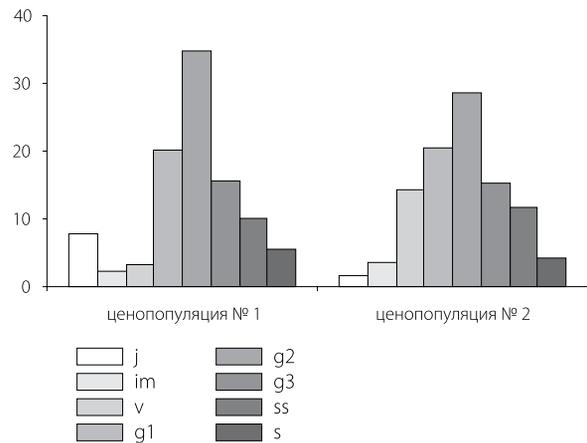


Рис. 3. Онтогенетические спектры *Dracocephalum imberbe* Bunge

ценопопуляции, скорее всего, связан с экологическими условиями прорастания. ЦП 1, исследованная в разнотравно-дерновинной криофитной степи, была исследована на микроосыпи на крутом склоне, где смывы и сильные ветра приводят к элиминации особей в ювенильном состоянии.

Оценка возрастности ( $\Delta$ -дельта) и эффективности ( $\omega$ -омега) ценопопуляций показала, что обе ЦП находятся на границе перехода к зрелым ЦП. При невысоком коэффициенте семенной продуктивности (16,6%) размножение особей *D. imberbe* происходит только семенным путем, прегенеративный период короткий (6—10 лет), а генеративный период наиболее продолжительный, что способствует накоплению особей данной фракции (табл. 2). Резкое уменьшение численности особей постгенеративного периода связано с отмиранием большей части особей в старом генеративном состоянии.

Сравнение экологической плотности ценопопуляций ( $P_{экол}$ ) показало, что в ЦП, исследованной в кобрезиево-дриадовой тундре, при общем проективном покрытии 100% экологическая плотность практически в два раза выше, чем в ЦП в разнотравно-дерновинной криофитной степи при 60% общем проективном покрытии. Это связано с тем, что ЦП, изученная в разнотравно-дерновинной криофитной степи, произрастала на микроосыпи, расположенной на очень крутом склоне, где растительность расположена пятнами на более или менее стабильных участках микроосыпи. Значения эко-

Таблица 2. Некоторые демографические показатели состояния ценопопуляций *Dracocephalum imberbe* Bunge

| N ЦП | Название сообществ                       | Демографические показатели |          |            |           |
|------|--|----------------------------|----------|------------|-----------|
|      |  | $\Delta$                   | $\omega$ | $P_{экол}$ | $P_{эфф}$ |
| 1    | разнотравно-дерновинная криофитная степь | 0,49                       | 0,70     | 2,61       | 1,83      |
| 2    | кобрезиево-дриадовая тундра              | 0,47                       | 0,69     | 4,4        | 3,03      |

Примечание.  $P_{экол}$  — экологическая плотность;  $P_{эфф}$  — эффективная плотность

гической ( $P_{\text{экол}}$ ) и эффективной ( $P_{\text{эфф}}$ ) плотностей ЦП существенно не отличаются, так как в данных ЦП преобладают особи средневозрастного генеративного состояния (табл. 2).

## Заключение

Изучение змееголовника безбородого *Dracocephalum imberbe* Bunge на Юго-Восточном Алтае показало, что его онтогенез полный, включающий 9 онтогенетических состояний. Вегетативное размножение наступает в конце онтогенеза, не приводит к разрастанию особи и не играет существенной роли в самоподдержании ценопопуляций.

*Dracocephalum imberbe* относится к моноцентрической каудексовой биоморфе.

Анализ ценопопуляций выявил наличие мономодальных онтогенетических спектров с максимумом на средневозрастных генеративных особях.

## Библиографический список

- Гатицук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. № 1. С. 100—112.
- Делова Г. В., Гуськова И. Н. Антимикробные свойства эфирных масел алтайских видов змееголовника // Актуальные проблемы изучения эфирномасличных растений и эфирных масел. II Гос. симпозиум: Тез. докл. Кишинев, 1970. С. 44—45.
- Дикорастущие полезные растения России. СПб., 2001. С. 329—330.
- Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3—7.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Захаров А. М. Алкалоидоносные растения Прииссыккуля // Исследование флоры Киргизии на алкалоидность. Фрунзе, 1965. С. 45—53.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 449 с.
- Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 368 с.
- Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2. 209 с.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР; Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 179—196.
- Савиных Н. П. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. № 5. С. 88—97.
- Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. № 2. С. 119—134.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.
- Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. 179 с.
- Ценопопуляция растений: (Основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.

## Summary

Ontogenesis and ontogenetic structure of two coenopopulations of *Dracocephalum imberbe* Bunge were studied in different ecological-phytocoenotic conditions of Tuva and Mongolia. *D. imberbe* individuals pass complete ontogenesis, duration of which is 28—45 years. Dependence of ontogenetic structure of coenopopulations on ecological conditions of habitation was determined.



УДК 581.52:582.736/739

Н. А. Карнаухова  
N. A. KarnaukhovaЦентральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: hedysarum@csbg.nsc.ru

статья поступила 10.05.2007

## Особенности развития и онтогенез *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (Fabaceae) в Южной Сибири

### Features of development and ontogenesis of *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (Fabaceae) of Southern Siberia

**Аннотация.** Изучен онтогенез *Hedysarum gmelinii* Ledeb. в Южной Сибири (Горный Алтай, Хакасия, западное побережье оз. Байкал и др.) в различных эколого-фитоценологических условиях произрастания и при антропогенном воздействии. Вид относится к типу моноцентрических, каудексообразующих биоморф с жизненной формой стержнекорневого каудексового многоглавого базисимподиального травянистого поликарпика с монокарпическими побегами полурозеточного типа. У *Hedysarum gmelinii* простой полный онтогенез, включающий четыре периода и десять возрастных состояний, однотипный во всех исследованных условиях произрастания, продолжительностью около 50 лет. Наиболее высокие биометрические показатели копеечника Гмелина зафиксированы в предгорьях Кузнецкого Алатау и других местообитаниях с достаточным увлажнением, семенная продуктивность — в Прибайкалье.

**Ключевые слова:** жизненная форма, онтогенез, антропогенные воздействия, *Hedysarum gmelinii* Ledeb.

**Key words:** Life-form, ontogenesis, anthropogenic influence, *Hedysarum gmelinii* Ledeb.

**Номенклатура:** Флора Сибири, 1994; Флора СССР, 1948; Черепанов, 1995.

## Введение

*Hedysarum gmelinii* Ledeb. (копеечник Гмелина) — кормовое растение. Хорошо поедается овцами, лошадьми, удовлетворительно — крупным рогатым скотом (Ларин и др., 1951). Возможно его использование как медоносного, пищевого (Верещагин и др., 1959) и витаминоносного (Пеккер, 1972) растения. Известно, что содержание углеводов в цветках *H. gmelinii* составляет 7,16%; дубильных веществ — 2,93% (Пеккер, 1976). В надземной части растений содержатся сапонины, кумарины, флавоноиды (Растительные ресурсы..., 1987). Растения *H. gmelinii* из степных сообществ Горного Алтая характеризуются высоким содержанием протеина (до 15,40%), жира (5,79%), кальция, железа и цинка (Сыева, 2005).

Для *H. gmelinii* выделяют 2 фрагмента ареала. Азиатский фрагмент имеет большую площадь и охватывает часть Сибири и Центральной Азии. Меньший фрагмент находится в Западном Приуралье и Заволжье.

В Южной Сибири *H. gmelinii* встречается в луговых и каменистых степях, на горных лугах, каменистых и щебнистых склонах и широко распространен как в степных, так и в луговых фитоценозах (рис. 1).

*H. gmelinii* занимает местообитания с периодическим или небольшим постоянным недостатком влаги, отличается полиморфизмом и большой пластичностью. Растения сухих степных местообитаний по сравнению с формами более влагообеспеченных местообитаний (под пологом леса, луговых и т. д.) имеют более южный ксерофильный характер: они низкорослые, малопобеговые, с более узкими и гуще опушенными листьями. Изучение анатомического строения листа *H. gmelinii* (Пленник, Попова, 1990) показало, что постепенное усиление черт ксероморфности выражается в переходе от типично дорсивентральной к изопалисадной структуре через изолатерально-палисадную в ксерофильном ряду местообитаний этого вида. На основании этого, *H. gmelinii* можно рассматривать как ксерофитизированный мезофит, который обладает достаточно широкой экологической амплитудой.



Рис. 1. *Hedysarum gmelinii* Ledeb. в природе

Географическое распространение и эколого-географический анализ семейства бобовых Средней Сибири (Положий, 1965) показали, что *H. gmelinii* — вид азиатского происхождения. Он входит в группу монголо-сибирских горно-степных видов, наиболее близких по характеру распространения к группе видов монголо-даурского происхождения, что указывает на их связь с монголо-даурским центром видообразования. Время распространения предковой формы *H. gmelinii*, судя по его современному ареалу, по-видимому, связано с широким распространением степей, переходящих из средне- и центрально-азиатских в сибирские и прибайкальские. Эволюционируя от мезофильного предка, в связи с большой пластичностью полурозеточных побегов в условиях недостаточной влажности и приобретением ксероморфных черт (Гатцук, 1967), предок *H. gmelinii* постепенно приспосабливается к существованию как в лесостепных и луговых ценозах, так и в типично степных. Как известно, древние виды по всем свойствам и признакам являются константными и имеют относительно законченную адаптацию, чего нельзя сказать о *H. gmelinii*. Это довольно молодой вид, и в настоящий период у него идет дальнейший процесс видообразования на основе экологической дифференциации.

В последнее время степные фитоценозы, где чаще всего и встречается копеечник Гмелина, подвергались интенсивной хозяйственной эксплуата-

ции. Чрезмерные или длительные рекреационные нагрузки приводят к формированию на месте степных экосистем сорных группировок синантропных видов. Часто местообитания копеечников подвержены нерегулируемому и неконтролируемому выпасу скота, что приводит к их угнетению или даже исчезновению. Хотя умеренный выпас благоприятен для состояния некоторых видов, так как происходит снижение конкуренции дерновинных злаков. При полном отсутствии сельскохозяйственной и рекреационной нагрузок популяции также переходят в разряд малочисленных: возрастает плотность соседствующих растений и характерно самоизреживание. Для того, чтобы выяснить современное состояние вида в естественных местах произрастания и прогнозировать возможности его использования, необходимо изучить особенности развития вида в течение жизни (онтогенез) и вопросы его устойчивости в различных условиях произрастания.

Жизненная форма *H. gmelinii* характеризуется следующим образом (рис. 2): стержнекорневой каудексовый многоглавый базисимподиальный травянистый поликарпик с монокарпическими побегами полурозеточного типа (Карнаухова, 1994). Побеги состоят в вегетативной части из укороченных междоузлий с низовыми и срединными листьями, а в генеративной — из удлиненных междоузлий со срединными листьями, отмирает генеративная часть побега. Многолетнюю основу его составляют базальные участки удлиненных побегов и розеточные участки полурозеточных побегов с крайне сближенными узлами, несущими почки возобновления. Годичный побег одноосный моноподиальный (Гатцук, 1974а, б).

З. И. Гладкова (1978, 2000) характеризует копеечник Гмелина как многолетний стержнекорневой полурозеточный ксеромезофит с почками возобновления открытого типа и двумя генерациями листьев. У *H. gmelinii* — открытый тип почек возобновления. Почка состоит из прилегающих друг к другу мелких густо опушенных листьев с крупными прилистниками и хорошо защищенным побегом. К осени почка слегка «прорастает», становится снаружи рыхлой и тем самым отлично защищенной от неблагоприятных условий (Кузнецова, Пленник, 1975). Для этого вида характерны два типа почек возобновления: 1) при основании вегетирующих побегов (пазушные) и 2) эндогенно возникающие в базальной части корня — придаточные почки. Внутрпочечная фаза развития побега из придаточной почки длится три года и только на четвертый год появляется облиственный генеративный побег. Придаточные почки всегда крупные и более развиты по сравнению с пазушными. Зачатки генеративных органов закладываются осенью частично, доразвитие их происходит весной. Отсюда — затяжное цветение и созревание семян (Кузнецова, 1970).



Рис. 2. *Hedysarum gmelinii* Ledeb. — стержнекорневой многоглавый каудексовый базисимподиальный травянистый поликарпик с монокарпическими побегами полурозеточного типа

По соматическому набору хромосом *H. gmelinii* — тетраплоид,  $2n=28$  (Карташова, Малахова, 1970; Малахова, Курбатский, 1992). Выявленное В. И. Курбатским и Л. А. Малаховой (2003) для этого вида число хромосом  $2n=56$  и в этом же сборе из Красноярского края  $2n=28$ , согласуются с наличием большого полиморфизма в пределах *H. gmelinii*. Для *H. gmelinii* subsp. *setigerum* (Turcz. ex Fischer et Meyer) Kurbatsky (Флора Сибири..., 1994) известны хромосомные числа  $2n=14, 28, 32, 48$  (Гатцук, 1967; Пленник, Ростовцева, 1977; Малахова, Курбатский, 1992; Курбатский, Малахова, 2003), что дополнительно подтверждает полиморфность данного таксона.

Цель данной работы — выявить эколого-биологические особенности и онтогенез *H. gmelinii* в различных условиях произрастания в восточной части ареала вида. Опубликованы лишь некоторые разрозненные сведения об особенностях развития и становлении жизненной формы, структуре ценопопуляций этого вида в Хакасии (Попова, 1987; Черемушкина, Попова, 1987; Карнаухова /Попова/, 1994; Karnaukhova, 2000). На западной границе ареала (бассейн Средней Волги) с 1998 г. *H. gmelinii* изучается В. Н. Ильиной (2006).

## Материал и методы

Изучение *H. gmelinii* с целью оценки состояния его популяций в различных экологических условиях и при различной пастбищной нагрузке проводилось нами в 1981—1985 гг. в Хакасии, в 1999—2006 гг. в Республике Алтай и в 2005 г. в Иркутской области. В статье рассматривается онтогенез копеечника Гмелина в 34 ценопопуляциях, охватывающих спектр фитоценозов различных поясов растительности (табл. 1). Учитывались следующие параметры: проективное покрытие вида (%), плотность на  $1 \text{ м}^2$ , средние показатели вегетативных и генеративных частей растений по возрастным группам, продуктивность надземной массы средневозрастных генеративных особей, соотношение онтогенетических групп и др.

Изучение большого жизненного цикла, определение возрастной структуры и плотности популяций в различных эколого-ценотических условиях проводили на трансектах в пределах одного участка ассоциации. Биометрическую характеристику растений каждой возрастной группы составляли на основании измерений 15—25 особей. Возрастные состояния выделяли по схеме Т. А. Работнова (1950), уточненной и дополненной А. А. Урановым (1974, 1975) и учениками его школы (Ценопопуляции..., 1976). Определение семенной продуктивности проводили по методике И. В. Вайнагия (1973, 1974).

Полученные биометрические показатели обрабатывались статистически: определялись среднеарифметическое, его ошибка, минимальные и максимальные значения признака, дисперсия, коэффициент вариации (Плохинский, 1970). Статистические характеристики получены при помощи пакета программ Excel.

## Результаты и обсуждение

При изучении онтогенеза *H. gmelinii* мы старались охватить весь спектр экологической и фитоценотической приуроченности этого вида. В Хакасии в 6 ценопопуляциях (ЦП) наиболее полно изучены морфометрические показатели всех возрастных состояний этого вида во всех поясах растительности (табл. 2). Сравнение хода развития *H. gmelinii* во всех изученных ценопопуляциях показало, что у этого вида простой полный онтогенез, включающий четыре периода и десять возрастных состояний.

**Латентный период.** Размножение у копеечника Гмелина исключительно семенное. Латентный период протекает в состоянии семян. Плод — боб с перетяжками, разделяющими его на 3—6 односемянных членика. Членики бобов округло-эллиптические ( $4 \times 5 \text{ мм}$ ), поперечно-морщинистые, слабо или довольно волосистые, покрыты длинными шипиками. Семена округло-почковидные,

Таблица 1. Характеристика местообитаний *Hedysarum gmelinii* Ledeb.

| № ЦП                                   | Местообитание, высота над уровнем моря  | Фитоценоз; общее проективное покрытие   | Плотность, шт./м <sup>2</sup> |
|--|---|---|-------------------------------|
| 1                                      | 2   | 3   | 4                             |
| <b>Подтаежный пояс растительности</b>  |   |   |                               |
|  | <b>Хакасия</b>  |   |                               |
| 1                                      | Предгорья Кузнецкого Алатау. Склон юго-западной экспозиции. 500 м.  | Осоково-разнотравный остепненный луг; 100 %   | 8,1                           |
| 2                                      | Окрестность пос. Сонского. Пологий склон северо-западной экспозиции   | Опушка березового леса, злаково-разнотравный сырой луг; 90 %  | 27,3                          |
| 3                                      | Долина реки Чулым. Склон юго-западной экспозиции  | Злаково-осочковая мелкодерновинная степь; зарастающая после сбоя; 60 %  | 6,8                           |
|  | <b>Горный Алтай</b>   |   |                               |
| 4                                      | Дорога на пос. Усть-Кан. Окрестность с. Ело. Склоны южной экспозиции. 1700 м                                | Ковыльно-клубнично-разнотравная степь; 80 %   | пятнами                       |
| 5                                      | Дорога на пос. Усть-Кан. Окрестность дер. Оро. 1450 м   | Разнотравно-копеечниковая луговая степь; 90 %   | 81,6                          |
| <b>Лесостепной пояс растительности</b> |   |   |                               |
|  | <b>Хакасия</b>  |   |                               |
| 6                                      | Окрестность дер. Знаменка   | Разнотравно-злаковая степь; 95 %  | 37                            |
| 7                                      | Окрестность с. Боградер. Пологий склон восточной экспозиции   | Разнотравное сообщество на опушке сгоревшего березового леса; 70—80 %   | 27,4                          |
| 8                                      | Окрестность ст. Капчалы. Склон сопки северной экспозиции  | Разнотравно-злаковая луговая степь; 6 лет после пожара; 90 %  | 18,6                          |
| 9                                      | Окрестность дер. Вершина-Биджа. Подножие юго-восточного склона  | Разнотравно-злаковая луговая степь с солодкой; 100 %  | 36,6                          |
| 10                                     | Окрестность дер. Большой Сюттик. Склон северо-западной экспозиции   | Разнотравно-злаковая степь, пастбище; 60—70 %   | 70,7                          |
| 11                                     | Окрестность дер. Большой Сюттик. Склон юго-восточной экспозиции   | Каменистая разнотравно-злаковая луговая степь, пастбище; 50—60 %  | 24,2                          |
| 12                                     | Окрестность оз. Аир. Обочина старой дороги  | Разнотравно-злаковая степь; 70 %  | 23,5                          |
|  | <b>Горный Алтай</b>   |   |                               |
| 13                                     | Долина р. Каракол. Окрестность с. Кулада. Склон юго-вост экспозиц. 1300 м                                   | Каменистый остепненный разнотравный луг с <i>Caragana rugdamaea</i> ; 60 %  | 29,3                          |
| 14                                     | Долина р. Кадрин, нижнее течение. Крутой склон южной экспозиции. 900 м                                      | Разнотравный остепненный луг с кустарниками ( <i>Spiraea trilobata</i> , <i>Berberis sibirica</i> , <i>Caragana pigmaea</i> ); 80 % | 10,1                          |
| 15                                     | Долина р. Шавла. 2-я надпойменная терраса. Щебнистый сыпучий склон юго-западной экспозиции. 900 м           | Кустарниково ( <i>Berberis</i> , <i>Lonicera</i> , <i>Pentaphylloides</i> , <i>Brachanthemum</i> )-разнотравно-злаковая степь; 40 % | 13,8                          |
| 16                                     | Долина р. Шавла. 1-я надпойменная терраса. Подножие склона юго-западной экспозиции. 900 м                   | Кустарниково-разнотравно-злаковая степь с <i>Achnatherum splendens</i> ; 40 %   | 9,5                           |
| 17                                     | Долина р. Шавла. Пойма ручья, временное галечниковое русло. 900 м   | Прирусловый разнотравно-копеечниковый фитоценоз под пологом тополево-березового леса; 40 %  | 32,5                          |
| 18                                     | Долина р. Чулышман, устье р. Башкаус. 1-я надпойменная терраса. 650 м                                       | Деградированный остепненный разнотравный луг на опушке редкостойного сосново-березового леса; 50 %                                  | 12                            |
| 19                                     | Долина р. Чулышман. На левом песчаном берегу реки. 650 м  | Редкостойный тополево-березовый лес; 40 %   | 21,4                          |
| 20                                     | Долина р. Башкаус, урочище Карасу. Склон вост. экспоз. 1100 м   | Остепненный разнотравный луг; пастбище; 45—50 %   | 16                            |
| 21                                     | При въезде на пер. Чике-Таман, между увалами. 1000 м  | Злаково-разнотравный луг с копеечником; 90 %  | 30,0                          |
|  | <b>Иркутская область</b>  |   |                               |
| 22                                     | Сев. оконечность о. Ольхон. Склон 15° к Байкалу западн. экспоз. 600 м                                       | Осоково-злаково-разнотравная степь; 80 %  | 8,4                           |
| 23                                     | Северная оконечность о. Ольхон. 500 м   | Злаковая степь; 100 %   | 9,9                           |
| 24                                     | Запос. побережье оз. Байкал, мыс Ото-Хушун. Склон 20° восточной экспозиции. 500 м                           | Разнотравно-ковыльная степь на границе с редкостойным сосняком; 40—50 %.  | 3,7                           |
| <b>Степной пояс растительности</b>     |   |   |                               |
|  | <b>Хакасия</b>  |   |                               |
| 25                                     | Западный берег оз. Шира   | Разнотравно-злаковая степь; 60 %  | 7,8                           |
|  | <b>Горный Алтай</b>   |   |                               |
| 26                                     | Устье р. Чуя. Окрестность с. Иня. Долина р. Катунь, 2-я надпойменная терраса. Склон южной экспозиции. 900 м | Петрофитная разнотравно-злаковая степь с кустарниками, пастбище; 40—50 %  | 29,0                          |
| 27                                     | Долина р. Катунь, устье р. Малый Яломан. 2-я надпойменная терраса. 800 м                                    | Полынно-лапчатковая опустыненная степь; 40 %  | 22,4                          |

Окончание табл. 1

| 1  | 2   | 3  | 4     |
|----|---|--|-------|
| 28 | Долина р. Катунь, устье р. Сальд—жар. 1-я надпойменная терраса. Подножие склона юго-западной экспозиции 750 м         | Остепненный закустаренный разнотравно-осоково-злаковый луг; 60—70 %  | 7,7   |
| 29 | Окрестность с. Яконур. Пологий склон юго-западной экспозиции. 1000 м.   | Полынно-мелкодерновиннозлаковая степь с <i>Caragana pigmaea</i> ; 70 %   | 32,8  |
| 30 | Окрестность с. Чибит. Долина р. Чуя. 1-я надпойменная терраса. 1000 м   | Разнотравно-злаково-осоково-копеечниковая каменистая степь, выпас; 65 %  | 112,8 |
| 31 | Чуйский тракт, 199-й км в сторону пос. Онгудай. Подножие склона южной экспозиции. 1800 м                              | Копеечниково-холоднополынно-лапчатковый нарушенный фитоценоз вдоль скотобойной тропы; 50 %                     | 71,2  |
| 32 | Окрестность с. Кулада. Урочище Нижний Сору. Подножие склона юго-восточной экспозиции. 1200 м                          | Злаково-разнотравный остепненный луг с <i>Caragana pigmaea</i> ; 80—90 %                                       | 59,1  |
| 33 | Устье р. Чуя. Урочище Ак-Узюк. Долина р. Катунь, 2-я надпойменная терраса. Крутой склон западной экспозиции. 800 м    | Кустарниково ( <i>Caragana pigmaea</i> , <i>Pentaphylloides parvifolia</i> )-ковыльно-разнотравная степь; 50 % | 12,4  |
| 34 | Дорога на пос. Джазатор. Левый берег р. Таркаты. 1-я надпойменная терраса. Склон (5—10°) восточной экспозиции. 2200 м | Деградированная высокогорная степь, пастбище; 30 %   | 2,8   |

коричневые, длиной 2—3 мм, шириной 1,5—2 мм. Период цветения и плодоношения очень растянут, поэтому семена созревают вначале в члениках бобов из нижней части кисти, в то время когда верхняя часть удлиняющейся кисти еще доцветает. По мере созревания членики бобов отламываются и осыпаются в непосредственной близости от материнского растения в августе-сентябре. Семенная продуктивность (табл. 3) у копеечника Гмелина значительно колеблется в разных условиях произрастания: от минимальной в условиях Горного Алтая (170 штук на особь) до максимальной (более 3 тыс. семян на особь) в Прибайкалье. В различных местообитаниях масса 1000 семян также колеблется и достигает 5—7,3 г. Прочная семенная кожура препятствует быстрому проникновению влаги и способствует сохранению всхожести семян в течение нескольких лет благодаря твердосемянности, характерной для бобовых (Попцов, 1974). Прорастать семена могут после зимнего периода покоя на следующий год после таяния снега в период достаточного увлажнения и прогревания почвы.

Так как созревание семян неравномерное, всхожесть семян *Hedysarum gmelinii* зависит от степени их спелости (то есть от сроков сбора). Скарифицированные семена, собранные в августе, имеют всхо-

жесть при температуре 20°C — 88—92%, собранные в июле — 39—74%. Нескарифицированные семена, собранные в августе, прорастают за 100 дней на 62—70%. Большая часть нескарифицированных семян, собранных в июле сгнивает (52—39%), прорастает за 160 дней 44—52% семян. Кроме того, по нашим наблюдениям, всхожесть семян может отличаться у растений разных возрастных состояний. Мы проверили всхожесть семян, собранных в июле в ЦП в окрестностях деревни Знаменка (Хакасия), отдельно с генеративных растений разных возрастных состояний. Выше оказалась всхожесть у скарифицированных семян средневозрастных генеративных особей (63%), ниже — у старых (53%) и минимальная — у молодых (37%) генеративных особей. Такая же закономерность характерна и для всхожести нескарифицированных семян: за 150 дней проросло 18% у  $g_2$ , 11% — у  $g_3$  и 9% — у  $g_1$  особей.

В **прегенеративном периоде** выделяются проростки — по наличию семядольных листьев (рис. 3). Основная масса их появляется в природных условиях к середине июня. Прорастание семян копеечника Гмелина надземное. **Проростки** (р) в природных условиях появляются после схода снега, увлажнения и прогревания почвы. Семядоли, осво-

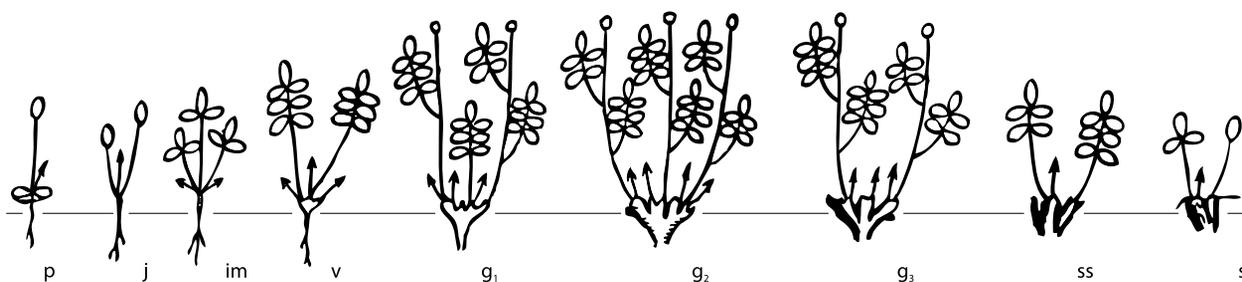


Рис. 3. Схема онтогенеза *Hedysarum gmelinii*

**Таблица 2.** Средние ( $M \pm m$ ) морфометрические показатели онтогенетических состояний *Hedysarum gmelinii* Ledeb. в различных ценопопуляциях в Хакасии

| Возрастное состояние   | Биомасса особи, г |            | Число побегов |              | Диаметр каудекса, см | Высота особи, см | Число листьев | Размеры листьев |            | Размеры соцветий |            |
|--|-------------------|------------|---------------|--------------|----------------------|------------------|---------------|-----------------|------------|------------------|------------|
|  | 2                 | 3          | 4             | генеративных |                      |                  |               | длина, см       | ширина, см | длина, см        | ширина, см |
| 1  |                   |            |               |              | 5                    | 6                | 7             | 8               | 9          | 10               | 11         |
| <b>Степной пояс растительности</b>   |                   |            |               |              |                      |                  |               |                 |            |                  |            |
| Разнотравно-злаковая степь на западном берегу озера Шира   |                   |            |               |              |                      |                  |               |                 |            |                  |            |
| j  |                   | 1          |               |              |                      | 5,0 ± 0,5        | 3,2 ± 0,3     | 5,0 ± 0,5       | 1,2 ± 0,1  |                  |            |
| im   | 0,2 ± 0,04        | 1          |               |              |                      | 9,6 ± 1,1        | 4,0 ± 0,3     | 9,6 ± 1,1       | 1,6 ± 0,2  |                  |            |
| v  | 0,8 ± 0,1         | 1,4 ± 0,2  |               |              | 0,8 ± 0,1            | 14,0 ± 0,6       | 7,5 ± 0,8     | 14,0 ± 0,6      | 2,9 ± 0,1  |                  |            |
| g <sub>1</sub>   | 2,4 ± 0,1         | 2,4 ± 0,5  | 1,5 ± 0,2     |              | 1,8 ± 0,2            | 20,6 ± 1,1       | 11,7 ± 1,6    | 13,1 ± 0,6      | 2,9 ± 0,1  | 2,9 ± 0,6        | 1,5 ± 0,2  |
| g <sub>2</sub>   | 5,2 ± 0,5         | 2,7 ± 0,4  | 3,6 ± 0,5     |              | 3,4 ± 0,3            | 27,8 ± 1,4       | 21,8 ± 2,2    | 13,8 ± 1,1      | 3,0 ± 0,2  | 5,0 ± 1,8        | 2,2 ± 1,1  |
| g <sub>3</sub>   | 3,3 ± 0,4         | 2,4 ± 0,6  | 2,0 ± 0,3     |              | 2,5 ± 0,4            | 24,1 ± 1,5       | 17,3 ± 2,6    | 12,7 ± 0,8      | 3,0 ± 0,1  | 4,7 ± 0,8        | 2,3 ± 0,3  |
| ss   | 1,8 ± 0,3         | 4,4 ± 0,6  |               |              | 2,3 ± 0,2            | 14,8 ± 0,9       | 14,9 ± 1,6    | 14,8 ± 0,9      | 2,5 ± 0,2  |                  |            |
| s  | 0,5 ± 0,2         | 1          |               |              |                      | 11,9 ± 1,4       |               |                 |            |                  |            |
| <b>Подтаежный пояс растительности</b>  |                   |            |               |              |                      |                  |               |                 |            |                  |            |
| Злаково-копеечниково-разнотравный сырой луг на опушке березового леса по склону северо-западной экспозиции, окрестности поселка Сонского |                   |            |               |              |                      |                  |               |                 |            |                  |            |
|  | 1                 |            |               |              | 4,4 ± 0,3            | 2,5 ± 0,1        | 4,4 ± 0,3     | 0,9 ± 0,1       |            |                  |            |
| 1  |                   |            |               |              | 5,5 ± 0,7            | 3,1 ± 0,3        | 5,5 ± 0,7     | 1,6 ± 0,2       |            |                  |            |
| 0,9 ± 0,2  | 3,0 ± 0,5         |            | 0,8 ± 0,1     |              | 16,3 ± 1,2           | 8,7 ± 1,7        | 12,5 ± 1,1    | 2,1 ± 0,3       |            |                  |            |
| 4,2 ± 0,5  | 2,7 ± 0,5         | 1,8 ± 0,2  | 1,9 ± 0,2     |              | 32,1 ± 1,7           | 18,2 ± 1,6       | 16,2 ± 0,5    | 2,9 ± 0,2       | 2,6 ± 0,2  | 1,6 ± 0,5        |            |
| 17,6 ± 2,7   | 3,2 ± 0,8         | 7,0 ± 1,3  | 4,1 ± 0,6     |              | 46,5 ± 2,1           | 33,1 ± 4,7       | 15,4 ± 0,9    | 2,9 ± 0,3       | 7,0 ± 1,2  | 2,5 ± 0,1        |            |
| 5,3 ± 0,6  | 4,3 ± 0,7         | 2,8 ± 0,4  | 3,4 ± 0,3     |              | 30,7 ± 1,4           | 19,7 ± 1,5       | 15,2 ± 0,6    | 2,5 ± 0,2       | 2,3 ± 0,4  | 1,4 ± 0,2        |            |
| 2,1 ± 0,4  | 3,8 ± 1,1         |            | 2,0 ± 0,3     |              | 18,2 ± 2,0           | 12,2 ± 4,5       | 13,2 ± 1,0    | 1,9 ± 0,2       |            |                  |            |
| 0,3  | 1                 |            | 0,6           |              | 15,0                 | 2,0              | 9,3           | 2,0             |            |                  |            |
| <b>Злаково-осоковая степь по склону юго-западной экспозиции, Долина реки Чулым</b>   |                   |            |               |              |                      |                  |               |                 |            |                  |            |
| j  |                   | 1          |               |              |                      | 5,4 ± 0,3        | 3,2 ± 0,5     | 4,4 ± 0,4       | 0,5 ± 0,03 |                  |            |
| im   |                   | 1          |               |              |                      | 6,7 ± 0,4        | 5,3 ± 0,3     | 6,0 ± 0,5       | 1,8 ± 0,1  |                  |            |
| v  | 2,2 ± 0,3         | 4,3 ± 0,7  |               |              | 1,2 ± 0,1            | 13,2 ± 1,2       | 7,8 ± 2,2     | 12,8 ± 1,5      | 3,2 ± 0,6  |                  |            |
| g <sub>1</sub>   | 9,2 ± 0,9         | 3,4 ± 0,5  | 2,7 ± 0,3     |              | 2,1 ± 0,3            | 24,8 ± 1,6       | 28,5 ± 2,8    | 12,1 ± 0,5      | 3,1 ± 0,2  | 5,0 ± 0,6        | 2,6 ± 0,4  |
| g <sub>2</sub>   | 28,4 ± 7,9        | 6,6 ± 1,5  | 15,9 ± 2,7    |              | 4,9 ± 0,5            | 26,2 ± 1,9       | 93,4 ± 14,7   | 13,1 ± 0,8      | 3,4 ± 0,2  | 5,5 ± 1,2        | 4,9 ± 0,4  |
| g <sub>3</sub>   | 6,2 ± 1,6         | 3,9 ± 1,1  | 3,1 ± 0,5     |              | 2,4 ± 0,5            | 19,0 ± 1,5       | 26,0 ± 5,0    | 11,9 ± 1,0      | 2,7 ± 0,1  | 4,9 ± 0,9        | 2,5 ± 0,3  |
| ss   | 2,1 ± 0,4         | 6,8 ± 2,4  |               |              | 1,7 ± 0,5            | 11,6 ± 0,7       | 19,8 ± 3,4    | 11,6 ± 0,7      | 2,4 ± 0,3  |                  |            |
| s  | 0,6               | 5,0        |               |              |                      | 6,3              | 11,5          |                 |            |                  |            |
| <b>Лесостепной пояс растительности</b>   |                   |            |               |              |                      |                  |               |                 |            |                  |            |
| Разнотравно-злаковая степь по склону северо-западной экспозиции, окрестности деревни Большой Сютюк                                       |                   |            |               |              |                      |                  |               |                 |            |                  |            |
| j  |                   |            |               |              |                      | 2,9 ± 0,4        | 2,7 ± 0,3     | 2,9 ± 0,4       | 0,3 ± 0,02 |                  |            |
| im   |                   |            |               |              |                      | 7,7 ± 1,9        | 3,8 ± 0,9     | 6,1 ± 1,5       | 1,6 ± 0,4  |                  |            |
| v  | 0,8 ± 0,1         | 3,5 ± 0,5  |               |              | 0,9 ± 0,2            | 13,4 ± 0,7       | 8,7 ± 1,2     | 9,5 ± 0,4       | 2,4 ± 0,1  |                  |            |
| g <sub>1</sub>   | 3,9 ± 0,6         | 5,9 ± 1,2  | 1,9 ± 0,3     |              | 2,9 ± 0,5            | 25,3 ± 2,3       | 19,6 ± 3,6    | 11,7 ± 1,5      | 3,7 ± 0,9  | 4,8 ± 0,9        | 2,2 ± 0,2  |
| g <sub>2</sub>   | 11,2 ± 1,9        | 7,8 ± 1,3  | 6,0 ± 1,6     |              | 3,6 ± 0,4            | 30,1 ± 1,9       | 38,6 ± 5,0    | 13,5 ± 0,7      | 2,6 ± 0,2  | 4,7 ± 0,4        | 2,4 ± 0,2  |
| g <sub>3</sub>   | 4,4 ± 1,4         | 11,0 ± 0,8 | 2,1 ± 0,7     |              | 2,7 ± 0,4            | 24,7 ± 1,7       | 20,0 ± 4,2    | 8,2 ± 1,2       | 2,6 ± 0,3  | 3,7 ± 0,5        | 2,1 ± 0,3  |
| ss   | 1,6 ± 0,3         | 8,3 ± 2,4  |               |              | 2,5 ± 0,4            | 14,2 ± 0,7       | 18,5 ± 2,4    | 12,1 ± 0,6      | 2,5 ± 0,1  |                  |            |

Окончание табл. 2

| 1  | 2        | 3        | 4        | 5       | 6        | 7          | 8        | 9        | 10      | 11      |
|--|----------|----------|----------|---------|----------|------------|----------|----------|---------|---------|
| s  | 0,6±0,1  | 3,6±0,4  |          | 1,6±0,2 | 11,6±0,5 | 8,7±0,8    | 9,6±0,7  | 2,4±0,1  |         |         |
| Разнотравно-злаковая луговая степь, окрестности деревни Знаменка |          |          |          |         |          |            |          |          |         |         |
| j  |          | 1        |          |         | 5,3±0,5  | 3,1±0,4    | 5,3±0,5  | 0,4±0,03 |         |         |
| im   |          | 1        |          |         | 7,7±0,6  | 2,7±0,2    | 7,0±0,6  | 14±0,2   |         |         |
| v  | 1,7±0,3  | 2,4±0,5  |          | 1,4±0,2 | 18,0±1,5 | 7,7±1,6    | 13,4±2,2 | 3,1±0,3  |         |         |
| g <sub>1</sub>   | 8,4±1,1  | 1,6±0,3  | 2,7±0,4  | 2,1±0,3 | 38,7±1,3 | 14,8±1,7   | 15,9±0,6 | 3,6±0,2  | 5,1±0,1 | 2,5±0,1 |
| g <sub>2</sub>   | 36,0±4,0 | 3,8±0,4  | 9,6±1,8  | 6,0±0,5 | 52,9±3,0 | 52,1±8,0   | 15,8±1,2 | 3,8±0,1  | 6,4±0,6 | 2,9±0,2 |
| g <sub>3</sub>   | 42,3±2,1 | 0,8±0,3  | 5,4±0,5  | 3,1±0,3 | 42,3±2,1 | 20,9±1,8   | 14,3±0,8 | 3,4±0,1  | 5,5±0,5 | 2,5±0,1 |
| ss   | 1,5±0,2  | 2,0±0,3  |          | 1,2±0,2 | 18,3±0,9 | 7,3±1,0    | 13,3±0,9 | 3,3±0,2  |         |         |
| Разнотравное сообщество на гарях, окрестности села Боград        |          |          |          |         |          |            |          |          |         |         |
| j  |          | 1,4±0,2  |          |         | 5,8±0,3  | 3,9±0,3    | 5,8±0,3  | 0,6±0,04 |         |         |
| im   |          | 1,9±0,5  |          | 0,6±0,2 | 8,1±0,9  | 6,4±1,3    | 7,1±1,1  | 2,3±0,4  |         |         |
| v  | 4,3±0,6  | 4,3±0,6  |          | 1,6±0,2 | 17,5±0,8 | 14,9±2,0   | 16,1±0,8 | 4,2±0,2  |         |         |
| g <sub>1</sub>   | 15,2±2,0 | 6,6±0,8  | 3,1±0,7  | 4,3±0,5 | 35,7±2,3 | 43,3±3,9   | 15,6±1,0 | 4,5±0,3  | 6,9±0,7 | 2,8±0,1 |
| g <sub>2</sub>   | 51,4±5,9 | 13,9±3,4 | 11,8±1,6 | 8,5±0,6 | 40,0±1,7 | 112,2±14,8 | 16,2±1,3 | 4,3±0,3  | 6,5±0,6 | 3,3±0,1 |
| g <sub>3</sub>   | 13,4±2,5 | 3,9±0,6  | 4,1±0,7  | 4,6±0,6 | 33,6±1,3 | 34,8±5,6   | 14,9±1,7 | 4,2±0,2  | 4,9±0,5 | 2,9±0,2 |
| ss   |          | 8,7±3,4  |          | 3,1±0,6 | 18,9±1,0 | 23,5±11,4  | 5,9±0,8  | 4,4±0,5  |         |         |
| s  |          | 1        |          | 0,7     | 6,4      | 2          | 1,5      | 2,1      |         |         |

бодившиеся из семенной кожуры и околоплодника (соскальзывающих вниз и остающихся на гипокотиле), сложены вместе, но скоро раздвигаются, а затем разрастаются в длину и ширину. Они продолговато-округлые, достигают 6—9 мм в длину и 3—4 мм в ширину. Длина гипокотила на первых этапах формирования проростка — 0,5 см, затем он вытягивается до 1,5 см, корешок — 2—4 см. Эпикотиль не выражен. Первые настоящие листья начинают появляться через 1 неделю после прорастания. Они простые, овально-эллиптической формы на черешке 2—3 см длиной, с пластинкой 5—7 мм длиной и 2—3 мм шириной. Спустя месяц от начала прорастания в лабораторных условиях растение имеет 4—6 простых листочков и 1—2 тройчатых. В **ювенильное возрастное состояние** (j) растение переходит в этом же году — в августе, т. е. примерно через 2 месяца, когда семядольные листья отмирают. У розеточного побега первого порядка развивается от 2 до 5 простых листьев, в пазухах которых закладываются боковые почки. Как правило, в природе это маленькие растения, 1,2—2,5 см высотой в аридных условиях и 4—8 см высотой во влажных местобитаниях. В первый год жизни копеечника Гмелина развивается слабветвящаяся корневая система. В лабораторных условиях длина корня достигает 9—10 см, который ветвится на уровне 5 и 7 см, в природе корешок менее развит и достигает 2—4 см. У растений первого и последующих лет жизни сохраняются остатки прошлогодних черешков. Подсчет листовых остатков показал, что ювенильные растения, несущие только простые листья, могут существовать в неблагоприятных условиях произрастания до 5 лет. Благодаря конрактильной способности тканей гипокотила и базальной части корня каждый год верхушечная почка главной оси оказывается на уровне почвы. В последующие годы главная ось нарастает моноподиально. Иногда верхушечная почка по каким-либо причинам отмирает. Ее замещает побег, развившийся из верхней боковой почки. На 3-й год жизни наряду с простыми листочками могут начинать расти тройчатые. Главный корень углубляется до 13 см, диаметр его у основания 0,1—0,2 см. Продолжительность ювенильного возрастного состояния у *Hedysarum gmelinii* в природе — 2—3 года.

С появлением тройчатых листьев особь переходит в **имматурное возрастное состояние** (im). Растение представлено вначале только первичным побегом или к этому времени пазушные почки на базальной части главной оси, втянутые в почву, трогаются в рост и образуют 2—3 розеточных побега (скелетных осей) второго порядка. Они образуют подземную скелетную основу куста, формируется каудекс. У большинства растений 3—4 года жизни имеются листочки простого типа и тройчатые листья. Число их и величина с годами увеличиваются и на пятом году жизни растение достигает высоты

Таблица 3. Семенная продуктивность *Hedysarum gmelinii* Ledeb.

| ЦП                       | Число           |                    |                       |                  |              | ПСП    | РСП    | % СФ |
|--------------------------|-----------------|--------------------|-----------------------|------------------|--------------|--------|--------|------|
|                          | соцветий на ось | цветков в соцветии | семязачатков в завязи | бобов в соцветии | семян в бобе |        |        |      |
| <b>Хакасия</b>           |                 |                    |                       |                  |              |        |        |      |
| 1                        | 33,1 ± 4,2      | 44,0 ± 3,9         | 5,0 ± 0,1             | 24,3 ± 1,4       | 3,5 ± 0,1    | 7282,0 | 2815,2 | 38,7 |
| 2                        | 14,1 ± 1,9      | 37,1 ± 3,3         | 5,0 ± 0,2             | 17,8 ± 0,9       | 4,0 ± 0,2    | 2615,6 | 1003,9 | 38,4 |
| 3                        | 22,3 ± 3,6      | 23,4 ± 2,4         | 4,8 ± 0,1             | 11,4 ± 1,0       | 3,0 ± 0,1    | 2504,7 | 762,7  | 30,5 |
| 6                        | 21,2 ± 2,5      | 41,2 ± 2,5         | 5,6 ± 0,2             | 28,1 ± 1,9       | 4,3 ± 0,2    | 4891,3 | 2561,6 | 52,4 |
| 7                        | 16,6 ± 2,4      | 25,1 ± 1,9         | 4,9 ± 0,1             | 20,6 ± 1,7       | 3,3 ± 0,1    | 2041,6 | 1128,5 | 55,7 |
| 8                        | 11,7 ± 1,0      | 25,9 ± 2,4         | 5,0 ± 0,2             | 20,0 ± 1,8       | 3,4 ± 0,4    | 1515,2 | 795,6  | 52,5 |
| 10                       | 8,6 ± 1,6       | 25,9 ± 5,4         | 4,8 ± 0,2             | 22,8 ± 2,6       | 3,2 ± 0,2    | 1069,2 | 627,4  | 58,7 |
| 12                       | 15,9 ± 3,8      | 26,8 ± 1,7         | 4,7 ± 0,2             | 20,4 ± 1,6       | 2,7 ± 0,2    | 2002,8 | 875,8  | 43,7 |
| 25                       | 4,3 ± 0,5       | 31,6 ± 4,6         | 4,4 ± 0,1             | 15,3 ± 1,0       | 3,4 ± 0,4    | 597,9  | 223,7  | 37,4 |
| <b>Горный Алтай</b>      |                 |                    |                       |                  |              |        |        |      |
| 15                       | 17,7 ± 2,6      | 26,5 ± 2,5         | 4,6 ± 0,2             | 12,6 ± 2,8       | 3,6 ± 0,3    | 2157,6 | 802,9  | 37,2 |
| 17                       | 18,6 ± 4,0      | 20,6 ± 1,5         | 4,4 ± 0,2             | 12,3 ± 1,2       | 3,4 ± 0,2    | 1685,9 | 777,9  | 46,1 |
| 18                       | 7,2 ± 0,9       | 13,2 ± 1,0         | 4,6 ± 0,1             | 8,0 ± 0,1        | 3,0 ± 0,1    | 437,2  | 172,8  | 39,5 |
| 20                       | 9,0 ± 1,0       | 24,4 ± 1,3         | 4,7 ± 0,2             | 14,6 ± 0,8       | 3,4 ± 0,1    | 1032,1 | 446,8  | 43,3 |
| 26                       | 10,3 ± 0,8      | 29,7 ± 1,5         | 4,2 ± 0,2             | 25,0 ± 0,1       | 3,0 ± 0,3    | 1284,8 | 772,5  | 60,1 |
| 28                       | 44,7 ± 4,5      | 28,8 ± 1,9         | 4,8 ± 0,3             | 13,5 ± 1,0       | 3,7 ± 0,2    | 6179,3 | 2232,8 | 36,1 |
| 29                       | 15,8 ± 2,7      | 19 ± 1,4           | 8,9 ± 1,0             | 11,5 ± 0,9       | 3,5 ± 0,3    | 2671,8 | 636    | 23,8 |
| 32                       | 15,7 ± 1,8      | 20,5 ± 1,4         | 13,1 ± 0,9            | 8,6 ± 0,7        | 3,7 ± 0,3    | 4216,2 | 499,6  | 11,8 |
| <b>Иркутская область</b> |                 |                    |                       |                  |              |        |        |      |
| 22                       | 32,2 ± 4,0      | 30,4 ± 1,5         | 6,1 ± 0,2             | 16,0 ± 1,8       | 5,0 ± 0,3    | 5971,2 | 2576,0 | 43,1 |
| 23                       | 52,8 ± 16,4     | 31,0 ± 1,6         | 4,5 ± 0,3             | 22,2 ± 2,9       | 2,9 ± 0,3    | 7365,6 | 3746,9 | 50,9 |
| 24                       | 55,2 ± 5,7      | 31,6 ± 2,0         | 4,3 ± 0,2             | 20,6 ± 2,5       | 3,4 ± 0,3    | 7568,5 | 3901,2 | 51,5 |

Примечание. ПСП — потенциальная семенная продуктивность; РСП — реальная семенная продуктивность; СФ — семенификация.

5—9 см, имеет несколько тройчатых листьев. Продолжительность этого возрастного состояния около 5 (±2) лет. Календарный возраст иматурных особей различный — от 3 до 10 лет.

Молодые *виргинильные особи* (v) *H. gmelinii* на 9—10 год жизни имеют 1—2 побега с 5—15 листьями взрослого типа (с 2—6 парами листочков). Иногда наряду с непарноперисто-сложными листьями встречаются тройчатые листья. У виргинильных растений к 12 годам достаточно хорошо развита многолетняя стеблевая часть — каудекс с запасом почек, диаметр его 0,5—1 см. Из боковых почек в основании главной и боковых осей развиваются новые скелетные оси более высоких порядков, и к 15—16 г., перед переходом в генеративное состояние, диаметр каудекса достигает 1,5—2 см. Высота растения достигает 18 см, оно несет около 20 листьев. Растение приобретает вид взрослой нецветущей особи, имеющей несколько розеточных побегов. Календарный возраст растений в этом возрастном состоянии — 7—15 лет. Продолжительность виргинильного возрастного состояния — 5—8 лет.

С переходом в **генеративный период** верхушечная почка побега, нараставшего все предыдущее время моноподиально, разворачивается в генеративный ветвящийся монокарпический побег удли-

ненного типа. Большая часть монокарпического побега к концу вегетационного периода отмирает, а возобновление происходит за счет крупных почек, расположенных в подземной базальной части побега (базисимподиальное нарастание). Живые базальные участки побегов, ежегодно сохраняющиеся, одревесневают, перезимовывают и входят в состав каудекса, наращивая его скелетную основу. Монокарпический побег *H. gmelinii* бывает, как правило, разветвленным. В средней части побега, из пазушных почек, формируются побеги обогащения, которые увеличивают семенную продуктивность и фотосинтетическую поверхность монокарпического побега. Наибольшей мощности достигают средневозрастные генеративные особи. С возрастом процесс отмирания тканей усиливается. У старых генеративных особей диаметр каудекса уменьшается за счет скручивания, полного отмирания больших глав каудекса и их разложения. Наружные ткани корня отмирают и слущиваются, корень истончается. Уменьшаются размеры растений, биомасса и семенная продуктивность. Продолжительность генеративного периода — около 20 лет.

*Молодые генеративные растения* ( $g_1$ ) копеечника Гмелина имеют 2—7 вегетативных и 1—3 генеративных побегов, на каждом из которых имеется

4—9 листьев взрослого типа и 1—2 цветоноса с соцветием. В среднем у молодой генеративной особи больше вегетативных побегов, чем генеративных. Диаметр каудекса — 1,5—2,5 см, растение высотой 20—30 см, компактное. Главный корень вместе с боковыми корнями не имеет признаков разрушения.

**Средневозрастные особи** ( $g_2$ ) характеризуются наибольшей мощностью. Это растения старше 15 лет, у которых главы каудекса заметно обособлены, но отмерших тканей не больше 50%. Растения этого возрастного состояния в различных ЦП в Хакасии имеют от 2 до 14 вегетативных побегов и 3—16 — генеративных. В среднем доля генеративных побегов больше, чем вегетативных. Средние биометрические показатели копеечника Гмелина ( $g_2$ ) в различных эколого-фитоценологических условиях Южной Сибири колеблются в следующих пределах: биомасса надземной части (сырой вес) — от 5,2 до 63,1 г, высота растений — от 17,6 до 62,3 см; диаметр каудекса — от 2,5 до 8,5 см; число генеративных побегов — от 3,6 до 24,2 и др.

У **старых генеративных растений** ( $g_3$ ) *Hedysarum gmelinii* каудекс с обособленными главами и отмершими участками. На каудексе появляются полости, мертвые участки отмерших генеративных побегов, наблюдается частичная партикуляция или живыми остаются только отдельные главы каудекса. Диаметр каудекса очень варьирует: от максимального (6,5 см) у особей, близких по мощности к средневозрастным, но с признаками разрушения более 50%, до минимального (1 см) у особей с отмершими по большей части побегами и каудексом. У таких растений генеративных побегов в 2—3 раза меньше, чем вегетативных. Абсолютный возраст у старых генеративных растений определить не удастся, но судя по возрасту отдельных побегов и их расположению относительно остальной многолетней части растения, можно предположить, что генеративное состояние у *Hedysarum gmelinii* сохраняется до 35—40-летнего возраста.

**Постгенеративный период.** Особи, утратившие способность цвести и плодоносить переходят в постгенеративный период. У таких растений уменьшаются все показатели надземной сферы.

**Субсенильные растения** (ss) представлены 2—12 розеточными вегетативными побегами, появляются тройчатые листья, много листьев с 5 листочками. Корневая система и каудекс сильно разрушены, живыми остаются только отдельные главы каудекса, расположенные ближе к периферии (диаметр от 1 до 5 см).

**Сенильные особи** (s) — это, как правило, растения с 2—5 слабыми побегами, несущими 2—5 простых или тройчатых листочков. Иногда остается одиночный розеточный вегетативный побег с 3—4 измельчавшими листьями. Отмершие главы каудекса сохраняются частично, на живых — много мертвых участков и они сильно разрушены. Корень часто

почти полностью находится в разрушенном состоянии, жизнь поддерживается отдельными тяжами живых тканей.

Продолжительность постгенеративного периода — 3—10 лет.

Общая продолжительность жизни копеечника Гмелина, видимо, около 50 лет, что согласуется с данными, приведенными В. Н. Ильиной (2006) для этого вида в бассейне Средней Волги, где он имеет статус редкого.

Таким образом, несмотря на то, что биометрические показатели возрастных групп значительно варьируют в зависимости от условий местообитания и характера хозяйственной деятельности человека, онтогенез *Hedysarum gmelinii* в различных местообитаниях остается неизменным. Сравнение усредненных показателей средневозрастных генеративных особей в различных условиях произрастания Южной Сибири показало, что наибольшей мощности они достигают в местообитаниях с достаточным увлажнением: в Хакасии — в предгорьях Кузнецкого Алатау (ЦП 1), где в среднем на особь биомасса надземной части достигает 81 г, высота — 56,8 см, диаметр каудекса — 8 см. В Горном Алтае — в ЦП 28 на разнотравно-злаковом лугу с кустарником в устье реки Сальджар: сырой вес — 63,1 г, высота — 62,3 см, диаметр каудекса — 6,7 см, в Прибайкалье по высоте растений (55,2 см), числу листьев (227,6), соцветий (60,1) и побегов (24,2 — генеративных, 17,6 — вегетативных) на особь выделяется ЦП 24 на границе с редкостойным сосняком.

При изучении ценопопуляций, подверженных антропогенному воздействию (пастбищная нагрузка, пожар), выяснилось, что огромное значение для выживания вида в таких условиях имеет тип нарастания и возобновления. Симподиальное нарастание и возобновление, связанное с регулярным перевершиниванием побегов, способствует замещению отмерших или поврежденных верхушек побегов боковыми побегами, увеличивает жизнеспособность растений в отличие от моноподиально нарастающих в течение всей жизни побегов. По нашим наблюдениям, молодые и средневозрастные генеративные особи *H. gmelinii* активно восстанавливаются после пожара и пастбищного использования, развивая большое число побегов из сохранившихся на каудексе почек возобновления. Например, в восстанавливающейся после лесного пожара ЦП 7 в окрестностях с. Боград, из почек возобновления отрастают очень мощные растения (биомасса средневозрастных генеративных особей 51,4 г в среднем), которые имеют около 14 вегетативных и 12 генеративных побегов, несущих 112 крупных листьев. Другая часть более старых по возрасту или больше пострадавших от пожара средневозрастных генеративных особей имеет признаки старых генеративных побегов, меньшую их величину, массу, число чистьев, больший процент отмерших (часто сильно

обгоревших) участков каудекса и корня. Сильно обгоревшие прегенеративные особи до 10 лет жизни омолодились и дали ювенильный побег из спящей почки. Проростки со сгоревшей надземной частью, а также особи 1—3 лет жизни также дали на следующий год после пожара ювенильный побег.

В фитоценозах, регулярно подвергающихся выпасу, значительные повреждения каудекса приводят к быстрому старению генеративных растений и накоплению старовозрастных, а также затрудненному выживанию молодых растений. Например, в ЦП 10, 11, подверженных постоянной пастбищной нагрузке в Хакасии и в ЦП 20 и 34 — в Горном Алтае и др., генеративные особи быстро стареют за счет повреждений каудекса копытами овец. Если повреждены целые участки каудекса с побегами, то растения становятся однобокими и малопобеговыми. После прекращения нагрузки (как в ЦП 3) процесс старения особей замедляется, мощность особей увеличивается.

## Выводы

Таким образом, в результате изучения онтогенеза и биометрических показателей всех возрастных состояний особей копеечника Гмелина (*Hedysarum gmelinii* Ledeb.) в различных условиях произрастания Южной Сибири (Хакасия, Горный Алтай, Иркутская область) выяснилось, что:

1) вид относится к типу моноцентрических, каудексообразующих биоморф с жизненной формой стержнекорневого каудексового многоглавого базисимподиального травянистого поликарпика с монокарпическими побегами полурозеточного типа;

2) у *Hedysarum gmelinii* простой полный онтогенез, включающий четыре периода и десять возрастных состояний;

3) большой жизненный цикл однотипен во всех исследованных условиях произрастания и продолжается около 50 лет;

4) всхожесть семян наиболее высокая у средневозрастных генеративных особей и зависит от сроков сбора, у скарифицированных семян после 6 месяцев хранения достигает 88—92%;

5) наиболее высокие биометрические показатели копеечника Гмелина зафиксированы в предгорьях Кузнецкого Алатау и др. местообитаниях с достаточным увлажнением, семенная продуктивность — в Прибайкалье;

6) особи *Hedysarum gmelinii* довольно успешно могут восстанавливаться при условии прекращения антропогенного воздействия за счет симподиального нарастания побегов и большого запаса почек возобновления на каудексе.

## Библиографический список

Вайнагий И. В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности

на примере *Potentilla aurea* L. // Растит. 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—931.

Верещагин В. И., Соболевская К. А., Якубова А. И. Полезные растения Западной Сибири. М.; Л, 1959. 347 с.

Гамцук Л. Е. Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения // Бюл. МОИП. Отдел. биол. 1967. Т. 22. Вып. 3. С. 53—64.

Гамцук Л. Е. Гемаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отдел. биол. 1974а. Т. 79. Вып. 1. С. 100—112.

Гамцук Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отдел. биол. 1974б. Т. 79. Вып. 3. С. 84—100.

Гладкова З. И. Биоморфологические особенности видов рода *Hedysarum* L. сем. *Fabaceae* Lindl. Юго-Восточного Алтая при интродукции в лесостепную зону Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1978. 23 с.

Гладкова З. И. Адаптация копеечника Гмелина к условиям лесостепной зоны Западной Сибири // Проблемы изучения раст. покрова Сибири: II Всерос. науч. конф.: Тез. докл. Томск, 2000. С. 31.

Ильина В. Н. Эколого-биологические особенности и структура ценопопуляций редких видов рода *Hedysarum* L. в условиях бассейна Средней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2006. 19 с.

Карнаухова (Попова) Н. А. Биоэкологическое разнообразие копеечников флоры Хакасии и оценка их позиций в природе и при интродукции // Сиб. экол. журн. 1994. Т. 1. № 6. С. 581—587.

Карташова Н. Н., Малахова Л. А. Кариологическая характеристика некоторых видов бобовых Юго-Восточного Алтая // Проблемы комплексного изучения географического района и методика краеведческой работы в школе. Новокузнецк, 1970. С. 22—26.

Кузнецова Г. В. Морфогенез и ритм развития копеечников секции *Obscura* Fedtsch. в Юго-Восточном Алтае // Изв. СО АН. 1970. Вып. 3. № 15. С. 44—48.

Кузнецова Г. В., Пленник Р. Я. Ритм развития и продуктивность видов рода копеечник — *Hedysarum* L. в Юго-Восточном Алтае // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской флоры. Новосибирск, 1975. С. 3—19.

Курбатский В. И., Малахова Л. А. Числа хромосом для некоторых видов *Hedysarum* L. на юге Красноярского края (Минусинская степь) // Сист. заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова. Томск, 2003. № 93. С. 12—13.

Ларин И. В., Агагабян Ш. М., Работнов Т. А., Любская А. Ф., Ларина В. К., Касименко М. А. Кормовые

растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 2: Двудольные (Хлорантовые-Бобовые). М.; Л., 1951. 948 с.

Малахова Л. А., Курбатский В. И. Числа хромосом для некоторых видов *Hedysarum* L. с территории Сибири // Сист. заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова. Томск, 1992. № 89. С. 3—5.

Пеккер Е. Г. К биохимической характеристике растений рода *Hedysarum* L. Юго-Восточного Алтая // Акт. вопр. ботан. ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, 1976. С. 146—149.

Пленник Р. Я., Попова Н. А. Особенности анатомического строения листа видов рода *Hedysarum* L. Южной Сибири в связи с вопросами их адаптации // Экология. 1990. № 5. С. 3—10.

Пленник Р. Я., Ростовцева Т. Е. К изучению числа хромосом у бобовых Южной Сибири // Растительные ресурсы Южной Сибири и пути их освоения. Новосибирск, 1977. С. 80—84.

Плохинский Н. А. Биометрия: Учеб. пособие для студ. биол. специальностей. М., 1970. 368 с.

Положий А. В. Эколого-географический анализ семейства бобовых во флоре Средней Сибири // Уч. зап. Томского ун-та. Томск, 1965. № 51. С. 39—48.

Попова (Карнаухова) Н. А. Биоморфология видов рода *Hedysarum* L. флоры Хакасии и перспективы их использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1987. 17 с.

Попцов А. В. Твердосемянность как особый тип органического покоя семян // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10. Вып. 3. С. 454—466.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 74—79.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Hydrangeaceae* — *Haloragaceae*. Л. 1987. 326 с.

Сыева С. Я. Нетрадиционные кормовые растения из родов *Hedysarum* L. и *Pentaphylloides* Hill. Центрального Алтая и перспективы их использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 16 с.

Уранов А. А. Из итогов популяционно-онтогенетических исследований // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. Сб. тр. М., 1974. С. 3—9.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. Высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Флора Сибири. Fabaceae (*Leguminosae*). Новосибирск, 1994. Т. 9. 280 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.

Черемушкина В. А., Попова (Карнаухова) Н. А. Связь возрастного состава ценопопуляций с ходом онтоморфогенеза (на примере корневищных луков и копеечников) // Популяционная экол. растений. Материалы конф. М., 1987. С. 105—111.

Karnaikhova N. A. Preservation of biological diversity of southern siberian species of genus *Hedysarum* L. in nature and introduction // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, 2000. Vol. 2. P. 106—108.

## Summary

The ontogenesis and complex of morphological characters of *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (*Fabaceae* Lindl.), growing in the Altai mountain, Khakassia, the western coast Baikal were studied. The perspective for household use of *H. gmelinii* were estimated.



УДК 630\*181.522/581.2

М. Б. Сахневич\*, О. С. Жирова\*\*  
M. B. Sakhnevich, O. S. Zhirova\* Алтайский государственный  
природный заповедник  
645154, Республика Алтай,  
E-mail: altnr@mail.gornyy.ru\*\* Центральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: delectus@csbg.nsc.ru

статья поступила 14.05.2007

# Многолетняя динамика плодоношения ягодных растений на Кыгинском профиле в Алтайском заповеднике

## Long-term dynamics of fruiting of berry plants on Kuginsky structure in the Altay national park

**Аннотация.** В Алтайском государственном природном заповеднике задача выявления закономерностей в динамике природных комплексов решается путем организации системы многолетних наблюдений на постоянных профилях, маршрутах и площадках. Многолетний ежегодный мониторинг плодоношения ягодных видов растений проводится на Кыгинском высотном профиле с 1982 г. На 21 пробной площади учитывается урожайность 14 видов ягодных растений: *Padus avium*, *Sorbus sibirica*, *Cotoneaster uniflorus*, *Fragaria vesca*, *Rubus saxatilis*, *Rubus idaeus*, *R. sachalinensis*, *Lonicera altaica*, *Ribes atropurpureum*, *R. nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* и *Empetrum nigrum*. Смородина темнопурпуровая, жимолость, черника, брусника и рябина показали ресурсную продуктивность. Урожайность ягодников зависит от места их произрастания в различных поясах и подпоясах. Результаты графического анализа показывают наличие цикличности урожая у некоторых ягодников. Циклы урожайности у смородины, жимолости и брусники в значительной мере совпадают. На формирование урожая ягодных растений влияет сложный комплекс наблюдаемых факторов.

**Ключевые слова:** Алтайский заповедник, многолетние наблюдения, урожайность, ягодные растения, ресурсы, поясность, цикличность.

**Key words:** the Altay national park, long-term observation, productivity, berry plants, resources, belts, cycles.

**Номенклатура:** Черепанов, 1995.

## Введение

Территория Алтайского государственного природного заповедника (Республика Алтай) представляет собой типичную горную страну и характеризуется разнообразием рельефа, климатических условий и связанным с этим разнообразием растительного и животного мира. Задача выявления закономерностей в динамике природных комплексов решается путем организации системы многолетних наблюдений на постоянных профилях, маршрутах и площадках, отражающих основные варианты широтного положения района и вертикальной поясности (Мониторинг..., 2002). В заповеднике осуществляется многолетний ежегодный мониторинг плодоношения ягодных видов растений. Работа по изучению продуктивности дикорастущих ягодников начата в 1982 году научным сотрудником Алтайского заповедника Ю. В. Петровым, с 1993 г. ее проводили Н. И. Золотухин, И. Б. Золотухина, Е. Ф. Королева,

а с 1996 г. до настоящего времени ведет сотрудник заповедника М. Б. Сахневич.

## Материал и методы

Исследования проводились на Кыгинском высотном профиле, заложенном в 1959—1961 гг. для комплексных исследований в районе южной оконечности Телецкого озера в бассейне р. Кыга. Его протяженность около 12 км, от устья Кыги на побережье Кыгинского залива и до вершины горы Малая Колышта, высотный диапазон 446—2267 м над ур. м. Расположение Кыгинского профиля в переходной зоне от специфического климата Телецкого озера к резко континентальному и сухому климату Чулышманского нагорья в сочетании со сложной орографией и значительным перепадом высот обуславливает большое разнообразие природных условий (Земляной, 1977) и растительности. Доминирующей древесной породой почти во всех лесных фор-

мациях профиля является кедр, здесь представлены почти все основные типы кедровых лесов. Вертикальная поясность растительности выражена тремя подпоясами: нижним лесным (434—1000 м) — черновой тайги, средним (1000—1550 м) — горно-таежным, верхним (1550—2000 м) — субальпийским (Золотовский, 1938).

На профиле расположены 21 постоянная пробная площадь, где учитывается урожайность 14 видов ягодных растений: *Padus avium* Mill., *Sorbus sibirica* Hedl., *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Fragaria vesca* L., *Rubus saxatilis* L., *R. idaeus* L., *R. sachalinensis* Levl., *Lonicera altaica* Pall. ex DC., *Ribes atropurpureum* C. A. Mey., *R. nigrum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L. и *Empetrum nigrum* L. В табл. 1 приведены характеристики площадок. Учет урожайности ягодников проводится ежегодно в сроки массового созревания ягод (август) путем сплошного подсчета плодов (кроме черники) на всей пробной площади. Полученные данные умножаются на среднюю массу плода (определяется взвешиванием 100 штук плодов). Урожайность черники определяли конвертным способом: на пяти учетных площадках размером 1 м<sup>2</sup> в центре и по углам каждой площади учитывали количество плодов и производили пересчет данных на всю площадь.

## Результаты и обсуждение

Как уже отмечалось, учет урожайности начат в 1982 г. Всего имеются данные переучетов за 17 лет (1982—2004), но по отдельным видам и пробным площадям в некоторые годы учет не проводился по погодным условиям, затрудняющим пешие маршруты.

Ландшафтное распределение видового состава ягодников по профилю неравномерно. С увеличением высоты над уровнем моря количество видов ягодных растений уменьшается: в лесном поясе произрастает 11 видов ягодных растений, в субальпийском — 8, а в поясе горных тундр — 4 вида. Во всех высотных поясах встречаются наиболее распространенные на профиле *Lonicera altaica* Pall., *Ribes atropurpureum* C. A. Mey., *Sorbus sibirica* Hedl. *Vaccinium myrtillus* L.

Продуктивность таких видов ягодных растений, как черемуха, земляника, костяника, кизильник, малина обыкновенная и малина сахалинская на протяжении всего периода наблюдений оставалась достаточно низкой — средняя урожайность этих видов колеблется от 0 до 0,3 кг/га. Учет урожайности кизильника на Кыгинском профиле начали проводить лишь с 1999 г., а голубики — с 2001 г., причем

**Таблица 1.** Характеристика постоянных пробных площадей (ППл.) Кыгинского профиля

| № ППл.   | Местоположение ППл.                                   | Сообщество   | Состав древостоя, сомкнутость | Виды ягодников, произрастающие на ППл.   |
|--|---|--|-------------------------------|--|
| 1  | 2   | 3  | 4                             | 5  |
| <b>Нижняя часть горно-таежного пояса 434—1000 м над ур. м.</b>   |   |  |                               |  |
| 1  | Первая надпойменная терраса р. Кыга, 446 м над ур. м. | Смешанный разнотравно-осочковый лес                            | 6Б3С1Л+П,К;<br>0,5            | Земляника, смородина черная, смородина темнопурпуровая, рябина, малина обыкновенная, костяника, черемуха |
| 2  | Вторая надпойменная терраса р. Кыга, 510 м над ур. м. | Пихтово-кедровый кустарниковый крупнотравно-папоротниковый лес | 8К2П;<br>0,5                  | Смородина темнопурпуровая, рябина, жимолость, малина обыкновенная, черемуха                              |
| 4  | Западный склон < 10°, 560 м над ур. м.                | Пихтовый кустарниковый крупнотравно-папоротниковый лес         | 8П2К;<br>0,8                  | Смородина темнопурпуровая, рябина, жимолость, малина обыкновенная, черемуха                              |
| 5  | Западный склон < 50°, 760 м над ур. м.                | Пихтовый спирейный крупнотравно-коротконожковый лес            | 7П1К1Ос1Б;<br>0,5—0,7         | Смородина темнопурпуровая, рябина, малина обыкновенная, смородина черная, черемуха                       |
| 6  | Южный склон < 30°, 860 м над ур. м.                   | Сосново-пихтово-осиновый спирейный осочковый лес               | 8Ос2С+К, Б;<br>0,8—1,0        | Смородина темнопурпуровая, земляника, рябина, малина обыкновенная, черемуха                              |
| 7  | Южный склон < 40°, 925 м над ур. м.                   | Смешанный кустарниковый разнотравно-осочковый лес              | 4П3К3Ос;<br>0,5               | Земляника, смородина темнопурпуровая, рябина, черемуха   |
| <b>Верхняя часть горно-таежного пояса 1000—1550 м над ур. м.</b> |   |  |                               |  |
| 8  | Западный склон < 35°, 1210 м над ур. м.               | Пихтово-кедровый чернично-вейниково-зеленомошный лес           | 10К;<br>0,8—0,9               | Смородина темнопурпуровая, рябина, жимолость, черника  |
| 8-а  | Северный склон < 35—40°, 1270 м над ур. м.            | Пихтово-кедровый кустарниковый папоротниково-вейниковый лес    | 10К;<br>0,7—0,8               | Смородина темнопурпуровая, рябина, малина сахалинская, жимолость, черника                                |
| 9  | Северо-восточный склон < 10°, 1500 м над ур. м.       | Кедровый крупнотравно-зеленомошно-вейниковый лес               | 10К;<br>0,6—0,7               | Смородина темнопурпуровая, смородина черная, рябина, малина сахалинская, жимолость, черника              |

Окончание табл. 1

| 1  | 2   | 3   | 4               | 5  |
|--|---|---|-----------------|--|
| 10   | Северный склон < 8°, 1540 м над ур. м         | Кедрово-ольховниковый баданово-зеленомошный лес                           | 10К;<br>0,5     | Рябина, малина сахалинская, жимолость, черника, брусника                                       |
| <b>Субальпийский пояс 1550—2000 м над ур. м.</b>   |   |   |                 |  |
| 10-а   | Северо-западный склон < 25°, 1760 м над ур. м | Березово-пихтово-кедровый кустарниковый чернично-моховой лес (район гари) | 5К3П2Б;<br>0,2  | Малина, сахалинская, жимолость, черника, брусника  |
| 11   | Северный склон < 10°, 1790 м над ур. м        | Кедрово-пихтово-чернично-ерниковое редколесье (район гари)                | 7К3П+Б;<br>0,1  | Жимолость, черника, брусника   |
| 12   | Северо-западный склон < 5°, 1900 м над ур. м  | Кедрово-пихтово-ерниково-чернично-моховое редколесье                      | 10К+П;<br>0,2   | Жимолость, черника, брусника   |
| 13   | Юго-западный склон < 5°, 1890 м над ур. м     | Кедровый крупнотравный лес  | 10К+П;<br>0,5   | Смородина темнопурпуровая, жимолость, черника, брусника  |
| 13-а   | Южный склон < 15°, 1920 м над ур. м           | Кедровое чернично-вейниково-бадановое редколесье                          | 10К+Л;<br>0,3   | Смородина темнопурпуровая, рябина, малина сахалинская, жимолость, кизильник, черника, брусника |
| 14   | Южный склон < 20°, 1935 м над ур. м           | Кедровое левзеево-гераниево-злаковое редколесье                           | 10К+Л,П;<br>0,4 | Смородина темнопурпуровая, жимолость, кизильник, черника, брусника                             |
| 15   | Южный склон < 20°, 2000 м над ур. м           | Лиственнично-кедровое чернично-крупнотравное редколесье                   | 10К+Л;<br>0,4   | Жимолость, смородина черная, кизильник, черника, брусника                                      |
| <b>Горно-тундровый пояс 2000—2267 м над ур. м.</b> |   |   |                 |  |
| 16   | Западный склон < 10°, 2060 м над ур. м        | Кедрово-ерниковое мохово-лишайниковое редколесье                          | 10К+Л;<br>0,3   | Голубика, жимолость, черника, брусника, шикша  |
| 17   | Юго-западный склон < 5°, 2150 м над ур. м     | Ерниковая дриадово-лишайниковая тундра                                    |                 | Жимолость, кизильник, брусника, шикша  |
| 18   | Западный склон < 30°, 2220 м над ур. м        | Ерниковая дриадово-лишайниковая тундра                                    |                 | Жимолость, брусника, шикша   |
| 19   | Вершина г. Малая Колюшта, 2267 м над ур. м    | Ерниковая дриадово-овсяницево-лишайниковая тундра                         |                 | Брусника, шикша  |

последняя произрастает только на одной пробной площади № 16, где впервые была отмечена небольшая куртина. Поэтому в дальнейшем рассматриваются только наиболее характерные виды ягодных растений, имеющих ресурсную продуктивность.

Урожайность ягодников зависит от места их произрастания. Максимальные урожаи рябины наблюдаются в среднем лесном подпоясе, а в нижнем лесном подпоясе только на одной пробной площади № 2. У смородины темнопурпуровой хорошие урожаи отмечены как в нижнем, так и в среднем подпоясе лесов, и стабильно низкие — в верхнем. Жимолость хорошо плодоносит в верхнем лесном подпоясе в субальпийских кедровниках и кедровых редколесьях, а в нижнем и среднем подпоясах лесов наблюдаются достаточно низкие урожаи. Хорошие урожаи черники бывают как в нижнем, так и в верхнем лесных подпоясах, но максимальные урожаи приходится, как и у жимолости — на верхний лесной подпояс (район гари, в субальпийских кедровниках и кедровых редколесьях). Средне-многолетняя динамика плодоношения наиболее характерных видов ягодников показана в табл. 2. Представлены данные

лишь для тех площадей, где наблюдались стабильно хорошие урожаи (высокие показатели средней статистической ошибки объясняются большим разбросом данных в урожае растений на отдельной площади. Так, например, у черники урожаи колеблются в отдельные годы от 0 до 736 кг/га).

Многолетняя динамика урожайности ягодников показана на рис. 1 и 2. Диаграммы построены по средним показателям урожая ягод за период наблюдений. Результаты анализа графиков урожайности показывают наличие цикличности у некоторых ягодников. Так, например, у смородины темнопурпуровой, жимолости, черники и брусники вырисовывается двухлетний период изменения урожайности. Циклы урожайности у смородины, жимолости и брусники в значительной мере совпадают. У смородины пики и спады урожайности чередуются с 1985 по 1991 г., а в дальнейшие годы картина несколько меняется, и четко выраженной цикличности продуктивности не наблюдается. У жимолости и брусники цикличность урожайности совпадает и прослеживается с 1988 по 1992 и с 1998 по 2002 гг. У рябины ясной картины варьирования плодоношения нет,

**Таблица 2.** Многолетняя динамика плодоношения ягодных растений на пробных площадях (ППл.) Кыгинского профиля с 1982 по 2004 гг.

| Смородина темнопурпурная |                    | Жимолость |                    | Брусника |                    |
|--------------------------|--------------------|-----------|--------------------|----------|--------------------|
| № ППл.                   | Урожайность, кг/га | № ППл.    | Урожайность, кг/га | № ППл.   | Урожайность, кг/га |
| 2                        | 4,57 ± 1,45        | 10-а      | 41,31 ± 10,7       | 12       | 1,54 ± 0,8         |
| 4                        | 2,94 ± 1,3         | 11        | 11,38 ± 3,8        | 16       | 4,67 ± 2,3         |
| 8-а                      | 2,75 ± 0,9         | 13-а      | 3,97 ± 0,9         | —        | —                  |
| 9                        | 2,53 ± 0,9         | —         | —                  | —        | —                  |
| Рябина                   |                    | Черника   |                    | Шикша    |                    |
| № ППл.                   | Урожайность, кг/га | № ППл.    | Урожайность, кг/га | № ППл.   | Урожайность, кг/га |
| 2                        | 5,02 ± 2,3         | 10-а      | 191,6 ± 64,5       | 16       | 0,65 ± 0,4         |
| 8                        | 5,02 ± 2,3         | 11        | 51,7 ± 18,1        | —        | —                  |
| 8-а                      | 5,24 ± 2,6         | 12        | 17,52 ± 6,2        | —        | 1                  |
| 9                        | 8,55 ± 4,6         | —         | —                  | —        | —                  |
| 10                       | 7,13 ± 2,7         | —         | —                  | —        | —                  |

хотя в период с 1989 по 1992 г. отмечено чередование минимумов и максимумов урожая. У шикши цикличности в изменении продуктивности не прослеживается, так как из-за отсутствия наблюдений в отдельные годы нет ясной картины варьирования плодоношения.

На графиках очень хорошо видно, что годы пиков и спадов урожайности у данных видов иногда совпадают (пики — 1990, 1992, 1999; спады — 1989, 1991, 2000 г.). У черники картина многолетней динамики урожайности несколько отличается, что указывает на слабое сходство динамики ее урожайности с дру-

гими видами ягод. Так, в годы максимума плодоношения остальных видов (1992, 1999) у черники урожай был ниже среднего, а в годы спада (1989, 1991, 2000) ненамного отличался от среднего многолетнего значения (кроме 1990 г., когда пик урожайности совпал с пиком урожайности других ягод).

По нашим наблюдениям, на формирование урожая влияет сложный комплекс взаимодействующих между собой факторов: увлажненность и богатство почв, метеофакторы (климат и погода), высота произрастания над уровнем моря и др. Так, для нижнего лесного подпооя черневой тайги свойственна защи-

**Рис. 1.** Динамика плодоношения рябины, смородины темно-пурпуровой, жимолости

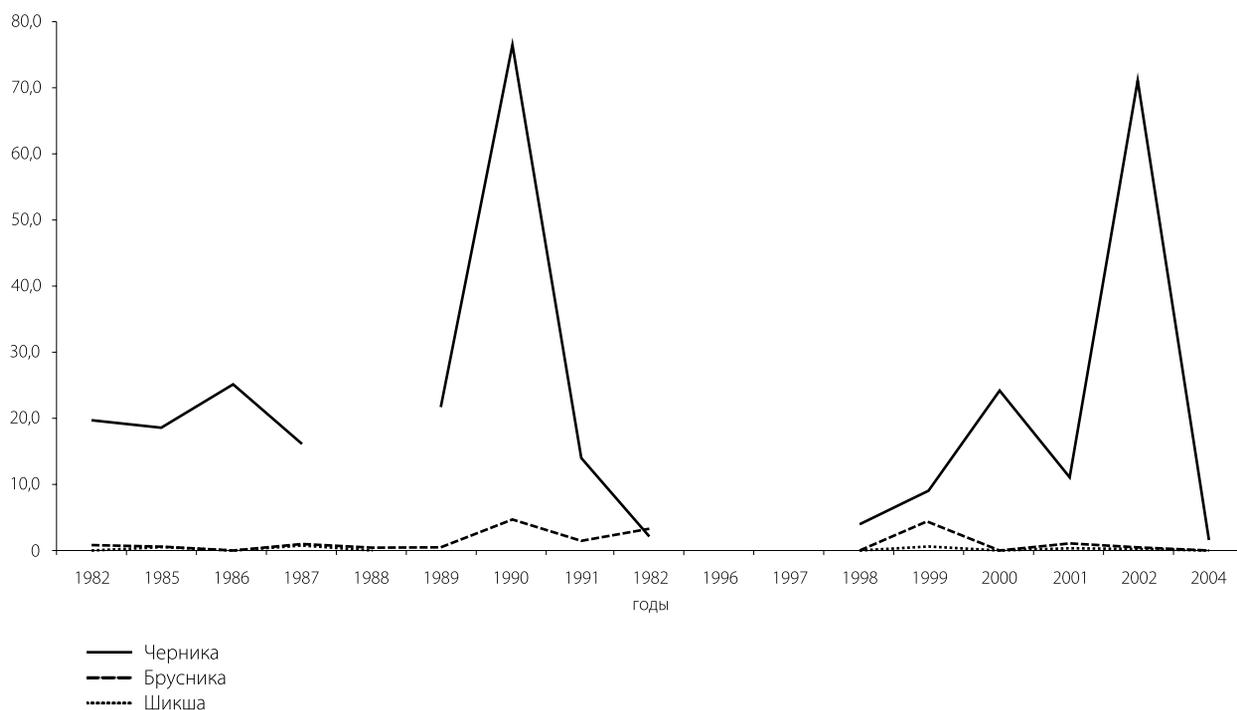


Рис. 2. Динамика плодоношения черники, брусники, шикши

ценность горами от холодных северо-западных ветров и близость водной поверхности Телецкого пояса. Это обуславливает специфику микроклиматических условий: сравнительно высокотемпературный и довольно устойчивый на протяжении всего вегетационного периода тепловой режим и достаточное увлажнение (Земляной, 1977). Благоприятные климатические условия в сочетании с плодородными тяжелосуглинистыми почвами (Брысова, 1977) способствуют формированию неплохих урожаев смородины темнопурпуровой, рябины и черники. В среднем (горно-таежном) подпоясе более высокое количество выпадающих в летние месяцы осадков, довольно плодородные бурые слабооподзоленные почвы способствуют хорошим урожаям рябины и смородины темнопурпуровой. В верхнем лесном подпоясе (субальпийском) в связи с возрастанием сухости и континентальности климата отмечается ухудшение экологических условий, однако здесь наблюдаются максимальные урожаи черники и жимолости.

## Выводы

Смородина темнопурпуровая, жимолость, черника, брусника и рябина имеют ресурсную продуктивность на Кыгинском высотном профиле Алтайского заповедника. Продуктивность остальных видов ягодных растений на протяжении всего периода наблюдений оставалась достаточно низкой.

Ландшафтное распределение видового состава ягодников по профилю неравномерно. С увеличе-

нием высоты над уровнем моря количество видов ягодных растений уменьшается.

Урожайность ягодников зависит от их местопрорастания. Максимальные урожаи рябины наблюдаются в среднем лесном подпоясе. У смородины темнопурпуровой хорошие урожаи отмечены в нижнем и среднем подпоясе. Жимолость хорошо плодоносит в верхнем лесном подпоясе в субальпийских кедровниках и кедровых редколесьях. Высокие урожаи черники бывают как в нижнем, так и в верхнем лесных подпоясах, но максимальные урожаи приходятся на лесной верхний подпояс.

Результаты графического анализа показывают наличие цикличности урожая у некоторых ягодников. Циклы урожайности у смородины, жимолости и брусники в значительной мере совпадают (пики — 1990, 1992, 1999; спады — 1989, 1991, 2000 г.).

На формирование урожая ягодных растений влияет сложный комплекс взаимодействующих между собой факторов (увлажненность и богатство почв, метеофакторы, высота над уровнем моря).

## Библиографический список

Брысова Л. П. К характеристике горно-таежных почв Прителецкой части Северо-Восточного Алтая // Явления в природных комплексах Алтая, обусловленные вертикальной зональностью: Тр. Алт. гос. заповедника. Вып. 4. Барнаул, 1977. С. 26—52.

Земляной И. А. Особенности семеношения кедров сибирского в связи с высотной поясностью // Явления в природных комплексах Алтая, обусловленные

вертикальной зональностью: Тр. Алт. гос. заповедника. Вып. 4. Барнаул, 1977. С. 64—76.

Золотовский М. В. Очерк растительности Алтайского Государственного Заповедника: Тр. Алт. гос. заповедника. М., 1938. Вып. 2. С. 5—93.

Мониторинг природных комплексов Северо-Восточного Прибайкалья // Тр. гос. природного биосферного заповедника «Баргузинский». Улан-Удэ, 2002. Вып. 8. С. 70—93.

## Summary

In the Altay state natural national park the task of revealing of laws in dynamics of natural complexes is decided by organization of system of long-term observation on constant structures, routes and platforms. The long-term annual monitoring fruiting of berry species of plants is spent on the Kyginsky high-altitude structure

since 1982. On 21 trial areas the productivity 14 kinds of berry plants is taken into account: *Padus avium* Mill., *Sorbus sibirica* Hedl., *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Fragaria vesca* L., *Rubus saxatilis* L., *Rubus idaeus* L., *Rubus sachalinensis* Levl., *Lonicera altaica* Pall. ex DC., *Ribes atropurpureum* C.A.Mey., *Ribes nigrum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium uliginosum* L. and *Empetrum nigrum* L.

A red currant, honeysuckle, bilberry, cowberry and mountain-ash have shown resource efficiency. The productivity of berry plants depends on their place of growing in various belts(zones) and subbelts. The results of the graphic analysis show presence of cycles of a crop at some species. The cycles of productivity at a currant, honeysuckle and cowberry appreciably coincide. The formation of a crop of berry plants is influenced by a complex of the observable factors.

УДК 582.711:595.7:57.017.55:581.145.1

В. Н. Годин\*, Т. П. Рябикова\*\*  
V. N. Godin, T. P. Rabikova

\*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: godin@ngs.ru

\*\*Новосибирский государственный педагогический университет,  
630126, Новосибирск,  
ул. Виллюйская, 28  
E-mail: goman@nspsu.ru

статья поступила 25.04.2007

## Видовой состав опылителей и посетителей *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (*Rosaceae*) в условиях интродукционного эксперимента

### Species composition of pollinators and visitors of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (*Rosaceae*) in the experimental conditions of introduction

**Аннотация.** Изучен видовой состав и характер деятельности насекомых, встречающихся на пестичных, тычиночных и обоеполых цветках *Pentaphylloides fruticosa* в условиях интродукции (Новосибирск). Насекомые, посещающие цветки *P. fruticosa*, относятся к 52 видам из отрядов перепончатокрылых, двукрылых, жесткокрылых, сетчатокрылых и полужесткокрылых. Из насекомых, встречающихся на цветках данного растения, 39 видов отнесены к опылителям, 13 видов — к насекомым-посетителям. Среди опылителей выделено 10 видов главных и 29 видов второстепенных опылителей. Качественных различий в видовом составе насекомых, посещающих цветки разных половых типов, не обнаружено. Высокая активность опылителей обеспечивает надежное энтомофильное опыление *P. fruticosa*.

**Ключевые слова:** *Pentaphylloides fruticosa*, насекомые, половые типы цветка.

**Key words:** *Pentaphylloides fruticosa*, insect, sexual types of flower.

**Номенклатура:** Определитель..., 1948; Виолович, 1983.

## Введение

Непосредственная зависимость семенной продуктивности энтомофильных растений от посещения насекомых-опылителей не вызывает сомнения. Особую важность такая взаимосвязь имеет у растений, для которых автофилия невозможна из-за четко выраженной диогогамии, геркогамии, самонесовместимости или наличия разных половых типов цветков в пределах одного вида. В литературе уделяется мало внимания взаимосвязям опылителей и разных половых форм цветковых растений, количественной оценке приспособлений разных типов цветков и их частей к переносу пыльцы насекомыми. Между тем, такие сведения крайне необходимы для исследования различий в стратегии и тактике цветения разных половых форм и познания биологии и экологии вида в целом (Knuth, 1898; Дарвин, 1948; 1950; Тахтаджян, 1954; Пономарев, 1960; Гринфельд, 1978; Первухина, 1979; Фегри, Пэйл, 1982; Демьянова, 1990; Меликян, 1991; Orellana et al., 2005; и др.).

*Pentaphylloides fruticosa* — энтомофильный кустарник из семейства *Rosaceae*, образующий пестич-

ные, тычиночные и обоеполые цветки (Годин, 2002). Все типы цветков актиноморфные, пентамерного строения. Околоцветник двойной: дифференцирован на чашечку и венчик. Нектарники дисковидной формы, расположены между лепестками и андроцеом. Андроцей свободный, полимерный. Гинецей апокарпный, многопестиковый. Пестичным цветкам *P. fruticosa* свойственны значительно редуцированные, функционально стерильные тычинки (стаминодии). В тычиночных цветках гинецей полностью редуцирован. Автогамия у пестичных и тычиночных цветков невозможна, в то время как обоеполые цветки могут сочетать автогамию и ксеногамию. *P. fruticosa* отличается длительным цветением, которое в условиях интродукционного участка начинается в конце мая и продолжается до сентября (Годин, 2003, 2004).

Видовой состав насекомых, встречающихся на цветках *P. fruticosa* в условиях Западной Европы, приведен в нескольких работах (Knuth, 1898; Tornblom, 1911; Elkington, 1963). Насекомые-опылители и посетители, встретившиеся на цветках этого вида, относятся к представителям трех отрядов: *Coleop-*

*tera*, *Diptera* и *Hymenoptera*. Однако на территории России данных по экологии опыления *P. fruticosa* и видовому составу насекомых, посещающих цветки разных половых типов, отсутствуют. В связи с этим цель данной работы — выявление видового состава и изучение деятельности насекомых, встречающихся на цветках *P. fruticosa* разных половых типов.

## Материал и методы

В основу данной работы положены материалы, собранные автором, и наблюдения, проведенные в течение четырех вегетационных сезонов (1998—2001 гг.). Исследования проводили на экспериментальном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск). Методологической основой исследования послужили классические работы по экологии цветения и опыления растений (Попов, 1950; Пономарев, 1960).

Наблюдения и сбор насекомых производили по методу В. В. Попова (1950) три раза в неделю. Фаунистические сборы проводили путем индивидуального отлова насекомых энтомологическим сачком на особях *P. fruticosa* с пестичными, тычиночными и обоеполыми цветками. Для каждой половой формы отлов насекомых осуществляли раздельно — с 8:00 до 19:00 ч при благоприятных погодных условиях. Параллельно фиксировали характер деятельности насекомых. При определении видового состава собранного материала использовали «Определитель насекомых Европейской части СССР» (1948) и работу М. А. Виоловича (1983).

## Результаты и обсуждение

Во время нашей работы зарегистрировано 52 вида насекомых на цветках *P. fruticosa* (табл. 1). Общепринятого определения насекомых-опылителей и посетителей в литературе не существует. Так, К. Фегри и Л. Пэйл (1982) опылителями называют тех насекомых, которые постоянно посещают цветки растений и данные посещения составляют обязательную часть жизнедеятельности насекомого. Э. К. Гринфельд (1978), кроме этого, обязательным признаком опылителя считает также антофильность насекомого, т.е. питание пыльцой и/или нектаром без повреждения при этом других частей растения. Н. G. Вагер и др. (цит. по: Фегри, Пэйл, 1982) ввели понятие о главных и второстепенных опылителях. Отличие выделенных двух групп заключается в том, что адаптация к опылению развивается у главного опылителя, а второстепенные опылители используют существующие возможности, которые, однако, могут быть рассмотрены как преадаптация. Фегри и Пэйл (1982) под посещением понимают не простое присутствие насекомого в цветке, а выполнение или попытка выполнения определен-

ных действий в соответствии со структурой и функцией цветка (высасывание нектара, сбор пыльцы и т.д.). Однако, насекомые-посетители характеризуются непостоянством посещения цветков одного вида. В соответствии со взглядами перечисленных авторов насекомые, встретившиеся на цветках *P. fruticosa*, разделены на две группы (опылители и посетители), причем среди группы насекомых-опылителей выделены главные и второстепенные опылители. Среди зарегистрированных опылителей нами не отмечено специализированных опылителей для этого растения, а, следовательно, все опылители относятся к полилектичным видам. По материалам 1998—2001 гг. группу опылителей составляют 39 видов насекомых отрядов перепончатокрылых, двукрылых и жесткокрылых. Среди них 10 видов относятся к главным опылителям и 29 видов к второстепенным. Остальные 13 видов принадлежат к насекомым-посетителям.

Насекомые-опылители и посетители *P. fruticosa* из отряда перепончатокрылые (*Hymenoptera*) представлены 15 видами из 7 семейств. Первое место, на основе литературных данных и наших наблюдений, среди опылителей занимает медоносная пчела (*Apis mellifera* L.). Насекомые этого вида являются полилектами. *P. fruticosa* обладает зрительным аттрактантом для медоносной пчелы, так как лепестки цветков этого растения имеют желтый цвет и по литературным данным (Мазохин-Поршняков, 1965) имеют «скрытые» ультрафиолетовые рисунки — указатели нектара. Этим можно объяснить массовое посещение цветков *P. fruticosa* этими насекомыми. Шмели (*Bombus*) также относятся к полилектам и привлекаются желтым цветом лепестков *P. fruticosa*. Кроме того, в литературе отмечается связь шмелей в результате сопряженной эволюции с семейством *Rosaceae*, к которому относится *P. fruticosa* (Ефремова, 1987). Шмели регулярно посещают цветки растений этого семейства (хотя оно не относится к истинной «шмелиной» флоре) из-за большого количества пыльцы и нектара. В результате сформировались устойчивые облигатные трофические связи, а на их основе высокая опылительная эффективность шмелей для семейства *Rosaceae* и для *P. fruticosa* в частности. Более узкая полилектия характерна для видов *Andrena* и *Halictus*. Для них характерно посещение определенных семейств, в том числе и *Rosaceae*, вследствие устойчивых связей, возникших при сопряженной эволюции (Песенко, 1972). В результате большого числа насекомых этих семейств, они составляют значительную часть «пчелиной» флоры и являются хорошими опылителями *P. fruticosa*. Следовательно, основными опылителями *P. fruticosa* являются представители надсемейства *Apoidea*, включающего пчел и шмелей. В отличие от всех других насекомых нашей фауны (кроме ос семейства *Masariidae*) представители надсемейства *Apoidea* посещают цветки не только для собственного питания нектаром (как,

Таблица 1. Видовой состав и деятельность насекомых, встречающихся на цветках *Pentaphylloides fruticosa*

| №  | Вид  | Роль              |                          |            | Цель посещения*       |                  |                 |
|----|--|-------------------|--------------------------|------------|-----------------------|------------------|-----------------|
|    |  | главный опылитель | второстепенный опылитель | посетитель | сбор пыльцы и нектара | питание нектаром | питание пыльцой |
| 1  | 2  | 3                 | 4                        | 5          | 6                     | 7                | 8               |
|    | <b>Hymenoptera</b>                         |                   |                          |            |                       |                  |                 |
|    | <i>Andrenidae</i>                          |                   |                          |            |                       |                  |                 |
| 1  | <i>Andrena albicans</i> Mull.              | +                 |                          |            | +                     | +                | +               |
| 2  | <i>Andrena thoracica</i> F.                | +                 |                          |            | +                     | +                | +               |
|    | <i>Anthophoridae</i>                       |                   |                          |            |                       |                  |                 |
| 3  | <i>Anthophora borealis</i> F. Mor.         | +                 |                          |            | -                     | +                | -               |
|    | <i>Apoidea</i>                             |                   |                          |            |                       |                  |                 |
| 4  | <i>Apis mellifera</i> L.                   | +                 |                          |            | +                     | +                | +               |
| 5  | <i>Bombus agrorum</i> F.                   | +                 |                          |            | +                     | +                | +               |
| 6  | <i>Bombus helveranus</i> Seid              | +                 |                          |            | +                     | +                | +               |
| 7  | <i>Bombus hypnorum</i> L.                  | +                 |                          |            | +                     | +                | +               |
| 8  | <i>Bombus serratiscapa</i> F. Mor.         | +                 |                          |            | +                     | +                | +               |
| 9  | <i>Bombus subterraneus latreillei</i> Kby. | +                 |                          |            | +                     | +                | +               |
| 10 | <i>Bombus terrestris</i> L.                | +                 |                          |            | +                     | +                | +               |
|    | <i>Chrysididae</i>                         |                   |                          |            |                       |                  |                 |
| 11 | <i>Hedychridium rossicum</i> Sem.          |                   |                          | +          | -                     | +                | -               |
|    | <i>Ichneumonidae</i>                       |                   |                          |            |                       |                  |                 |
| 12 | <i>Ophion luteus</i> L.                    |                   |                          | +          | -                     | +                | -               |
|    | <i>Halictidae</i>                          |                   |                          |            |                       |                  |                 |
| 13 | <i>Halictus rubicundus</i> Christ.         |                   |                          | +          | -                     | +                | -               |
| 14 | <i>Halictus</i> sp.                        |                   |                          | +          | -                     | +                | -               |
|    | <i>Formicidae</i>                          |                   |                          |            |                       |                  |                 |
| 15 | <i>Lasius niger</i> L.                     |                   |                          | +          | -                     | +                | -               |
|    | <b>Diptera</b>                             |                   |                          |            |                       |                  |                 |
|    | <i>Syrphidae</i>                           |                   |                          |            |                       |                  |                 |
| 16 | <i>Chrysotoxum festivum</i> L.             |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 17 | <i>Chrysotoxum sibiricum</i> Loew.         |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 18 | <i>Eristalis arbustorum</i> L.             |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 19 | <i>Eristalis tenax</i> L.                  |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 20 | <i>Helophilus affinis</i> Waldt.           |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 21 | <i>Myiatropa florea</i> L.                 |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 22 | <i>Scaeva pirastris</i> L.                 |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 23 | <i>Spherophoria cripta</i> L.              |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 24 | <i>Syritta pipiens</i> L.                  |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 25 | <i>Syrphus grossularia</i> Mg.             |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 26 | <i>Syrphus lunulatus</i> Mg.               |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 27 | <i>Syrphus nitens</i> Ztt.                 |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 28 | <i>Syrphus nitidicollis</i> Mg.            |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 29 | <i>Syrphus ribesii</i> L.                  |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 30 | <i>Syrphus torvus</i> O.-S.                |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 31 | <i>Syrphus vetripennis</i> Mg.             |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
| 32 | <i>Tubifera pendula</i> L.                 |                   | +                        |            | -                     | +                | +               |
|    | <i>Tachinidae</i>                          |                   |                          |            |                       |                  |                 |
| 33 | <i>Lucilia caesar</i> L.                   |                   | +                        |            | -                     | +                | -               |
| 34 | <i>Lucilia sericata</i> Mg.                |                   | +                        |            | -                     | +                | -               |
| 35 | <i>Mycocera carinifrons</i> Flln           |                   | +                        |            | -                     | +                | -               |
| 36 | <i>Peletilria nigricornis</i> Mg.          |                   | +                        |            | -                     | +                | -               |
| 37 | <i>Protophormia terrae-novae</i> R.-D.     |                   | +                        |            | -                     | +                | -               |
| 38 | <i>Ravinia striata</i> F.                  |                   | +                        |            | -                     | +                | -               |
| 39 | <i>Sarcophaga carnaria</i> L.              |                   | +                        |            | -                     | +                | -               |
| 40 | <i>Tachina fera</i> L.                     |                   | +                        |            | -                     | +                | -               |
|    | <i>Tachinidae</i>                          |                   |                          |            |                       |                  |                 |
| 41 | <i>Xylota ignava</i> Pz.                   |                   | +                        |            | -                     | +                | -               |

| 1  | 2  | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|----|--|---|---|---|---|---|---|
| 42 | <i>Zenillia libathrix</i> Panz.          |   | + |   | - | + | - |
|    | <b>Heteroptera</b>                       |   |   |   |   |   |   |
|    | <i>Miridae</i>                           |   |   |   |   |   |   |
| 43 | <i>Lygus pratensis</i> L.                |   |   | + | - | + | - |
|    | <i>Pentatomidae</i>                      |   |   |   |   |   |   |
| 44 | <i>Dolycoris baecarum</i> L.             |   |   | + | - | + | - |
|    | <b>Coleoptera</b>                        |   |   |   |   |   |   |
|    | <i>Coccinellidae</i>                     |   |   |   |   |   |   |
| 45 | <i>Adelia bipunctata</i> L.              |   |   | + | - | + | - |
| 46 | <i>Coccinella septempunctata</i> L.      |   |   | + | - | + | - |
| 47 | <i>Hippodamia tredecimpunctata</i> L.    |   |   | + | - | + | - |
| 48 | <i>Propylaea quatuordecimpunctata</i> L. |   |   | + | - | + | - |
|    | <i>Scarabidae</i>                        |   |   |   |   |   |   |
| 49 | <i>Cetonia aurata</i> L.                 |   |   | + | - | + | + |
| 50 | <i>Phyllopertha horticola</i> L.         |   |   | + | - | + | - |
|    | <b>Neuroptera</b>                        |   |   |   |   |   |   |
|    | <i>Chrysopidae</i>                       |   |   |   |   |   |   |
| 51 | <i>Chrysopa perla</i> L.                 |   |   | + | - | + | + |
| 52 | <i>Chrysopa vulgaris</i> Schm.           |   |   | + | - | + | - |

**Примечание.** \* — посещение разных типов цветков насекомыми всего семейства в целом, а не отдельных его представителей.

например, двукрылые), но и для сбора пыльцы для потомства. Поэтому только эти виды имеют специальный аппарат для сбора и переноса пыльцы, и только *Apoidea* вынуждены в каждый вылет посещать множество цветков, соответственно производя опыление, чтобы собрать пыльцевые обножки нужной величины и/или полностью наполнить свой «зобик» нектаром.

Особое отношение вызывает вопрос о муравьях как опылителях *P. fruticosa*. Они довольно часто встречаются на цветках растений и способны при этом перемещаться на соседние особи *P. fruticosa* в результате соприкосновения ветвей, осуществляя ксеногамии. Но так как в своем большинстве муравьи практически не несут на своем теле пыльцу или переносят очень малое ее количество, то опыление можно считать случайным, а их роль в опылении *P. fruticosa* незначительной.

Насекомые-опылители и посетители цветков *P. fruticosa* из отряда двукрылые (*Diptera*) представлены 27 видами из 2 семейств. В большом числе на цветках *P. fruticosa* встречаются мухи семейства *Syrphidae*, привлекаемые открытыми цветками *P. fruticosa* с доступным нектаром. Насекомые этого семейства — неспециализированные опылители в связи с особенностями морфологического строения и поведения. В частности, многочисленные мухи на цветках семейства *Syrphidae*, хотя и питаются пыльцой, имеют почти безволосое тело, на котором пыльцевые зерна не могут удержаться.

На цветках *P. fruticosa* отмечается высокое видовое разнообразие мух семейства тахин (*Tachinidae*). Насекомые этого семейства солнцелюбивы

и их часто можно встретить на цветках, где мухи питаются нектаром. На основе наших наблюдений и особенностей морфологического строения (короткий хоботок, небольшой размер тела насекомых) их можно отнести к хорошим опылителям *P. fruticosa*. Однако, у представителей семейства *Tachinidae* наблюдаются другие режимы питания и их связь с *P. fruticosa* нестойкая, а, следовательно, они являются второстепенными опылителями.

Насекомые остальных отрядов (жесткокрылые, сетчатокрылые и полужесткокрылые) встречаются на цветках в единичных случаях, поэтому не могут играть заметную роль в опылении *P. fruticosa*.

Для того чтобы происходило опыление, необходим перенос пыльцы на рыльце пестика при соприкосновении с ним насекомого, покрытого пыльцой. В этом процессе главную роль играют размеры насекомого, а также размеры и форма цветка. Цветки *P. fruticosa* актиноморфные, открытые, т.е. какого-либо механизма, связанного со строением цветка, ограничивающего круг опылителей, не существует. Размеры насекомых, встречающихся на цветках *P. fruticosa*, также не являются существенным препятствием к опылению, так как нами замечено, что практически любое насекомое соприкасается телом с рыльцем пестика.

Эффективность опыления определяется не только размерами насекомых, но и их поведением на цветке. Мелкие и средние по размерам насекомые из отряда двукрылые при питании на цветках *P. fruticosa* нектаром опираются ногами о тычинки (или лепестки), погружают хоботок и основание головы в цветок. Во время питания эти насекомые меняют

положение тела 3—4 раза, все время оставаясь головой к центру цветка. Аналогичным образом ведут себя и крупные по размерам виды двукрылых, но при посадке на цветок они опираются ногами только на лепестки. Насекомые, относящиеся к пчелиным, также при посадке на цветок опираются ногами о лепестки и поочередно обходят все нектарники, оставаясь головой к центру цветка. Таким образом, результаты наших наблюдений за насекомыми показывают, что их поведение не ограничивает переноса пыльцы с цветка на цветок.

Для антофильных насекомых все три половые формы весьма неравнозначны в отношении кормовой базы: обоеполые и тычиночные цветки предлагают насекомым пыльцу и нектар, а у пестичных цветков не только отсутствует пыльца, но иногда понижено и нектаровыделение по сравнению с обоеполыми (Пономарев, Демьянова, 1975). В связи с этим можно предполагать, что количественный и качественный составы насекомых-опылителей у трех половых форм различны. Между тем возможность завязывания семян пестичными цветками целиком зависит от доставки пыльцы, продуцируемой обоеполыми и тычиночными цветками. Следовательно, на семенную продуктивность пестичных цветков непосредственное влияние оказывает только та группа насекомых, которая интенсивно посещает все три половые формы и осуществляет при этом непрерывный перенос пыльцы от обоеполых и тычиночных цветков к пестичным. Наши исследования показали отсутствие качественных различий в видовом составе насекомых обоеполых, тычиночных и пестичных цветков *P. fruticosa* (табл. 1). Как показали специальные наблюдения, наиболее активные насекомые-опылители (шмели и пчелы) не различают половых типов цветков *P. fruticosa*. Они перелетают с обоеполых или тычиночных цветков на пестичные и продолжают собирать нектар. Из выше сказанного следует, что выбор насекомых для посещения определенных половых типов цветков не отражается на перекрестном опылении растений с тремя половыми формами. Таким образом, посещая пестичные цветки после тычиночных и обоеполых, насекомые осуществляют ксеногамия у *P. fruticosa*.

Следует отметить, что в работе Р. Knuth (1898), как и в нашей, встречаются общие виды насекомых: *Apis mellifera* L., *Eristalis arbustorum* L., *Sarcophaga carnaria* L., *Syrphya pipiens* L., *Syrphus pirastris* L. Кроме того, встречаются виды, принадлежащие к одинаковым родам: *Halictus*, *Helophilus*, *Lucilia*. Следовательно, можно предположить, что перечисленные выше виды на протяжении долгого времени связаны с цветками *P. fruticosa* и играют немаловажную роль в опылении данного растения.

## Заключение

В условиях интродукции (Новосибирск) изучен видовой состав и характер деятельности насекомых, встречающихся на пестичных, тычиночных и обоеполых цветках *P. fruticosa*. *P. fruticosa* относится к неспецифическим энтомофилам. Цветки этого вида посещаются 52 видами насекомых, принадлежащих к 5 отрядам — перепончатокрылые (15 видов), двукрылые (27 видов), полужесткокрылые (2 вида), жесткокрылые (6 видов) и сетчатокрылые (2 вида). Из 52 видов насекомых, встречающихся на цветках данного растения, 39 видов относятся к опылителям, 13 видов — к насекомым-посетителям. Среди группы опылителей выделено 10 видов главных опылителей и 29 видов второстепенных. Качественных различий в видовом составе насекомых, посещающих цветки разных половых типов, не обнаружено. Высокая активность опылителей, посещающих с одинаковой вероятностью все типы цветков, обеспечивает надежное энтомофильное опыление *P. fruticosa*.

## Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Т. В. Красновой за помощь в сборе фаунистического материала.

## Библиографический список

- Виолович М. А. Сирфиды Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 241 с.
- Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в естественных условиях Горного Алтая // Ботан. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 92—99.
- Годин В. Н. Антэкологические особенности половых форм *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, выращиваемого в Новосибирске // Раст. ресурсы. 2003. Вып. 4. С. 68—76.
- Годин В. Н. Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией // Ботан. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 123—130.
- Гринфельд Э. К. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 208 с.
- Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире // Сочинения. М.;Л., 1950. Т. 6. С. 3—321.
- Дарвин Ч. Различные формы цветков у растений одного и того же вида // Соч. М.;Л., 1948. Т. 7. С. 7—231.
- Демьянова Е. И. Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1990. 36 с.
- Ефремова З. А. Трофические связи шмелей с покрытосеменными растениями как отражение их со-

пряженной эволюции // Экология опыления цветковых. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1987. С. 122—129.

Мазохин-Поршняков Г. А. Зрение насекомых. М.: Наука, 1965. 263 с.

Меликян А. П. Опыление цветковых растений // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Ботаника. М., 1991. Т. 12. С. 3—50.

Определитель насекомых Европейской части СССР. М.;Л.: ОГИЗ-сельхозиздат, 1948. 849 с.

Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных. Л.: Наука, 1979. 111 с.

Песенко Ю. А. Материалы по фауне и экологии пчелиных (*Apidae*) Нижнего Дона. Сообщение 3. Фенология и трофические связи *Andrenidae* // Зоол. журн. 1972. Т. 51. № 8. С. 1018—1028.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.;Л.: АН СССР, 1960. Т. 2. С. 9—19.

Пономарев А. Н., Демьянова Е. И. Выделение нектара в обоеполюх и женских цветках гинодичных растений // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 9. С. 67—72.

Попов В. В. Сбор и изучение опылителей сельскохозяйственных культур и других растений. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 2. 37 с.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 214 с.

Фегри К., Пэйл Л. ван дер. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 377 с.

Elkington T. T., Woodell S. R. J. Biological flora of the British Isles. *Potentilla fruticosa* L. // J. Ecology. 1963. Vol. 51. № 4. P. 769—781.

Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd. 2. Tl. 1. 696 S.

Orellana M. R., Rovira A. M., Blanche C., Bosch M. Pollination and reproductive success in the gynodioecious endemic *Thymus loscosii* (*Lamiaceae*) // Can. J. Bot. 2005. Vol. 83. № 2. P. 183—193.

Tornblom G. Some notes respecting *Potentilla fruticosa* // Svensk Botanisk Tidskrift. 1911. Vol. 5. P. 91—132.

## Summary

Species composition and character of the activity of insects occurring on *Pentaphylloides fruticosa* pistillate, staminate and hermaphroditic flowers have been studied when introducing this plant in Novosibirsk. Insects occurring on *P. fruticosa* flowers belong to 52 species of the hymenopterous, dipterous, hard-winged, neuropterous and semihard-winged orders. Among them 39 species are pollinators and 13 species are «visitors». Among pollinators 10 species are identified as main and 29 as secondary pollinators. No qualitative differences have been found in the species composition of insects occurring on the flowers of different sexual types. High activity of the pollinators provides save entomophilous pollination of *P. fruticosa*.

УДК [575.22+577.112]:633.3

О. В. Дорогина  
O. V. DoroginaЦентральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотолинская, 101  
E-mail: olga-dorogina@yandex.ru

статья поступила 10.05.2007

## Значение репродуктивных систем в изучении биоразнообразия и адаптации растений

### Significance of reproductive systems in study of biodiversity and adaptation of plants

**Аннотация.** В основе формирования потенциальной продуктивности и экологической устойчивости растений лежат не только особенности генотипа, но и результат его взаимодействия со множеством факторов окружающей среды. А функционирование рекомбинационной системы каждого вида зависит от системы размножения, которая находится в тесной связи с окружающей средой. Поэтому в изучении биоразнообразия и адаптивных особенностей растений большая роль принадлежит репродуктивной биологии.

**Ключевые слова:** биоразнообразие, генотип, фенотип, репродукция, адаптация, продуктивность.

**Key words:** biodiversity, genotype, phenotype, reproduction, adaptation, productivity.

В глобальной стратегии сохранения растений, принятой на шестой встрече Конференции Сторон по Конвенции, проходившей в Гааге в апреле 2002 года, наряду с основным пунктом — сохранение растений — рассматриваются такие аспекты, как рациональное использование природных ресурсов и создание потенциала для сохранения разнообразия растений. Конечная и долгосрочная цель этой стратегии заключается в том, чтобы остановить нынешний процесс непрерывного снижения разнообразия растений. Поэтому одним из пунктов этой программы является оказание содействия проведению научных исследований по вопросам генетического разнообразия, систематики и таксономии, экологии и биологических методов сохранения растений, как в условиях дикой природы, так и в контексте деятельности человека, и использования этих знаний в поддержку мер по сохранению биоразнообразия (Глобальная стратегия..., 2002).

Изучение биоразнообразия, и в частности разнообразия растений, далеко не закончено и лишь в последние годы становится разделом теоретической биологии, имеющим собственные цели и проблемы как теоретического, так и практического характера (Камелин, 1995).

Совершенно очевидно, что роль интродукции растений в деле сохранения биоразнообразия велика, особенно для детального и дифференцированного изучения растений в условиях интродукции, а также для сохранения хотя бы части биоразнообразия, которую мы можем утратить в природе.

Поэтому целью интродукции является максимальное сохранение природного генофонда и сведение к минимуму потерь разнообразия природных биотипов. При этом размноженный материал должен быть генетически гетерогенным – это залог жизнеспособности и длительности существования искусственных популяций.

Наиболее же перспективными методами для сохранения генофонда видов и увеличения биоразнообразия является гибридизация и селекция для закрепления ценных признаков и получения новых форм в условиях интродукции.

Основная проблема в формировании потенциальной продуктивности и экологической устойчивости культивируемых растений заключается в том, что исследователю необходимо учитывать не только особенности генотипа, но и результат его взаимодействия со множеством факторов окружающей среды. Следовательно, свойства особи зависят от двух основных факторов: ее наследственной конституции и среды, в которой находится организм и с которой он взаимодействует. Поэтому необычайная изменчивость, свойственная живым существам, в значительной степени вызвана тем, что разные особи почти всегда находятся в разных условиях. Это необходимо учитывать, так как отбор по внешне различимым признакам, зависящим только от влияния внешней среды (модификациям), не приведет к положительному результату.

Таким образом, необходимо проводить различия между модификациями, возникающими под влия-

нием внешней среды, и наследственной изменчивостью. Теперь ясно, что адаптация, которую мы можем наблюдать, частично обусловлена влиянием среды, но главным образом определяется генотипически. Особенности функционирования рекомбинационной системы каждого вида находятся в тесной связи с системой размножения. Положительные корреляции между низкой частотой хиазм и аутбридингом, а также между большой частотой хиазм и инбридингом обеспечивают сбалансированную реализацию потенциала генотипической изменчивости у перекрестно и самоопыляющихся видов растений. В целом же, генетические системы рекомбинации и полового размножения комплиментарны и одновременно независимы, поскольку процессы мейоза и оплодотворения контролируются различными системами генов, т. е. обе действуют совместно.

Генотипическая адаптация вызывается, прежде всего, взаимодействием между рекомбинацией генов и естественным отбором. Это особенно очевидно, если мы рассмотрим виды, произрастающие в различных условиях. В таких случаях можно установить, что виды разделены на группы или биотипы, генетически приспособленные к определенной среде (экотипы). Исследователями показано, что различия между экотипами носят генетический характер, так как новые поколения, развившиеся из семян, сохраняют основные свойства, характерные для экотипа. Все эти экотипы — результат взаимодействия между процессами генетической рекомбинации и естественного отбора. Выжить и дать потомство могут только те особи, генотип которых имеет какое-то преимущество. Средний генотип в популяции растений, вероятно, отвечает требованиям специфических условий среды. Известно, что приспособленность особей к определенным условиям среды возможна в основном за счет таких признаков, обусловленных полимерными генами, как зимостойкость, раннеспелость, особый тип роста и другие. Полимерные гены дают материал для бесчисленного множества рекомбинаций, и это в свою очередь приводит к возникновению неограниченного числа различных биотипов.

Таким образом, природа, как правило, имеет большой материал, из которого она может отбирать формы, наиболее приспособленные к требованиям определенной среды.

Однако популяции гомозиготных особей самооплодотворяющихся видов также обычно богаты различными биотипами. Это многообразие биотипов обусловлено, по крайней мере, тем, что самооплодотворение редко бывает абсолютным. Время от времени могут происходить скрещивания между различными биотипами. Эти скрещивания приводят к появлению во втором и последующих поколениях массы новых биотипов.

Наследственная адаптация к различным условиям среды представляет собой фундаментальное

биологическое явление, которое имеет значение для внутривидовой дифференциации. В настоящее время существует немало данных, показывающих, что фактор наследственной адаптации к различным условиям среды играет также первостепенную роль в возникновении новых видов и, следовательно, во всех тех изменениях живых существ на нашей планете, которые мы обычно называем эволюцией.

Устойчивость репродуктивных органов культурных растений к неблагоприятным факторам внешней среды (условия температуры, водообеспеченности, освещенности, минерального питания и др.) является одним из важнейших показателей онтогенетической адаптации, поскольку оказывает решающее влияние на величину и качество урожая. Причем, в общей структуре онтогенетической адаптации растений, в том числе в системах потенциальной продуктивности и экологической устойчивости, можно выделить «критические» периоды, степень влияния которых на величину и качество урожая в конкретной экологической ситуации наибольшая (Жученко, 1988). Например, получены многочисленные данные о том, что фертильность пыльцы и урожайность в значительной степени изменяются под влиянием условий среды. Например, недостаточная водообеспеченность растений с начала формирования репродуктивных органов до оплодотворения включительно значительно снижает урожайность у большинства сельскохозяйственных культур. Снижение урожайности как следствие нарушений процессов формирования генеративных органов, происходящих под действием высоких температур, показано в опытах на кукурузе (Проценко и др., 1975).

В фазе колошения растения отличаются высокой чувствительностью к повышенным и пониженным температурам. Температурные условия по-разному влияют на различные компоненты репродуктивной системы растений. У большинства растений рыльце цветка восприимчиво к опылению лишь в течение короткого периода, продолжительность которого у большинства видов растений также зависит от условий внешней среды, особенно от температуры и влажности воздуха.

Разнообразен и характер действия различных факторов внешней среды на разные компоненты репродуктивной системы растений. Так, недостаточная освещенность в «критический» период приводит к уменьшению числа семян или их размера, например, у сорго, а недостаточная влагообеспеченность уменьшает их количество (Мишустина и др., 1976).

Однако зависимость различных этапов репродуктивного процесса от факторов внешней среды оказывается разной. Так, инициация образования цветков гороха находится, по-видимому, под очень строгим генетическим контролем, и факторы внешней среды в формировании этого признака играют

лишь второстепенную роль. Некоторые исследователи считают, что у высших растений различия между адаптивными признаками, обеспечивающими выживание и воспроизводство, находятся на значительно более высоком уровне интеграции органов репродуктивной системы. Подчеркивается, что изменения структуры цветка и механизмов опыления растений представляют единую систему адаптивных реакций (Фегри, 1982; Stebbins, 1974).

Известно, что проявление пола у растений также находится под влиянием факторов внешней среды, таких как температура, продолжительность светового дня, интенсивность освещения и др.

Важная роль репродуктивной системы в формировании величины и качества урожая предопределила особое внимание к эколого-генетическим исследованиям. Установлено, например, что количество цветков у томата и способность сохранять завязи в условиях повышенных или пониженных температур — признаки, наследственно обусловленные и сортоспецифичные. Известно, что завязывание плодов у томата находится под контролем обширной группы генов (Stebbins, 1974; Папонов, 1978). Несмотря на значительную зависимость фертильности пыльцы от условий внешней среды в период микроспорогенеза, сформировавшиеся пыльцевые зерна сравнительно устойчивы к изменению экологических факторов. Это имеет существенное значение в адаптивности репродуктивного процесса, поскольку продолжительность прорастания пыльцы у разных растений может варьировать от двух дней и двух часов до пяти минут.

Считается, что в процессе эволюции у растений происходила смена облигатного перекрестного опыления, основанного на самонесовместимости, на самоопыление, клейстогамию, апомиксис и вегетативное размножение. При этом самонесовместимость явилась результатом спонтанных мутаций генов в локусе несовместимости. У разных сортов *Vicia faba* можно проследить переход от перекрестного опыления к самоопылению. Однако, хотя в результате самоопыления в большинстве случаев завязываются семена, все же наблюдается значительное снижение урожайности растений. Возникновение апомиксиса, по мнению Г. Л. Стебинса, связано со сложными генетическими изменениями, поскольку процессы мейоза и оплодотворения контролируются различными системами генов (Stebbins, 1974; Папонов, 1978). Высказывается предположение о том, что если эволюция в направлении самооплодотворения вызвана условиями, стимулирующими инбридинг, то тенденция к апомиксису обусловлена интенсивным скрещиванием между различными видами. При этом основная ценность апомиксиса заключается в его способности сохранять ценные высокоадаптивные гетерозиготные комбинации генов (Жученко, 1988).

Важнейшим фактором микроэволюции является индуцированная транспозиционная изменчивость, возникающая в ответ на стрессовые воздействия. В стрессовых условиях нередко происходит переход от преимущественно бесполого размножения к половому, а от инбридингового типа скрещивания — к аутбридингу и наоборот, т.е. влияние факторов внешней среды на генотипическую изменчивость может реализовываться через систему полового размножения.

Генетическая адаптация легче всего происходит у видов с перекрестным опылением, так как эти организмы непрерывно образуют большое число новых генетических комбинаций.

У некоторых видов цветковых растений в процессе эволюции половое размножение было заменено на вегетативное. Часто встречаются факультативно клейстогамные виды растений (цветки опыляются, не раскрываясь), у которых степень проявления клейстогамии определяется различными факторами окружающей среды. Экологическая пластичность признака клейстогамии описана для многих видов растений (Верещагина, 1980; Lord, 1981; Фегри, 1982; Елисафенко, 1988). Понимание особенностей зависимости репродуктивных систем культивируемых растений от факторов окружающей среды (как абиотических, так и биотических) имеет важное практическое значение.

Учитывая, что около 70 % культивируемых видов относится к перекрестноопыляемым растениям, особое внимание должно быть уделено созданию сортов (в том числе апомиктических, клейстогамных, партенокарпических форм), способных обеспечить высокую урожайность и в неблагоприятных для репродуктивных систем условиях среды (Жученко, 1988).

Следовательно, «критическим» периодам онтогенетической адаптации принадлежит решающая роль в формировании потенциальной продуктивности и экологической устойчивости культивируемых растений. Поэтому при формировании видового и сортового разнообразия, создании экологически устойчивых агроценозов и агроэкосистем необходимо не только подбирать наиболее эффективные методы, но и учитывать как влияние основных лимитирующих факторов внешней среды, так и особенности проявления «критических» периодов у видов и сортов.

Накопление данных по особенностям антропоэкологии видов (выявление динамики цветения, разнополости цветков, строения соцветий, особенностей опыления, формирования семян и пр.) в дальнейшем позволяет вскрывать закономерности цветения и плодообразования. Кроме того, полученные данные по особенностям семенного и вегетативного размножения представляют значимость для сохранения биоразнообразия не только в ботанических учреждениях, но и расширения зарослей полезных редких и исчезающих видов в природе (с использо-

ванием метода реинтродукции восстановления вида в местах его естественного произрастания) (Николаев, 1995).

Таким образом, изучение особенностей репродуктивной биологии имеет большое значение и с научной, и с практической точки зрения.

## Библиографический список

Верещагина В. А. Эмбриология некоторых клеистогадных фиалок // Ботан. журн. СПб., 1980. Т. 65. № 8. С. 1147—1156.

Глобальная стратегия сохранения растений. Кев, 2002. 36 с.

Елисафенко Т. В. Два типа цветения редких сибирских видов рода *Viola* L. (*Violaceae*) // Ботан. журн. СПб., 1998. Т. 83. № 6. С. 66—73.

Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений, эколого-генетические основы. Штинца, 1988. 767 с.

Камелин Р. В. Биологическое разнообразие и интродукция растений // Материалы науч. конф. СПб., 1995. С. 5—6.

Мишустина П. С., Проценко Д. Ф., Петрова О. В. Устойчивость растений к неблагоприятным температурным условиям среды. Киев, 1976. 146 с.

Николаев Е. А. Биологическое разнообразие и интродукция растений // Материалы науч. конф. СПб., 1995. С. 78—79.

Папонов А. Н. Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. М., 1978. 274 с.

Проценко Д. Ф., Кириенко Н. И., Мусиенко О. В. Засухоустойчивость озимой пшеницы. М.: Наука, 1975. 240 с.

Фегри К. Л. Ван дер Пэйл. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 380 с.

Lord E. M. Cleistogamy a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution // Bot. Rev. 1981. V. 47. № 4. P. 421—449.

Stebbins G. L. Flowering plants: Evolution above the species level. Cambridge, 1974. 115 p.

## Summary

The peculiarities of a genotype and many factors of the environment have influence on forming potential productivity and ecologic stability of plants. And the function of recombination system of every species depends on generative system which is closely associated with the environment. Therefore reproductive biology plays a large role in study of biodiversity and adaptive peculiarities of plants.

УДК 632.4.01/08:582.632.1

М. А. Томошевич  
M. A. TomoshevichЦентральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: tomoshevich@csbg.nsc.ru

статья поступила 13.03.2007

## Паразитная микобиота листьев интродуцентов рода *Betula* L. дендрария ЦСБС СО РАН

### Parasitic mycobiota of leafage of introducents of the genera *Betula* L. in the dendrarium of the Central Siberian Botanic Garden

**Аннотация.** Изучен видовой состав паразитных филофильных грибов растений рода *Betula* L. коллекции арборетума Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Идентифицировано 11 возбудителей заболеваний. Выявлено, что появление заболеваний приурочено ко второй половине вегетации, за исключением деформации листьев. Установлены различия в комплексе патогенных видов в зависимости от географического происхождения, посадочного материала и его фитопатологического состояния.

**Ключевые слова:** интродуценты, род *Betula* L., болезни растений, патогены, морфологические особенности грибов, устойчивые растения.

**Key words:** woody introducents, genus *Betula* L., plant diseases, pathogens, morphological peculiarities of the fungi, plant resistance.

**Номенклатура:** Аксель 1956; Низшие растения..., 1991; Гелюта, 1989.

## Введение

В состав семейства *Betulaceae* S. F. Grey входит 5 родов. В Азиатской части России произрастает 3 рода: *Betula*, *Duschekia*, *Alnus*. Важное место в лесном хозяйстве, фармакологии занимает род *Betula*, который включает около 120 видов. Ареал охватывает обширную территорию северного полушария от субтропиков до зоны арктических тундр. В Азиатской части России произрастает 11 видов (Коропачинский, Встовская, 2002). Большинство видов, имея высокую декоративность, широко используются в зеленом строительстве как парковые деревья.

В настоящее время в насаждениях Новосибирска произрастают береза повислая, береза мелколистная, береза пушистая.

С целью расширения ассортимента видов, используемых в зеленом строительстве, лесном хозяйстве и защитном лесоразведении, в арборетуме ЦСБС СО РАН ведутся исследования по выявлению наиболее перспективных местных и интродуцированных видов рода *Betula*. С этой точки зрения большое значение имеют и микологические наблюдения.

Микобиоте березы в целом по России и по Западной Сибири, в частности, посвящено крайне мало публикаций. В имеющихся сводках основное внимание уделяется базидиальным микромицетам, вызы-

вающим гнили древесины (Болезни и вредители..., 1990; Вредители и болезни, 1985; Русанов, 2005). Достаточно детально изучена консорция микромицетов березы повислой в условиях Северо-Западного региона России (Шабунин, 2004). Тем не менее, в целом, фактический материал о грибах, заселяющих березу, не систематизирован и разбросан; крайне редки работы, касающиеся биологии грибов. Сведения о паразитной микобиоте листьев растений рода *Betula* по Западной Сибири практически отсутствуют.

При отсутствии возможности идентифицировать возбудителя болезни затруднительно разрабатывать меры борьбы с ними, а также давать рекомендации по введению в озеленение устойчивых к болезням и высоко декоративных видов. В связи с этим очевидна необходимость изучения патогенной микобиоты растений березы.

Целью исследований являлось изучение видового состава паразитных филофильных микромицетов, развивающихся на видах рода *Betula* коллекции арборетума ЦСБС СО РАН.

## Материал и методы

Изучение патогенной микобиоты листьев интродуцентов рода *Betula* проводили в 1997—2005 гг. в арборетуме Центрального сибирского ботани-

ческого сада СО РАН (ЦСБС СО РАН). Коллекция берез дендрария включает 11 видов, объединяющих 47 групп растений, различающихся по эколого-географическим признакам.

Исследования включали полевое и лабораторное изучение, в ходе которых регистрировали симптомы, прослеживали динамику болезней, выделяли и идентифицировали патогенные микромицеты.

## Результаты и обсуждение

В результате проведенного микологического анализа пораженных листьев были выявлены следующие типы болезней: налет, пустулы, пятнистости и деформация. По частоте встречаемости доминировали пятнистости, вызываемые несовершенными грибами. Всего идентифицировано 11 патогенных объектов.

Среди возбудителей болезней наибольший вред растениям наносил микромицет *Gloeosporium betulae* Mont., вызывающий бурую пятнистость (антракноз)

листьев (рис. 1). Симптомы заболевания развивались на 5 группах растений видов *B. pendula* Roth., *B. ermanii* Cham. Первые симптомы болезни фиксировали в середине августа.

На верхней стороне листьев развивались округлые, оливковые или темно-коричневые пятна, 1—3 мм в диаметре. С нижней стороны пятна точечные оливковые или красновато-охряные. На желтеющих листьях места поражения окаймляла широкая зеленая полоса. На верхней стороне листовой пластинки закладывались слегка вдавленные ложа черного цвета, преимущественно 108—120 мкм в диаметре. Конидиеносцы короткие, тонкие, бесцветные. Конидии по большей части цилиндрические, 7,2—9,3 × 2 мкм (рис. 2).

*Phyllosticta betulina* Sacc. зарегистрирована на группах растений *B. ermanii*, *B. pendula*. Начало заболевания отмечали в конце августа. Гриб формировал мелкие (0,5 мм в диаметре) пятна с расплывчатым контуром, позже сливающиеся (2—3 мм) и придающие листу грязновато-бурый



Рис. 1. Симптомы поражения антракнозом (*Gloeosporium betulae* Mont.)



Рис. 2. Конидии гриба *Gloeosporium betulae* Mont.



Рис. 3. Спороношение микромицета *Cyindrosporium betulae* Davis.



Рис. 4. Циндроспориоз (*Cyindrosporium betulae* Davis.) на листьях *Betula pendula* Roth.

цвет. Пикниды располагались повсеместно на верхней стороне листа; почти полностью погруженные в ткань и лишь вершиной прорывающие эпидермис; шаровидные или линзовидные, черные, 54—71 мкм в диаметре, с маленьким округлым порусом. Споры цилиндрические, прямые или слегка искривленные, 1,5—1,8 × 3,6—5,4 мкм, бесцветные.

Микомицет *Cylindrosporium betulae* Davis. характеризуется образованием пятен угловатой или почти круглой формы до 3—5 мм в диаметре, неясно ограниченных, снизу буро-коричневых, сверху более темных (рис. 3). В некоторых случаях пятна могут сливаться по краю листовой пластинки. С нижней стороны листа располагаются бурые ложа, которые закладываются в клетках эпидермиса и имеют тонкий базальный слой. Конидии палочковидные, прямые, согнутые, тупые, 43,2—57,6 × 1,8 мкм (рис. 4). Симптомы болезни регистрировали в начале сентября.

Патоген *Marssonina betulae* (Lib.) P. Magn. обнаружен только на одной группе растений *B. micro-*

*phylla* Bunge. Симптомы болезни проявлялись в виде кругловатых бурых пятен, с темным ободком в конце августа — начале сентября. Ложа на верхней стороне листа в виде темных крапинок. Конидиеносцы короткие, к вершине суживающиеся. Конидии продолговато-овальные, прямые, к основанию суживающиеся в притупленный кончик, вначале одноклеточные, зрелые — перешнурованные, 14,4—16,2 × 5,4 мкм, дымчатые (рис. 5). Размеры конидий гриба, паразитирующего на растениях арборетума, отличаются от приводимых в определителе (Васильевский, Каракулин, 1950) — 15—22 × 6,5—10 мкм.

Установлено, что в местных условиях на видах рода *Betula* паразитируют два возбудителя мучнистой росы: *Phyllactinia suffulta* Sacc. f. *betulae* Thuem. и *Microsphaera ornata* V. Braun. В годы исследования преобладало развитие *Phyllactinia suffulta* f. *betulae*. С 1997 по 2000 г. появление данного гриба отмечалось лишь на растениях естественных мест обитания вблизи дендрария. С 2000 г. микромрицет обнару-



Рис. 5. Споры патогена *Marssonina betulae* (Lib.) P. Magn., паразитирующего на *Betula microphylla*



Рис. 6. Симптомы поражения мучнистой росой (*Phyllactinia suffulta* f. *betulae*) *Betula pendula* Roth.

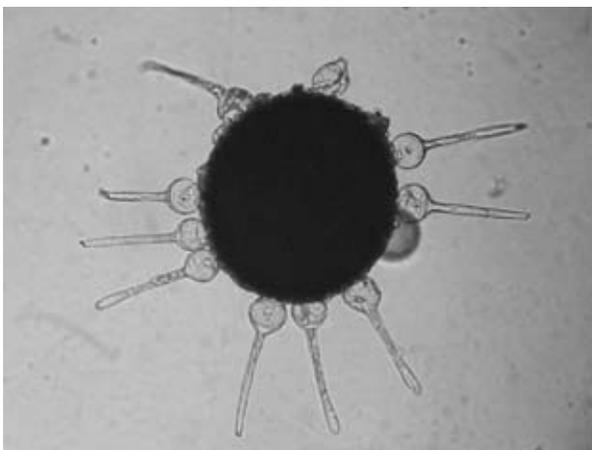


Рис. 7. Клейстотеций гриба *Phyllactinia suffulta* f. *betulae*, развивающегося на листьях *Betula pendula* Roth.

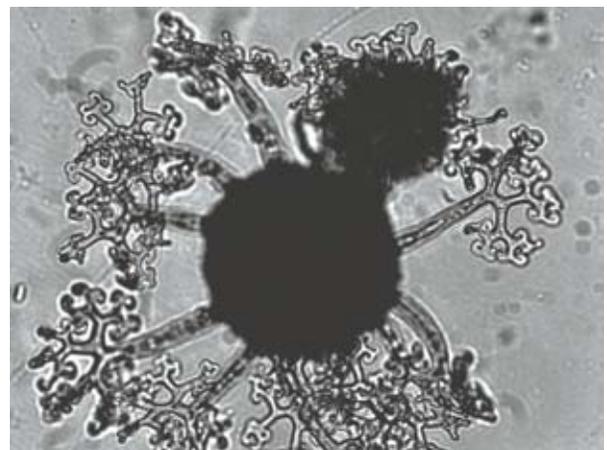


Рис. 8. Плодовое тело микромрицета *Microsphaera ornata* V. Braun

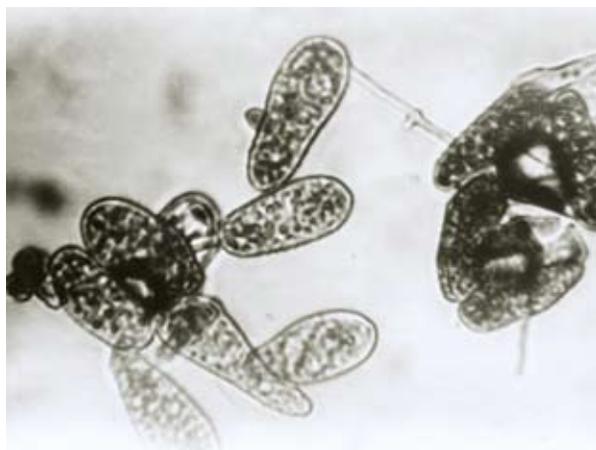


Рис. 9. Урединиоспоры *Melampsorium betulinum* (Pers.) Kleb.

жен на исследуемых группах растений. *Microsphaera ornata* на коллекции берез арборетума не зарегистрирован, однако, гриб встречался на растениях-аборигенах. Возбудитель *Phyllactinia suffulta* f. *betulae* поражает листья, черешки, реже неодревесневшие молодые побеги видов *B. pendula*, *B. pubescens* Ehrh. С нижней стороны листа появляется едва заметный паутинистый налет, впоследствии исчезающий, который располагается очагами, по всей листовой пластинке или вдоль жилок. Плодовые тела многочисленные шарообразные формируются либо группами, либо по всей поверхности налета, реже вдоль жилок (рис. 6). При сильном развитии заболевания гриб распространяется и на верхнюю сторону листа. Клейстотеции шаровидно-приплюснутые, коричневые, 237—270 мкм в диаметре. Придатки числом 8—10, не длиннее диаметра клейстотеция (150—170 мкм), пузыревидно вздутые у основания, к вершине шиловидно суженные (рис. 7). Сумки многочисленные, эллипсоидальные, золотистого цвета, 67—80 × 30 мкм, на хорошо заметных ножках. Споры по 3 в сумке, эллипсоидальные, золотисто-желтые 30—50 × 16—25 мкм.

Мучнисто-росяный гриб *Microsphaera ornata* образует белый или сероватый налет, на верхней стороне листа, часто исчезающий. Клейстотеции закладываются по всей поверхности листа, темно-коричневые, полушаровидные, 75—105 мкм в диаметре (рис. 8). Придатки экваториальные, немногочисленные (8—15), прямые, бесцветные, 67—112 мкм. Апексы 3-5-кратно дихотомически разветвленные, конечные веточки загнутые. Сумки по 4, эллипсоидальные, 35—55 × 30—50 мкм, аскоспоры овальные, 16—26 × 18 мкм.

Ржавчина (*Melampsorium betulinum* (Pers.) Kleb.) березы отмечена на растениях видов *B. microphylla*, *B. pubescens*. В третьей декаде июля с нижней стороны листьев гриб формировал желто-оранжевые порошачие пустулы. С верхней стороны на месте



Рис. 10. Симптомы деформации листьев, вызываемые грибами рода *Taphrina* sp.

пустул появлялись желтые некротические пятна. Урединиоспоры удлиненные, иногда булабовидные, 22—40 × 8—12 мкм; оболочка бесцветная редкошпороватая, у вершины гладкая; содержимое оранжево-желтого цвета (рис. 9). Осенью под эпидермисом листьев формируется телиоспороношение, которое имеет вид мелких выпуклых темно-коричневых подушечек, состоящих из скоплений призматических телиоспор размером 30—50 × 7—15 мкм; оболочка тонкая, у вершины почти не утолщенная, бледно-бурая, почти бесцветная. Промежуточным хозяином патогена является лиственница сибирская.

Деформация листьев, вызываемая грибами рода *Taphrina* sp. появлялась в середине мая. Гриб формировал на молодых листьях *B. microphylla* мелкие (диаметром 1 мм) желто-коричневые пятна, которые впоследствии сливались (3—4 мм) и становились бурыми. В дальнейшем лист деформировался вследствие латерального разрастания листовой пластинки. На нижней стороне листа появлялся восковидный налет желтовато-коричневого цвета, состоящий из сумок патогена. С последней декады июня симптомы болезни на молодом приросте отсутствовали (рис. 10). Многие авторы указывают среди симптомов болезни, вызываемой данными грибами, развитие «ведьминых метел». Однако в местных условиях гриб вызывал только поражение листьев.

Патогены *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link., *Alternaria alternata* (Fr.) Keissler. развивались на различных пятнах, образовывая свое спороношение рядом со спороношениями других грибов, усиливая при этом развитие болезни. «Сажистый» грибок — *Fumago vagans* Pers. развивался на растениях в отдельные годы. По имеющимся сведениям, эти грибы относятся к условным патогенам, 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—20×4—6 мкм, с маленьким рубчиком. У микромицета *Alternaria alternata* конидиеносцы оливковые одиночные, простые, гладкие. Конидии в цепочках, обратнобулавовидные 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, 56,5×18,9 мкм, с бледной шейкой 2—4 мкм толщиной. *Fumago vagans* характеризуется разветвленными конидиеносцами, часто собранными в коремии. Конидии темно-оливковые изменчивы по форме и размерам, вначале одно- и двухклеточные, потом многоклеточные, с разнообразно направленными перегородками, с перетяжками.

Видовой состав патогенов, развивающихся на одном и том же виде растений варьировал в зависимости от географического происхождения образцов, фитосанитарного состояния посадочного материала и места произрастания в дендрарии. Так, например, на образцах березы мелколистной, полученных из Тувы, наблюдалось развитие ржавчины. На экземплярах, привезенных из Бердска, обнаруживали возбудителей пятнистости и деформации листьев.

Некоторые группы растений (*B. davurica* Pall., *B. aurita*, *B. occidentalis* Hook.) имели пятна неясной этиологии.

Выявлено, что большинство симптомов заболеваний появляется в конце августа — начале сентября, в связи с чем растения в течение вегетационного периода не теряют своей декоративности.

В период исследования симптомы заболеваний отсутствовали на *B. fruticosa* Pall., *B. costata* Trautv., *B. divaricata* Ledeb.

## Выводы

В результате исследований установлено, что на растениях рода *Betula* L. развивается 11 микромицетов, относящихся к 3 классам. Наибольшее разнообразие видов паразитных грибов зарегистрировано на березе повислой. Появление заболеваний приурочено ко второй половине вегетации, за исключением деформации листьев. Установлены различия в комплексе патогенных видов в зависимости от географического происхождения, посадочного материала и его фитопатологического состояния.

## Благодарности

Работа выполнена при поддержке молодежного гранта СО РАН № 118 и РФФИ (проект № 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.
- Болезни и вредители растений-интродуцентов. М.: Наука, 1990. С. 61—62.
- 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.
- Вредители и болезни цветочно-декоративных растений. М.: Наука, 1985. С. 300—301.
- Коропачинский И. Ю., Встовская Т. И. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН «Гео», 2002. 707 с.
- Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока // Грибы. Аскомицеты: Эризифальные, клавиципитальные, гелоциальные. Л., 1991. Т. 2. 394 с.
- Пидопличко Н. М. Грибы — паразиты культурных растений // Определитель. Грибы несовершенные. Киев: Наук. думка, 1977. Т. 2. 300 с.
- Русанов В. А. Ржавчинные грибы Ростовской области // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Межд. конф., посвящ. 100-летию начала работы проф. А. С. Бондарцева в Ботан. ин-те им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 24—28 апреля 2005 г.). СПб., 2005. Т. 2. С. 156—159.
- Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы. Киев: Наук. думка, 1989. 256 с.
- Шабунин Д. А. Микромицеты березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях северо-запада Европейской части России // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 22 с.

## Summary

Species composition of follicolous parasitic microfungi of the genus *Betula* L. was studied. Eleven pathogens of diseases were identified. It was determined that diseases appeared during the second half of vegetation, except for leaf deformation. Differences in the complex of pathogenic species depending on geographical origin, planting material and its phytopathologic status were established.



УДК 581.15: 577.13

Г. И. Высочина  
G. I. VysochinaЦентральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск,  
ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: Vysochina@csbg.nsc.ru

статья поступила 29.04.2007

## Проблемы изменчивости в хемотаксономических исследованиях растений

### Problems of variability at chemotaxonomic studies of plants

**Аннотация.** Исследования систематического плана, независимо от характера используемых признаков, связаны с изучением форм изменчивости на различных уровнях. Хемотаксономия имеет дело с химическим проявлением изменчивости. Рассмотрены различные формы изменчивости признаков. Особое внимание обращается на необходимость последовательного изучения этих форм. Игнорирование исследований по изменчивости биохимических признаков может привести к ошибочным выводам в работах по хемотаксономии растений.

**Ключевые слова:** хемотаксономия, изменчивость видов, природные соединения.

**Key words:** chemotaxonomy, species variability, natural compound.

Каждый вид и отдельная популяция, представляющая элементарную генетическую, эволюционную и экологическую структурную единицу, несут определенный потенциал изменчивости. Исследования систематического плана, независимо от характера используемых признаков, связаны с изучением форм изменчивости на различных уровнях. Хемотаксономия имеет дело с химическим проявлением изменчивости (Высочина, 1999а). Можно выделить два основных типа хемотаксономических работ с использованием природных соединений. Это, во-первых, анализ распределения отдельных веществ или их групп по той или иной системе растений, принятой для изучаемой таксономической единицы, и, во-вторых, работы по химической изменчивости, к которым можно отнести и исследования разнообразия гибридных форм.

Под внутривидовой изменчивостью принято понимать проявление разнокачественности однотипных признаков или свойств у различных индивидуумов одного вида, фиксируемое в один и тот же отрезок времени (Мамаев, 1973). Исследование внутривидовой изменчивости имеет как научно-теоретическое, так и практическое значение. Н. И. Вавилов (1965) придавал большое значение изучению внутривидовой изменчивости растений для познания вида как системы. Он отмечал, что изучение вида как системы может приблизить нас к реальному овладению видами и дальнейшему углубленному ботаническому и генетическому изучению их. Исследование полиморфизма важно при разработке внутривидовой систематики важнейших видов

растений естественной флоры (Тахтаджян, 1965). В то же время познание закономерностей внутривидовой изменчивости позволяет рационально использовать генофонд, целенаправленно вести селекционную, семеноведческую и интродукционную работу. Недостаточность работы с одиночными растениями, без знания формового разнообразия и особенностей популяций растений, отмечалась многими авторами (Тахтаджян, 1965; Хржановский, 1965; Правдин, 1967; Ротов, 1974; Гродзинский, 1979). Работая со случайным и одиночным материалом, интродуктор не застрахован от ошибок, так как только сравнительное изучение внутривидового материала дает представление об адаптивных возможностях вида.

Для выявления закономерностей внутривидовой изменчивости проводятся исследования на морфологическом, экологическом и эволюционном уровнях (Мишуров, 1984). В связи с этим и классификация форм изменчивости у растений с течением времени претерпевала изменения: если первые классификации обычно основывались на учете варьирующих признаков растений, то в основу более поздних были положены генетические, эколого-географические и прочие факторы, оказывающие воздействие на изменчивость растений. С. А. Мамаев (1973) разработал классификацию проявлений изменчивости растений, которую можно назвать популяционно-хронографической, выделив семь форм изменчивости: 1) индивидуальную (внутрипопуляционную); 2) половую; 3) хронографическую (временную); 4) экологическую; 5) географическую (межпопуляционную); 6) гибридогенную; 7) эндогенную. Учитывая

разнородность признаков и свойств самих организмов, С. А. Мамаев выделил три основные категории изменчивости: 1) структурных признаков; 2) функциональных признаков и 3) качественных признаков. Эта классификация охватывает, в основном, все проявления внутривидовой изменчивости растений.

С вопросами естественной дифференциации вида связано развитие как традиционной внутривидовой систематики (биосистематики), так и внутривидовой хемосистематики, имеющей дело с категорией функциональных признаков (Мамаев, Семкина, 1981). Намечая перспективы развития дендрохемосистематики, указанные авторы выделили как важную проблему внутривидовой хемосистематики исследование отдельных форм изменчивости, сделав акцент на эндогенную, сезонную, индивидуальную и географическую формы. Именно в указанной последовательности С. А. Мамаев (1975) рекомендует исследовать отдельные формы изменчивости. «Перешагивание через любой этап может повлечь за собой серьезные методические погрешности» (Мамаев, Семкина, 1981). О недооценке различных форм изменчивости и последствиях этого в биосистематических исследованиях пишет R. Gorenflot (1985a) в статье, название которой переводится как «Урок благоразумия».

Любая природная популяция состоит из различающихся между собой форм. М. А. Шемберг (1983) установил, что около половины особей изученных им популяций составляет основную форму, остальные входят в 2—3 сопутствующие формы и множество редких. Полиморфность природных популяций, выявляемая при работе с массовым материалом, является предметом исследования внутривидовой таксономии, для которой «важно изучение популяционной изменчивости основной формы». Л. В. Полякова и Э. А. Ершова (1996а, 1996б) показали, что типичный флавоноидный профиль имеют 70 % особей *Astragalus austrosibiricus* в каждой из двух изученных популяций, 30 % составляет группу фенотипического разнообразия популяции. Такое соотношение может быть связано, по мнению авторов, с экологической устойчивостью популяции в целом.

В исследовании биохимического разнообразия на внутривидовом уровне особую трудность представляют «фенотипически пластичные виды», в генотипе которых заложена большая пластичность, проявляющаяся при колебании условий произрастания и способствующая их выживанию (Высочина, 1999а). В природе фенотипическая пластичность проявляется в разнообразии анатомических, морфологических, физиологических признаков вида, фенологии, интенсивности фотосинтеза, процессов формирования и динамики фитомассы, биохимическом составе (Sultan, 1987). Фенотипическая пластичность является важным способом адаптации к временной и пространственной изменчивости условий

среды (Schlichting, Levin, 1986). Обычно в пределах вида существует ряд переходных типов с различным соотношением компонентов эфирного масла даже в пределах одного местообитания, и «полихимизм» вида является показателем формообразовательных процессов (Tétényi, 1970; Гурвич, 1971). Термин вида «полихимизм», означающий химическую специфичность внутривидовых таксонов, которая реализуется под влиянием внешних условий и наличия возможностей растений к изменчивости, впервые был применен Н. Л. Гурвич.

Различия в составе флавоноидов связаны с высокой внутривидовой морфологической изменчивостью (Picman, Bohm, 1982; Williams et al., 1985; Downie, Denford, 1986; Peterson, 1987; Lauranson et al., 1995). Степень химического варьирования зависит также от типа веществ: если компоненты эфирных масел относятся к чрезвычайно варьирующим веществам, то химически разнообразные флавоноиды проявляют разную степень изменчивости. Так, С-гликозилфлавоны у многих таксонов обнаруживают большую внутривидовую изменчивость, чем 3-0-гликозиды флавонолов, а поэтому последние могут рассматриваться как более стабильные признаки (Valant-Vetschera, 1985). Существует также различие в степени варьирования агликонового и гликозидного состава флавоноидов. Отмечена стабильность агликонового состава и вариабельность гликозидов, находящаяся в зависимости от многих факторов: объема вида, его ареала, внутривидового полиморфизма, экологической дифференциации (Hillis, Isoi, 1965; Weimarck, 1970; Высочина, 1977а, 1977б, 1999а; Высочина, Встовская, 1999). Межвидовое химическое варьирование обычно превосходит внутривидовую вариабельность.

В химически полиморфной популяции имеются индивидуумы, которые существенно различаются признаками обмена веществ. Точно так же химические различия могут проявляться на популяционном уровне, будучи разделенными экологически или географически. В таком случае мы имеем дело с внутривидовыми химическими таксонами: «химическими расами», «биохимическими разновидностями» или «физиологическими формами» (Tétényi, 1970). Это явление часто независимо от морфологической дифференциации и не коррелирует с морфологическими признаками (Tétényi, 1970; Paris, Delaveau, 1965; Hegnauer, 1975). «Химическими расами» называются такие внутривидовые таксоны, между которыми есть существенные химические различия, но нет морфологических различий, или нет связи этих химических различий с внутривидовой и морфологической дифференциацией (Tétényi, 1970). А. И. Хримлян и В. В. Макаров (1971) считают, что нахождение хемотипов у видов рода *Mentha* L. «не связано с определенным видом, а также не связано, по-видимому, с географией и экологией». Различные хемотипы установлены для морфологически

не отличающихся особой одной популяции мяты (Хримлян, Макаров, 1971; Капелов, Акимов, 1980). Однако химические расы могут иметь свой ареал в ареале вида (Doyle, 1983), быть связанными с эколого-географическими факторами (Кузьмина и др., 1975; Gluchoff-Flasson, Jay, 1987; Morgan, 1989) и морфологией (Tétényi, 1970; Nair et al., 1988).

Исследование хронографической (временной) изменчивости является необходимым элементом хемотаксономических исследований. Наиболее существенные ошибки были допущены в связи с факторами сезонного и возрастного варьирования, которые влияют на состав и содержание химических конститuentов (Adams, 1972; Пименов, Борисова, 1987). В течение жизненного цикла индивидуума разворачивается морфологическая и биохимическая программа его роста и развития: у однолетников это происходит в течение одного сезона, у многолетних растений циклично в течение ряда лет (Высочина, 19996).

Изменчивость биологически активных веществ в процессе индивидуального развития растений изучалась многими авторами, однако эти сведения «разнохарактерны, разноречивы, а порой и противоположны, касаются разнообразных объектов и этапов их развития, а поэтому несопоставимы» (Минаева, 1978). На наш взгляд, нет смысла искать однотипности в этом вопросе, поскольку существующее в природе разнообразие растительных форм и метаболических процессов носит закономерный характер. Что касается динамики накопления флавоноидов в течение вегетации у травянистых растений, то в большинстве работ отмечается возрастание их количества с начала вегетации до максимального в фазах бутонизации (Балтабаева, 1970; Ряховская, 1970) или цветения (Сыртанова, 1972; Боброва, 1972). Часто наблюдаемый спад содержания суммы флавоноидов и главных компонентов флавоноидного комплекса связывают с расходом их в процессах опыления и оплодотворения (Алюкина, 1977; Минаева, 1978; Валуцкая, 1984; Храмова, 1997). У древесных растений максимальное количество флавоноидов отмечено весной и осенью (Нестюк, 1958; Сарапуу, 1965). Сезонные изменения содержания и качественного состава флавоноидов у видов рода *Володушка* с учетом их экологической природы подробно изучены В. Г. Минаевой (1978). Отмечены также существенные вариации в течение суток (Киселева, Минаева, 1970; Валуцкая, Минаева, 1973; Храмова, 1997).

Возрастную изменчивость исследовали многие авторы, отмечая высокое содержание веществ в молодых, энергично растущих тканях и органах растений (Нуритдинова, 1970; Paris, Duret, 1972), в растениях, достигших зрелости, с последующим снижением (Чекалинская, Володько, 1965; Минаева и др., 1969). С возрастом меняется качественный состав (Ishikura, 1972; Asker, Frost, 1972), соотношение

флавоноидных соединений (Tronchet, 1970). Изменяется и сезонная динамика накопления веществ (Шалашвили, Джишкарариани, 1970). В. Г. Минаева (1978) отмечает, что возрастные отличия флавонолового состава по-разному проявляются в различных органах растений *Володушки*.

Исключительно важными являются экологический и географический аспекты изучения изменчивости (Тахтаджян, 1970). Сложный процесс образования в растении комплекса химических соединений может идти различными путями, которые определяются как генетическими особенностями, так и условиями произрастания. Через воздействие факторов внешней среды (света, влажности, температуры и др.) происходит процесс адаптации растений и формирования экотипов. Каждый экотип — это собрание локальных популяций, приспособленных к определенным эдафическим и климатическим условиям и выработавших в исторически сложившихся обстоятельствах достаточно широкую амплитуду устойчивости. Адаптации экотипов носят, в основном, физиолого-генетический, а не морфологический характер (Clausen, 1967). Существование видов через системы экотипов связано с их жизнеспособностью и во многом объясняет динамику их возникновения и исчезновения.

Приспособительные изменения обмена веществ в варьирующих условиях произрастания обеспечивают относительную стабильность вида, причем амплитуда такой изменчивости неодинакова для различных видов и во многом зависит от их объема и соответствия условий произрастания их экологической природе. Несомненно участие ферментных систем в процессах химической адаптации растительных организмов к изменяющимся условиям произрастания (Meas, 1980; Волхонская, 1984). Дикорастущие растения проявляют широкий спектр изменчивости под влиянием разнообразных почвенно-климатических факторов, находясь в контакте с другими видами растений, специфичной микрофлорой и пр.

Экологическая изменчивость химического состава изучается многопланово, в соответствии с многообразием факторов внешней среды, обеспечивающих существование вида. Так, отмечена определенная зависимость химического состава от высотного фактора (Валуцкая, 1969; Высочина, 1969; Воробьев и др., 1971; McDougal, Parks, 1980; Al-Wakeel et al., 1987; Лавыгина, 1988), от характера влагообеспеченности и типа сообщества (Кадырова, Савоськин, 1982; Gonnet, 1985; Harborne, Williams, 1986; Юмадилов и др., 1991; Tan Zhong-ming et al., 1994; Полякова, Ершова, 1996а).

Однако самыми обширными являются исследования, раскрывающие закономерности внутривидовой структуры в связи с географической (межпопуляционной) изменчивостью. В географически удаленных частях ареала особи одного вида, как правило, харак-

теризуются неодинаковым соотношением отдельных химических компонентов и формированием специфических соединений, что является отражением генетической разнокачественности популяций (Пименов и др., 1971; Мамаев, Семкина, 1981; Raddi S., Sumer S., 1999). Достаточно часто различия в химическом составе и обнаружение хемотипов связывают с географическим фактором, т. е. всей суммой экологических и фитоценологических факторов, определяющих зональность и поясность растительного покрова (Крылова, 1988). Различия по составу флавоноидов растений родов семейства *Restionaceae* из Австралии и Южной Африки связаны более с их географическим происхождением, чем с систематическим положением (Harborne, 1979). Наличие химической неоднородности в пределах ареала может иметь большое экономическое значение, поскольку содержание и качественный состав биологически активных веществ определяют достоинства сырья (Пименова и др., 1978; Мелибаев и др., 1980; Фурса, 1988; Шохина и др., 1999).

Принцип географических рас широко используется в классической систематике при обосновании внутривидовых таксонов, в частности, подвидов. Химические различия между отдельными популяциями могут послужить одним из критериев при пересмотре систематики вида (Попова и др., 1976). Многочисленные примеры наличия географической изменчивости делают актуальной постановку вопроса о необходимости создания и развития такого нового направления, как химическая география вида. Составление географических химических рядов по ареалу вида могло бы быть классическим выражением популяционного подхода в ботанике. Приведем несколько примеров наличия географического варьирования.

Популяции *Scutellaria galericulata* L. в пределах бывшего Советского Союза были разделены на 7 групп, из которых 5 по химическим признакам имеют более или менее четкую географическую локализацию (Там же).

Образцы гликозидирования варьировали в зависимости от места сбора *Aster bracteolatus* Nutt.: глюконоиды отсутствовали в образцах из северной части ареала, но были найдены в южной, ксилозиды обнаружены в образцах из Вашингтона, северного Орегона и северо-восточной Монтаны. Образцы без флавоноидов встречаются только в западной части ареала (Allen, 1988).

В популяциях *Campanula glomerata* L. из равнинных и горных районов Евразии выявлены количественные и качественные отличия флавоноловых гликозидов, особенно явно отличались особи из Алтайского края, содержащие гликозиды изорамнетина (Теслова, 1995).

Установлено, что растения *Matricaria reculata* L. из различных географических регионов отличаются по компонентному составу флавоноидов, что дало

возможность разделить этот вид на географические расы (Драник, Долганенко, 1987).

*Vupleurum multinerve* L., произрастающем в Московской области, отмечены значительные качественные отличия по составу флавоноидов по сравнению с сибирскими растениями (Киселёва, 1980).

Существенные различия в составе вторичных метаболитов у эндемика Канарских островов *Todaroa aurea* дали основание для выделения двух подвидов, произрастающих на островах Тенерифе и Пальма (Gonzalez et al., 1988).

Пути возникновения новых таксонов различны. Это могут быть: дрейф и изоляция (Semple, Averett, 1975; Boyet, Jay, 1989), интрогрессивная гибридизация в результате постледниковых миграций на склонах гор (Parker et al., 1984), локальный полиморфизм в результате мутаций или гибридизации между близкородственными видами (Hegnauer, 1975). В данном случае гибридизация выступает как важный фактор варьирования. Так, был установлен генетический полиморфизм в 5 популяциях *Pinus uncinata*, произрастающих одновременно в одном месте, в связи с синтезом кверцетина (Lauranson, Lebreton, 1991), генетический характер химического варьирования в *Chaerophyllum aureum* (Jean-François, 1986) и *Salvia fruticosa* (Skoula et al., 1999). Поскольку различия в образцах гликозидирования имеют достаточно простую генетическую основу, многие генетические расы отличаются способностью к синтезу соединений, образующих различные гликозидные профили, причем такие расы способны к гибридизации вследствие их близкого родства (Van Genderen, 1982; Emerson et al., 1986; Bain, Desrochers, 1988).

Многие «близкородственные» виды фактически являются генетическими линиями одного вида (Кожевников, 1987). Так называемые «сборные» виды — это в большинстве случаев систематически сложные полиплоидные комплексы гибридогенного происхождения, и часто химические признаки лучше, чем морфологические, пригодны для того, чтобы отыскать причину локальной вариации (Hegnauer, 1975). Особенно перспективно в изучении гибридных и интрогрессивных популяций использование флавоноидных профилей (Smith, 1976; Bain, Denford, 1985). Они оказались весьма ценными в фитогеографических исследованиях, касающихся связи внутривидового варьирования с историческими событиями (Semple, Averett, 1975; Wolf, Denford, 1983; Bain, Denford, 1985; Boyet, Jay, 1989).

В настоящее время существует ряд подходов, с помощью которых можно отличить гибридный характер таксона от простой дивергенции (Wilson, 1989). В частности, проводится детальное морфологическое и биохимическое исследование предполагаемых родительских и гибридных таксонов, выявление признаков родительских таксонов и определение их промежуточного состояния в гибриде. Эти классические исследования, которые начали

в 1960-х г. E. Alston и B. L. Turner (1959; 1962) по роду *Baptisia*, были в дальнейшем продолжены на других объектах. Было установлено, что продукты спонтанной или экспериментальной гибридизации чрезвычайно варьируют, образуя новые хемотипы, тогда как культурные линии или «чистые» популяции не проявляют такого разнообразия (Stebbins et al., 1963; Gluchoff-Feasson, 1990). Гибриды содержат соединения, свойственные родительским видам, и в редких случаях — совершенно новые, в них отсутствующие. Эти особенности растений гибридного происхождения учитываются в исследованиях ботаников, пытающихся выяснить природу полиморфизма и характер возникновения таксонов (Semple, Averett, 1975; Anderson, Svstedal, 1983; Cheundary, Roy, 1984; Bain, Denford, 1985; Williams, Garncek-Jones, 1986; Pyysalo et al., 1988; Wilson et al., 1990; Keinänen et al., 1999).

Элементарным проявлением генетического полиморфизма является уровень пloidности. О связи его с биохимическими характеристиками растений существуют различные точки зрения. Так, установлено, что большинство диплоидных видов характеризуется устойчивой повторяемостью биохимических профилей, тогда как полиплоидные виды обнаруживают значительную изменчивость профилей между отдельными растениями (Clausen, 1967; Boyet, Jay, 1989; Schilling, 1989; Jay et al., 1989; Spring, Schilling, 1990). Другими авторами отмечено, что состав флавоноидов не коррелирует с пloidностью (Downie, Denford, 1988). Оригинальную позицию высказывает А. И. Гусева (1986), которая считает, что «существует несоответствие между степенью морфолого-анатомических и физиолого-биохимических изменений при переходе на новый уровень пloidности. Растения разного уровня пloidности могут быть весьма близкими по физиолого-биохимическим показателям». И далее «...вероятно, уже на гаплоидном уровне объем генетической информации достаточен для осуществления физиолого-биохимических процессов. Создающийся резерв генов в гомологичных хромосомах за счет их дублирования при повышении уровня пloidности увеличивает надежность функционирования генома».

Эндогенное варьирование является существенным фактором, способным повлиять на результаты хемотаксономических исследований. Бульшее внимание этому типу изменчивости уделяют исследователи древесных растений, так как в пределах одного индивидуума можно найти такие колебания в содержании и составе химических соединений, которые способны перекрыть все другие варианты изменчивости (Мамаев, Семкина, 1981). В связи с этим стоит вопрос о том, какие органы растений наиболее репрезентативны и могут дать информацию о фенотипе и родственных отношениях.

Играя определенную функциональную роль, фенольные соединения различных органов значительно отличаются по составу и содержанию. Боль-

шое значение факту разнокачественности органов придавал R. Gorenflot (1985b): «Изучение внутрииндивидуальной изменчивости — это ключ к изучению микроэволюции». В. Г. Минаева (1978) считала, например, что «колебания в накоплении флавонолов в репродуктивных органах в основном связаны с осуществлением полового процесса, а в листьях — с приспособлением обмена веществ к внешним условиям». Именно органы размножения, считал R. Hänsel (1956), могут в первую очередь дать информацию о родственных отношениях, так как в их построении растения консервативны, тогда как вегетативные органы под влиянием жизненных условий подвержены изменениям. В противоположность ему E. Bate-Smith (1956) утверждал, что именно соединения листьев более характеризуют растение в целом, чем вещества запасяющих органов и репродуктивных частей, и поэтому более пригодны в решении вопросов таксономии и филогении. Существует также вполне определенная точка зрения, что наибольший интерес для систематики представляют соединения филогенетически старых, консервативных, мало специализированных частей растения, таких как кора дерева, древесина, семена, корневище и пр. При этом сравниваемые органы должны быть гомологичны (Эрдтман, 1959; Erdtman, 1963). Этот автор утверждал также, что хемотаксономические исследования целесообразно проводить с привлечением различных частей растений, так как химический состав обычно варьирует от органа к органу, и всегда опасно делать какие-либо заключения исходя из присутствия или отсутствия веществ в одной части растения. L. Hörhammer et al. (1958) обнаружили значительную разницу в составе флавоноидов цветков и зеленых частей растения одного и того же вида. И. А. Бокучава и М. С. Ульянова (1961) наблюдали явное различие в соотношении гликозидов кверцетина, кемпферола и мирицетина при значительном сходстве в качественном составе в различных органах чайного растения. Основные наборы соединений, характерных стеблям, листьям и цветкам растений из рода *Baptisia*, были близкими (Alston et al., 1963; Brehm, Alston, 1964). И все-таки чаще всего хемотаксономические исследования проводят с использованием листьев, хотя встречаются работы, в которых изучены пыльцевые зерна (Liao Mao-chuan, Xiao Pei-gen, 1989), смолистые выделения почек (Wollenweber, 1975) и пр.

В последние годы стали обращать внимание на форму, в которой химические соединения, в частности, флавоноиды, находятся в растении. Обычно они встречаются в форме водорастворимых гликозидов, однако у некоторых видов могут выделяться железистыми трихомами или же через кутикулу жирорастворимых флавоноидов — агликонов (Grayer et al., 1996; Juma et al., 2001). Эти выделения накапливаются на поверхности растения в виде составных частей листовых смол или же тонких эпи-

кутикулярных слоев, выполняют защитные функции и характерны для растений засушливых и полузасушливых местообитаний (например, виды семейства *Asteraceae*). Этот факт следует учитывать в хемотаксономических исследованиях, тем более что разнообразие эксудатных флавоноидов большее, чем тканевых (Wollenweber, 1975; 1985; 1989 a, b; Valkama et al., 2003).

Часто флавоноиды эксудатов листьев представлены метиловыми эфирами простых флавонов и флавонолов, и состав их согласуется с внутривидовой классификацией по морфологическим признакам (Stevens et al., 1995). Другие авторы отмечают, что в железистых трихомах на верхней и нижней поверхностях листьев *Helianthus annuus* (дикий тип) сосредоточены флавоны, а халконовые агликоны включены в воска листовой кутикулы. При этом наблюдается значительная индивидуальная изменчивость: некоторые растения имеют один, другие — семь агликонов одновременно, и в данном случае трудно говорить о наличии связи варьирования агликонов с внутривидовой таксономией (Rieseberg et al., 1987). Наличие халконов и флавононов в мучнистом и восковом налете на нижней стороне листа папоротников — представителей семейства *Pteridaceae* — подтверждает его естественность (Wollenweber, 1989a). Во всяком случае, ярко выраженная экологическая, главным образом, защитная роль этих соединений должна учитываться и позволяет предположить, что это достаточно тонкий механизм, работающий на уровне индивидуальных растений и микроусловий среды. Становятся понятными те противоречивые материалы, которые получают фитохимики по некоторым видам растений, в частности, из семейства *Asteraceae* (Куркин и др., 1997).

Таким образом, в каждом конкретном случае вопрос об органах растений, используемых в хемотаксономических исследованиях, решается индивидуально с учетом их гомологичности и вышеизложенных позиций (Высочина, 1976). Кроме того, одинаковые вещества могут быть получены в результате различных путей биосинтеза, и здесь уже важны эти пути, а не сами вещества; стремление учесть генезис растительных конститuentов помогает понять, гомологичны они или аналогичны, и сделать соответствующие выводы (Erdtman, 1968; Пименов, Борисова, 1987).

Необходимо отметить также, что хемотаксономический метод имеет свои ограничения и ошибки, которые должны быть учтены и на которые указывают специалисты. Анализ ошибок в хемосистематике, предпринятый R. Adams (1972), привел его к заключению, что основной, наиболее существенной ошибкой является игнорирование сезонного варьирования.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 07-04-01414).

## Библиографический список

- Алюкина Л. С. Флавоноидоносные и танидоносные растения Казахстана. Алма-Ата, 1977.
- Балтабаева Г. Р. Содержание флавоноидных соединений в цитварной полыни // Тез. докл. 2-го Всесоюз. симпозиума по фенольным соединениям. Алма-Ата, 1970. С. 109—110.
- Боброва А. Д. Динамика содержания катехинов в надземных органах горца Панютин в процессе вегетативного развития // Природная флора Украины и Молдавии и обогащение ее путем интродукции. Киев, 1972. С. 12—14.
- Бокучаева И. А., Ульянова М. С. Флавоновые вещества отдельных органов чайного растения // Биохимия. 1961. Т. 26. Вып. 4. 615 с.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Избр. труды. М.; Л., 1965. Т. 5. С. 133—252.
- Валуцкая А. Г. Закономерности накопления флавонолов у некоторых видов рода *Viburnum* L. Юго-Восточного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1969.
- Валуцкая А. Г., Минаева В. Г. К изучению динамики накопления флавонолов в течение дня // Перспективные полезные растения флоры Сибири. Новосибирск, 1973. С. 195—204.
- Валуцкая А. Г. Динамика флавонолов у *Heracleum dissectum* Ledeb. в период цветения // Раст. ресурсы. 1984. Т. 20. Вып. 1. С. 119—123.
- Волхонская Т. А. Влияние условий произрастания видов *Viburnum* L. на содержание флавонолов и активность расщепляющих их ферментов // Раст. ресурсы. 1984. Т. 20, Вып. 1. С. 106—113.
- Воробьев В. Н., Дубовенко Ж. В., Пентегова В. А. К хемотаксономической характеристике горных форм *Pinus sibirica* Du Tour. // Раст. ресурсы. 1971. Т. 7. Вып. 4. С. 564—567.
- Высочина Г. И. Флавоноиды сибирских видов рода *Polygonum* L. в связи с систематикой рода: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1969.
- Высочина Г. И. О некоторых методических исследованиях при хемосистематическом изучении рода *Polygonum* L. // Актуальные вопр. ботан. ресурсведения в Сибири. Новосибирск, 1976. С. 198—206.
- Высочина Г. И. Изучение изменчивости биохимических признаков в видах рода *Polygonum* L. в связи с его систематикой // Раст. ресурсы Южной Сибири и пути их освоения. Новосибирск, 1977а. С. 55—65.
- Высочина Г. И. Биохимические аспекты систематики и филогении растений семейства гречишных, содержащих фенольные соединения // Физиол. аспекты интродукции растений: Тез. докл. Всесоюз. шк.-семинара. Рига, 1977б. С. 5—6.
- Высочина Г. И. Биохимические подходы к познанию биоразнообразия растительного мира // Сиб. экол. журн. 1999а. № 3. С. 207—211.
- Высочина Г. И. Онтогенетическая изменчивость состава и содержания флавонолов *Polygonum avicula*

lare L. // Материалы Междунар. конф. «Природные соединения — регуляторы метаболизма и адаптации растений». Алматы. 1999б. С. 18—19.

Высочина Г. И., Встовская Т. Н. О таксоноспецифичности флавоноидного состава в роде *Salix* L. // Сиб. экол. журн. 1999. № 3. С. 245—250.

Гродзинский А. М. Этапі напрямі інтродукції рослин. 1979. Вып. 14. С. 3—7.

Гурвич Н. А. Изучение закономерностей биохимической изменчивости растений при их видообразовании // Растительное сырье Азербайджана. Баку, 1971. С. 13—32.

Гусева А. И. Эволюционная оценка физиолого-биохимических изменений у растений при смене плоидности // Соврем. проблемы филогении растений. М., 1986. С. 50—51.

Драник Л. И., Долганенко Л. Г. Фенольные соединения *Matricaria recutata* L. // Раст. ресурсы. 1987. Т. 23. Вып. 1. С. 144—149.

Кадырова Р. Б., Савоськин И. П. Межэкотипическая изменчивость содержания некоторых белков и флавоноидов у астрагалов // Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. М., 1982. С. 60.

Капелов И. Г., Акимов Ю. А. Внутривидовая химическая изменчивость *Mentha longifolia* L. // Раст. ресурсы. 1980. Т. 16. Вып. 3. С. 436—441.

Киселева А. В. Географическая изменчивость флавоноидного состава двух видов володушки // Раст. ресурсы. 1980. Т. 16. Вып. 4. С. 553—559.

Киселева А. В., Минаева В. Г. Суточная динамика флавонолов володушки золотистой (*Vipreum aureum* Fisch.) // Экол.-морфол. и биохим. особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск, 1970. С. 195—204.

Кожевников Ю. П. Популяционно-генетическая изменчивость видов и ее отражение в систематике растений // Ботан. журн. 1987. № 7. С. 874—886.

Крылова И. Л. Влияние географического фактора на популяции лекарственных растений // Сезонная ритмика и продуктивность дикорастущих лекарственных растений. М., 1988. С. 3—8.

Кузьмина Л. В., Шагова Л. И., Кузнецова Г. А. Кумарины из корней хемоформ *Prangos pabularia* Lindl. и количественное содержание остола // Раст. ресурсы. 1975. Т. 11. Вып. 3. С. 374—376.

Куркин В. А., Запесочная Г. Г., Авдеева Е. В. Строе и свойства эстрагонозида — нового флавоноида надземной части *Artemisia dracunculul* // Химия природ. соединений. 1997. № 1. С. 15.

Лавыгина И. Е. Содержание БАВ в надземной части *Hypericum scabrum* L. и *H. elongatum* Ledeb. (Узб. ССР) // Раст. ресурсы. 1988. Т. 24. Вып. 4. С. 561—565.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений: На примере сем. *Pinaceae* на Урале. М., 1973.

Мамаев С. А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивид. и экол.-геогр. изменчивость растений (Тр. ИЭР и ЖУНЦ АН СССР). Свердловск, 1975. Вып. 94. С. 3—14.

Мамаев С. А., Семкина Л. А. Основные проблемы внутривидовой хемосистематики древесных растений // Раст. ресурсы. 1981. Т. 17. Вып. 1. С. 15—23.

Мелибаев С., Рахманкулов У., Саидходжаев А. Внутривидовая химическая изменчивость *Ferula tenuisepta* Korov. // Раст. ресурсы. 1980. Т. 16. Вып. 3. С. 431—435.

Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск, 1978.

Минаева В. Г., Киселева А. В., Мочалов В. В. Изучение флавонолов облепихи в связи с возрастом и полом растений // Изв. СО АН СССР. Сер. мед.-биол. 1969. Вып. 1. С. 116—121.

Мишууров В. П. Внутривидовая изменчивость горца Вейриха и горца итурупского. Л., 1984.

Нестюк М. Н. Изучение количественных и качественных изменений флавоновых веществ в процессе онтогенетического развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1958.

Нуритдинова Ф. Р. Изучение фенольных соединений в онтогенезе хлопчатника // Тез. докл. 2-го Всесоюз. симп. по фенольным соединениям. Алмата. 1970. С. 108.

Пименов М. Г., Борисова Л. Ф. Хемосистематика // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1987. Т. 6. Вып. 1. С. 7—95.

Пименов М. Г., Вандышев В. В., Никонов Г. К. Две химические формы *Libanotis condensata* (L.) Crantz // Раст. ресурсы. 1971. Т. 7. Вып. 2. С. 266—271.

Пименова М. Е., Коган В. И., Мамочкина Л. Ф., Сурикова Э. М. Внутривидовая географическая изменчивость состава терпеновых гликозидов *Patrinia intermedia* (Horn.) Roem. Et Schult. // Раст. ресурсы. 1978. Т. 14. Вып. 2. С. 160—169.

Полякова Л. В., Ершова Э. А. Флавоноидный комплекс *Astragalus austrosibiricus* Schischk. в природных популяциях Алтая. Сообщ. 1: Внутрипопуляционная изменчивость в степных сообществах // Раст. ресурсы. 1996а. Т. 32. Вып. 1—2. С. 81—87.

Полякова Л. В., Ершова Э. А. Флавоноидный комплекс *Astragalus austrosibiricus* Schischk. в природных популяциях Алтая. Сообщ. 2. Изменчивость в эколого-ценотических рядах сообществ // Раст. ресурсы. 1996б. Т. 32. Вып. 3. С. 74—79.

Попова Т. П., Пакалн Д. А., Черных Н. А. Внутривидовая изменчивость фенольных соединений шлемника обыкновенного // Раст. ресурсы. 1976. Т. 12. Вып. 2. С. 232—236.

Правдин Л. Ф. Направление и содержание работ по изучению природного разнообразия древесных пород и их значение для лесной селекции // Лесоведение. 1967. № 3. С. 3—16.

- Ротов Р. А. К вопросу о внутривидовой экологической дифференциации растений // Бюл. ГБС. 1974. Вып. 94. С. 47—50.
- Ряховская Т. В. Динамика флавоноидных компонентов полыни метельчатой // Материалы науч. конф. молодых ученых. Алма-Ата, 1970. С. 101—102.
- Сарапуу Л. Б. Физиологическое действие флоридина как ингибитора при росте и покое у яблони // Физиол. растений. 1965. Т. 12. Вып. 1. С. 134—145.
- Сыртанова Г. А. Флавоноиды чистотела большого (*Chelidonium majus* L.) // Интродукция и акклиматизация полезных растений в Казахстане. Алма-Ата, 1972. С. 105—107.
- Тахтаджян А. Л. Теоретическое и практическое значение систематики растений и пути ее развития // Журн. общей биол. 1965. Т. 26. № 4. С. 385—395.
- Тахтаджян А. Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее // Ботан. журн. 1970. Т. 55. № 3. С. 331—345.
- Теслова Л. С. Сравнительное изучение флавоноидного состава видов рода *Camparula* L. ряда *Glomeratae* Charodze из секции *Camparula* // Раст. ресурсы. 1995. Т. 31. Вып. 1. С. 144—149.
- Фурса Н. С. Природные соединения в таксономии семейств крестоцветных и валериановых // Тез. докл. 2-ой Респ. конф. по мед. ботанике. Киев, 1988. С. 314—315.
- Храмова Е. П. Особенности накопления флавонолов у *Pentaphylloides fruticosus* (L.) O. Schwarz при интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1997.
- Хржановский В. Г. Некоторые аспекты проблемы микрофлогении // Докл. Тимиряз. с.-х. акад. 1965. Вып. 102. С. 489—496.
- Хримлян А. И., Макаров В. В. Хемотипы дикорастущих видов мяты флоры СССР // Раст. ресурсы. 1971. Т. 7. Вып. 1. С. 24—31.
- Чекалинская И. И., Володько Т. В. Динамика накопления витаминов в зеленой массе горца Вейриха // Вестн. АН БССР. Сер. биол. наук. 1965. № 1. С. 65—68.
- Шалашвили А. Г., Джишкарцани О. М. Содержание и количественные изменения катехинов, лейкоантоцианидинов и флавоноидов в разных органах рододендрона кавказского (*Rhododendron caucasicum* Pall.) при вегетации // Тез. докл. 2-го Всесоюз. симпозиума по фенольным соединениям. Алма-Ата, 1970. С. 88—89.
- Шемберг М. А. Структура популяций и внутривидовая таксономия // Тез. докл. 7 Делегат. съезда Всесоюз. ботан. общества. Донецк, 1983. С. 6—7.
- Шохина Н. К., Высочина Г. И., Долгих А. П. Внутри- и межпопуляционная изменчивость содержания биологически активных веществ в растениях *Artemisia dracuncululus* L. // Сиб. экол. журн. 1999. Вып. 3. С. 257—260.
- Эрдтман Х. Органическая химия и таксономия хвойных растений // Перспективы развития органической химии. М., 1959.
- Юмадилов Н. Х., Адлер Э. Н., Раишаль И. Д. Хемотипы популяций *Pinus sylvestris* L. в Башкирии // Раст. ресурсы. 1991. Т. 37. Вып. 2. С. 67—76.
- Adams R. P. Numerical analyses of some common errors in chemosystematics // Brittonia. 1972. Vol. 24. № 1. P. 18—25.
- Allen G. A. Flavonoids of *Aster bracteolatus* // Biochem. Syst. Ecol. 1988. Vol. 16. № 2. P. 139—141.
- Alston R. E., Mabry T. J., Turner B. L. Perspectives in chemotaxonomy // Science. 1963. Vol. 142. P. 545—552.
- Alston R. E., Turner B. L. Applications of paper chromatography to systematics: recombinations of parent biochemical components in a *Baptisia* hybrid population // Nature. 1959. Vol. 184. 285 p.
- Alston R. E., Turner B. L. New techniques in analyses of complex natural hybridization // Proc. Natl. Acad. Sci. 1962. Vol. 48. P. 130—137.
- Al-Wakeel S. A., El-Negoumy S. I., El-Hadidi M. N., Saleh N. A. Flavonoid patterns in *Fagonia mollis* — complex // Biochem. Syst. Ecol. 1987. Vol. 15. № 4. P. 459—460.
- Anderson O. M., Svstedal A. Anthocyanin content in *Saxifraga svalbardensis* and some allied species // Biochem. Syst. Ecol. 1983. Vol. 11. № 3. P. 239—241.
- Asker S., Frost S. Plant age and chromatographic pattern in *Potentilla* // Heredit. 1972. Vol. 72. P. 149—152.
- Bain J. F., Denford K. E. Flavonoid variation in the *Senecio streptanthifolius* complex // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. P. 1685—1690.
- Bain J. F., Desrochers A. M. Flavonoids of *Carduus nutans* and *C. acanthoides* // Biochem. Syst. Ecol. 1988. Vol. 16. № 3. P. 265—268.
- Bate-Smith E. C. The commoner phenolic constituents of plants and their systematic distribution // The Scient. Proceed. of Roy. Dub. Soc. 1956. Vol. 27. № 6. P. 165—176.
- Boyet Ch., Jay M. Taxonomic variation in flavonoids in the *Oryza latifolia* complex // Biochem. Syst. Ecol. 1989. Vol. 17. № 6. P. 443—447.
- Brehm B. C., Alston R. E. A chemotaxonomic study of *Baptisia leucophaea* var. *laevicaulis* (Leguminosae) // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 57. № 6. P. 644.
- Cheundary S. S., Roy P. P. Study of phenolic compounds in the analysis of hybrid nature of *Clerodendrum speciosum* D'Ombraïn // J. Indian Bot. Soc. 1984. Vol. 63. № 4. P. 341—343.
- Clausen J. Biosystematic consequences of ecotypic and chromosomal differentiation // Taxon. 1967. Vol. 16. № 4. P. 271—279.
- Downie S. R., Denford K. E. Flavonoid variation in *Arnica subgenus* Arctica // Biochem. Syst. Ecol. 1988. Vol. 16. № 2. P. 133—137.
- Downie S. R., Denford K. E. The flavonoids of *Arnica frigida* and *A. louiseana* (Asteraceae) // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64. № 11. P. 2748—2752.

- Doyle J. J. Flavonoid races of *Claytonia virginica* (*Portulacaceae*) // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. № 7. P. 1085—1091.
- Emerson J. K., Carr R. L., McCormick S., Bohm B. A. 8-O-Methylated flavones from *Calycadenia ciliosa* (*Compositae*): Inter- and intrapopulational variation // Biochem. Syst. Ecol. 1986. Vol. 14. № 1. P. 29—32.
- Erdtman H. Some aspects of chemotaxonomy // Chemical plant taxonomy / Ed. T. Swain. L.; N. Y., 1963. P. 89—125.
- Erdtman H. Chemical principles in chemosystematics // Recent advances in phytochemistry. Vol. 1. Proceed. of the sixth annual symposium of the phytochem. society of North America / Eds. T. J. Mabry, R. E. Alston, V. C. Runeckles. N. Y., 1968. P. 13—56.
- Gluchoff-Flasson K., Jay M. Discriminative flavonoid patterns within a preliminary collection of the *Setaria italica* specific complex // Biochem. Syst. Ecol. 1987. Vol. 15. № 5. P. 581—586.
- Gluchoff-Flasson K., Jay M., Viricel M.-R. Detection of new flavonoid patterns in Foxtail Millet (*Setaria italica* (L.) Beauv.): Comparison between pure lines and hybrides // Biochem. Syst. Ecol. 1990. Vol. 18. № 4. P. 221—227.
- Gonnet J. F. Individual variation of flavonoid glycosides in *Chaerophyllum aureum* // Biochem. Syst. Ecol. 1985. Vol. 13. № 3. P. 313—317.
- González A. G., Barrera J. B., Diaz J., Lypez. L. A., de Paz P. P. Distribution of secondary metabolites in two subspecies of *Todaroa aurea* // Biochem. Syst. Ecol. 1988. Vol. 16. № 7, 8. P. 641—645.
- Gorenflot R. Une leçon de prudence // Bull. Soc. bot. Fr. Actual. Bot. 1985a. Vol. 132. № 2. S. 125—126.
- Gorenflot R. Niveaux et diversité des variations intra-individuelles // Bull. Soc. bot. Fr. Actual. Bot. 1985b. Vol. 132. № 2. S. 7—17.
- Grayer R. J., Bryan S. E., Veitch N. C., Goldstone F. J., Paton A., Wollenweber E. External flavones in sweet basil, *Ocimum basilicum*, and related taxa // Phytochemistry. 1996. Vol. 43. P. 1041—1047.
- Harborne J. B. Correlations between flavonoid chemistry, anatomy and geography in the Restionaceae // Phytochem. 1979. Vol. 18. P. 1323—1327.
- Harborne J. B., Williams C. A. Flavonoid patterns of grasses // Grass Syst. and Evol.: Int. Symp. Wash.(D.C.), L., 1986. P. 107—113.
- Hänsel R. Pflanzenchemie und pflanzenverwandtschaft // Arch. Pharm. 1956. Bd. 289/61. № 11. S. 619—628.
- Hegnauer R. Biologische und systematische Bedeutung von chemischen Rassen // Pl. med. 1975. Bd. 28. № 3. S. 230—243.
- Hillis W., Isoi K. Variation in the chemical composition of *Eucalyptus sideroxylon* // Phytochem. 1965. Vol. 4. P. 541—550.
- Hörhammer L., Wagner H., Gotz H. Über das Vorkommen von Flavonen in einheimischen Umbelliferen // Arch. Pharm. 1958. Bd. 291/63, h. 1. S. 44.
- Ishikura N. Anthocyanins and other phenolics in autumn leaves // Phytochem. 1972. Vol. 11. № 8. P. 2555—2558.
- Jay M., Fiasson J. L., Lumaret R., Ardouin P. Tetraploidy and habitat differentiation reflected by flavonoid patterns in *Dactylis glomerata* from Galicia (Spain) // Biochem. Syst. Ecol. 1989. Vol. 17. № 4. P. 283—285.
- Jean-François G. Individual variation of flavonoid glycoside in *Chaerophyllum aureum* // Biochem. Syst. Ecol. 1986. Vol. 14. № 4. P. 409—415.
- Juma B. F., Yenesew A., Midiwo J. O., Waterman P. G. Flavones and phenylpropanoids in the surface exudate of *Psidia punctulata* // Phytochemistry. 2001. Vol. 57. P. 571—574.
- Keinänen M., Julkunen-Tiitto R., Rousi M., Tahvanainen J. Taxonomic implications of phenolic variation in leaves of birch (*Betula* L.) species. // Biochem. Syst. Ecol. 1999. Vol. 27. P. 243—254.
- Lauranson J., Lebreton Ph. Flavonoid variability within and between natural populations of *Pinus uncinata* // Biochem. Syst. Ecol. 1991. Vol. 19. № 8. P. 659—664.
- Lauranson J., Vekemans X., Lefebvre C., Jay M. Flavonoid profiles variation in *Armeria maritima* (Mill.) Willd. // Biochem. Syst. Ecol. 1995. Vol. 23. № 3. P. 319—329.
- Liao Mao-chuan, Xiao Pei-gen Исследование химического состава *Thypha* L. IV. Предварительное изучение хемотаксономии рода *Thypha* L. // Чжиу фэньлэй сюэбао = *Acta phytotaxon. sin.* 1989. Vol. 27. № 2. C. 105—113.
- McDougal K. M., Parks C. R. Elevational variation in *Quercus rubra* L. flavonoids // ICSEB — II: 2<sup>nd</sup> Int. Congr. Syst. and Evol. Biol. Vancouver. 1980. P. 282.
- Meas J. A. Flavonoid diversity and geographic endemism in *Parthenium* // Biochem. Syst. Ecol. 1980. Vol. 8. № 4. P. 360—370.
- Morgan R. K. Chemotypic characteristics of *Thymus vulgaris* L. in Central Otago, New Zealand // J. Biogeogr. 1989. Vol. 16. № 5. C. 483—491.
- Nair G., Daniel M., Sabnis S. A chemotaxonomic assessment of the status of some infraspecific taxa of *Ipomoea* Linn. // Curr. Sci. (India). 1988. Vol. 57. № 10. P. 527—529.
- Paris R., Delaveau P. Possibilités et limites de la chimio-taxonomie // Mémoires. 1965. S. 143—149.
- Paris R., Duret S. Contribution à l'étude de la répartition et du métabolisme des flavonoïdes chez le Laurier-rose (*Nerium oleander* L.) au cours de la végétation // Bull. Soc. bot. Fr. 1972. Vol. 119. № 9. P. 531—542.
- Parker N. H., Maze J., Bennet F. E. Needle flavonoid variation in *Abies balsamea* and *A. lasiocarpa* from Western Canada // Taxon. 1984. Vol. 33. № 1. P. 1—12.
- Peterson P. M. Flavonoids of the annual *Muhlenbergia* // Biochem. Syst. Ecol. 1987. Vol. 15. № 6. P. 647—652.

- Picman A. K., Bohm B. A. Flavonoids of the *Fiarella trifoliata* complex // *Biochem. Syst. Ecol.* 1982. Vol. 10. № 2. P. 139—143.
- Pyysalo H., Widen C.-F., Salemink C. A. Interspecific hybridization in *Papaver* 2. Alkaloid contents of *P. somniferum* and species of the section *Oxytona* and their interspecific hybrids // *Ann. bot. fenn.* 1988. Vol. 25. № 1. P. 1—10.
- Raddi S., Sumer S. Genetic diversity in natural *Cupressus sempervirens* L. populations in Turkey // *Biochem. Syst. Ecol.* 1999. Vol. 27. № 8. P. 799—814
- Rieseberg L., Soltis D., Arnold D. Variation and localization of flavonoid aglycons in *Helianthus annuus* (*Compositae*) // *Amer. J. Bot.* 1987. Vol. 74. № 2. P. 224—233.
- Schilling E. E. External flavonoid aglycons of *Viguiera* series *Viguiera* (*Asteraceae: Heliantheae*) // *Biochem. Syst. Ecol.* 1989. Vol. 17. № 7, 8. P. 535—538.
- Schlichting C. D., Levin D. A. Phenotypic plasticity: an evolving plant character // *Biol. J. Lin. Soc.* 1986. Vol. 29. № 1. P. 37—47.
- Semple J. C., Averett J. E. Flavonoid variation in *Xanthisma texanum*: Infrapopulation and interpopulation variation // *Biochem. Syst. Ecol.* 1975. Vol. 3. № 1. P. 11—14.
- Skoula M., Hilali J. E., Makris A. M. Evaluation of the genetic diversity of *Salvia fruticosa* Mill. clones using RAPD markers and comparison with the essential oil profiles // *Biochem. Syst. Ecol.* 1999. Vol. 27. № 6. P. 559—568.
- Smith P. M. The chemotaxonomy of plants. L. 1976.
- Spring O., Schilling E. Sesquiterpene lactones and the systematics of *Helianthus* (*Asteraceae: Heliantheae*) // *Amer. J. Bot.* 1990. Vol. 77. № 6. Suppl. 157 p.
- Stebbins G. L., Harvey B. L., Cox E. L. Identification of the ancestry of amphiploid *Viola* with the aid of paper chromatography // *Amer. J. Bot.* 1963. Vol. 50. № 8. P. 830—839.
- Stevens J. F., Hart H., Wollenweber E. The systematic and evolutionary significance of exudate flavonoids in *Aeonium* // *Phytochem.* 1995. Vol. 39. № 4. P. 805—813.
- Sultan S. E. Evolutionary implications on phenotypic plasticity in plants // *Evol. Biol.* 1987. Vol. 21. P. 127—178.
- Tan Zhong-ming, Xu Jie-mei, Zhao Bing-xiang. Влияние экотопа на флавоноидный состав *Allium* L. / *Zhiwu yanjiu* = *Bull. Bot. Res.* 1994. Vol. 14. № 4. P. 434—438. *РЖ Биология* 96.04—04 В1. 134.
- Tétényi P. Intraspecific chemical taxa of medicinal plants. Budapest. Acad. Kiado, 1970.
- Tronchet J. Evolution des flavonols dans la peau de tomates (*Lycopersicum esculentum* var. *Marmande*) cultivées en serre, de l'rovaire au fruit mur // *Ann. Sci. Univ. Besançon. Bot.* 1970. № 7. S. 27—31.
- Valant-Vetschera K. C-glycosylflavones as an accumulation tendency: a critical review // *Bot. Rev.* 1985. Vol. 51. № 1. P. 1—52.
- Valkama E., Salminen J.-P., Koricheva J., Pihlaja K. Comparative analysis of leaf trichome structure and composition of epicuticular flavonoids in finnish birch species // *Annals of Botany.* 2003. Vol. 91. № 6. P. 643—655.
- Van Genderen H. H. A rapid field method to distinguish different flavonoid genotypes of *Silene pratensis* (*Caryophyllaceae*) // *Acta bot. neerl.* 1982. Vol. 31. № 5—6. P. 495—496.
- Weimarck G. Spontaneous and induced variation in some chemical leaf constituents in *Hierochlor* (*Gramineae*) // *Botaniska Notiser.* 1970. Vol. 123. P. 231—268.
- Williams Ch. A., Harborne J. B., Classman S. F. Further flavonoid studies on *Attalea* species and some related cocosoid palms // *Plant. Syst. and Evol.* 1985. Vol. 149, № 3—4. P. 233—239.
- Wilson P. On ferring hybridity // *Amer. J. Bot.* 1989. Vol. 76, № 6. Suppl. P. 284.
- Williams Ch. A., Garncek — Jones Ph. J. Leaf flavonoids and other phenolic glycosides and the taxonomy and phylogeny of *Fuchsia* sect. *Skinnera* (*Onagraceae*) // *Phytochem.* 1986. Vol. 25. № 11. P. 2547—2549.
- Wolf S. J., Denford K. E. Flavonoid variation in *Arnica cordifolia*: an apomictic polyploid complex // *Biochem. Syst. Ecol.* 1983. Vol. 11. P. 111—114.
- Wilson C. A., Levinson A., Petersen R. An investigation into the status of *Iris thompsonii* (*Iridaceae*) // *Madrono.* 1990. Vol. 37. № 2. P. 113—123.
- Wollenweber E. Exkret — Flavonoide bei Höheren Pflanze arieder Gebiete // *Plant Syst. und Evol.* 1985. Vol. 150. № 1—2. S. 83—88.
- Wollenweber E. Exudate flavonoids in ferns and their chemosystematic implication // *Biochem. Syst. Ecol.* 1989a. Vol. 17. № 2. P. 141—144.
- Wollenweber E. Exkret — Flavonoide bei Blütenpflanzen und Farnen // *Naturwissenschaften.* 1989b. Vol. 76. № 10. S. 458—463.

## Summary

Systematic research is connected with the study of variability of forms at different levels independently of the character of used signs. Chemotaxonomy deals with the chemical display of variability. The different forms of variability were considered. Special attention is paid to necessity of consecutive study of these forms. Ignorance of the study by biochemical signs variability can lead to wrong conclusions in works on chemotaxonomy of plants.



## Памяти Евгении Ивановны Лапшиной

30 мая 2007 года исполняется год со дня кончины кандидата географических наук старшей научной сотрудницы лаборатории экологии и геоботаники Центрального сибирского ботанического сада СО РАН Евгении Ивановне Лапшиной.

Е. И. Лапшина родилась 6 января 1923 г. в городе Камне-на-Оби в семье служащего. После окончания средней школы в Новосибирске она поступила на учебу в Ленинградский электротехнический и Институт инженеров сигнализации и связи, который осенью 1941 г. был закрыт в связи с началом Великой Отечественной войны. По возвращении в Новосибирск Евгения Ивановна перевелась в Новосибирский институт инженеров геодезии, аэрофотосъемки и картографии, который окончила в 1947 г. по специальности «инженер-картограф». В конце 1947 г. она была принята в аспирантуру при Биологическом институте Западно-Сибирского филиала Академии наук СССР. Ее научным руководителем был заслуженный деятель науки профессор В. В. Ревердатто. В 1953 г. Е. И. Лапшина в Ленинградском университете успешно защитила кандидатскую диссертацию «Карта растительности Сибири (южной части) в масштабе 1:2500000». Она была в те годы одним из первых специалистов геоботаников-картографов в нашей стране. Е. И. Лапшина работала в составе лаборатории геоботаники с 1950 по 2004 годы. В 1961 г. ей было присвоено ученое звание «старший научный сотрудник» по специальности «ботаника».

Е. И. Лапшина с первого года своей работы участвовала в экспедиционных исследованиях лаборато-

рии геоботаники в разных регионах Сибири: Горном Алтае, Кулунде, Новосибирской и Томской областях, Красноярском крае, на севере Западной Сибири, в среднетаежной и южнотаежной подзонах, в лесостепной и степной зонах в пределах Новосибирской, Курганской и Омской областей.

Основным направлением научных исследований Е. И. Лапшиной была картография растительности, в которой она проявила себя как глубоко мыслящий ботанико-географ, способный синтезировать большой и разнообразный геоботанический и картографический материал. Большой вклад Е. И. Лапшина внесла в дело изучения растительного покрова таежных районов, лесостепи и степи Западной Сибири. Значительное внимание она уделяла вопросам методики картирования растительности в разных масштабах. Она приняла большое участие в составлении фундаментального картографического произведения — карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» в масштабе 1:1500000, выполненной под общим руководством академика В. Б. Сочавы, а также целого ряда карт растительности по другим регионам Сибири. Одним из важных итогов работы Е. И. Лапшиной является составленная ею уникальная по детальности среднемасштабная карта «Растительность Новосибирской области» и составленная под ее практическим руководством «Эколого-фитоценотическая карта юга Западной и Средней Сибири» в масштабе 1:1000000.

Е. И. Лапшина была соавтором ряда крупных монографий, в том числе книг «Растительный покров Западно-Сибирской равнины», «Зеленая книга

Сибири», «Экологическое картографирование Сибири» и других. Ею опубликовано свыше 70 научных трудов, среди которых более 15 карт различных районов в Западной и Средней Сибири. Кроме того, в фондах лаборатории экологии и геоботаники ЦСБС СО РАН хранятся десятки неизданных геоботанических карт, составленных Е.И.Лапшиной непосредственно или с ее участием.

Е. И. Лапшиной за 55-летний период работы многократно выносились благодарности от руководства СО РАН и института, она награждалась почетными грамотами. Она была награждена медалью «Ветеран труда» и почетным знаком «Заслуженный ветеран Сибирского отделения Российской Академии наук». В 1979 году ее имя было занесено

в Книгу Почета Новосибирского научного центра. Е. И. Лапшина вела активную общественную работу по линии Русского географического общества, профсоюза и общества «Знание». Она была постоянным консультантом, мудрым советчиком, помощником и «опекуном» молодых сотрудников лаборатории и института.

Евгения Ивановна отличалась сильным характером, прямотой, принципиальностью в большом и малом, стремлением к справедливости. Эти черты ее натуры, соединенные с присущими ей скромностью и душевной щедростью, сливаются воедино в образ прекрасного и умного товарища, высокого примера настоящего человека для ее коллег, которые сохранят память о ней на долгие, долгие годы.

*В. И. Валущий*